UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA

Efecto de los ciclos de hidratación y deshidratación en la respuesta germinativa y desarrollo post emergente de *Echinocactus platyacanthus*, *Ferocactus histrix* y *Ferocactus latispinus* (Cactaceae)

TESIS

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

PRESENTA:

FERNANDO RODRÍGUEZ VELÁZQUEZ

JURADO DE EXAMEN:
Directora: M. en C. Itzel Guzmán Vázquez
Asesora: M. en C. Balbina Vázquez Benítez
Asesora: Dra. Rosalva García Sánchez
Sinodal: Dr. Faustino López Barrera
Sinodal: Biól. Juan Romero Arredondo

Ciudad de México, noviembre de 2024

Universidad Nacional Autónoma de México
UNAM
Biblioteca Central
Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

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.

Índice

Resumen 4

I. Introducción 5

II. Marco teórico 6

II.I La semilla y su estructura 6

II.II Fisiología de la germinación 7

II.III Latencia 9

II.IV Factores que regulan la germinación 10

II.V Estrategias para la germinación en zonas áridas 12

II.VI Pre acondicionamiento (Priming) de semillas 13

II.VII Implicaciones ecológicas del acondicionamiento de las semillas en la germinación 15

II.VIII Acondicionamiento de semillas en cactáceas 16

III. Hipótesis 20

III.I Hipótesis general 20

III.II Hipótesis particulares 20

IV. Objetivos 20

IV.I Objetivo general 20

IV. II Objetivos específicos 20

V. Materiales y método 21

V.I Especies de estudio 21

V.II Beneficio y almacenamiento de semillas 23

V.III Tratamientos de hidratación y deshidratación 23

V.IV Acondicionamiento natural 24

V.V Pruebas de germinación 24

V.VI Trasplante 24
V.VII Análisis estadísticos 25
VI. Resultados 27
VI.I Acondicionamiento natural Vs acondicionamiento en invernadero 27
VI.II Porcentaje final de la germinación 28
VI.III Tiempo medio de la germinación 31
VI.IV Tasa de crecimiento relativo y longitud de las plántulas 32
VI.V Análisis de componentes principales 35
VII. Discusión 37
VII.I Acondicionamiento natural y acondicionamiento en laboratorio 37
VII.II Porcentaje final de germinación 40
VII.III Tiempo medio de germinación 41
VII.IV Crecimiento relativo y longitud de plántulas 43
VII.V Análisis multivariado 45
VIII. Conclusiones 47
IX. Anexos 48
X. Referencias 53

Resumen

Las condiciones fluctuantes y poco predecibles de la precipitación en los ambientes desérticos provocan niveles de hidratación en las semillas que pueden llevar o no a la germinación, modificando los eventos de reclutamiento de nuevos individuos en las comunidades vegetales. Los tratamientos de mejora de las semillas son un conjunto de técnicas empleadas previamente a la siembra de las semillas para beneficiarlas en su desempeño fisiológico en un amplio rango de condiciones ecológicas, siendo el “hydro priming” o acondicionamiento hídrico de semillas una de las técnicas más empleadas por su fácil acceso e implementación.

En este trabajo se exploraron los tratamientos de 0, 1, 2 y 3 ciclos de hidratación y deshidratación (1 ciclo = 24 h de hidratación / 96 h de deshidratación) y enterramiento durante 30 días, previo a la germinación de semillas de *Echinocactus platyacanthus*, *Ferocactus histrix* y *Ferocactus latispinus* y sus efectos en el porcentaje final de germinación, tiempo medio de germinación y crecimiento relativo de las plántulas en condiciones de invernadero (Temperatura media de 23.8°C). En el tratamiento en condiciones naturales se presentaron ciclos de precipitación que asemejaron a las realizadas en laboratorio. Los resultados mostraron que no hubo cambios significativos en el porcentaje final de la germinación en ninguna especie, sin embargo, aumentó en *F. histrix* con los ciclos de HD-DH. El tiempo medio de germinación fue menor pero no significativo conforme aumentaron los ciclos de HD-DH en *E. platyacanthus* y *F. latispinus* y disminuyó de manera significativa en *F. histrix* en los tratamientos de 2 y 3 ciclos de HD-DH y por enterramiento de sus semillas. El crecimiento relativo aumentó en 1 ciclo de HD-DH, en *E. platyacanthus* y *F. latispinus*, aunque no fue significativo, mientras que las plántulas de *F. latispinus* fue significativamente menor en las semillas enterradas y aumentó la longitud de las plántulas de *E. platyacanthus* y *F. latiuspinus* con 3 ciclos de HD-DH. Las diferencias encontradas en los tratamientos de pre acondicionamiento natural y en laboratorio en nuestro experimento nos dan muestra de la importancia que tienen las condiciones que experimentan las semillas previo a su germinación.

I. Introducción

La eco fisiología surge de la necesidad del entendimiento entre las relaciones que regulan la presencia y comportamiento de los seres vivos en la naturaleza (Medina, 1977). Esta describe los mecanismos fisiológicos que controlan el crecimiento, reproducción, supervivencia, mortalidad, abundancia y distribución geográfica de los organismos, así como las interacciones entre ellos con su ambiente físico, químico y biótico (Lambers & Oliveira, 2019). En un contexto botánico, la eco fisiología analiza el efecto de las variaciones ambientales en la germinación, establecimiento de las plantas, crecimiento y reproducción, así como la asignación de recursos durante cada etapa de su ciclo de vida (Medina, 1977). Debido a que las plantas tienen acceso a una cantidad finita de recursos en forma de energía y nutrientes, la manera en que se reparten durante su ciclo de vida entre procesos como el crecimiento, defensa o reproducción, determina la probabilidad de que sus genes sean transmitidos a sus siguientes generaciones. Así, la proporción total de recursos que la planta asigne a la reproducción depende de su capacidad de detección de las condiciones de su hábitat (Fenner, 1985).

La precipitación escasa y variable en las regiones áridas y semiáridas modulan la composición florística de estos ecosistemas y ejercen una fuerte presión sobre su historia de vida y características fisiológicas. Debido a estas características, las especies vegetales pueden responder de forma diferente a un mismo evento de lluvia, que a menudo alcanzan diferentes niveles de humedad y retención en el suelo (Chesson *et al*., 2004). La germinación es uno de los pasos más críticos durante el ciclo de vida de una planta, especialmente en ambientes estacionales, ya que las variaciones en la distribución de la precipitación, pueden retrasar la germinación, adelantarla prematuramente o no generar cambios aparentes en la respuesta de la semilla, sin embargo, puede provocar cambios fisiológicos internos que se vuelven evidentes una vez que ocurre la germinación, como puede ser la generación de plantas con diferente grado de resistencia a factores de estrés. La respuesta alterada a factores de estrés debido a estímulos o

exposición a señales de estrés frecuentes se conocen como tratamientos de endurecimiento, aclimatación o priming (Bruce *et al*., 2007).

Los tratamientos de “priming” buscan mejorar el desempeño de la germinación y desarrollo posterior a través de la manipulación de la hidratación de las semillas. Estos tratamientos han demostrado su efectividad en la obtención de mayores rendimientos y resistencia a factores de estrés de las plantas y en la aceleración la germinación. La información sobre este tipo de tratamientos en la germinación de cactáceas es aún escasa para la mayoría de especies de esta familia, por lo que es importante continuar investigando su aplicación en estas plantas donde es probable que los tratamientos de priming ejerzan una acción por la variabilidad de la precipitación de los ambientes desérticos donde se distribuyen las cactáceas.

II. Marco teórico

II.I La semilla y su estructura

Las semillas son unidades reproductivas fundamentales por su importancia en la persistencia, dispersión y renovación de las poblaciones vegetales, además de constituir la principal fuente de alimento para muchas especies animales incluyendo al humano y el principal recurso para la conservación (Vázquez Yanes *et al*., 1997). La semilla se desarrolla de un óvulo y consta de un embrión, una cantidad variable de tejido de reserva y las capas protectoras que conforman la cubierta de la semilla o testa (Esau, 1985).

El embrión tiene su origen a partir del zigoto, producto de la fecundación de la ovocélula con uno de los núcleos espermáticos del grano de polen en un proceso conocido como singamia. El tejido de reserva conocido como endospermo, se forma a partir de la fusión de uno de los núcleos del grano de polen que no participó en la singamia y los dos núcleos polares de la célula central del óvulo. En algunos taxones puede encontrarse un tejido adicional derivado del óvulo denominado perispermo, el cual tiene su origen del rudimento seminal o nucela. Finalmente, los tegumentos que rodean al óvulo se desarrollan en las cubiertas protectoras que conforman la cubierta de la semilla o testa (Bewley & Black, 1985; Esau, 1985; Holman *et al*., 1961)

II.II Fisiología de la germinación

La germinación es un proceso complejo en el cual el embrión reanuda su metabolismo y completa procesos celulares esenciales que permiten su emergencia a través de la cubierta seminal (Nonogaki *et al*., 2010). Este proceso inicia con la toma de agua por la semilla (imbibición) y termina con la emergencia del eje embrionario, comúnmente la radícula, a través de la cubierta seminal (Bewley *et al*., 2013b).

Durante la imbibición, el movimiento del agua del suelo hacia la semilla es gobernado por un gradiente energético denominado potencial hídrico, moviéndose de un sitio de mayor potencial a uno de menor potencial. El potencial hídrico es comúnmente medido en megaPascales y se usa para explicar el estado de energía libre del agua (Bewley *et al*., 2013b). Así, el potencial hídrico de una semilla se compone de tres partes: el potencial osmótico, que se origina por la concentración de solutos disueltos en las células como azúcares o potasio, donde a mayor concentración de solutos, menor será el potencial hídrico; el potencial de turgencia, generado por la presión que ejerce el agua en las paredes celulares a medida que los protoplastos se hinchan; y el potencial mátrico, asociado a la capilaridad y atracción del agua a las superficies de las macro moléculas de las paredes celulares. En el suelo el potencial hídrico está dado principalmente por la capilaridad de las partículas del suelo y a la unión del agua a las superficies. La diferencia de potenciales hídricos entre la semilla y sus alrededores es indicativa de su capacidad de imbibición, donde una semilla madura puede tener un valor próximo a los -100 MPa, un suelo húmedo a capacidad de campo tiene un valor próximo de -0.02 MPa, y en semillas completamente turgentes, el valor se aproxima a cero (Bewley *et al*., 2013b; Woodstock, 1988)

El proceso de germinación puede ser descrito a través de la toma de agua en la semilla en el tiempo, y de acuerdo con Bewley & Black (1985) en condiciones óptimas de humedad y temperatura ocurre en tres fases (Figura 1). Durante la fase I o de imbibición, ocurre la hidratación de las paredes celulares y en la reanudación gradual del metabolismo del embrión. Durante este proceso las membranas

celulares que se encontraban en fase de gel debido al secado durante la maduración de la semilla, sufren una transición al estado líquido cristalino cuando son hidratadas, generando daños en la semilla que provocan filtraciones de solutos como azúcares, ácidos orgánicos, iones, aminoácidos y proteínas al medio circundante (Nonogaki *et al*., 2010; (Bewley *et al*., 2013b); al mismo tiempo las enzimas funcionales necesarias para la respiración comienzan su actividad poco después del inicio de la imbibición.

Durante la fase II de meseta o activación, hay una disminución en la toma de agua por la semilla debido al equilibrio que se alcanza entre el potencial hídrico de la semilla y sus alrededores. En semillas no latentes, es en esta fase donde tiene lugar la mayor actividad metabólica que la prepara para la emergencia de la radícula (Bewley & Black, 1985), mientras que en semillas latentes la actividad está limitada a la restauración de la integridad celular, reparación de mitocondrias y del ADN (Bewley *et al*., 2013b). En el transcurso de la fase II también ocurre la síntesis de proteínas con la traducción del ARNm existente en la semilla y comienza la transcripción de nuevo ARNm, paralelamente, la mayoría de reguladores genéticos también actúan en conjunto con las señales ambientales y promueven o inhiben la entrada de la semilla a la fase III.

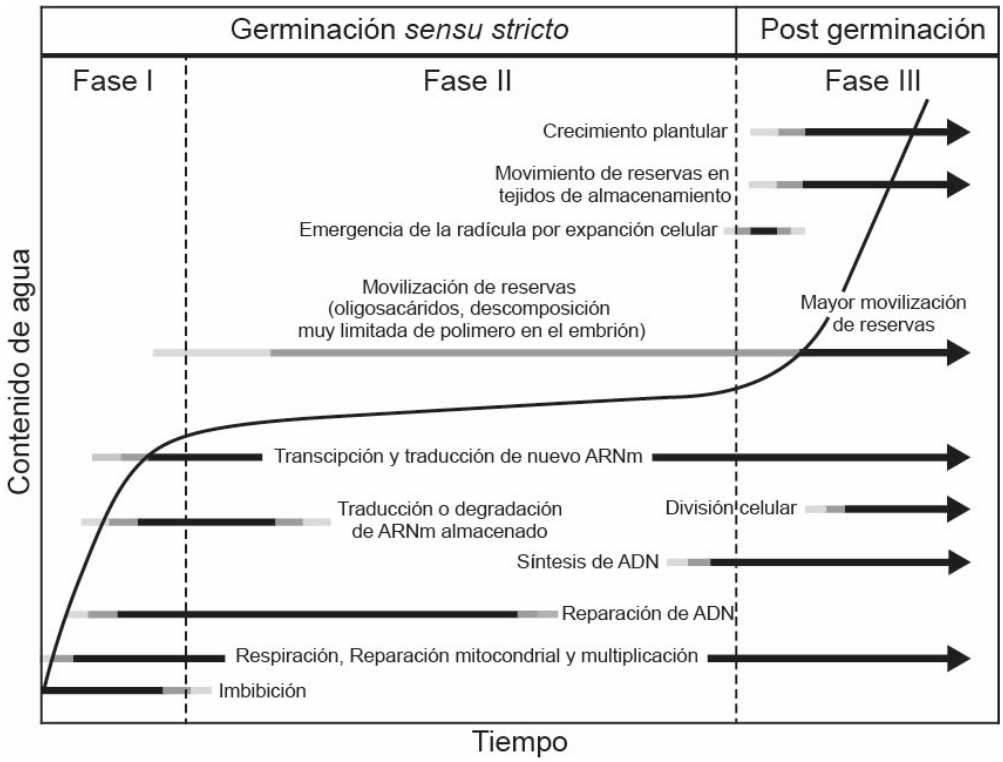

Figura 1. Curso temporal de la absorción de agua en una semilla en germinación y crecimiento plantular temprano, Modificado de Bewley *et al*. (2013b)

La fase III de la germinación se caracteriza por una expansión celular del embrión que se asocia generalmente con la emergencia de la radícula, donde se rompen las estructuras que rodean al embrión tales como el endospermo (o perispermo) y la testa o cubierta seminal. La emergencia de la radícula es facilitada por una disminución de la fuerza de las paredes celulares por la acción de diferentes macromoléculas como xiloglucano endotransglicosilasa/hidrosilasa, beta-glucanasa, endo-beta-mananasa y expansinas en conjunto con un incremento en la presión de turgencia producida por el incremento del volumen celular a través de la toma de agua (Nonogaki *et al*., 2010).

II.III Latencia

Las semillas en estado quiescente solo necesitan ser hidratadas en condiciones favorables de temperatura para que inicie la germinación. Por otro lado, las semillas aun cuando son hidratadas y no concluyen con la emergencia de la radícula en un tiempo específico, se encuentran en estado de latencia (Baskin & Baskin, 2004).

Finch-Savage & Leubner-Metzger (2006) retoman dos tipos de latencia: la latencia primaria la cual es inducida durante la maduración de la semilla en la planta progenitora y que permanece durante un tiempo determinado después de la dispersión de las mismas; y la latencia secundaria la cual se induce posterior a la dispersión cuando las semillas (quiescentes) se encuentran en condiciones que no son favorables para la germinación. La inducción o perdida de la latencia en una semilla puede ocurrir repetidamente como respuesta a estímulos ambientales de manera estacional hasta que las condiciones requeridas para la germinación se encentren disponibles (Allen & Meyer, 1998).

Por otra parte, la latencia también se ha clasificado en latencia exógena, producida por las cubiertas seminales, donde la dureza de la misma impide la emergencia de la radícula, impide la entrada de agua hacia al interior de la semilla o posee sustancias inhibidoras de la germinación; la latencia endógena, donde la calidad morfológica del embrión impide la germinación al estar poco desarrollados o por presentar algún mecanismo fisiológico como hormonas reguladoras inhibidoras de la germinación; y la latencia combinada, donde tanto factores exógenos como endógenos en conjunto impiden la germinación (Varela & Arana, 2011). Estos tipos de latencia son clasificados por Baskin & Baskin, (2014) como latencia física, fisiológica, morfológica morfofisiológica y latencia combinada.

II.IV Factores que regulan la germinación

La germinación depende de la interacción de factores internos y externos que actúan de manera continua. Entre los factores internos se encuentra principalmente la latencia, la cual puede ser impuesta por las propiedades físicas o químicas de las cubiertas seminales, la madurez del embrión o una combinación de ambas. Entre los factores externos se encuentran la humedad, luz, temperatura y oxígeno los que determinan el éxito de la germinación (Bewley & Black, 1985).

El agua es el factor más importante en la regulación de la germinación. Las semillas toman el agua de sus alrededores, y la diferencia entre el potencial hídrico de la semilla y sus alrededores determinan la cantidad de agua que estas pueden absorber. En los bancos de semillas de ambientes secos, las semillas se encuentran

bajo un déficit hídrico, por lo que absorben rápidamente el agua después de un evento de lluvia y se presentan oleadas de germinación después de los episodios de lluvia. En los ambientes más húmedos, las semillas en el suelo se encuentran bajo constante hidratación, por lo que la germinación es regulada por mecanismos de latencia más que por la escases de agua (Bewley *et al*., 2013a).

La luz es percibida en las semillas el fitocromo y participa en la superación de la latencia. El fotocromo puede encontrarse en su forma activa o inactiva, donde la forma activa rompe la latencia en longitudes de onda a 730 nm y la forma inactiva puede inducir la latencia a longitudes de onda de 660 nm (Bewley & Black, 1985). En función del efecto que causa la luz en la germinación, se pueden distinguir tres tipos diferentes de semillas: las que pueden germinar en ausencia de luz, conocidas también como fotoblásticas negativas; aquellas que son indiferentes a la luz, y fotoblásticas positivas que necesitan de luz para germinar (Bewley, 1982).

