



Efecto de la edad de las semillas en la germinación y la supervivencia de plántulas de *Lophophora diffusa* (Cactaceae)

Effect of seed age on germination, and seedling survival of *Lophophora diffusa* (Cactaceae)

Ma. Isabel Briseño-Sánchez¹, Jade Nava-Osorio¹, Mariana Rojas-Aréchiga¹ y María C. Mandujano^{1,2}

Resumen:

Antecedentes y Objetivos: La capacidad de formar un banco de semillas es una de las estrategias que permite la regeneración poblacional de especies en ambientes impredecibles. El fotoblastismo positivo, la longevidad ecológica, el tamaño de la semilla y mecanismos de latencia suelen ser atributos de las semillas que forman bancos. En este estudio evaluamos el efecto de la edad de las semillas en la germinación y supervivencia de *Lophophora diffusa*, una cactácea de la región del Semidesierto Queretano-Hidalguense, con el objetivo de reconocer su potencial para formar un banco de semillas.

Métodos: Se desarrolló un diseño experimental teniendo como factor la edad de las semillas, con semillas colectadas el año que se realizó el experimento (2018) y semillas de cuatro años (colectadas en 2014). Se registró la germinación y la supervivencia de las plántulas en 15 tiempos de observación cada tercer día. Los resultados de germinación se analizaron mediante un modelo de “tiempo al evento” con un ajuste de función log-logística y se realizó una prueba de *t* para determinar diferencias entre los parámetros estimados. Los resultados de supervivencia se analizaron mediante un modelo lineal generalizado con distribución de error binomial y función de enlace-*logit*.

Resultados clave: Aunque las semillas de mayor edad presentaron un tiempo medio de germinación superior en comparación con las de menor edad, la edad de las semillas no afectó la germinación, ni la supervivencia de las plántulas. Las semillas estudiadas permanecen viables en condiciones de laboratorio hasta cuatro años, con porcentajes de germinación y supervivencia >50% independientemente de la edad de las semillas.

Conclusiones: La capacidad de las semillas de mantenerse viables hasta por cuatro años en condiciones de laboratorio, sumada a las características morfológicas y fisiológicas conocidas para esta especie, indican su potencial de formar un banco de semillas persistente de corto plazo.

Palabras clave: banco de semillas, cactáceas, peyote, prueba t_{50} , viabilidad.

Abstract:

Background and Aims: The ability to form a seed bank is one of the strategies that allow the population regeneration of species in unpredictable environments. Positive photoblastism, ecological longevity, seed size and dormancy mechanisms are usually attributes of seeds that are able to form a seed bank. In this study, we evaluated the effect of seed age on germination and survival of *Lophophora diffusa*, a cactus endemic of the Queretaro-Hidalgo semidesertic region, with the objective to identify their potential to form a seed bank.

Methods: An experimental design was developed taking seed age as a factor, with seeds collected in the year the experiment was conducted (2018), and four-year-old seeds (collected in 2014). Germination and seedling survival were recorded at 15 observation times every third day. Germination results were analyzed using an “event-time” model with a log-logistic function fit, and a *t*-test was performed to determine differences between the estimated parameters. Survival results were analyzed using a generalized linear model with binomial error distribution and logit-link function.

Key results: Although older seeds had a higher mean germination time compared to recently dispersed seeds, seed age did not affect germination and seedling survival. Studied seeds remained viable under laboratory conditions up to four years, with germination and survival percentages >50% regardless of seed age.

Conclusions: The ability of seeds to remain viable for up to four years under laboratory conditions, together with the morphological and physiological characteristics known for this species, indicate its potential to form a short-term persistent seed bank.

Key words: cactus, peyote, seed bank, test t_{50} , viability.

¹Universidad Nacional autónoma de México, Instituto de Ecología, Departamento de Ecología de la Biodiversidad, Laboratorio de Genética y Ecología, Apdo. postal 70-275, 04510 Cd. Mx., México.

²mcmdujano@ieciologia.unam.mx

Recibido: 7 de noviembre de 2022.