Las semillas tienen diferentes rangos de temperatura en las cuales germinan y su sensibilidad varía con la especie, su genética y longevidad (Mayer & Poljakoff-Mayber, 1989). Estos rangos de temperaturas se pueden describir como las temperaturas mínima, óptima y máxima en la que se obtienen los mayores porcentajes de germinación para una especie en particular en el menor tiempo. La temperatura mínima y máxima son las más baja y alta temperaturas en la que la germinación puede ocurrir, y la temperatura optima es en la cual la germinación es más rápida (Bewley *et al*., 2013a). La temperatura se convierte en el factor más importante después del agua por sus efectos en la determinación de la capacidad y tasa de germinación. En muchas especies la germinación no es buena en condiciones de temperatura constante (Fenner, 2000). La superación e inducción de latencia secundaria se ve afectada por la intensidad de la temperatura dada por la estacionalidad del año (Allen & Meyer, 1998). Por ejemplo, las semillas de plantas anuales de verano que liberan sus semillas en otoño y que presentan un estado relativo de latencia en el que requieren de temperaturas cálidas para germinar, la germinación es limitada en invierno por las bajas temperaturas. Durante esta temporada el frio permite la superación de la latencia y amplía el rango de

temperatura mínimo para poder germinar, así las semillas logran germinar hasta que las semillas sean expuestas a temperaturas más adecuadas cuando esta aumenta durante la primavera y las condiciones de luz y humedad sean satisfechas (Fenner, 2000). Este fenómeno se presenta de forma recurrente en las semillas que son enterradas y que prevalecen en el banco de semillas en el suelo, donde el estado fisiológico de las semillas cambia continuamente para asegurar que las condiciones de presencia o ausencia de latencia en la semilla sean adecuadas en la temporada correcta (Fenner, 1985).

El oxígeno es un requerimiento para la germinación en etapas tempranas de la germinación, y aunque para la mayoría de las especies la germinación disminuye a concentraciones de oxígeno menores a las del aire, algunas especies pueden germinar con bajas concentraciones de oxígeno como en las plantas acuáticas. (Bewley et al., 2013a; Fenner & Tompson, 2005). Por otro lado, el CO_2 puede tener una actividad variable en la germinación debido los cambios en la concentración en el suelo debido a sus características físicas, químicas y biológicas, y en combinación con la falta de luz pueden limitar la germinación (Bewley, 1982).

II.V Estrategias para la germinación en zonas áridas

La permanencia de las especies de las zonas áridas depende de su grado de adaptación a través de su ciclos o formas de vida, por lo que presentan diferentes estrategias. Existen especies con una germinación “cautelosa” donde la germinación ocurre después de una fuerte lluvia con una probabilidad alta de supervivencia de las plántulas, y especies con una germinación “oportunista” donde la germinación se presenta después de cualquier evento de lluvia ligera con una alta probabilidad de muerte de las plántulas (Gutterman, 1993).

La latencia, es una de las estrategias más influyentes en la supervivencia al regular la germinación ante eventos climáticos ocasionales que se presentan en épocas secas en donde el aporte de humedad no es suficiente para asegurar el establecimiento y desarrollo de las plántulas (Fenner, 1985). Cuando una semilla llega al suelo puede germinar o permanecer en el suelo por un periodo variable de tiempo, sobre todo si se trata de semillas ortodoxas por su alta resistencia a la

desecación. La permanencia de las semillas en el suelo forma los bancos de semillas, y de acuerdo a la retención de su viabilidad en el tiempo pueden ser transitorios o persistentes (Bewley & Black, 1985; Fenner, 2000). La latencia, junto con la longevidad de las semillas influye en la formación y permanencia de los bancos de semillas, y en los ambientes desérticos los bancos de semillas distribuyen el riesgo de que lotes de semillas germinen en condiciones temporales buenas o malas (Fenner, 2000; Sánchez *et al*., 2023).

Otra estrategia que siguen las plantas de zonas áridas está relacionada con la dispersión, ya que a través de este proceso se incrementan las posibilidades de germinación y supervivencia de las plántulas mediante la producción de un gran número de semillas o de estructuras que facilitan su transporte (Sánchez *et al*., 2023; Sánchez-Salas *et al*., 2010).

II.VI Pre acondicionamiento (Priming) de semillas

El pre acondicionamiento de semillas, “priming” en inglés, consiste en preparar fisiológicamente a las semillas para su germinación mediante su tratamiento con compuestos naturales o sintéticos (Jisha *et al*., 2013). Esta técnica involucra la iniciación del metabolismo de la germinación sin llegar a la emergencia de la radícula a través de repetidos ciclos de imbibición y secado de las semillas (Heydecker *et al*., 1973).

Durante el pre acondicionamiento de las semillas ocurren la fase I y II de la germinación impidiendo la entrada a la fase III (Figura 2). De esta forma las semillas tratadas reducen el tiempo para la conclusión de la fase II y con ello el tiempo en que la radícula emerge de la semilla, confiriéndole beneficios como la sincronización de la emergencia de la radícula, el aumento de la tasa de crecimiento y la potenciación de una gran cantidad de semillas para germinar (Pawar & Laware, 2018).

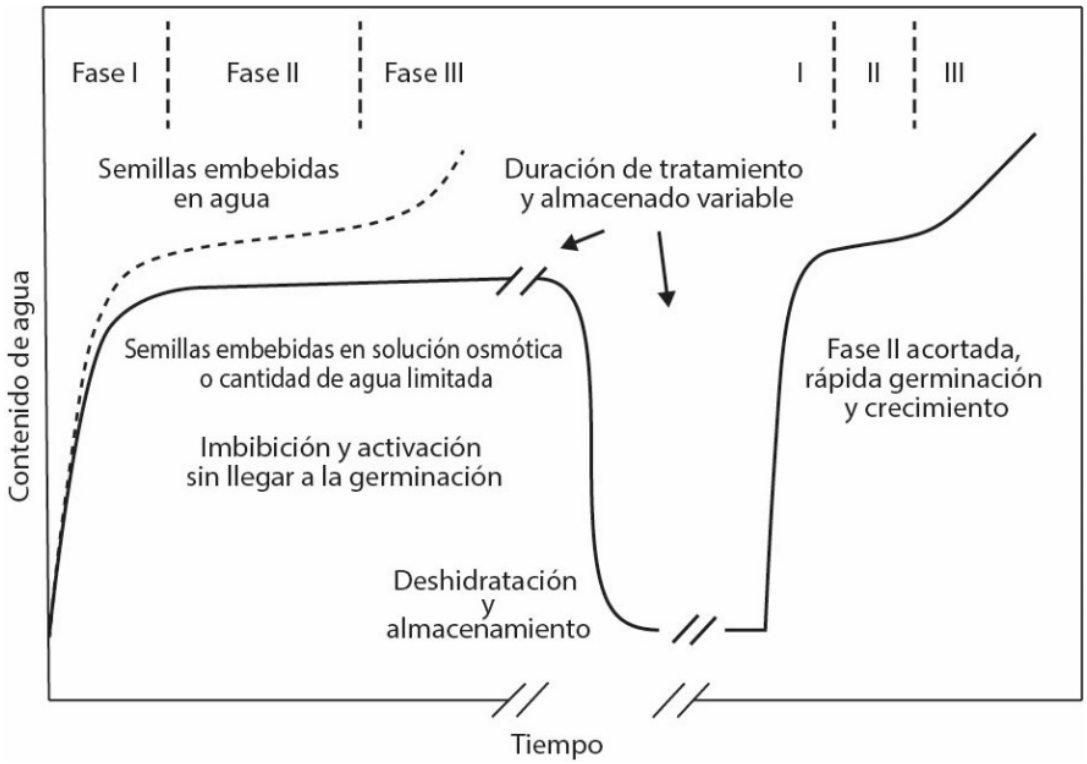

Figura 2. Esquema del proceso de pre acondicionamiento de la semilla a través de las fases de la germinación. Después de que las semillas tratadas son posteriormente embebidas, el adelanto metabólico ganado le permite moverse rápidamente de la fase II a la fase III y completar la germinación, Modificado de Bewley *et al*. (2013b)

La reparación de ADN es una parte clave en el metabolismo previo a la germinación y comienza al inicio de la imbibición que se ve acompañada de una producción alta de especies reactivas de oxígeno (ROS, por sus siglas en inglés de Reactive Oxigen Species) (Paparella *et al*., 2015). Durante el acondicionamiento de las semillas los mecanismos anti oxidantes encargados de disminuir la producción excesiva de ROS actúan por medio del ascorbato peroxidasa, catalasa, superóxido dismutasa y peróxido dismutasa; y compuestos no enzimáticos como el glutatión y ácido ascórbico (Hasanuzzaman & Fotopoulos, 2019) y la acumulación de estos compuestos anti oxidantes pueden ser resultado de la hidratación parcial o como respuesta al agente usado en el tratamiento.

El pre acondicionamiento de semillas induce cambios que facilitan la absorción del agua, por ejemplo, por la acumulación de azúcares que reducen el potencial hídrico de las células facilitando el ajuste osmótico en ambientes

desfavorables (Ibrahim, 2016). Las semillas pre acondicionadas muestran una rápida imbibición debido a una mayor actividad de las acuaporinas, principalmente las proteínas intrínsecas del tonoplasto (TIP's) y proteínas intrínsecas del protoplasma (PIP's) que se encargan del transporte del agua intercelular (Chen *et al*., 2013). A grandes rasgos, el pre acondicionamiento se considera una fuente de estrés que otorga en las semillas una "memoria" de estrés asociada a la acumulación de proteínas de señalización y factores de transcripción que mejoran la respuesta de las plantas a futuras condiciones adversas (Bruce *et al*., 2007). La acumulación de proteínas LEA (por las siglas en inglés de Late Embryogenesis Abundant) durante la maduración de las semillas se asocia a su tolerancia a la desecación. Aunque la concentración de proteínas LEA disminuye durante la geminación y se pierde la tolerancia a la desecación, el pre acondicionamiento de las semillas estimula su re acumulación, como el caso de las dehidrinas, proteínas relacionadas a la protección contra diversos factores como la sequía, heladas, estrés salino y metales pesados (Hanin *et al*., 2011).

Según (Paparella *et al*., 2015) el acondicionamiento de las semillas puede tener diferentes efectos a nivel fisiológico durante la imbibición dependiendo del nivel de hidratación y duración del tratamiento; por ejemplo, si las semillas permanecen sumergidas en agua por mucho tiempo puede provocar anoxia y con ello en la imposibilidad para germinar o en producir una pobre germinación; por otro lado, la sobre desecación de las semillas puede incrementar procesos oxidativos que resultan en la producción de ROS altamente reactivos contra proteínas, ADN y otras macromoléculas.

II.VII Implicaciones ecológicas del acondicionamiento de las semillas en la germinación

Una vez que las semillas maduras se desprenden de la planta madre y llegan al suelo pueden comenzar la germinación inmediatamente o retrasarla por un periodo de tiempo indefinido, formando bancos de semillas (Fenner, 2000). Las semillas que forman bancos en el suelo son sometidas a un ambiente variable de temperatura, potencial hídrico, oxígeno y otros factores que cambian a lo largo del día y en el año

(González-Zertuche *et al*., 2001) que tienen consecuencias fisiológicas en su germinación y establecimiento.

El acondicionamiento de semillas tiene importantes implicaciones ecológicas al reducir el tiempo necesario para completar la germinación, otorgando una ventaja para el establecimiento de plántulas en comparación con semillas no sometidas al fenómeno de pre acondicionamiento (Adams, 1999). Estas ventajas están relacionadas con un uso más eficiente de los recursos disponibles necesarios para el desarrollo de las plántulas (Lima & Meiado, 2018) y su resistencia adquirida a factores de estrés abiótico (Chen & Arora, 2013; Saha *et al*., 2022). De acuerdo con Ren & Tao (2003) cualquier estrategia que reduzca el tiempo de espera entre el inicio de la imbibición de la semilla y la germinación es crítico para el exitoso reclutamiento de plántulas, especialmente en las semillas de especies desérticas, donde los patrones de precipitación variable juegan un papel clave. Esto sugiere que el fenómeno del acondicionamiento de semillas se presenta como una respuesta fisiológica natural ante las condiciones fluctuantes de su entorno (González-Zertuche *et al*., 2001), siendo ecológicamente ventajoso para aquellas semillas que logren resistirlas, especialmente en aquellas que forman bancos de semilla en el suelo.

Se ha observado que el entierro de semillas en el suelo puede marcar una diferencia en la permeabilidad de las semillas en la sincronía y tiempo de germinación de *Dodonea viscosa* (Benítez-Rodríguez *et al*., 2014) acelerando la germinación de *Castilleja tenuiflora* y *Penstemon roseus* (Belmont *et al*., 2018), o disminuyendo la capacidad germinativa de *P. roseus*. Otros estudios, como los realizados por González-Zertuche *et al*., (2001) y Gamboa-deBuen, *et al*. (2006) han detectado la síntesis y actividad proteica similares en semillas enterradas y semillas acondicionadas reportadas para otras especies.

II.VIII Acondicionamiento de semillas en cactáceas

Las plantas xerófitas desarrollan adaptaciones que les permiten soportar largos periodos de sequías y aprovechar el agua temporalmente disponible de forma inmediata para que las semillas germinen (Sánchez-Salas *et al*., 2010). Las semillas de los cactus experimentan periodos de hidratación y deshidratación en el suelo

propios de los patrones de precipitación de los ambientes desérticos por lo que es probable que pasen por un proceso de acondicionamiento. Sin embargo, hasta el momento existe poca evidencia acerca de qué tan general es este rasgo, ya que los pocos estudios existentes abordan solo un pequeño número de especies (Contreras-Quiroz *et al*., 2016a).

De acuerdo con Dubrovsky, (1998), muchas cactáceas germinan sobre la superficie del suelo, sin embargo, una vez que las semillas son hidratadas, rápidamente pierden humedad por las condiciones naturales en las que estas plantas existen. Al fenómeno de resistencia de las semillas a repetidos ciclos de humedad y secado sin sufrir daños y que logran germinar en condiciones de estrés, lo denominó como “memoria de hidratación”.

Estudios documentados en cactáceas, como los llevados a cabo por Dubrovsky, (1996, 1998) en semillas de *Stenocereus thurberi*, *Ferocactus peninsulae* y *Stenocereus gummosus* revelaron un aumento en la velocidad de germinación y en la supervivencia de sus plántulas en semillas sometidas a ciclos de hidratación y deshidratación en comparación con aquellas no tratadas. Además, observó que las semillas tratadas con hidratación discontinua tuvieron un mayor porcentaje de germinación que aquellas con hidratación constante. Desde entonces, resultados similares se han observado en estudios posteriores (Cuadro 1) como los de (Sánchez-Soto *et al*., 2005) con la disminución en los tiempos de germinación; mayor uniformidad de la germinación, supervivencia, y longitud y masa de las plántulas obtenidas (Bautista, 2007); menor tiempo de germinación (Santini *et al*., 2017); mayor germinación, velocidad de germinación y menor tiempo de germinación al aplicar 1, 2 o más ciclos de hidratación (Contreras-Quiroz, *et al*., 2016a; Contreras-Quiroz, *et al*., 2016b; Rito *et al*., 2009); así como inducción a la resistencia al estrés hídrico y salino en tratamientos con soluciones de bajo potencial hídrico (Lima & Meiado, 2017); o en combinación del efecto de pretratamientos de temperatura (Monsalvo-Reyes *et al*., 2019).

Otros estudios se han enfocado en esclarecer los procesos moleculares de los ciclos de hidratación y deshidratación en las semillas, así (Santini & Martorell,

2013) demostraron que este fenómeno naturalmente expresa patrones proteicos de la germinación similares a las que se encontraron en semillas tratadas en laboratorio. Similarmente (López-Urrutia *et al*., 2014) determinaron la existencia de mecanismos de ARN y estabilidad proteica que actúan en las semillas de manera diferente en condiciones de germinación normal y en condiciones de hidratación discontinua, sugiriendo que la respuesta de las semillas se relaciona con procesos metabólicos estrechamente ligados a variables ambientales similares a aquellas que regulan la latencia de las semillas.

Estos estudios resaltan la importancia en la investigación sobre la fisiología de la germinación y sus alteraciones en ambientes estacionales, ya que nos permiten generar estrategias para el mantenimiento de los recursos forestales propensos de explotación y prevención de la pérdida de biodiversidad en estos ecosistemas.

Cuadro 1. Tratamientos de priming por ciclos de hidratación y deshidratación en cactáceas.