Revisado: 9 de octubre de 2023.

Aceptado por Moisés Méndez Toribio: 31 de enero de 2024.

Publicado Primero en línea: 29 de febrero de 2024.

Publicado: Acta Botanica Mexicana 131(2024).

Citar como: Briseño-Sánchez, M. I., J. Nava-Osorio, M. Rojas-Aréchiga y M. C. Mandujano. 2024. Efecto de la edad de las semillas en la germinación y la supervivencia de plántulas de *Lophophora diffusa* (Cactaceae). Acta Botanica Mexicana 131: e2146. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm131.2024.2146>



Este es un artículo de acceso abierto bajo la licencia Creative Commons 4.0 Atribución-No Comercial (CC BY-NC 4.0 Internacional).

e-ISSN: 2448-7589

Introducción

Las semillas suelen representar el éxito reproductivo de las angiospermas y permiten dispersar e incorporar nuevos genotipos a las poblaciones (Harper, 1977; Bewley, 2003; Márquez-Guzmán et al., 2013). Se sabe que una gran cantidad de semillas pueden ser depredadas por considerarse un recurso valioso para una gran diversidad de animales como roedores y hormigas (Janzen, 1971; Dirzo y Domínguez, 1986; Crawley, 2000; Daws, 2005). Por otro lado, la probabilidad que tengan las semillas de escapar de la granivoría para poder germinar y establecerse como plántulas depende de varios factores (Andersen, 1989; Daws, 2005; Holland y Molina-Freaner, 2012; Baskin y Baskin, 2014). Entre estos factores se encuentra el tiempo que las semillas puedan permanecer viables (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1996; Bewley, 1997; Márquez-Guzmán et al., 2013), así como la disponibilidad de sitios con luz, y la temperatura y la humedad adecuadas para que las semillas germinen y las plántulas sobrevivan (Holmes y Smith, 1975; Gutterman, 2000; Ruedas et al., 2000; Baskin y Baskin, 2014; Aragón-Gastélum et al., 2018).

Lo anterior contribuye a que las semillas y las plántulas representen las etapas más vulnerables del ciclo de vida de las plantas (Harper, 1977). Por ejemplo, en poblaciones vegetales de ambientes áridos los individuos adultos pueden tolerar escenarios con temperaturas extremas y ausencia de lluvias; sin embargo, esto puede ser muy estresante para las plántulas y provocar que una gran proporción de semillas no llegue a la etapa juvenil (Baskin y Baskin, 1971; Jordan y Nobel, 1981; Godínez-Álvarez et al., 2003). Algunos reportes indican que en respuesta a largos periodos de sequía pueden ocurrir eventos reproductivos fallidos con baja o nula producción de semillas para un año particular (Epling et al., 1960; Baskin y Baskin, 1980).

La capacidad de formar un banco de semillas que contenga una muestra de los genotipos que fueron exitosos uno o varios años atrás en ambientes impredecibles les ha permitido a varias especies contrarrestar la falta de reclutamiento en un periodo desfavorable (Schafer y Chilcote, 1969; Baker, 1989; Simpson et al., 1989; Thompson, 1993; Jiménez-Sierra et al., 2022). La longevidad ecológica, que es la capacidad de las semillas de permanecer viables en

condiciones naturales, le permite a las semillas permanecer viables en el suelo y de esta forma aumentar las probabilidades de reclutamiento en diferentes momentos de la dinámica de las poblaciones (Venable, 1989; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1996; Bowers, 2000; Márquez-Guzmán et al., 2013; Baskin y Baskin, 2014). De acuerdo con el tiempo de persistencia de las semillas después de su dispersión, Thompson (1993) reconoció tres tipos de bancos de semillas: i) transitorio, con semillas que pueden permanecer viables máximo un año; ii) persistente a corto plazo, si la viabilidad de las semillas supera un año, pero no excede cinco años, y iii) persistente a largo plazo, formado por semillas muy longevas con potencial de germinar después de cinco años. Las semillas que tienen una longevidad ecológica alta podrían ser capaces de formar bancos de semillas persistentes de corto y largo plazo.