Referencia	Especie	Tratamientos	Resultados
Dubrovsky, (1996)	*Stenocereus thurberi* *Pachycereus pecten-aboriginum* *Ferocactus peninsulae var. townsedianus*	3 y 6h -HD; 12, 24, 48, 72h, 80h -HD; 4d -DH. 0, 1, 2 o 3 ciclos (24h HD/4d DH)	% final de germinación mayor en *P. pecten-aboriginum* y *F. peninsulae* TMG menor en todas las especies
Dubrovsky, (1998)	*Ferocactus peninsulae* *Stenocereus gumosus*	Regímenes de humedad diferentes en diferentes ciclos de hidratación y deshidratación	% final de germinación mayor
Sánchez Soto *et al*., (2005)	*Mammillaria mazatlanensis* *Stenocereus alamosensis* *Stenocereus thurberi var. thurberi*	0, 10, 20 ciclos -HD y DH, donde 1 ciclo = 8h HD/16d DH.	% final de germinación sin cambios significativos en las especies TMG menor en *S. alamosensis* y *S. thurbery* en 10 y 20 ciclos TMG mayor en *M. mazatlanensis* en 10 y 20 ciclos
Bautista, (2007)	*Echinocactus platyacanthus* *Myrtillocactus geometrizans* *Neobuxbaumia tetetzo* *Mammillaria lanata* *Mammillaria solisioides*	0, 1 y 2 ciclos de HD y DH dónde 1 ciclo = 6h HD / 3h DH. 0, 1, 2 y 3 ciclos de HD y DH donde 1 ciclo* = 3h HD / 1h DH.	Respuestas variables dependiendo de la especie y tratamiento: % final de germinación mayor en 1 ciclo en *E. platyacanthus*; 2 ciclos en *M. geometrizans* y *M. lanata;* 1 y 2 ciclos en *M. solisioides* y control en *N. tetetzo*. % final mayor en *N. tetetzo*, *M. geometrizans* y *M. lanata* en 1 ciclo*; control* y 3 ciclos* en *E. platyacanthus,* sin cambios en las demás especies* TMG menor en 2 ciclos en todas las especies. TMG menor en 3 ciclos* en todas las especies germinación uniforme Supervivencia variable por tratamiento
Rito *et al*., (2009)	*Cereus jamacaru ssp.jamacaru*	0, 6, 12, 24 y 48 h -HD; 24h -DH 0, 1, 2, 3 y 4 ciclos de HD y DH donde 1 ciclo =24h HD / 24h DH.	% final de germinación mayor en 12h de imbibición, sin cambios significativos en TMG y velocidad media de germinación Respuesta variable dependiendo el número de ciclos de HD-DH % final de germinación mayor en 2 ciclos, TMG menor en 3 ciclos, mayor velocidad media de germinación en 3 ciclos
Santini & Martorell, (2013)	*Mammillaria hernandezii*	0, 2, 3, 4 ciclos de HD-DH donde 1 ciclo = 4D HD/ 2d DH.	Perfiles proteicos similares en priming natural y artificial TMG menor en 2, 3 y 4 ciclos % final de germinación mayor en 4 ciclos
López-Urrutia *et al*., (2014)	*Ferocactus peninsulae var. townsedianus*	Múltiples ciclos de hidratación de 24h HD / 4d DH y 1 ciclo = 72h HD / 4, 15, 72d DH.	TMG menor % final de germinación sin cambios significativos
Contreras-Quiroz, *et al*., (2016b)	*Atriplex canescens* *Cucurbita foetidissima* *Echinocactus platyacanthus* *Ferocactus pilosus* *Lepidium virginicum* *Lesquerella berlandieri* *Nassella tenuissima* *Sartwellia mexicana* *Yucca filifera*	0, 1 ciclo (24h HD/ 5d DH), 3 ciclos (24h HD/ 5d DH) y 1 ciclo* (72h HD / 5d DH)	Respuestas variables dependiendo de la especie y tratamiento: % de germinación mayor en *F. pilosus* y *L. virginicum* en 3 ciclos; 1 ciclo* en *N. tenuissima* y *E. platyacanhus*; y 1 ciclo en *F. pilosus*, *Y. filifera* y *C. foetidissima* TMG menor en 3 ciclos en todas las especies excepto en *N. tenuissima* que fue en el control
Contreras-Quiroz, *et al*., (2016a)	*Gymnocalycium capillense* *Parodia mammulosa* *Echinopsis candicans* *Gymnocalycium bruchii* *Gymnocalycium mostii* *Gymnocalycium qehlianum* *Gymnocalycium monvillei* *Echinocactus platyacanthus* *Ferocactus pilosus*	0, 1 ciclo (24h HD/ 5d DH), 3 ciclos (24h HD/ 5d DH) y 1 ciclo* (72h HD / 5d DH)	Respuestas variables dependiendo de la especie: % final de germinación mayor en *E. platyacanthus* en 1 ciclo*; *G. monvillei* en 1 ciclo* y 1 ciclo; *E. candicans*, *F. pilosus* y *G. mostiii* en 3 ciclos; *G. qehlianum* en 1 y 3 ciclos; control en *G. bruchii*, *G. capillense* y *P. mammulosa* TMG menor en 3 ciclos en *E. platyacanthus* y *F. pilosus*; 1 ciclo en *G. bruchii*; y 1 ciclo* en las demás especies
Santini *et al*., (2017)	*Echinocereus engelmannii* *Ferocactus hamatacanthus*	0, 1, 2 y 3 ciclos de HD- DH donde 1 ciclo = 4d HD / 1d DH	% final de germinación menor en *E. engelmanii* en 3 ciclos, sin cambios significativos en *F. hamatacanthus* TMG menor en *E.* engelmanii en 3 ciclos; 2 ciclos en *F. hamatacanthus*
Lima & Meiado, (2017)	*Pilosocereus catingicola ssp.* *Salvadorensis*	0,1, 2 y 3 ciclos al 25, 50 y 75 % HD / 48h DH PEG 6000 y NaCl (potencial osmótico de 0, -.1, -.3, -.6 y -.9 Mpa)	Respuesta variable al estrés hídrico y salino, tmg y % final de germinación dependiendo la población: TMG mayor en condiciones de estrés hídrico, menor en estrés salino % final de germinación variable
Monsalvo-Reyes *et al*., (2019)	*Echinocactus grusonii* *Ferocactus clausen* *Ferocactus peninsulae* *Ferocactus pilosus* *Ferocactus recurvus*	0 y 1 ciclo de HD-DH (3d HD/ 4d DH) temperatura de germinación 15, 25 y 35 °C	Respuestas variables dependiendo de la especie y temperatura % final de germinación mayor a 25 °C y en el control en todas las especies TMG menor en *F. pilosus*, *F. clausen*¸*F. recurvus* y *F. peninsulae* a 35° C en el control; en 1 ciclo a 25°C en *F, pilosus*

h= horas; d= días; HD= hidratación; DH= deshidratación; TMG= tiempo medio de germinación; Mpa= Mega pascales.

III. Hipótesis

III.I Hipótesis general

Se prevé que los ciclos de hidratación y deshidratación alteren el comportamiento de la germinación de *Echinocactus platyacanthus, Ferocactus histrix* y *Ferocactus latispinus,* así como el desarrollo de sus plántulas debido al efecto de la "memoria de hidratación".

III.II Hipótesis particulares

Consideramos que las semillas tratadas por ciclos de hidratación y deshidratación aumenten su porcentaje final de germinación y disminuya el tiempo necesario para que esta ocurra, en contraste con las semillas no tratadas.

Esperamos que el número de ciclos de hidratación y deshidratación pueden tener un efecto acumulativo de mejora en el porcentaje final de la germinación y velocidad de la germinación.

Esperamos que las semillas tratadas y que logren germinar desarrollen plántulas con mayor vigor como una respuesta mejorada a condiciones de estrés abiótico.

IV. Objetivos

IV.I Objetivo general

- Evaluar la germinación de las semillas de *Echinocactus platyacanthus*, *Ferocactus latispinus* y *Ferocactus histrix* sometidas a ciclos de hidratación y deshidratación, así como sus efectos en el desarrollo plantular.

IV. II Objetivos específicos

- Cuantificar el efecto de los ciclos de hidratación y deshidratación sobre el tiempo de germinación y porcentaje final de la germinación.
- Comparar las diferencias en la respuesta germinativa de acuerdo al número de ciclos de hidratación-deshidratación a las que se someten las semillas
- Examinar el efecto de los ciclos de hidratación y deshidratación en el vigor plantular.

V. Materiales y método

V.I Especies de estudio

Echinocactus platyacanthus (Figura 5) se distribuye en Coahuila, Guanajuato, Hidalgo, Nuevo león, Oaxaca, Puebla, Querétaro, San Luís Potosí, Tamaulipas y Zacatecas (Guzmán *et al*., 2003). Crece de forma globosa hasta los 2m de altura y 80 cm de diámetro. El tallo posee numerosas costillas gruesas con areolas contiguas. Tiene 8 a 10 espinas radiales y 4 espinas centrales gruesas y estriadas transversalmente. Sus flores amarillas tienen numerosas escamas. El fruto de 5 a 7 cm de largo, es seco y cubierto con lana. Las semillas de 25 mm de largo y color negro brillante (Bravo-Hollis & Sánchez-Mejorada, 1991). La floración ocurre todo el año, aunque es más intensa de mayo a agosto, el desarrollo de frutos tarda seis semas pudiendo permanecer varios meses en la planta madre (Eguiarte & Scheinvar, 2008).

Figura 5. A) Ejemplar con frutos; B) Semillas de *Echinocactus platyacanthus* (fotos del autor)

Ferocactus histrix (Figura 4) se distribuye en los estados de Aguascalientes, Durango, Guanajuato, Hidalgo, Puebla, Querétaro, y Zacatecas, es de forma globosa hasta cerca de 1m de altura y 50 cm de diámetro; areolas con 8 o más espinas radiales gruesas, ligeramente curvas y amarillas con tonos rojizos en la base, la espina central es recta o ligeramente curvada. Las flores amarillas de 2 a 3.5 cm de largo y ancho. Sus frutos son jugosos comestibles y de 2 cm de diámetro y contienen

semillas de color castaño oscuro de 1mm de largo (Bravo-Hollis & Sánchez-Mejorada, 1991).

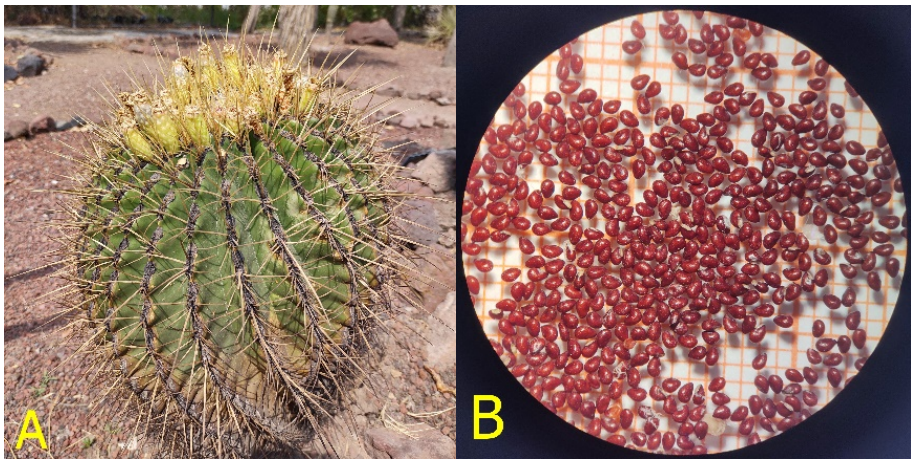

Figura 4. A) Ejemplar con frutos; B) Semillas de *Ferocactus histrix* (fotos del autor)

Ferocactus latispinus (Figura 3) es una cactácea mexicana con distribución en los estados de Aguascalientes, Ciudad de México, Guanajuato, Hidalgo, Jalisco, Puebla, Querétaro, San Luis Potosí, Tlaxcala y Zacatecas (Arias *et al*., 2005). Crece de forma globosa-deprimida de hasta 30cm de alto y 40cm de diámetro. Las areolas presentan de 9 a 15 espinas radiales de color blanco hasta amarillento oscuro o marrón rojizo. Posee 4 espinas centrales de color marrón rojizo oscuro o ámbar, y una espina central inferior descendente, de 50 mm de largo, curvada a ganchuda. Las flores son purpura-rosadas en las plantas con espinas marrón rojizas o blanco amarillentas en las plantas con espinas color ámbar, de 4cm de largo y ancho, estigmas amarillos. El fruto es ovoide, de color purpura rojizo, de 25 mm de largo y 18 mm de diámetro, jugoso, cubierta de escamas. La semilla es de 1.5 a 1.8mm de ancho, marrón oscuro a negro, lustrosa (Pilbeam & Bowdery, 2005). Habita preferentemente en planicies con pastizales (Bravo-Hollis & Sánchez-Mejorada, 1991), florece de septiembre a noviembre, el desarrollo de frutos se extiende hasta marzo (González Águila, 2009).

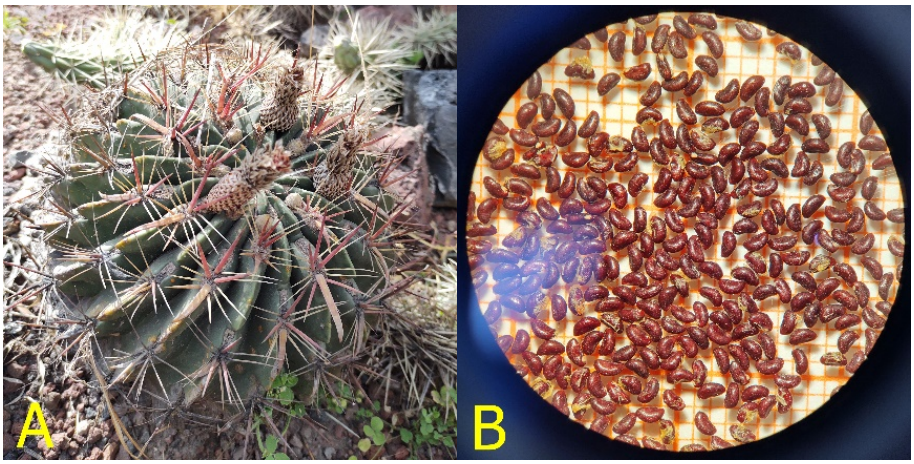

Figura 3. A) Ejemplar con frutos; B) Semillas de *Ferocactus latispinus* (fotos del autor)

V.II Beneficio y almacenamiento de semillas

Se obtuvieron semillas de *E. platyacanthus, F. histrix* y *F. latispinus* a partir de ejemplares del cactario de la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza de la UNAM. Para ello, se colocaron bolsas hechas de tul a cuatro ejemplares de *F. latispinus*, 3 ejemplares de *F.histrix* y uno de *E. platyacanthus* para el resguardo de los frutos durante su desarrollo. La recolección de los frutos fue realizada durante el periodo de febrero a abril de 2023 una vez que alcanzaron la madurez, misma que se determinó por el cambio de tamaño y coloración, así como por su facilidad para desprenderse de la planta madre. Los frutos maduros fueron resguardados en bolsas de papel encerado a temperatura ambiente para su posterior beneficio. El beneficio se realizó con la extracción manual de las semillas de los frutos, se contabilizaron las semillas contenidas en algunos frutos y se almacenaron en bolsas de papel encerado con los datos de especie y fecha de colecta.

V.III Tratamientos de hidratación y deshidratación

Se emplearon 240 semillas por especie, repartidas en 3 lotes de 20 semillas para cada tratamiento, el tiempo de hidratación y deshidratación se definió de acuerdo con las observaciones de Dubrovsky, (1996) que consiste de un ciclo de 24 horas de hidratación y 4 días de deshidratación. El número de ciclos definidos para los

tratamientos fue de 0 (control) 1, 2, y 3 ciclos para determinar si existe un efecto acumulativo en la germinación.

V.IV Acondicionamiento natural

Paralelamente a los tratamientos de hidratación y deshidratación se realizó un tratamiento de acondicionamiento natural tomando como consideración el método descrito por González-Zertuche *et al*., (2001). Para ello se emplearon 180 semillas repartidas en tres lotes de 20 semillas (60 por especie) y se guardaron en bolsas de nylon que fueron enterradas bajo una capa de 3 cm de suelo durante 30 días en el cactario de la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, se registraron los datos de temperatura y precipitación durante el tiempo de entierro de acuerdo a lo reportado por la Red Universitaria de Observatorios Atmosféricos de la UNAM. Posteriormente las semillas fueron desenterradas y secadas a temperatura ambiente. Las semillas una vez desenterradas junto con las semillas tratadas en los ciclos de hidratación y deshidratación en laboratorio fueron empleadas para evaluar la germinación y desarrollo plantular.

V.V Pruebas de germinación

Las pruebas de germinación de todos los tratamientos se realizaron en cajas Petri de 100x15 mm desinfectadas en una solución de cloro al 10% y papel filtro sobre una cama de algodón humedecido con 10 mL de agua destilada y se mantuvieron en condiciones de sombra en el invernadero de la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza donde se registró la germinación diaria durante 30 días. La germinación se consideró como el momento de la ruptura de la testa y emergencia de la radícula. Durante el periodo de germinación se registró la temperatura y humedad relativa del invernadero con la ayuda de un data logger digital Sensor Blue Modelo W508.

V.VI Trasplante

Al finalizar el periodo de germinación las semillas germinadas fueron trasplantadas a charolas plásticas preparadas con tierra negra y tepojal (1:1 v/v) previamente identificadas para cada tratamiento y se mantuvieron en condiciones de invernadero para su desarrollo. Al término del periodo de germinación (previo al trasplante) y posterior a los 60 días de desarrollo plantular se tomaron fotografías con escala de

referencia para obtener la longitud del tallo y la raíz, así mismo se tomaron muestras aleatorias de 5 plántulas para registrar el peso fresco en una balanza analítica Ohaus XP85. Después de los 60 días de desarrollo plantular se registró el número de ejemplares vivos.

Se empleó la Tasa de crecimiento relativo como parámetro para evaluar el desarrollo plantular, donde:

Tasa relativa de crecimiento relativo: $TCR = \ln W_2 - \ln W_1 / t_2 - t_1$

Expresada como crecimiento en términos de una tasa de crecimiento en masa seca por unidad de masa (Hunt, 1990),dónde W_2 y W_1son la masa medida en los tiempos t_2 y t_1 respectivamente. Para este experimento se hizo un ajuste en favor de la preservación del material evitando procedimientos destructivos, por lo que se utilizó el peso fresco. El crecimiento de las plántulas obtenido fue sometido a un ANOVA de medidas repetidas para revelar si existieron diferencias en la longitud de las plantas al final del intervalo de tiempo, lo cual nos dio una idea sobre el efecto de los tratamientos de pre acondicionamiento en el vigor de las plantas por especie.

V.VII Análisis estadísticos

Los análisis estadísticos se realizaron en R Core Team (2020) a través del entorno de RStudio Team (2020). Se realizó un análisis “tiempo al evento” con el paquete “drcte” (Onofri *et al*., 2022) con el cual se obtuvieron las curvas de germinación para cada tratamiento por especie. Este modelo sigue una distribución logarítmica-logística considerando como evento la germinación durante el tiempo del ensayo, usando los datos de germinación diaria como variable de respuesta sin transformación previa mediante la fórmula:

$$G(t) = \frac{d}{1 + \exp\{b[\log(t) - \log(e)]\}}$$

Dónde G es la fracción de semillas germinadas en el tiempo t; d es la fracción de semillas germinable; e es el tiempo medio de germinación para la fracción de semillas germinables y b es la pendiente alrededor del punto de inflexión. De manera práctica

describe el comportamiento biológico de la germinación en tres parámetros: capacidad velocidad y uniformidad de la germinación.

Los porcentajes finales de germinación fueron previamente transformados al arcoseno (Zar, 2010) para realizar un análisis de varianza y comprobar si había diferencia entre los tratamientos.

Se calcularon diferentes índices para las pruebas de germinación con el uso del paquete “germinationmetrics” (Aravind *et al*., 2022) con los cuales se realizó un análisis de correlación para seleccionar los índices adecuados (Cuadro 2) para realizar un análisis de componentes principales a través del paquete “FactoMineR” (Lê *et al*., 2008) para reconocer patrones de comportamiento entre los diferentes tratamientos.

Cuadro 2. Índices de germinación seleccionados para examinar el comportamiento de la germinación en los diferentes tratamientos.

Valor	Índice	Detalles	Unidad	Medidas
Tg	Tiempo de la última germinación	$T_g = \max\{T_i : N_i \neq 0\}$	Tiempo	Tiempo de germinación
T50F	Tiempo medio de germinación (Farooq)	$t_{50} = T_i \frac{(\frac{N}{2} - N_i)(T_j - T_i)}{N_j - N_i}$	Tiempo	Tiempo de germinación
MGT	Índice de emergencia	$\bar{T} = \frac{\sum_{i=1}^{k} N_i - T_i}{\sum_{i=1}^{k} N_i}$	Tiempo	Tiempo de germinación
CVG	Coeficiente de velocidad de la geminación	$CVG = \bar{V} \times 100$	%Tiempo^{-1}	Tasa de germinación
Timsons	Índice de Timson	$\sum k = \sum_{i=1}^{k} G_i$	Porcentaje %	Mixto
GIndex	Índice de germinación (Melville)	$GI = \sum_{i=1}^{k} \frac{\lvert (T_k - T_i) N_i \rvert}{N_t}$	Tiempo	Mixto
PV	Valor pico	$PV = max(\frac{G_1}{T_1}, \frac{G_2}{T_2}, \ldots \frac{G_k}{T_k})$	% Tiempo^{-1}	Mixto
GV_C	Valor de la germinación	$GV = PV \times MDG$	%^{2} Tiempo^{-2}	Mixto
GSyn	Sincronía de la germinación	$Z = \frac{\sum_{i=1}^{k} C_{N_i,2}}{C_{\sum N_i,2}}$	Sin unidad	Sincronía de germinación
GU	Incertidumbre de la germinación	$\bar{E} = \sum_{i=1}^{k} f_i \log_2 f_i$	bit	Sincronía de germinación

VI. Resultados

VI.I Acondicionamiento natural Vs acondicionamiento en invernadero

Durante el acondicionamiento natural de 30 días se presentaron al menos 3 periodos de precipitación separados por periodos de 3 a 4 días sin precipitación (Figura 6); estas condiciones simularon un tratamiento de 3 ciclos de hidratación - deshidratación. Después del periodo de acondicionamiento natural y el desentierro de las semillas no hubo indicios de germinación en ninguna de las especies.

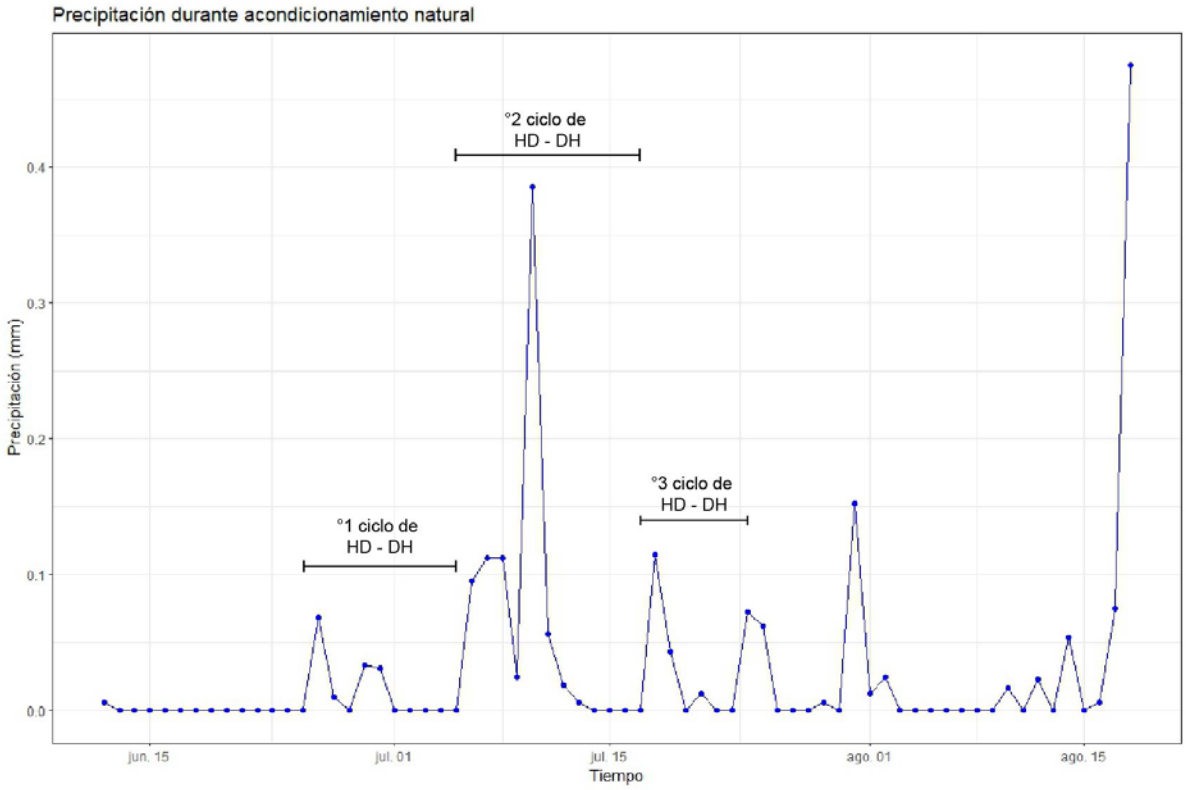

Figura 6. Condiciones de precipitación media durante acondicionamiento natural.

Las temperaturas registradas durante el periodo de acondicionamiento natural y la posterior germinación en invernadero se muestran en la figura 7. Si bien la temperatura no fue una variable experimental en los tratamientos de hidratación y deshidratación, estas mantuvieron una temperatura media de 20.1±2 °C en campo y 24.3±3 °C en invernadero por lo que se pueden considerar homologas tanto para las

condiciones de pre acondicionamiento de forma natural como para las semillas tratadas en laboratorio, así como de germinación en ambos casos.

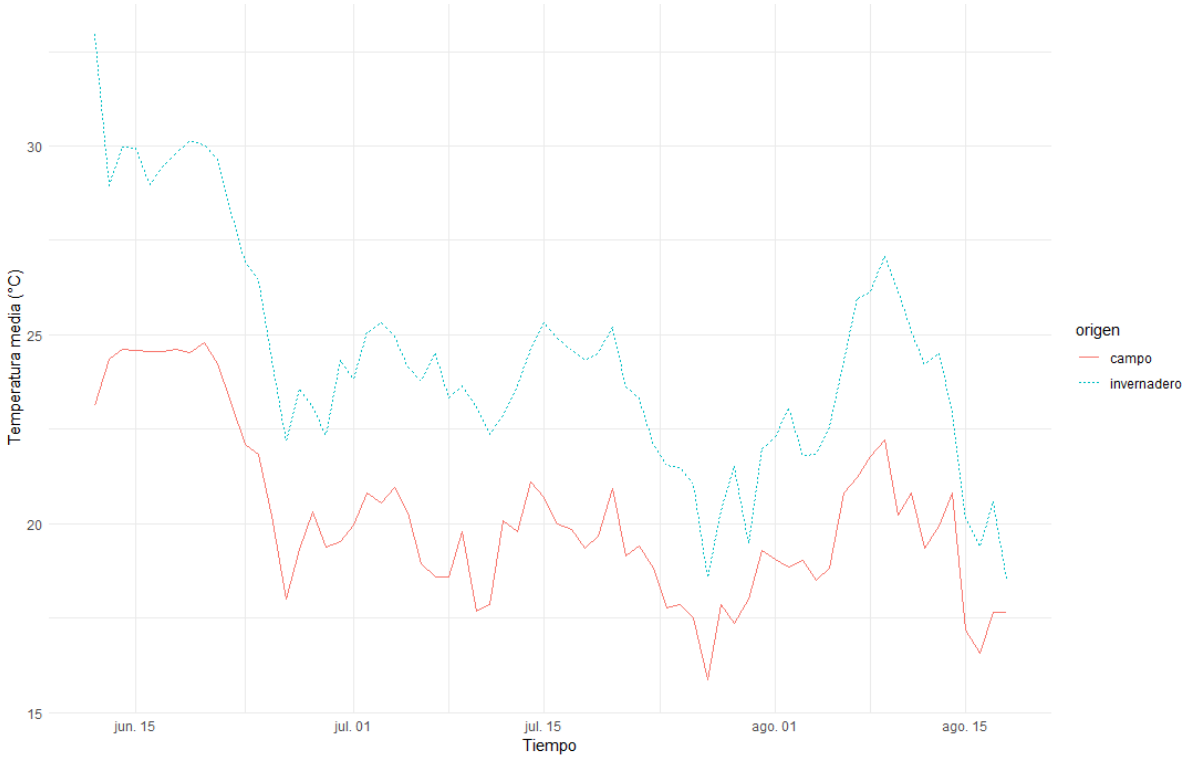

Figura 7. Condiciones de temperatura media durante acondicionamiento natural y en invernadero.

VI.II Porcentaje final de la germinación

Se registró un aumento en el porcentaje final de la germinación en *Ferocactus histrix* al aumentar el número de ciclos de hidratación y deshidratación, mientras que en *Echinocactus platyacanthus* y *Ferocactus latispinus* mantuvieron porcentajes de germinación similares en todos los tratamientos (Figura 9 y 10). Sin embargo, el ANOVA de una vía no mostró diferencias significativas en el porcentaje final de la germinación entre los tratamientos para ninguna especie: *E. platyacanthus* (F = 0.625; p = 0.665), *F. histrix* (F = 1.328; P = 0.325) y *F. latispinus* (F = 1.167; P = 0.382). Por otro lado, el ANOVA de dos factores mostró diferencias significativas en el porcentaje final de la germinación por especie (F = 4.105; P = 0.027), pero no entre los tratamientos (F = 0.794; P = 0.5385), ni en la interacción entre ambos (F =1.252;

P = 0.3046). Las diferencias encontradas por especie se presentaron únicamente entre *F. histrix* con *F. latispinus* (P = 0.034).

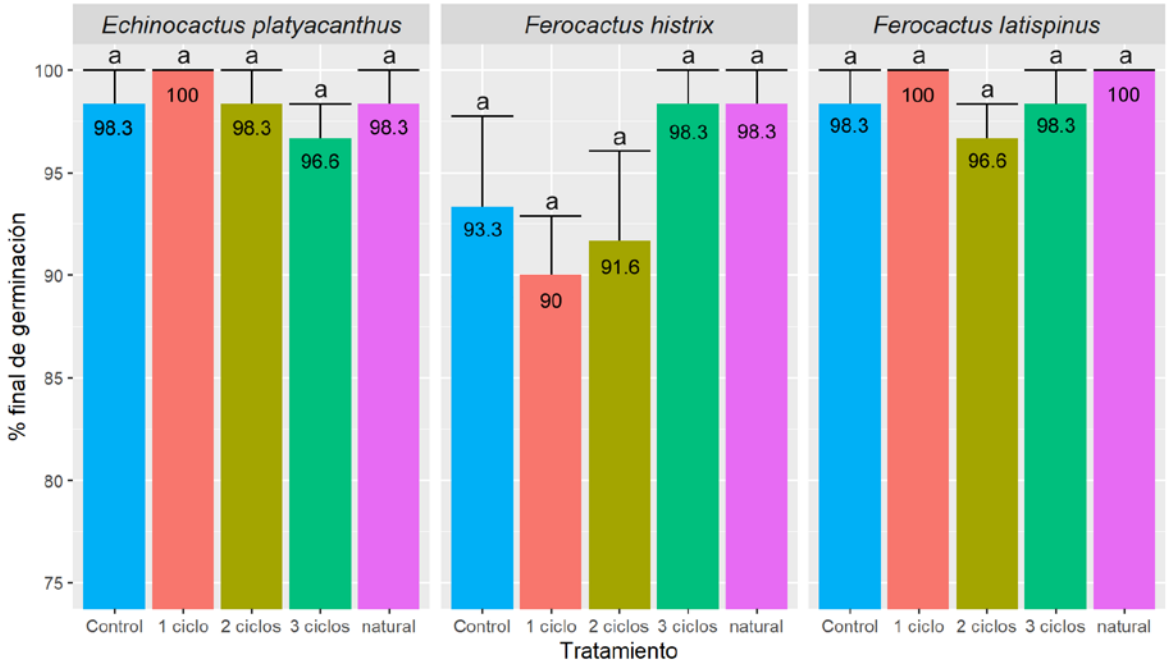

Figura 9. Porcentaje final de germinación por especie y tratamiento (media ± desv.est)

Las curvas de germinación (Figura 10) muestran diferencias en el comportamiento de la germinación de acuerdo al número de ciclos de hidratación y deshidratación al que fueron sometidas las semillas. Las tres especies mostraron una germinación más rápida con forme aumentaron los ciclos de hidratación y deshidratación (HD-DH), sin embargo, el tratamiento natural retrasó la germinación en *Echinocactus platyacanthus* en tres días respecto al control y *Ferocactus latispinus* en dos días respecto al control. En *Ferocactus histrix* la diferencia en las curvas de germinación fue más contrastante, donde el tratamiento natural presentó una germinación más rápida que los tratamientos de control, uno y dos ciclos de HD-DH.

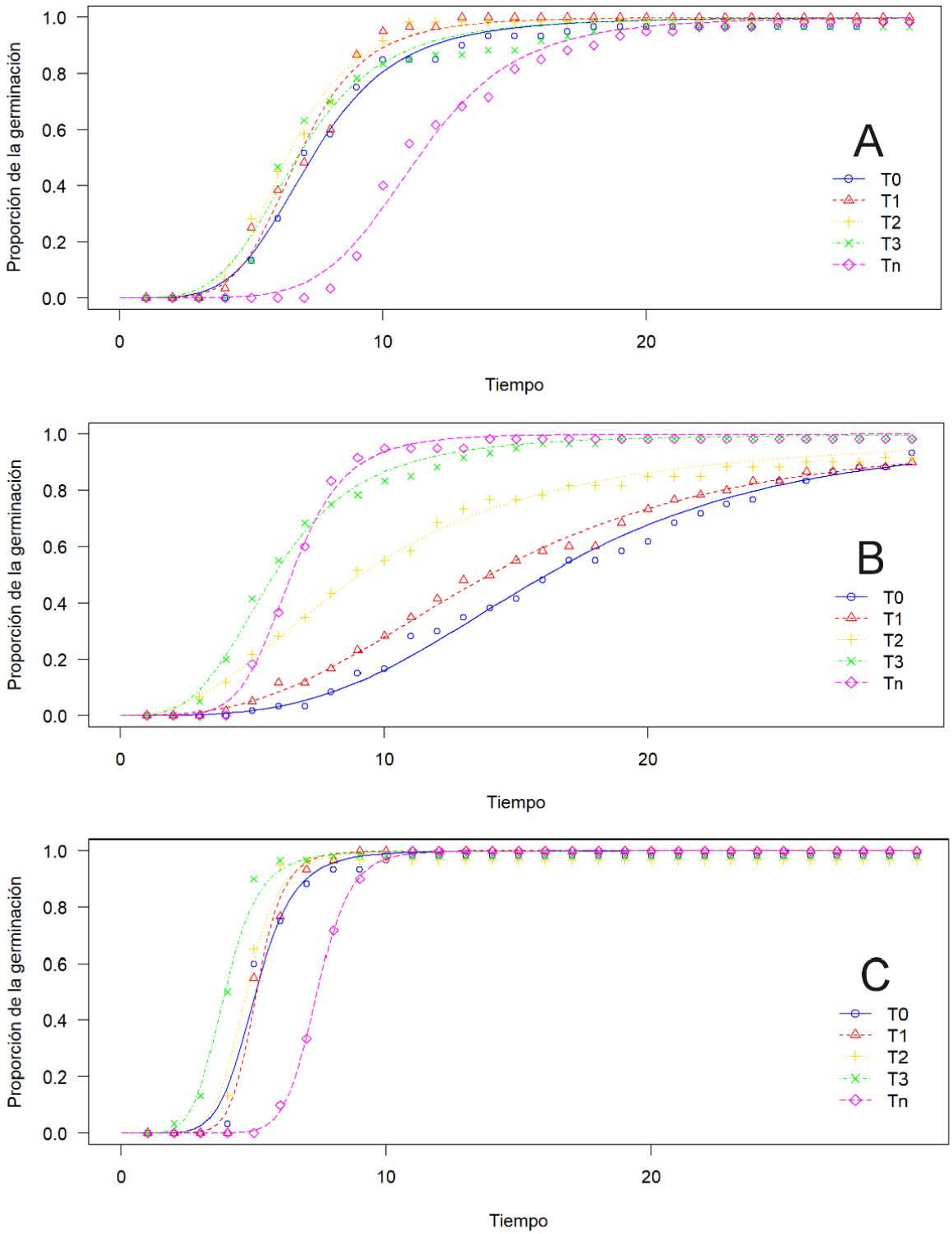

Figura 10. Gráficas de germinación acumulada para cada tratamiento de pre acondicionamiento de A) *Echinocactus platyacanthus*, B) *Ferocactus histrix* y C) *Ferocactus latispinus* en T0: control; T1: 1ciclo HD-DH; T2:2 ciclos HD-DH, T3:3 ciclos HD-DH y Tn: natural.

VI.III Tiempo medio de la germinación

El tiempo para que el 50% de las semillas de cada tratamiento germinara en las especies estudiadas ocurrió en los primeros 5 días después de la siembra y disminuyó conforme aumentaron los ciclos de HD-DH de 0.6 a 1.13 días en *Ferocactus latispinus* y *Echinocactus platyacanthus* respecto al control. La mayor disminución en el tiempo medio de la germinación se observó en *Ferocactus histrix* (Figura 10, Anexo A1), disminuyendo hasta en 10 días con el tratamiento de 3 ciclos de HD-DH respecto al control y fue la única especie con un tiempo menor de germinación en el tratamiento natural, es decir, los tratamientos de pre acondicionamiento disminuyeron el tiempo necesario para completar la fase II de la germinación.

El ANOVA de una vía mostró que hubo diferencias significativas en el tiempo medio de la germinación de acuerdo al tratamiento de acondicionamiento en las tres especies, *Echinocactus platyacanthus* ($F = 7.786$, $P = 0.00406$); *Ferocactus histrix* ($F = 14.38$, $P = 0.000375$) y *Ferocactus latispinus* ($F = 42.42$, $P = 3.06x10^{-6}$). En las tres especies se observó una reducción en los tiempos medios de germinación a medida que aumentaron los ciclos de hidratación y deshidratación (Figura 11), sin embargo, *Echinocactus platyacanthus* y *Ferocactus latispinus* mostraron un aumento en el tratamiento natural.

El ANOVA de dos factores mostró diferencias significativas en el tiempo medio de la germinación entre las especies ($F = 48.25$, $P = 4.22x10^{-10}$), los tratamientos ($F = 13.35$, $P = 2.32x10^{-6}$) y la interacción entre ambos ($F = 13.81$, $P = 3.67x10^{-8}$). La prueba de comparaciones múltiples de Tukey indicó que por especie hubo diferencias entre *Ferocactus histrix* con *Echinocactus platyacantus* ($P = 5.85x10^{-5}$) y *F. latispinus* ($P < 0.05$), y entre *F. latispinus* con *E. platyacanthus* ($P = 1.28x10^{-4}$). Las diferencias mostradas por tratamiento se encontraron en los de 3 ciclos y 1 ciclo de HD-DH; 3 ciclos de HD-DH y control; 3 ciclos de HD-DH y natural; y entre los tratamientos de control y 2 ciclos de HD-DH.