En el caso de la familia Cactaceae, ciertas características morfológicas y fisiológicas de las semillas (p. ej. un tamaño pequeño y redondeado, fotoblastismo positivo y longevidad ecológica; Rojas-Aréchiga y Batis, 2001; Barrios et al., 2020), junto con los resultados de experimentos que evalúan por cuánto tiempo las semillas pueden permanecer viables en condiciones de laboratorio y de campo, han permitido determinar la existencia de un banco de semillas para algunas especies (Fearn, 1977, 1981; de Viana, 1999; Bowers, 2000, 2005; Montiel y Montaña, 2003; Flores-Martínez et al., 2008; Pascacio-Villafán y Ortega Ortiz, 2009; Cheib y García, 2012; Álvarez-Espino et al., 2014; Aranda-Pineda, 2017; Ordoñez-Salanueva et al., 2017). Además, varios estudios han comprobado la existencia de bancos de semillas en el suelo al tomar muestras del mismo y analizarlas (Bowers 2000, 2005; Ordoñez-Salanueva et al., 2017; Guzmán-Vázquez et al., 2021; Varela et al., 2021).

Algunos experimentos realizados bajo condiciones naturales han demostrado que ciertas especies pueden mantener su viabilidad por un tiempo prolongado. Por ejemplo, para *Ferocactus wislizeni* (Engelm.) Britton & Rose se encontraron plántulas de semillas que habían sido colocadas en el sustrato del sitio de estudio por lo menos tres años atrás; mientras que para el cactus globoso *Mammillaria grahamii* Engelm. se reportó un banco de semillas persistente a largo plazo, con semillas de hasta seis



años que sobrevivieron y germinaron en condiciones naturales (Bowers, 2005). Un estudio que obtuvo resultados conjuntos de laboratorio y de campo reportó que las semillas de *Echinocereus enneacanthus* Engelm. germinaron un 62% después de estar almacenadas en laboratorio durante ocho años y posteriormente enterradas 12 meses en el sitio de estudio (Aranda-Pineda, 2017).

Por otra parte, se ha explorado bajo condiciones de laboratorio el efecto de la edad de las semillas en su capacidad germinativa; por ejemplo, las semillas de *Ferocactus herrerae* J.G. Ortega permanecieron viables en 50% después de 15 años de haber sido colectadas (Fearn, 1977) y las semillas de *Ferocactus peninsulæ* (Engelm. ex Weber) Britton & Rose presentaron una germinación por arriba de 65% después de cuatro años de almacenamiento en condiciones de laboratorio (Rojas-Aréchiga y García-Morales, 2022).

En el trabajo de revisión realizado por Rojas-Aréchiga y Batis (2001), en el que se preguntan si las semillas de las cactáceas forman bancos en el suelo, se reportan más de 30 especies que cumplen con al menos una de las características morfológicas o fisiológicas que las semillas requieren para formar un banco, destacando el fotoblastismo positivo. Por lo tanto, se resalta la importancia de determinar la existencia de alguna de estas características que permiten reconocer el potencial de una especie para formar un reservorio de semillas, aún si no cuenta con experimentos en condiciones naturales (Fearn, 1977, 1981; Bowers, 2000; Rojas-Aréchiga y Batis, 2001; Lindow-López et al., 2018). El trabajo de Rojas-Aréchiga y Batis (2001) no incluye el género *Lophophora* J.M. Coult., pero estudios más recientes (Rojas-Aréchiga et al., 2013) demuestran que una de sus especies, *Lophophora diffusa* (Croizat) Bravo, de acuerdo con la categorización de Barthlott y Hunt (2000) presenta semillas medianas (Fig. 1). Las semillas medianas tienen una longitud entre 1.2 y 1.9 mm y un requerimiento de luz para germinar (Trujillo-Hernández, 2002; Rojas-Aréchiga et al., 2013). Por otro lado, Trujillo-Hernández (2002) refiere una proporción de semillas con cubierta impermeable que no deja pasar el agua hacia el embrión, lo que puede aumentar el tiempo de permanencia después de su dispersión. A pesar de esta información,