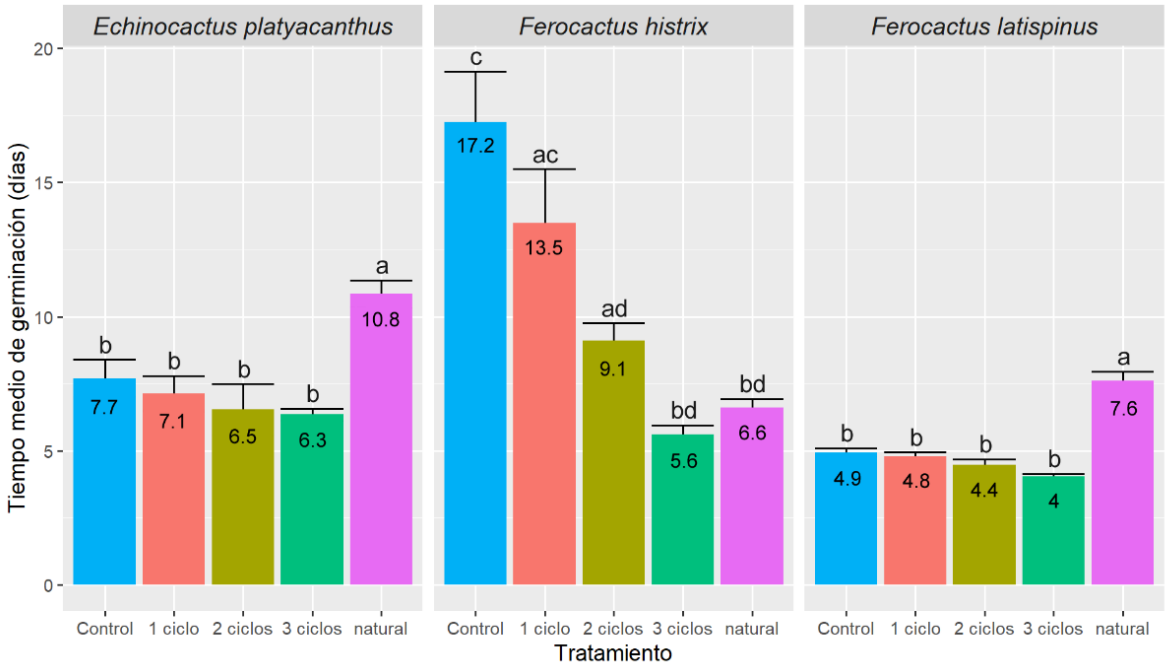

Figura 11. Tiempo medio de germinación por especie y tratamiento (± desv.est)

VI.IV Tasa de crecimiento relativo y longitud de las plántulas

La tasa de crecimiento relativo en términos de ganancia en masa fresca en las plántulas mostró un incremento en *Echinocactus platyacanthus* y *Ferocactus latispinus* cuando las semillas fueron tratadas en 1 ciclo de HD-DH y disminuyó progresivamente a medida que aumentaron los ciclos, siendo el tratamiento natural la que tuvo menor crecimiento (Figura 12), *Ferocactus histrix* tuvo una tasa de crecimiento relativo constante entre los tratamientos de HD-DH, aunque fueron menores en los de 1 y 2 ciclos.

Para la tasa de crecimiento relativo a los 60 días de desarrollo no se encontraron diferencias para ninguno de los tratamientos en *Echinocactus platyacanthus* (F = 1.152, P = 0.269) y *Ferocactus histrix* (F = 2.084, P = 0.158) pero si en *Ferocactus latispinus* (F = 3.581, P = 0.0463). La prueba de comparaciones múltiples de Tukey indicó que las diferencias se encontraron en el tratamiento de 1 ciclos de HD-DH contra el tratamiento natural. Las gráficas de regresión lineal del peso fresco vs tiempo se encuentran en el Anexo (Figura A3).

El ANOVA de dos factores mostró diferencias significativas en la tasa de crecimiento relativo entre las especies (F = 5.118, P = 0.0122) y a nivel de tratamiento (F = 3.196, P = 0.0267) pero no en la interacción de ambos (F = 1.825, P = 0.1114). A nivel de especie, las diferencias encontradas se mostraron entre *Ferocactus histrix* y *Echinocactus platyacanthus*. (P = 0.012) Las diferencias encontradas a nivel de tratamiento fueron entre el tratamiento de 1 ciclo de HD-DH con el tratamiento natural (P = 0.011).

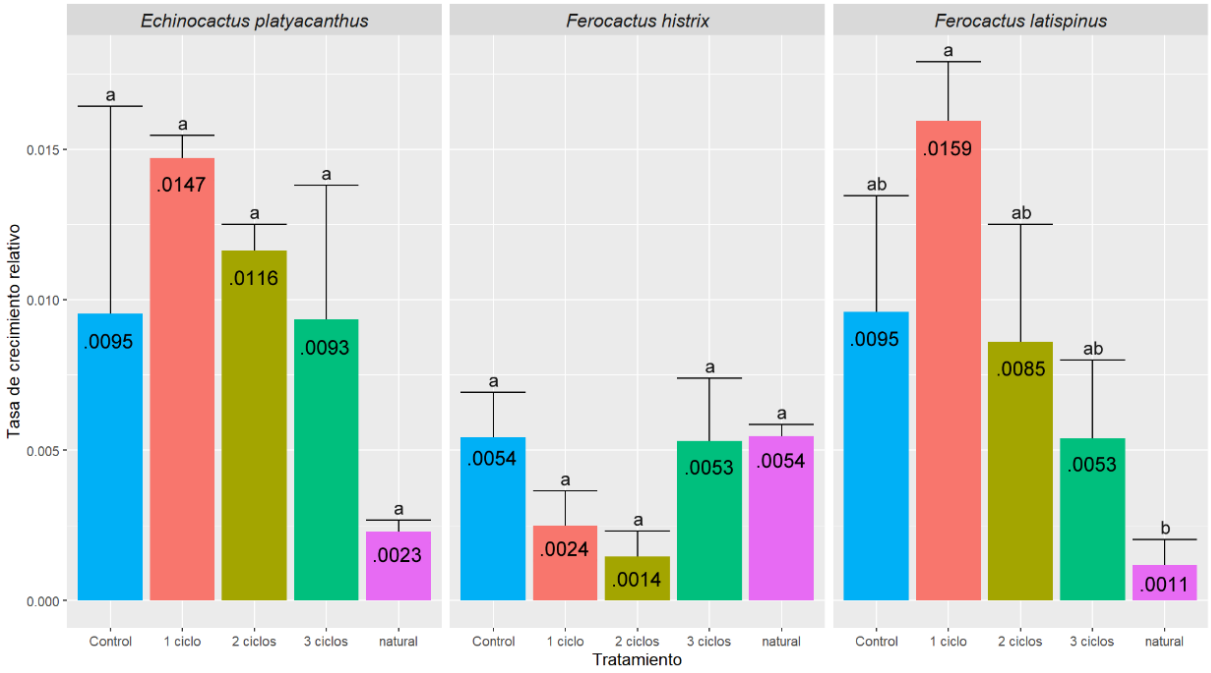

Figura 12. Tasa de crecimiento relativo por especie y tratamiento (± desv.est)

El crecimiento en términos de longitud total de las plántulas fue en aumento a medida que aumentaron los ciclos de HD-DH para las tres especies (Figura 13), las medidas individuales de crecimiento de tallo y raíz por tratamiento se encuentran en el anexo (Anexo, A2). Los tratamientos de pre acondicionamiento tuvieron efecto de *Echinocactus platyacanthus* (F = 4.442, P = 0.01). las diferencias se encontraron entre los tratamientos de 1 ciclo de HD- DH en comparación con el de 3 ciclos de HD-DH (P = 0.036) y entre el tratamiento natural contra el de 3 ciclos de HD-DH (P = 0.019). En *Ferocactus histrix* no se encontraron diferencias significativas entre los

tratamientos (F = 3.242, P = 0.086). En *Ferocactus latispinus* tuvo variaciones en la longitud de las plántulas de acuerdo al tratamiento (F = 19.315, P = $1.21x10^{-6}$), encontrándose diferencias entre el tratamiento control con los tratamientos de 2 ciclos, 3 ciclos de HD-DH y natural, también en el tratamiento de 1 ciclos de HD-DH con 2 ciclos de HD-DH.

El ANOVA de dos factores mostró que hubo diferencias significativas en la longitud final de las plántulas entre las especies (F = 193.624, P = $2x10^{-16}$) y tratamiento (F = 4.156, P = 0.00852), pero no entre ambos (F = 2.141, P = 0.0627). Las diferencias encontradas en las especies fueron entre *Ferocactus histrix* con las demás (P < 0.05) y entre *Ferocactus latispinus* con *Echinocactus platyacanthus* (P = $1x10^{-7}$). Entre los tratamientos las diferencias se presentaron en 1 ciclo con 2 ciclos de HD-DH (P= 0.034) y entre 2 ciclos de HD-DH con el control (P=0.0022).

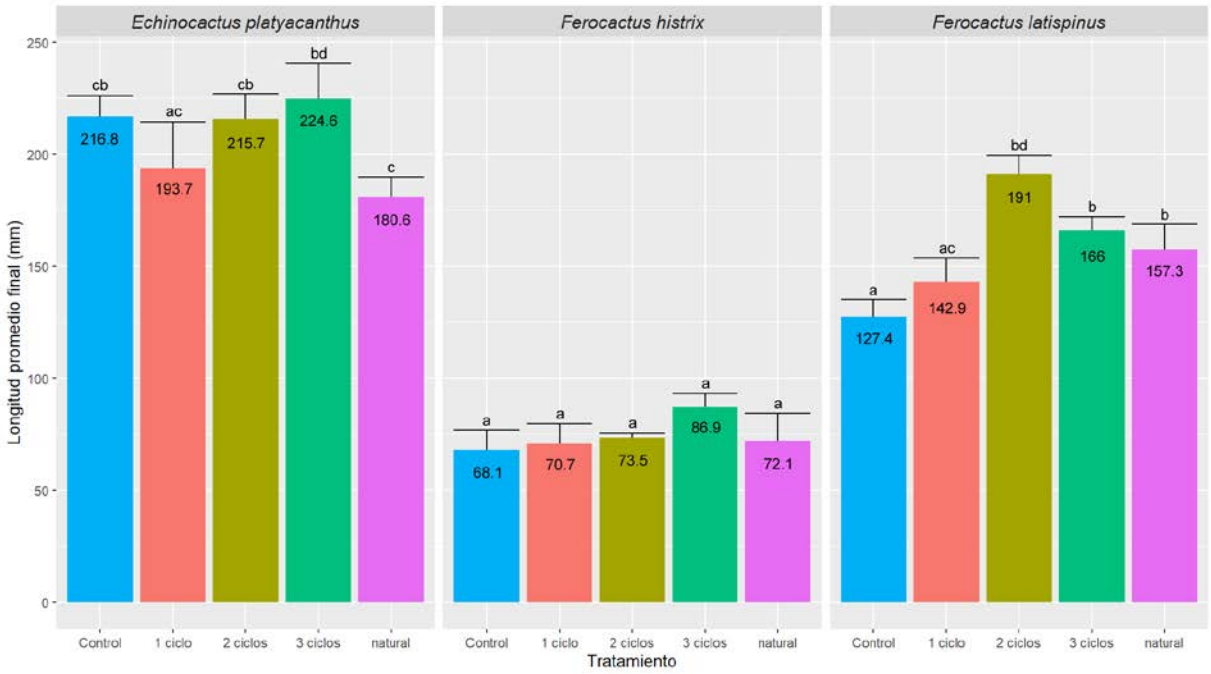

Figura 13. Crecimiento plantular por especie y tratamiento (± desv.est)

VI.V Análisis de componentes principales

El análisis de componentes principales demostró que con los tres primeros componentes se logra explicar el 97.1% de la varianza, es decir, casi la totalidad de la información contenida en los 10 índices de germinación analizados. los valores eigen obtenidos de cada componente principales y su aporte de varianza y el aporte de variabilidad a los componentes principales por índice de germinación se encuentran en el anexo (Anexo, A4 y A5).

De acuerdo con los índices de germinación, no se encontraron patrones de comportamiento dados por los tratamientos de hidratación y deshidratación, sin embargo, se observaron diferencias de comportamiento entre los índices de germinación dados por las especies (Figura 14). Los valores obtenidos del cómputo de los índices de germinación se encuentran en el anexo (Anexo, A6)

Ferocactus latispinus presentó los valores más altos en la sincronía de la germinación, coeficiente de velocidad, valor pico, valor de la germinación, índice de Timson e Índice de germinación. Contrariamente, *Ferocactus histrix* tuvo los menores valores para los mismos índices, y presentó una germinación más prolongada.

Echinocactus platyacantus presentó una amplia variación en los valores obtenidos para los índices de germinación, donde también se incluyen algunos individuos de *Ferocactus histrix* y *Ferocactus latispinus* (Figura 14 y Figura 15)

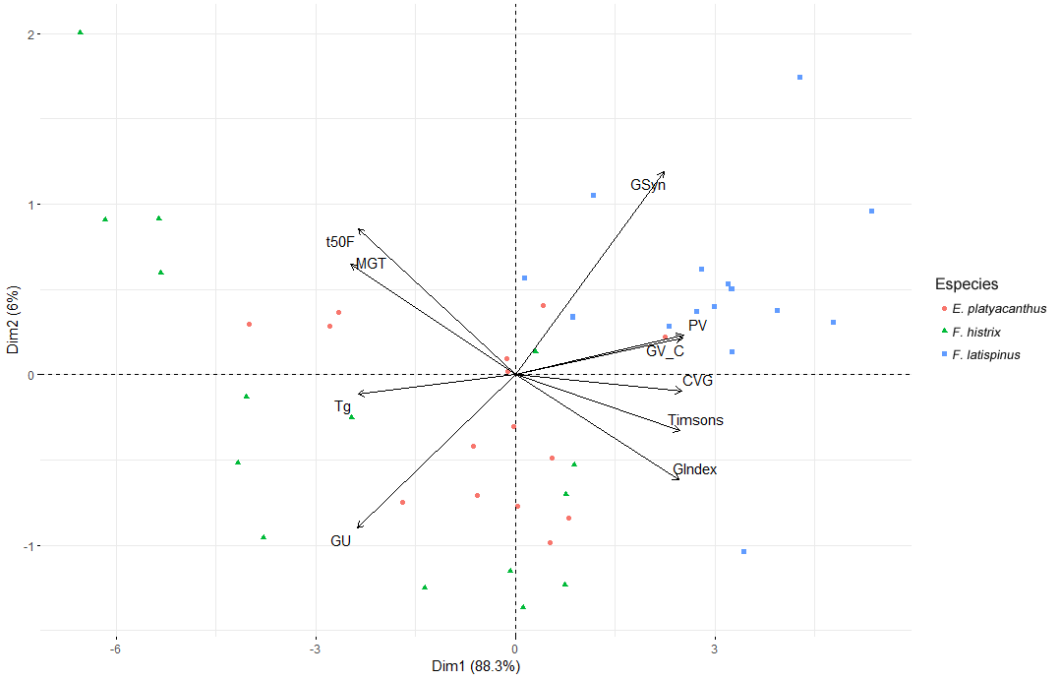

Figura 14. Gráfico de correlación de variables *Vs* grafico de puntos de acuerdo a la varianza de los primeros dos componentes principales de los individuos de: *Echinocactus platyacanthus*, *Ferocactus histrix* y *Ferocactus latispinus*.

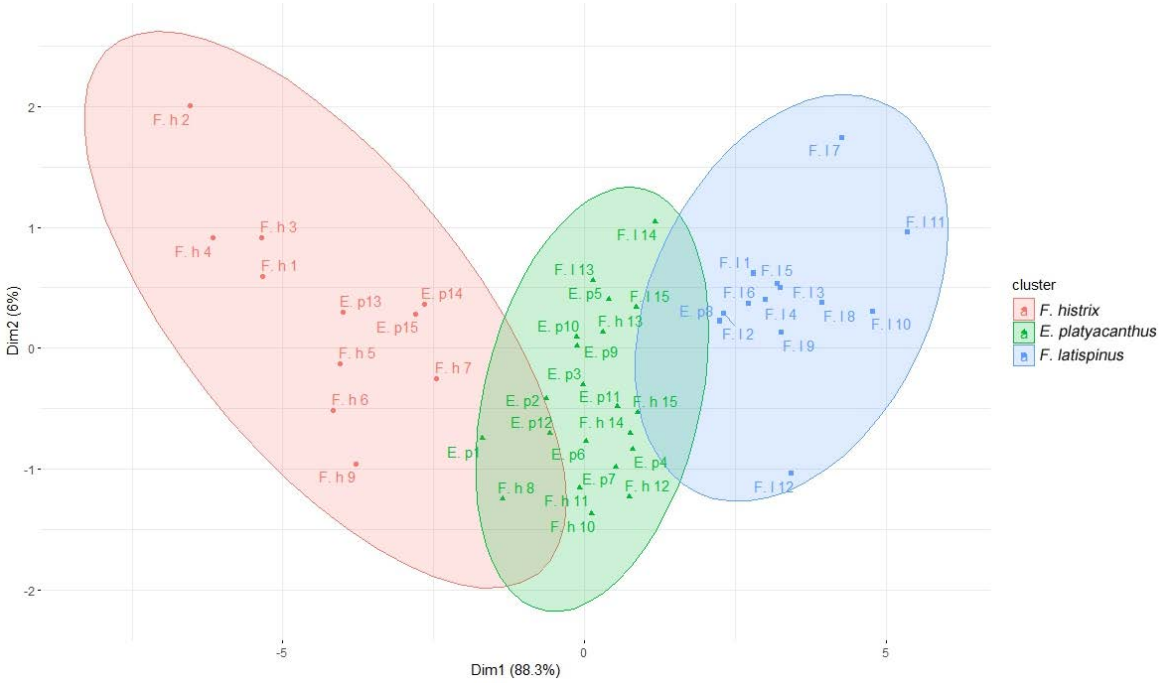

Figura 15. Agrupamiento de los individuos de: *Echinocactus platyacanthus*, *Ferocactus histrix* y *Ferocactus latispinus* de acuerdo los índices de germinación en los dos primeros componentes principales.

VII. Discusión

VII.I Acondicionamiento natural y acondicionamiento en laboratorio

Los resultados obtenidos en la germinación de las semillas a menudo son diferentes en las condiciones de laboratorio de aquellos obtenidos en condiciones de campo debido a la variabilidad de las condiciones ambientales en las que son sometidas las semillas. Las variaciones temporales de temperatura para el invernadero se mantuvieron en una media de 24.3±3°C y de 20.1±2 °C en campo, por lo que la interacción con la humedad del aire pudieron ser factores que impactaran negativamente en la germinación de las semillas en condiciones de campo.

La temperatura registrada en invernadero se encuentra en un rango adecuado para la germinación de la mayoría de cactáceas (Rojas-Aréchiga & Vázquez-Yanes, 2000) y aunque la temperatura no se consideró como una fuente de variación en la germinación para los tratamientos de hidratación y deshidratación y acondicionamiento natural, Del Castillo, (1986) mostró que la germinación de *Ferocactus histrix* es del 96% a una temperatura de 24±1.5°C en condiciones de suficiente luz y humedad. Por su parte, *Ferocactus latispinus* presenta una mejor germinación a temperaturas variables entre los 20-25°C (Godínez-Alvarez & Valiente-Banuet, 1998). Resultados similares se han observado para otras especies del género *Ferocactus*, por ejemplo, (Rojas-Aréchiga *et al*., 1998) encontró que las semillas de *Echinocactus platyacanthus*, *Ferocactus flavovirens, Ferocactus recurvus* y *Ferocactus robustus* tienen su máxima germinación en el rango de 20-30°C de temperatura. Por ello, podemos suponer que las variaciones en la germinación en este estudio se pueden deberse a los tratamientos de hidratación y deshidratación, más que a las variaciones naturales de temperatura.