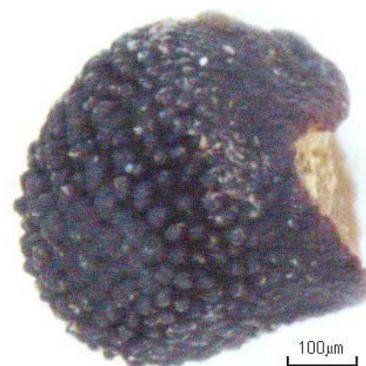


Figura 1: Morfología de la semilla de *Lophophora diffusa* (Croizat) Bravo, en el microscopio estereoscópico. Fotografía: Mariana Rojas-Aréchiga.

aún faltan estudios que determinen el tiempo que las semillas pueden permanecer viables, tanto en condiciones naturales como en laboratorio.

Bajo el supuesto de que *Lophophora diffusa* presenta algunas características morfológicas y fisiológicas que le pueden permitir formar un banco de semillas, el objetivo de este estudio fue evaluar el efecto de la edad de las semillas en la germinación y la supervivencia de plántulas en condiciones de laboratorio. De esa forma se puede conocer si la respuesta de germinación sugiere la capacidad de formar un banco de semillas, lo que permitiría entender mejor la dinámica de establecimiento en su hábitat.

Materiales y Métodos

Zona de estudio

Las semillas utilizadas para este proyecto se colectaron en el municipio Peñamiller en Querétaro, México. Esta localidad forma parte de la región semiárida del estado de Querétaro, presenta un clima semicálido-semiseco con lluvias en verano, precipitación media anual de 456 mm y una temperatura media anual de 21.7 °C (CONAGUA, 2020). La vegetación de la zona de estudio es de tipo matorral xerófilo micrófilo, y cuenta con varias especies representativas como *Fouquieria splendens* Engelm. (ocotillo), *Larrea tridentata* (Sessé & Moc. ex DC.) Coville (gobernadora), *Bursera fagaroides* (Kunth) Engl. (xixote) y cactáceas como *Echinocereus pentalophus* (DC.) Lem. (alicoche falso), *Mammillaria parkinsonii* Ehrenb. (biznaga de aréola dorada), *Strombocactus disciformis* (DC.) Britton & Rose



(biznaga trompo) y la especie de estudio: *L. diffusa* (peyote queretano).

Lophophora diffusa (Fig. 2) tiene una distribución restringida y se reconoce como endémica para la región Semidesierto Queretano-Hidalgüense (Anderson, 1969; Díaz-Segura et al., 2012; Hernández-Magaña et al., 2012). Los individuos de esta especie producen pocas semillas, por lo general menos de 40 por fruto (Trujillo-Hernández, 2002; Díaz-Segura et al., 2017; Briseño-Sánchez et al., 2020) y a pesar de tener un periodo de floración extenso también producen pocos frutos por individuo al año (1.62 ± 0.13 ($\bar{x} \pm e.e$) Briseño-Sánchez, 2016) y presentan un bajo éxito reproductivo, pues de 42% de las plantas en una población que son reproductivas solamente 28% forma frutos (Briseño-Sánchez et al., 2020). Se ha reportado que sus pobla-

ciones han disminuido 50% (Díaz-Segura et al., 2012). Esta especie se encuentra en la Lista Roja de la UICN bajo la categoría de Vulnerable (VU, UICN; Gómez-Hinostrosa et al., 2017) y ha sido catalogada como una especie en peligro de extinción (P) en la NOM-059-SEMARNAT-2010, en su actualización de 2019 (SEMARNAT, 2010).