Las semillas que pasaron por acondicionamiento natural presentaron similitud con las semillas del tratamiento de tres ciclos de hidratación y deshidratación en laboratorio al menos en el número de ciclos, ya que la cantidad de hidratación fluctuó en la cantidad de días y volumen de agua, sin embargo, estas pudieron desencadenar respuestas similares a las que se obtienen del acondicionamiento en laboratorio como sugieren (Gamboa-DeBuen *et al*., 2006; González-Zertuche *et al*.,

2001). Aun cuando las semillas se encontraron en el suelo y fueron hidratadas durante tres eventos de lluvia, no se presentó la germinación de las semillas, ya que, como en muchas plantas de zonas áridas, presentan mecanismos que aseguran que las semillas germinen cuando las condiciones sean adecuadas, como el requerimiento de un rango de temperatura adecuado, fotoperiodo, la superación de barreras físicas o químicas que impidan la germinación, o una cantidad mínima de lluvia. Las semillas enterradas y las tratadas en laboratorio no tuvieron limitaciones en cuanto a temperatura por lo que la limitante principal para la germinación fue el requerimiento mínimo de agua.

La disponibilidad de agua es el principal factor que determina el inicio de la germinación de las plantas de ambientes desérticos, donde algunas especies pueden germinar en un amplio rango de condiciones de humedad y otras muestran requerimientos de humedad más específicos (Jun *et al*., 2002). En las zonas áridas, la lluvia funciona como un pluviómetro en el que las semillas de ciertas plantas solo germinan después de que una lluvia abundante o varias lluvias provoquen el lavado de las sales o inhibidores de la germinación acumuladas en la superficie del suelo y la semilla (Gutterman, 1993). El enterramiento de las semillas pudo influir en el estímulo luminoso para iniciar la germinación, ya que las semillas de estas especies poseen fotoblastismo positivo (Benítez-Rodríguez *et al*., 2014; Flores *et al*., 2011; Rojas-Aréchiga *et al*., 2013). Esta característica es común en semillas pequeñas, ya que poseen limitadas reservas nutritivas para cubrir el proceso de germinación, por lo que al germinar sobre o cerca de la superficie, deben alcanzar la luz de manera pronta para garantizar el auto sustento mediante la fotosíntesis una vez agotadas las reservas contenidas en la semilla misma durante el posterior desarrollo plantular (Del Castillo, 1986; Fenner, 2000; Flores *et al*., 2016).

La germinación suele presentarse en las temporadas adecuadas para el establecimiento y crecimiento de las plantas. En ocasiones las semillas permanecen en el suelo durante varias temporadas y pasan a formar parte del banco de semillas. (Rojas-Aréchiga & Batis, 2001) analizaron la posibilidad de que algunas especies de cactáceas formen bancos de semillas, ya que reúnen características propias de

semillas que forman bancos como el fotoblastismo positivo, un tamaño pequeño, alta longevidad y el requerimiento de un periodo de postmaduración para germinar. Existe la posibilidad de que las semillas de *Echinocactus platyacanthus* (López, 2006) *Ferocactus histrix* y *Ferocactus latispinus* lleguen a formar bancos de semillas (Bowers, 2000) sin embargo, durante la recolecta de los frutos de *Ferocactus* se observó la depredación de las semillas por hormigas que rompían la pared del fruto para consumirlas, por lo que este fenómeno puede llegar a limitar el establecimiento de un banco de semillas. Mientras las semillas permanecen enterradas en el suelo, pueden pasar por varios eventos de hidratación que las preparan para la germinación al activar los mecanismos bioquímicos y fisiológicos, por lo que constituiría un evento natural en los bancos de semillas (Gamboa-DeBuen *et al*., 2006).

La formación de bancos de semillas aunado a los periodos de hidratación y deshidratación constante a los que llegan a someterse las semillas pueden ser de importancia al disminuir el riego de extinción de las especies vegetales de las zonas áridas, al asegurar que las semillas germinen en el momento y lugar adecuados en que las condiciones permitan el establecimiento y supervivencia de la siguiente generación de plantas, pero también evitando la muerte de las semillas que forman el banco a través de mecanismos de reparación que se activan durante la imbibición del agua en los eventos de lluvia, aumentando su persistencia y distribuyendo el riesgo de forma más amplia ante la incertidumbre ambiental (Fenner, 2000; Gutterman, 1993).

VII.II Porcentaje final de germinación

El porcentaje final de la geminación no se vio afectado por los tratamientos de pre acondicionamiento por ciclos de HD-DH o por enterramiento, por lo que nuestra hipótesis en que consideramos un mayor porcentaje de germinación en las semillas tratadas es rechazada. A pesar de esto, pudimos apreciar un aumento en el porcentaje de germinación en *Ferocactus histix* al aumentar el número de ciclos de HD-DH. Los ciclos de hidratación y deshidratación pudieron tener efecto en la disminución de la resistencia mecánica de la cubierta seminal y reparación de las membranas celulares que finalmente llevaron a un aumento en la calidad de las semillas y aumentar su capacidad de germinación (Adhikary & Mandal, 2019), este efecto pudo no ser suficiente con un número menor de ciclos. La ausencia de latencia en la germinación de las semillas y altos porcentaje de germinación (>85%) obtenidos en *Echinocactus platyacanthus*, *Ferocactus histrix* y *Ferocactus latispinus* nos indica que las semillas son quiescentes, y no requieren de ningún tratamiento especial para la germinación.

Reportamos un porcentaje de germinación mayor en *Echinocactus platyacanthus* de forma similar a lo observado por Bautista, (2007); Contreras-Quiroz, *et al*., (2016a) y Contreras-Quiroz, *et al*., (2016b) cuando las semillas fueron tratadas con 1 ciclo de HD-DH. De acuerdo con estos autores, un aumento en el número de ciclos parece disminuir la germinación final en la especie, por lo que sugiere que *Echinocactus platyacanthus* presenta una mejor germinación en ambientes con limitadas condiciones de humedad, sin embargo, es probable que debe presentarse un intercambio posterior durante el establecimiento de las plántulas para compensar la pérdida de humedad por transpiración (Flores & Briones, 2001).

El aumento de la germinación con el número de ciclos y el tratamiento natural en las semillas de las dos especies de *Ferocactus*, sugiere que las semillas de estas dos especies presentan una alta germinación en condiciones fluctuantes de humedad. Por un lado, *F. histrix* tiene una germinación de hasta el 98% en hidratación discontinua, y por el otro, *F. latispinus* presentan una alta germinación tanto bajo hidratación continua como discontinua (>95% en cualquier tratamiento).

Estos resultados se asemejan a los obtenidos por Dubrovsky, (1996; 1998) quien obtuvo mayores porcentajes de germinación en *F. peninsulae var. townsedianus*. (Contreras-Quiroz, *et al*., 2016a; Contreras-Quiroz, *et al*., 2016b) obtuvieron mayores porcentajes de germinación en *F. pilosus*, en 3 ciclos de hidratación. López-Urrutia *et al*., (2014) no observaron cambios en el porcentaje final de germinación y Santini *et al*., (2017) no hallaron cambios significativos en la germinación de *F. hamatacanthus* aun cuando disminuyó el porcentaje final al aumentar los ciclos de HD-DH. Estas variaciones en los resultados obtenidos y entre los documentados posiblemente se deben a las diferencias en los tiempos de HD-DH empleados en cada caso, ya que, como los efectos del priming por ciclos de HD-DH recae sobre el tiempo de hidratación de las semillas y la afinidad que estas tengan para absorber el agua (Taylor *et al*., 1988), es difícil controlar el grado de humedad y por lo tanto el adelanto fisiológico alcanzado hacia la fase III de la germinación.

Aun cuando diferentes ensayos de germinación de semillas del género *Ferocactus*, demuestran una respuesta variable en los porcentajes de germinación, podemos deducir que en este estudio las semillas mostraron cierto grado de memoria de hidratación según lo descrito por Dubrovsky, (1996), ya que lograron germinar en altas proporciones y en menor tiempo después de pasar por ciclos de HD-DH.

VII.III Tiempo medio de germinación (TMG)

Las tres especies estudiadas mostraron un acortamiento en el tiempo para iniciar la germinación, sin embargo, tanto *Echinocactus platyacanthus* como *Ferocactus latispinus* presentaron un retraso en la germinación cuando estas fueron enterradas. Estos resultados coinciden con la disminución del tiempo medio de germinación reportados por Dubrovsky, (1996), López-Urrutia *et al*., (2014), Contreras-Quiroz, *et al*., (2016a), Contreras-Quiroz, *et al*., (2016b) y Santini et al., (2017) para ambos géneros estudiados. El acortamiento del tiempo medio de germinación es una consecuencia del acortamiento de la fase II por los cambios adquiridos como resultado de la activación enzimática y proteica conservados en la deshidratación, así como la disminución de la rigidez de las paredes celulares y la movilización de sustancias de reservas que permiten una toma de agua más rápida en los sucesivos

ciclos de hidratación y por lo tanto, lograr una respuesta más rápida hacia la germinación (Hussain *et al*., 2019).

El acortamiento del tiempo de germinación es el efecto más común en los tratamientos de pre acondicionamiento y ha sido reportado en algunas especies silvestres. Con 3 ciclos de HD-DH en semillas de *Callitris preissii* la germinación ocurre hasta tres días antes que el control sin afectar el porcentaje de germinación (Adams, 1999). En semillas de *Buddleja cordata* el inicio de la germinación se acortó al aumentar el tiempo del priming (González-Zertuche *et al*., 2002). En *Mimosa tenuiflora* el tiempo medio de germinación se reduce hasta el 50% en 1, 2, o 3 ciclos de HD-DH (Lima & Meiado, 2018). También se ha visto una disminución en el TMG por priming natural en semillas de *Wigandia urens* (Gamboa-DeBuen *et al*., 2006; González-Zertuche *et al*., 2001), *Dodonea viscosa* (Benítez-Rodríguez *et al*., 2014), *Albizia saman*, *Cedrela odorata*, *Enterolobium cyclocarpum* y *Swietenia macrophylla* (Peraza-Villarreal *et al*., 2018).

No siempre se logran efectos positivos en la germinación después del tratamiento de pre acondicionamiento en las semillas, puesto que varios estudios han obtenido afectaciones negativas o neutras en el tiempo de germinación. Por ejemplo, en *Mammillaria mazatlanensis* los tratamientos de hidratación discontinua retrasaron la germinación (Sánchez-Soto *et al*., 2005). En *Callitris verrucosa* el número de ciclos de HD-DH no ejerce efecto alguno en el tiempo medio de germinación (Adams, 1999), y en *Aristida adscencionis*, *Muhlenbergia villiflora* y *Nassella tenuissima* tampoco afectaron al tiempo medio de germinación (Contreras-Quiroz, *et al*., 2016a; Contreras-Quiroz, *et al*., 2016b).

Las diferencias encontradas en el tiempo medio de germinación obtenidas en los tratamientos de pre acondicionamiento natural y en laboratorio en este estudio nos sugiere la importancia que tienen las condiciones que experimentan las semillas en campo previo a su germinación. Puesto que las semillas enterradas experimentaron condiciones más amplias de humedad respecto a las tratadas en laboratorio. La disminución del tiempo de germinación por pre acondicionamiento puede otorgar ventajas ecológicas sobre aquellas semillas no tratadas, por ejemplo,

las plántulas provenientes de las semillas que germinan primero durante la temporada húmeda pueden ser menos vulnerables a las condiciones físicas del ambiente, también pueden competir mejor por la humedad y nutrientes disponibles en el suelo y lograr desarrollar poblaciones más uniformes, especialmente en zonas donde las semillas son sometidas constantemente a estés hídrico, donde les será más fácil establecerse que aquellas plantas más sensibles a las sequías (Bewley, 1982).

VII.IV Crecimiento relativo y longitud de plántulas

Los ciclos de hidratación y deshidratación experimentados en las semillas tuvieron un efecto positivo en la tasa de crecimiento en dos de las tres especies de cactáceas en las primeras etapas de desarrollo plantular. Los resultados de este estudio sugieren que, aun cuando no son significativos, un ciclo de hidratación previo a la germinación de las semillas promueve una mayor acumulación de biomasa en las plántulas de *Echinocactus platyacanthus* y *Ferocactus latispinus*. Estos resultados coinciden con los encontrados por (Santiago Gutiérrez, 2023), que obtuvo plántulas más grandes de *Astrophtytum ornatum* después de tratar sus semillas a un ciclo de hidratación a temperatura constante. Anteriormente (Dubrovsky, 1996) también observó un aumento en la biomasa de las plántulas de *Stenocereus thurberi* después de tratar las semillas a hidratación discontinua.

Otros estudios han analizado el crecimiento relativo en cactáceas bajo diferentes condiciones, por ejemplo, Ruedas *et al*. (2000) observó que el crecimiento relativo de *Mammillaria magnimamma* parece responder positivamente a factores de nutrición y de exposición lumínica favorables y no tanto a las condiciones de humedad. Por otro lado, Miquelajauregui & Valverde (2010) obtuvieron mayor crecimiento en condiciones de alta exposición de luz y riego frecuente en *Neobuxbaumia macrocephala*. Similarmente, (Martínez-Berdeja & Valverde, 2008) observaron una correlación positiva entre los niveles de humedad en el suelo y el crecimiento relativo de plántulas de *Mammillaria pectinifera*, *Obregonia denegrii* y *Coryphantha werdermannii*. Estas respuestas sugieren que las plantas durante sus primeras etapas de desarrollo regulan su crecimiento de acuerdo a las condiciones micro ambientales en las que se encuentran es ese estado de su ciclo de vida y no

por las condiciones previas a la germinación, sin embargo, de acuerdo con nuestros resultados el pre acondicionamiento de las semillas puede favorecer esta característica en las plántulas debido al adelanto en la movilización de reservas para el crecimiento del tallo y la raíz.

La disminución en la tasa de crecimiento y el incremento de la longitud total de las plántulas obtenidas en las semillas enterradas de las tres especies sugiere que en condiciones naturales la disponibilidad de recursos es la principal limitante en el crecimiento plantular, ya que las plántulas con bajas tasas de crecimiento suelen exponer sistemas radicales más grandes debido a la baja absorción de nutrientes (Santiago Gutiérrez, 2023), sin embargo, en esta investigación, las semillas fueron sembradas en un sustrato adecuado con suficiente luz, agua y nutrientes, por lo que se puede resaltar la importancia de las condiciones previas en las que ocurre la germinación que pueden afectar al establecimiento y crecimiento posterior. Con base en nuestras observaciones podemos sugerir que un ciclo de hidratación y deshidratación previo a la siembra de las semillas favorece la acumulación de biomasa (crecimiento relativo) que es posteriormente invertido en el desarrollo de la raíz y el tallo (Anexo, A2) evaluado como longitud plantular total. También se documentó que el enterramiento previo a la siembra de las semillas no favorece la acumulación de biomasa y es probable que el amplio crecimiento longitudinal de las plántulas observado se debió principalmente al crecimiento del sistema radical como un mecanismo de compensación y supervivencia de estas plantas en las zonas áridas para competir por la disponibilidad de nutrientes y agua.

El método aquí empleado para obtener del crecimiento relativo contempló la masa fresca a diferencia del modelo tradicional que requiere de mediciones del peso seco, se prefirió el uso de la masa fresca como una contramedida a la destrucción del material biológico, por lo que los valores obtenidos no pueden asegurarse que sea debido a la acumulación de biomasa más que al producto del peso de la acumulación de agua en los tejidos de la plántula. Esta observación nos indica que el desarrollo de la suculencia en las cactáceas ocurre durante los primeros días después de la germinación como una estrategia de supervivencia, ya que una mayor

capacidad de almacenamiento de agua durante las primeras etapas de desarrollo significa mayores oportunidades de supervivencia a las sequías (Bautista, 2007; Dubrovsky, 1996).

VII.V Análisis multivariado

En este estudio las tres especies mostraron respuestas variables en la germinación provocada por los tratamientos de pre acondicionamiento, sin embargo, se pudieron observar tendencias entre las especies. El efecto visible de los tratamientos de pre acondicionamiento sobre los valores en los índices de germinación, sobre todo en aquellos que describen el comportamiento de la germinación en el tiempo demostraron que las semillas de *Ferocactus latispinus* son beneficiadas al reducir el tiempo necesario para la germinación y volviéndola más sincrónica. Las ventajas que obtienen las semillas al tener una germinación rápida consisten en la reducción en el tiempo de las semillas a la exposición de microorganismos en el suelo que puedan dañarla, favorece la competencia de las plántulas contra otras semillas y puede reducir los costos de producción en condiciones de invernadero en el cultivo de hortalizas (Bewley & Black, 1985) o en programas de conservación y restauración.

Las diferencias encontradas en la germinación entre las dos especies de *Ferocactus,* aun cuando sus poblaciones se distribuyen en los mismos estados del norte y centro de México, sugiere la existencia de factores de adaptación de las semillas a condiciones micro climáticas de humedad específicas. Posiblemente las semillas de *F. histrix* cuenta con mecanismos para germinar a altos niveles de humedad, además, al ser la semilla con la talla más pequeña en este estudio, la vuelve más vulnerable a las condiciones de alta insolación y baja humedad durante la germinación, por lo que la selectividad de esta especie por terrenos que proveen sombra y mayor retención de humedad son favorables para su supervivencia como lo sugiere Del Castillo (1986). La germinación prolongada de *F. histrix* respecto a *F.* latispinus probablemente asegura que las semillas de esta especie germinen únicamente en eventos de lluvia fuerte que permitan la mayor probabilidad de asentamiento y supervivencia de las plántulas. Cabe mencionar que esta especie posee características que la hacen propensa a formar bancos de semillas en el suelo como se ha visto en *Ferocactus wislizeni* (Bowers, 2000, 2005), por lo tanto, es muy

probable que sus semillas pasen por escenarios de hidratación parcial previo a la germinación. La temporalidad y abundancia de la precipitación en la germinación son importantes para el mantenimiento de las poblaciones vegetales, lo que nos lleva a la posibilidad de que los eventos de reclutamiento en estas plantas suelen ser grandes pero escasos (Schwinning *et al*., 2004), asimismo, la temporalidad de la latencia inducida asociada a las estaciones fría y cálida del año y la formación de bancos de semillas influyen en la germinación neta de una especie en cualquier momento (Fenner, 2000).

El comportamiento de *E.* platyacanthus respecto a las especies de *Ferocactus* en el ACP, demuestra que esta especie posee un rango amplio de condiciones de humedad en las cuales puede lograr la germinación, lo que sugiere que los tratamientos de pre acondicionamiento por ciclos de hidratación discontinua de nuestro experimento no ejercieron mayor presión que los que encuentra en la naturaleza, ya que estos tratamientos suelen mostrar una respuesta más visible en semillas que presentan dificultades para germinar.

La obtención de resultados más concluyentes sobre los efectos del pre acondicionamiento de las semillas de plantas silvestres por ciclos de hidratación y deshidratación son de gran importancia para comprender mejor la ecofisiología de cada especie, sobre todo en aquellas susceptibles a la perturbación como las cactáceas, puesto que de ello depende su permanencia y facilita el desarrollo de estrategias prioritarias de conservación y restauración.

VIII. Conclusiones

- El porcentaje final de germinación no aumentó significativamente en ninguno de los ciclos de 24 horas de hidratación / 4 días de deshidratación ni en el tratamiento natural por enterramiento durante 30 días previo a la germinación respecto al control, sin embargo, puede haber un ligero aumento en semillas con características que las hacen más vulnerables a las sequías.
- El tiempo medio de germinación disminuyó significativamente en *Ferocactus histrix* en los tratamientos de 2 y 3 ciclos de HD-DH y natural por el efecto de la "memoria de hidratación".
- El crecimiento relativo en término de masa fresca no se ve afectado por los ciclos de HD-DH en *Echinocactus platyacanthus*, *F. histrix* y *F. latispinus*. En esta última el crecimiento se ve disminuido por el tratamiento natural.
- La longitud total de las plántulas aumenta en *E. platyacanthus* y *F. latispinus* con 3 ciclos de HD-DH a los 60 días de desarrollo.
- Los ciclos de hidratación parcial promovieron una germinación más sincrónica y en menor tiempo en *F. latispinus*, seguida de *E. platyacanthus* y *F. histrix*.
- Es probable que el acondicionamiento natural ocurra en las semillas de cactáceas propensas a formar bancos de semillas como en algunas especies del género *Ferocactus*, sin embargo, es necesario mayor investigación sobre esta característica y sus efectos en el desarrollo plantular.
- Los tratamientos de pre acondicionamiento otorgan ventajas sobre la germinación de las semillas, brindándoles ventajas ecológicas que influyen sobre el establecimiento y desarrollo temprano de las plántulas durante la temporada húmeda.

IX. Anexos

A1. Parámetros estimados del modelo tiempo al evento. Los intervalos de confianza del 95% se muestran entre paréntesis.

Especie	Tratamiento	$Gmax$	t_{50}
Ferocatus latispinus	Control	0.98 (0.95, 1)	5.02 (4.74, 5.30)
	1 ciclo	1	5.10 (4.86, 5.34)
	2 ciclos	0.96 (0.92, 1)	4.68 (4.50, 4.86)
	3 ciclos	0.98 (0.95, 1)	3.89 (3.64, 4.13)
	natural	1	7.39 (7.11, 7.68)
Ferocatus histrix	Control	1 (0.86, 1)	16.12 (13.78, 18.46)
	1 ciclo	1 (0.86, 1)	13.96 (11.13, 16.79)
	2 ciclos	0.95 (0.87, 1)	8.56 (6.92, 10.21)
	3 ciclos	0.98 (0.95, 1)	5.73 (5.03, 6.44)
	natural	0.98 (0.95, 1)	6.43 (6.02, 6.84)
Echinocactus platyacanthus	Control	0.98 (0.95, 1)	7.20 (6.55, 7.86)
	1 ciclo	1	6.76 (6.19,7.33)
	2 ciclos	0.98 (0.95, 1)	6.29 (5.75, 6.83)
	3 ciclos	0.96 (0.92, 1)	6.53 (5.94, 7.12)
	natural	0.98 (0.95, 1)	11.21 (10.41, 12.01)

Gmax: proporción final de la germinación; t_{50}: tiempo medio de la germinación

A2. Medidas de longitud inicial y final de tallo y raíz (mm) (n=10)

Tratamiento	tallo	raíz	tallo	raíz
		Echinocactus platyacanthus		
Control	4.89 (± 0.91)	11.84 (± 5.92)	7.17 (± 1.07)	14.53 (± 4.44)
1 ciclo	4.55 (± 0.44)	11.77 (± 3.37)	7.18 (± 1.25)	15.16 (± 5.05)
2 ciclos	5.15 (± 0.39)	12.82 (± 3.78)	6.34 (± 0.87)	15.22 (± 5.21)
3 ciclos	5.34 (± 0.48)	15.22 (± 3.86)	6.38 (± 1.47)	16.07 (± 2.83)
Natural	5.08 (± 0.59)	12.42 (± 3.91)	5.29 (± 0.64)	12.77 (± 3.27)
		Ferocactus histrix		
Control	2.62 (± 0.23)	3.36 (± 1.77)	3.06 (± 0.51)	3.74 (± 2.00)
1 ciclo	2.81 (± 0.21)	3.70 (± 1.53)	2.98 (± 0.48)	4.08 (± 1.63)
2 ciclos	2.73 (± 0.28)	4.26 (± 1.14)	2.78 (± 0.31)	4.75 (± 1.14)
3 ciclos	2.86 (± 0.30)	5.33 (± 2.18)	3.10 (± 0.26)	5.58 (± 1.30)
Natural	2.73 (± 0.26)	4.28 (± 2.06)	2.80 (± 0.30)	4.69 (± 1.65)
		Ferocactus latispinus		
Control	4.08 (± 0.58)	5.16 (± 2.01)	5.40 (± 1.10)	7.34 (± 2.66)
1 ciclo	3.52 (± 0.50)	6.56 (± 2.75)	6.21 (± 1.06)	8.07 (± 2.68)
2 ciclos	4.82 (± 0.40)	11.58 (± 2.72)	5.82 (± 1.27)	13.28 (± 1.82)
3 ciclos	4.27 (± 0.40)	10.21 (± 2.55)	5.00 (± 1.05)	11.59 (± 2.19)
Natural	4.11 (± 0.24)	11.59 (± 3.16)	4.27 (± 0.29)	11.46 (± 2.45)

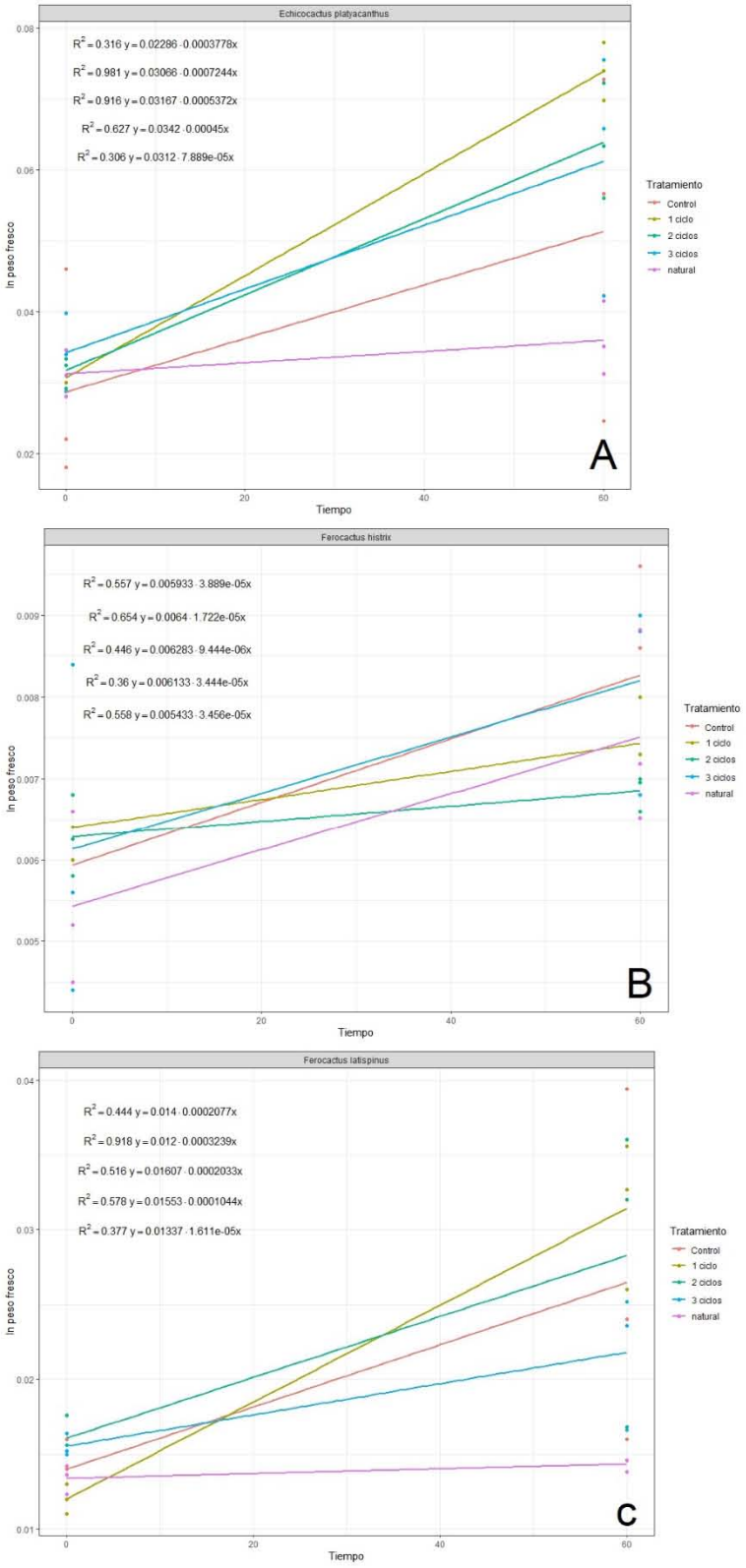

Figura A3. Gráficas de tasa de crecimiento relativo para cada tratamiento de pre acondicionamiento de A) *Echinocactus platyacanthus*, B) *Ferocactus histrix* y C) *Ferocactus latispinus*

A4. Contribución de variación de los componentes principales

Dimensión	Egien valor	% variación	% acumulado
Dim.1	8.8334235677	88.334235677	88.33424
Dim.2	0.5962461700	5.962461700	94.29670
Dim.3	0.2751563206	2.751563206	97.04826
Dim.4	0.1696834086	1.696834086	98.74509
Dim.5	0.0623206228	0.623206228	99.36830
Dim.6	0.0263674525	0.263674525	99.63198
Dim.7	0.0234094053	0.234094053	99.86607
Dim.8	0.0084140734	0.084140734	99.95021
Dim.9	0.0047707596	0.047707596	99.99792
Dim.10	0.0002082195	0.002082195	100.00000

A5. Contribución de variación (Cos^2) de las variables a los componentes principales

variable	Dim.1	Dim.2	Dim.3	Dim.4	Dim.5
Tg	9.409121	0.3086302	28.033897	50.4494878	5.3530651
t50F	9.473724	18.3652346	3.857614	18.8571186	4.5852180
MGT	10.369652	10.5197738	3.937725	2.1975256	0.2333746
CVG	10.628619	0.2258832	12.983839	5.6353990	13.7613355
Timson	10.337887	2.7126950	18.594198	0.1690878	10.5499922
GIndex	10.243202	9.5006336	5.253535	0.3250541	27.4280170
PV	10.775097	1.3270406	10.908754	1.6276683	6.6322077
GV_C	10.718561	1.1912540	9.596413	2.2843892	21.5129348
GSyn	8.484102	35.6636339	1.281851	14.1364269	7.1493024
GU	9.560035	20.1852212	5.552175	4.3178427	2.7945528

Tg = Tiempo de ultima germinación; **t50F** = Tiempo medio de germinación; **MGT** = índice de emergencia; **CVG** = coeficiente de velocidad de la germinación; **Timson** = Índice de Timson; **GIndex** = Índice de germinación; **PV** = Valor pico; **GV_C** = Valor de la germinación; **GSyn** = Sincronía de la germinación; **GU** = Incertidumbre de la germinación.

Individuo	Tratamiento	Tg	t50F	MGT	CVG	Timson	GIndex	PV	GV_C	GSyn	GU
F. l 1	Control	10	4.708333	5.631579	17.75701	510	23.15	13.33333	42.22222	0.4035088	1.7334834
F. l 2	Control	11	5	6.25	16	475	23.75	12.85714	42.85714	0.3210526	1.7854753
F. l 3	Control	8	4.75	5.55	18.01802	545	24.45	14.16667	47.22222	0.3842105	1.6709506
F. l 4	1 ciclo	8	4.636364	5.75	17.3913	525	24.25	13.57143	45.2381	0.3526316	1.6192407
F. l 5	1 ciclo	7	5	5.7	17.54386	530	24.3	14.28571	47.61905	0.3473684	1.4854753
F. l 6	1 ciclo	9	4.333333	5.9	16.94915	510	24.1	12.5	41.66667	0.3736842	1.7332062
F. l 7	2 ciclos	6	3.923077	5.315789	18.81188	540	23.45	15.83333	50.13889	0.5438596	0.8997438
F. l 8	2 ciclos	6	4.666667	5.15	19.41748	585	24.85	16.66667	55.55556	0.3315789	1.5128876
F. l 9	2 ciclos	7	4.611111	5.157895	19.38776	555	23.6	15	47.5	0.3040936	1.7142978
F. l 10	3 ciclos	6	3.818182	4.45	22.47191	655	25.55	18	60	0.3736842	1.543752
F. l 11	3 ciclos	5	4.090909	4.5	22.22222	650	25.5	20	66.66667	0.4368421	1.2192407
F. l 12	3 ciclos	8	4.071429	4.368421	22.89157	630	24.35	16	50.66667	0.1871345	2.3318027
F. l 13	natural	10	8.25	8.55	11.69591	245	21.45	10	33.33333	0.2263158	2.0841837
F. l 14	natural	11	7.272727	7.75	12.90323	325	22.25	11.25	37.5	0.3473684	1.7387587
F. l 15	natural	10	7.125	7.6	13.15789	340	22.4	10.625	35.41667	0.2473684	2.008695
F. h 1	Control	30	15.5	15.9	6.289308	85	14.1	3.913043	13.043478	0.03684211	3.684184
F. h 2	Control	30	20.5	19.157895	5.21978	35	10.3	3.4	10.766667	0.05263158	3.511085
F. h 3	Control	30	14.5	15.588235	6.415094	25	12.25	3.823529	10.833333	0.05882353	3.38158
F. h 4	1 ciclo	30	16	17.777778	5.625	40	11	3.269231	9.807692	0.01960784	3.836592
F. h 5	1 ciclo	22	11.5	12.588235	7.943925	120	14.8	4.230769	11.987179	0.03676471	3.499228
F. h 6	1 ciclo	28	10.833333	12.947368	7.723577	135	16.2	4.642857	14.702381	0.02923977	3.787144
F. h 7	2 ciclos	23	9.5	9.705882	10.30303	215	17.25	6.153846	17.435897	0.10294118	3.007196
F. h 8	2 ciclos	17	7.666667	8.85	11.299435	300	21.15	7.777778	25.925926	0.05789474	3.408695
F. h 9	2 ciclos	29	9	12.277778	8.144796	245	15.95	5	15	0.01960784	3.836592
F. h 10	3 ciclos	14	5.5	6.789474	14.728682	415	22.05	9	28.5	0.0994152	2.945039
F. h 11	3 ciclos	19	5.833333	7.65	13.071895	405	22.35	10	33.333333	0.11578947	2.970951
F. h 12	3 ciclos	16	4.833333	6.85	14.59854	460	23.15	11	36.666667	0.13157895	2.808695
F. h 13	natural	14	7.1875	7.631579	13.103448	335	21.25	10	31.666667	0.22222222	2.208197
F. h 14	natural	10	6.2	6.95	14.388489	405	23.05	10	33.333333	0.15263158	2.460964
F. h 15	natural	14	6.2	7	14.285714	415	23	11.25	37.5	0.16842105	2.360964
E. p1	Control	17	8.5	9.55	10.471204	235	20.45	7	23.33333	0.07368421	3.108695
E. p2	Control	18	7.5	8.210526	12.179487	300	20.7	9	28.5	0.13450292	2.610064
E. p3	Control	29	6.285714	7.9	12.658228	400	22.1	10.714286	35.71429	0.19473684	2.283383
E. p4	1 ciclo	13	5.75	6.85	14.59854	425	23.15	10.555556	35.18519	0.15263158	2.546439
E. p5	1 ciclo	13	8	8	12.5	310	22	10.555556	35.18519	0.24210526	2.157717
E. p6	1 ciclo	11	7	7.65	13.071895	335	22.35	9.5	31.66667	0.12105263	2.765957
E. p7	2 ciclos	11	6.2	7	14.285714	400	23	10	33.33333	0.12631579	2.741446
E. p8	2 ciclos	8	4.944444	5.947368	16.814159	480	22.85	11.875	37.60417	0.30409357	1.714298
E. p9	2 ciclos	11	8.25	8.2	12.195122	280	21.8	9.090909	30.30303	0.18947368	2.446439
E. p10	3 ciclos	16	6.166667	8.315789	12.025316	320	20.6	8.571429	27.14286	0.23976608	2.285601
E. p11	3 ciclos	17	5.875	7.052632	14.179104	405	21.8	10.714286	33.92857	0.18128655	2.399537
E. p12	3 ciclos	20	6.5	8.45	11.83432	340	21.55	8.888889	29.62963	0.14210526	2.801609
E. p13	natural	25	11.5	13.75	7.272727	35	16.25	5	16.66667	0.07894737	3.303702
E. p14	natural	16	10.666667	11.9	8.403361	65	18.1	6.25	20.83333	0.10526316	2.846439
E. p15	natural	19	9.916667	11.684211	8.558559	75	17.4	5.909091	18.71212	0.12280702	2.931109

F. l 1 – 15 = *F. latispinus*; F. h 1 – 15 = *F. histrix*; E. p 1- 15 = *E. platyacanhus*. **Tg** = Tiempo de ultima germinación; **t50F** = Tiempo medio de germinación; **MGT** = índice de emergencia; **CVG** = coeficiente de velocidad de la germinación; **Timson** = Índice de Timson; **GIndex** = Índice de germinación; **PV** = Valor pico; **GV_C** = Valor de la germinación; **GSyn** = Sincronía de la germinación; **GU** = Incertidumbre de la germinación.

A6. Índices de germinación y valores computados en el paquete "germinationmetrics" (Aravind et al., 2022) para *E. platyacanthus*, *F. histrix* y *F. latispinus*.

X. Referencias

Adams, R. (1999). Germination of Callitris seeds in relation to temperature, water stress, priming, and hydration-dehydration cycles. *Journal of Arid Environments*, *43*, 437–448. http://www.idealibrary.comon

Adhikary, R., & Mandal, V. (2019). Hydro-Priming and Hydration-Dehydration Treatment Improve Seed Invigoration and Biotic Stress Tolerance. *Russian Agricultural Sciences*, *45*(1), 35–42. https://doi.org/10.3103/s1068367419010129

Allen, P. S., & Meyer, S. E. (1998). Ecological aspects of seed dormancy loss. *Seed Science Research*, *8*(2), 183–191. https://doi.org/10.1017/s0960258500004098

Aravind, J., Vimala, D. S., Radhamani, J., Jacob, S. R., & Kalyani, S. (2022). *The germinationmetrics Package: A Brief Introduction*.

Arias, S., Guzmán, U. M. M. C., Soto Galván, M., & Golubov, J. (2005). Las especies mexicanas de cactaceas en riesgo de extinción. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*, *50*(4), 100–125.

Baskin, C. C., & Baskin, J. M. (2014). *Seeds Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*. Elsevier.

Baskin, J. M., & Baskin, C. C. (2004). A classification system for seed dormancy. *Seed Science Research*, *14*(1), 1–16. https://doi.org/10.1079/ssr2003150

Bautista, A. V. (2007). *Efecto de la hidratación-deshidratación en la germinación de semillas de cinco especies de cactáceas del valle de Tehuacán-Cuicatlán, Puebla*. Universidad Nacional Autónoma de México.

Belmont, J., Sánchez-Coronado, M. E., Osuna-Fernández, H. R., Orozco-Segovia, A., & Pisanty, I. (2018). Priming effects on seed germination of two perennial herb species in a disturbed lava field in central Mexico. *Seed Science Research*, *28*(1), 63–71. https://doi.org/10.1017/S0960258518000016

Benítez-Rodríguez, L., Gamboa-deBuen, A., Sánchez-Coronado, M. E., Alvarado-López, S., Soriano, D., Méndez, I., Vázquez-Santana, S., Carabias-Lillo, J., Mendoza, A., & Orozco-Segovia, A. (2014). Effects of seed burial on germination, protein mobilisation and seedling survival in Dodonaea viscosa. *Plant Biology*, *16*(4), 732–739. https://doi.org/10.1111/plb.12110

Bewley, J. D. (1982). Environmental Control of Germination. En *Physiology and Biochemistry of Seeds in Relation to Germination* (pp. 276–339).

Bewley, J. D., & Black, M. (1985). *Seeds*. Springer US. https://doi.org/10.1007/978-1-4615-1747-4

Bewley, J. D., Bradford, K. J., Hilhorst, H. W. M., & Nonogaki, H. (2013a). Environmental Regulation of Dormancy and Germination. En *Seeds: physiology of development, germination and dormancy* (pp. 299–339). Springer New York. https://doi.org/10.1007/978-1-4614-4693-4_7

Bewley, J. D., Bradford, K. J., Hilhorst, H. W. M., & Nonogaki, H. (2013b). Germination. En *Seeds: physiology of development, germination and dormancy* (pp. 133–181). Springer New York. https://doi.org/10.1007/978-1-4614-4693-4_4

Bowers, J. E. (2000). Does Ferocactus wislizeni (Cactaceae) have a between-year seed bank? *Journal of Arid Environments*, *45*(3), 197–205. https://doi.org/10.1006/jare.2000.0642

Bowers, J. E. (2005). New evidence for persistent or transient seed banks in three Sonoran Desert cacti. *Southwestern Naturalist*, *50*(4), 482–487. https://doi.org/10.1894/0038-4909(2005)050[0482:NEFPOT]2.0.CO;2

Bravo-Hollis, H., & Sánchez-Mejorada, H. R. (1991). *Las cactáceas de México: Vol. Volumen II*. Universidad Nacional Autónoma de México.

Bruce, T. J. A., Matthes, M. C., Napier, J. A., & Pickett, J. A. (2007). Stressful "memories" of plants: Evidence and possible mechanisms. *Plant Science*, *173*(6), 603–608. https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2007.09.002

Chen, K., & Arora, R. (2013). Priming memory invokes seed stress-tolerance. *Environmental and Experimental Botany*, *94*, 33–45. https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2012.03.005

Chen, K., Fessehaie, A., & Arora, R. (2013). Aquaporin expression during seed osmopriming and post-priming germination in spinach. *Biologia Plantarum*, *57*(1), 193–198. https://doi.org/10.1007/s10535-012-0266-0

Chesson, P., Gebauer, R. L. E., Schwinning, S., Huntly, N., Wiegand, K., Ernest, M. S. K., Sher, A., Novoplansky, A., & Weltzin, J. F. (2004). Resource pulses, species interactions, and diversity maintenance in arid and semi-arid environments. *Oecologia*, *141*(2), 236–253. https://doi.org/10.1007/s00442-004-1551-1

Contreras-Quiroz, M., Pando-Moreno, M., Flores, J., & Jurado, E. (2016a). Effects of wetting and drying cycles on the germination of nine species of chihuahuan desert. *Botanical Sciences*, *94*(2), 221–228.

Contreras-Quiroz, M., Pando-Moreno, M., Jurado, E., Flores, J., Bauk, K., & Gurvich, D. (2016b). Is seed hydration memory dependent on climate? Testing this hypothesis with Mexican and Argentinian cacti species. *Journal of Arid Environments*, *130*, 94–97. https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2016.03.001

Del Castillo, Rafael. F. (1986). Semillas, germinación y establecimiento de Ferocactus histrix. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*, *31*, 5–11.

Dubrovsky, J. G. (1996). Seed hydration memory in Sonoran Desert cacti and its ecological implication. *American Journal of Botany*, *83*(5), 624–632. https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1996.tb12748.x

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. http://www.jstor.orgURL:http://www.jstor.org/stable/2997229

Eguiarte, L., & Scheinvar, E. (2008). *Agaves y cactáceas de Metztitlán: ecología, evolución y conservación*.

Esau, K. (1985). *Anatomía vegetal* (Omega).

Fenner, M. (1985). *Seed Ecology* (G. M. Dunnet & C. H. Gimingham, Eds.).

Fenner, M. (2000). *Seeds The Ecology of Regeneration in Plant Communities 2nd Edition* (2a ed.). CABI Publishing.

Fenner, M., & Tompson, K. (2005). *The Ecology of Seeds*. Cambridge University Press.

Finch-Savage, W. E., & Leubner-Metzger, G. (2006). Seed dormancy and the control of germination. En *New Phytologist* (Vol. 171, Número 3, pp. 501–523). https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01787.x

Flores, J., & Briones, O. (2001). Plant life-form and germination in a Mexican inter-tropical desert: Effects of soil water potential and temperature. *Journal of Arid Environments*, *47*(4), 485–497. https://doi.org/10.1006/jare.2000.0728

Flores, J., González-Salvatierra, C., & Jurado, E. (2016). Effect of light on seed germination and seedling shape of succulent species from Mexico. *Journal of Plant Ecology*, *9*(2), 174–179. https://doi.org/10.1093/jpe/rtv046

Flores, J., Jurado, E., Chapa-Vargas, L., Ceroni-Stuva, A., Dávila-Aranda, P., Galíndez, G., Gurvich, D., León-Lobos, P., Ordóñez, C., Ortega-Baes, P., Ramírez-Bullón, N., Sandoval, A., Seal, C. E., Ullian, T., & 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. https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2010.10.025

Gamboa-DeBuen, A., Cruz-Ortega, R., Martínez-Barajas, E., Sánchez-Coronado, M. E., & Orozco-Segovia, A. (2006). Natural priming as an important metabolic event in the life history of Wigandia urens (Hydrophyllaceae) seeds. *Physiologia Plantarum*, *128*(3), 520–530. https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2006.00783.x

Godínez-Alvarez, H., & Valiente-Banuet, A. (1998). Germination and early seedling growth of Tehuacan Valley cacti species: the role of soils and seed ingestion by dispersers on seedling growth. *Journal of Arid Environments*, *39*(1), 21–31.

González Águila, G. (2009). *Factores del hábitat que influyen en la distribución, abundancia y fisiología de especies de cactáceas de Lagos de Moreno, Jalisco*. Universidad de Guadalajara.

González-Zertuche, L., Orozco-Segovia, A., Baskin, C., & Baskin, J. M. (2002). Effects of priming on gennination of Buddleja cordata ssp. cordata (Loganiaceae) seeds and possible ecological significance. *Seed Science and Technology*, *30*, 535–548.

González-Zertuche, L., Vázquez-Yanes, C., Gamboa, A., Sánchez-Coronado, M. E., Aguilera, P., & Orozco-Segovia, A. (2001). Natural priming of Wigandia urens seeds during burial: effects on germination, growth and protein expression. *Seed Science Research*, *11*(01), 27–34. https://doi.org/10.1079/ssr200057

Gutterman, Y. (1993). *Seed Germination in Desert Plants* (Cloudsley-Thompson J.L, Ed.). Springer-Verlag.

Guzmán, U., Arias, S., & Dávila, P. (2003). *Catálogo de Cactáceas Mexicanas*. Universidad Nacional Autónoma de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad.

Hanin, M., Brini, F., Ebel, C., Toda, Y., Takeda, S., & Masmoudi, K. (2011). Plant dehydrins and stress tolerance: Versatile proteins for complex mechanisms. *Plant Signaling and Behavior*, *6*(10), 1503–1509. https://doi.org/10.4161/psb.6.10.17088

Hasanuzzaman, M., & Fotopoulos, V. (2019). Priming and Pretreatment of Seeds and Seedlings. Implication in plant stress tolerance and enhancing productivity in crop plants. En *Priming and Pretreatment of Seeds and Seedlings*. Springer Singapore. https://doi.org/10.1007/978-981-13-8625-1

Heydecker, W., John Higgins, & R. l. Gulliver. (1973). Accelerated germination by osmotic seed treatment. *Nature*, *246*, 42–44.

Holman, R. M., Robbins, W. W., & Beltrán, E. (1961). *Botánica general*.

Hunt, R. (1990). *Basic growth analysis. Plant growth analysis for beginners*. https://doi.org/10.1007/978-94-010-9117-6

Hussain, S., Hussain, S., Khaliq, A., Ali, S., & Khan, I. (2019). Physiological, biochemical, and molecular aspects of seed priming. En M. Hasanuzzaman & V. Fotopoulos (Eds.), *Priming and Pretreatment of Seeds and Seedlings* (pp. 43–60). Springer Singapore. https://doi.org/10.1007/978-981-13-8625-1

Ibrahim, E. A. (2016). Seed priming to alleviate salinity stress in germinating seeds. En *Journal of Plant Physiology* (Vol. 192, pp. 38–46). Elsevier GmbH. https://doi.org/10.1016/j.jplph.2015.12.011

Jisha, K. C., Vijayakumari, K., & Puthur, J. T. (2013). Seed priming for abiotic stress tolerance: An overview. *Acta Physiologiae Plantarum*, *35*(5), 1381–1396. https://doi.org/10.1007/s11738-012-1186-5

Jun, R., Ling, T., & Xin-Min, L. (2002). Effect of Water Supply on Seed Germination of Soil Seed-bank in Desert Vegetation. *Acta Botanica Sinica*, *44*(1), 124–126.

Lambers, H., & Oliveira, R. S. (2019). *Plant Physiological Ecology* (3a ed.). Springer.

Lê, S., Josse, J., Rennes, A., & Husson, F. (2008). FactoMineR: An R Package for Multivariate Analysis. *Journal of Statistical Software*, *25*(1), 2–18. http://www.jstatsoft.org/

Lima, A. T., & Meiado, M. V. (2017). Discontinuous hydration alters seed germination under stress of two populations of cactus that occur in different ecosystems in Northeast Brazil. *Seed Science Research*, *27*(4), 292–302. https://doi.org/10.1017/S0960258517000241

Lima, A. T., & 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. https://doi.org/10.1016/j.sajb.2018.03.017

López, L. J. V. (2006). *Banco de semillas de Echinocactus platyacanthus Link y Otto (Cactaceae) y especies asociadas en una región semiárida de la Reserva de la Biosfera 'Barranca de Metztitlán', Hidalgo*. Universidad Nacional Autónoma de México.

López-Urrutia, E., Martínez-García, M., Monsalvo-Reyes, A., Salazar-Rojas, V., Montoya, R., & Campos, J. E. (2014). Differential RNA- and protein-expression profiles of cactus seeds capable of hydration memory. *Seed Science Research*, *24*(2), 91–99. https://doi.org/10.1017/S0960258513000317

Martínez-Berdeja, A., & Valverde, T. (2008). Growth response of three globose cacti to radiation and soil moisture: An experimental test of the mechanism behind the nurse effect. *Journal of Arid Environments*, *72*(10), 1766–1774. https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2008.04.010

Mayer, A. M., & Poljakoff-Mayber, A. (1989). *The germination of seeds* (4th Edition). Pergamon Press plc.

Medina, E. (1977). *Introducción a la ecofisiología vegetal*. https://www.researchgate.net/publication/44372777

Miquelajauregui, Y., & Valverde, T. (2010). Survival and early growth of two congeneric cacti that differ in their level of rarity. *Journal of Arid Environments*, *74*(12), 1624–1631. https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2010.07.006

Monsalvo-Reyes, C., Ortiz-Sanchez, J. R., Martinez-Garcia, M., Salazar Rojas, V. M., & Campos Contreras, J. E. (2019). Efecto de ciclos hidratación-deshidratación durante la germinación en semillas del género ferocactus. *Revista Tendencias en Docencia e Investigación en Química*, 166–171.

Nonogaki, H., Bassel, G. W., & Bewley, J. D. (2010). Germination-still a mystery. *Plant Science*, *179*(6), 574–581. https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2010.02.010

Onofri, A., Mesgaran, M. B., & Ritz, C. (2022). A unified framework for the analysis of germination, emergence, and other time-to-event data in weed science. *Weed Science*, *70*(3), 259–271. https://doi.org/10.1017/wsc.2022.8

Paparella, S., Araújo, S. S., Rossi, G., Wijayasinghe, M., Carbonera, D., & Balestrazzi, A. (2015). Seed priming: state of the art and new perspectives. *Plant Cell Reports*, *34*(8), 1281–1293. https://doi.org/10.1007/s00299-015-1784-y

Pawar, V. A., & Laware, S. L. (2018). Seed Priming: A Critical Review. *International Journal of Scientific Research in Biological Sciences*, *5*(5), 94–101. www.isroset.org

Peraza-Villarreal, H., Sánchez-Coronado, M. E., Lindig-Cisneros, R., Tinoco-Ojanguren, C., Velázquez-Rosas, N., Cámara-Cabrales, L., & Orozco-Segovia, A. (2018). Seed Priming Effects on Germination and Seedling Establishment of Useful Tropical Trees for Ecological Restoration. *Tropical Conservation Science*, *11*. https://doi.org/10.1177/1940082918817886

Pilbeam, J., & Bowdery, D. (2005). *Ferocactus*. British Cactus and Succulent Society.

Ren, J., & Tao, L. (2003). Effect of hydration-dehydration cycles on germination of seven Calligonum species. *Journal of Arid Environments*, *55*(1), 111–122. https://doi.org/10.1016/S0140-1963(02)00257-4

Rito, K. F., Sobrinho, M. S., Rocha, E. A., Leal, ; I R, Meiado, ; M V, & Chaves, N. (2009). As sementes de mandacaru têm memória hídrica? *Boletín de la Sociedad Latinoamericana y del Caribe de Cactáceas y otras Suculentas*, *6*(1), 26–31.

Rojas-Aréchiga, M., & Batis, A. L. (2001). Las semillas de cactáceas ... ¿forman bancos en el suelo? *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*, *46*(4), 76–82.

Rojas-Aréchiga, M., Mandujano, M. C., & Golubov, J. K. (2013). Seed size and photoblastism in species belonging to tribe Cacteae (Cactaceae). *Journal of Plant Research*, *126*(3), 373–386. https://doi.org/10.1007/s10265-012-0526-2

Rojas-Aréchiga, M., & Vázquez-Yanes, C. (2000). Cactus seed germination: a review. *Journal of Arid Environments*, *44*, 85–104. http://www.idealibrary.comon

Rojas-Aréchiga, M., Vázquez-Yanes, C., & Orozco-Segovia, A. (1998). Seed response to temperature of Mexican cacti species from two life forms: an ecophysiological interpretation. *Plant Ecology*, *135*, 207–214.

Ruedas, M., Valverde, T., & Castillo-Argüero, S. (2000). Respuesta germinativa y crecimiento de plántulas de Mammillaria magnimamma (Cactaceae) bajo diferentes condiciones ambientales. *Botanical Sciences*, *66*, 25–35. https://doi.org/10.17129/botsci.1608

Saha, D., Choyal, P., Mishra, U. N., Dey, P., Bose, B., MD, P., Gupta, N. K., Mehta, B. K., Kumar, P., Pandey, S., Chauhan, J., & Singhal, R. K. (2022). Drought stress responses and inducing tolerance by seed priming approach in plants. *Plant Stress*, *4*. https://doi.org/10.1016/j.stress.2022.100066

Sánchez, J., Castillón, E. E., García Aranda, M. A., Duarte Hérnandez, M. F., González, F. G., Valenzuela Nuñez, L. M., & Pérez, G. M. (2023). Arid and semi-arid environments: their relationship with the dispersion and germination of species. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, *14*(75), 35–67. https://doi.org/10.29298/rmcf.v14i75.1288

Sánchez-Soto, B. H., García Moya, E., Terrazas, T., & Reyes Olivas, Á. (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.

Sánchez-Salas, J., Ybarra Jurado, E., Pando Moreno, M., Flores Rivas, J., & Muro Pérez, G. (2010). Estrategias germinativas de las semillas en ambientes áridos. *Revista Chapingo Serie Zonas Áridas*, *IX*(1), 35–38. http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=455545062006

Santiago Gutiérrez, G. A. (2023). *Respuesta germinativa al acondicionamiento hídrico de semillas almacenadas de Astrophytum ornatum (DC) Britton & Rose*. Universidad Nacional Autónoma de México.

Santini, B. A., & Martorell, C. (2013). Does retained-seed priming drive the evolution of serotiny in drylands? an assessment using the cactus. *American Journal of Botany*, *100*(2), 365–373. https://doi.org/10.3732/ajb.1200106

Santini, B. A., Rojas-Aréchiga, M., & García Morales, E. (2017). Priming effect on seed germination: Is it always positive for cacti species? *Journal of Arid Environments*, *147*, 155–158. https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2017.07.013

Schwinning, S., Sala, O. E., Loik, M. E., & Ehleringer, J. R. (2004). Thresholds, memory, and seasonality: Understanding pulse dynamics in arid/semi-arid ecosystems. *Oecologia*, *141*(2), 191–193. https://doi.org/10.1007/s00442-004-1683-3

Taylor, A. G., Klein, D. E., & Whitlow, T. H. (1988). SMP: Solid Matrix Priming of Seeds. *Scientia Horticulturae*, *37*, 1–11.

Varela, S. A., & Arana, V. (2011). *Latencia y germinación de semillas. Tratamientos pregerminativos*.

Vázquez Yanes, C., Orozco, A., Rojas, M., & Sánchez, M. E. (1997). *La reproducción de las plantas : semillas y meristemos* (México). Secretaría de Educación Pública.

Woodstock, L. W. (1988). Seed imbibition: a critical period for succeful germination. *Journal of Seed Technology*, *12*(1), 1–15. http://www.jstor.org/stable/23432691 .

Zar, J. H. (2010). *Biostatistical Analysis* (5th ed). Pearson.