Colecta de semillas, germinación de semillas y supervivencia de plántulas

Se realizaron visitas continuas a la localidad de estudio después de la época de floración de *L. diffusa* (julio-octubre) para coleccionar frutos de 20 individuos diferentes en 2014 y 2018. Debido a la escasa producción de frutos por individuo y al bajo número de semillas por fruto que presenta esta especie, las semillas no se obtuvieron de una sola



Figura 2: Individuo de *Lophophora diffusa* (Croizat) Bravo, en floración. Fotografía: María Isabel Briseño-Sánchez.

cosecha y fue necesario agrupar semillas de varios meses de colecta para tener una muestra con buena cantidad de semillas para cada año.

Las semillas se extrajeron de los frutos, se almacenaron a temperatura ambiente ($20\text{ }^{\circ}\text{C}\pm 2$) en bolsas de papel y se mantuvieron en esas condiciones en el Instituto de Ecología, de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Ciudad de México, México, hasta el momento de comenzar el experimento de germinación. Este consistió en establecer como factor la edad de las semillas, con semillas colectadas el año que se realizó el experimento (2018) y semillas de cuatro años (colectadas en 2014).

Las semillas se sembraron en cajas Petri con agar bacteriológico (BD Bioxon) al 1% y se incubaron en una cámara ambiental (Lab-Line Instruments, Ciudad de México, México), a $25\text{ }^{\circ}\text{C}$ y fotoperiodo de 12 h (Rojas-Aréchiga et al., 2008). Se colocó un total de 100 semillas, cinco semillas por caja Petri, teniendo diez repeticiones por tratamiento y 50 semillas por grupo de edad (semillas de 2018 y semillas de 2014). El experimento se monitoreó durante un mes en 2018, y se registró la germinación de las semillas y la supervivencia de las plántulas en 15 tiempos de observación cada tercer día. Las semillas se consideraron germinadas al observar la emergencia de la radícula (Bewley y Black, 1994).

Análisis estadísticos

Los resultados de germinación se analizaron a partir de un modelo de “tiempo al evento” con un ajuste de función log-logística (Ritz et al., 2013). Ese modelo se formula en términos de la distribución $F(t)=d/(1+\exp(b\{\log(t)-\log(t_{50})\}))$, donde F precisa una función de distribución acumulativa, que para cada punto de tiempo $t\geq 0$ devuelve la fracción de semillas que ya han germinado; por lo tanto, $F(t)$ indica la fracción de semillas germinadas entre el inicio del experimento y el tiempo t . Este modelo considera tres parámetros: i) el límite superior o la proporción máxima de semillas germinadas durante el experimento (d); ii) el tiempo medio de germinación; es decir, el tiempo necesario para que se alcance 50% de la germinación total (t_{50}) y iii) la pendiente de la curva de germinación (se obtiene a partir del vector numérico con la respuesta medida), pro-

porcional a la pendiente de F en el tiempo medio de germinación (b).

Las diferencias entre los parámetros estimados para el grupo de semillas de 2018 y el grupo de semillas de 2014 se compararon con pruebas de t . Para analizar el efecto de la edad de las semillas en la supervivencia de plántulas, se obtuvo la proporción de plántulas vivas por grupo de edad considerando la proporción máxima de semillas que germinaron durante el experimento. Las diferencias entre tratamientos se analizaron mediante un modelo lineal generalizado (GLM), con distribución de error binomial y función de enlace *logit*. Los análisis estadísticos se realizaron por medio de la paquetería *drc* (Ritz y Streibig, 2005) en el programa R v. 3.5.2 (R Core Team, 2020).

Resultados

Germinación de semillas y supervivencia de plántulas

La germinación de *L. diffusa* se registró desde el primer tiempo de observación (tres días) para las semillas de 2018, y desde el segundo tiempo de observación (a los seis días) para las semillas de colecta 2014. El grupo de semillas de 2018 mostró un porcentaje máximo de germinación de 62%, que se registró en el tiempo diez de observación (20 días), mientras que el grupo de semillas de 2014 mostró un porcentaje máximo de germinación de 52%, para el tiempo 13 de observación (26 días) (Fig. 3).

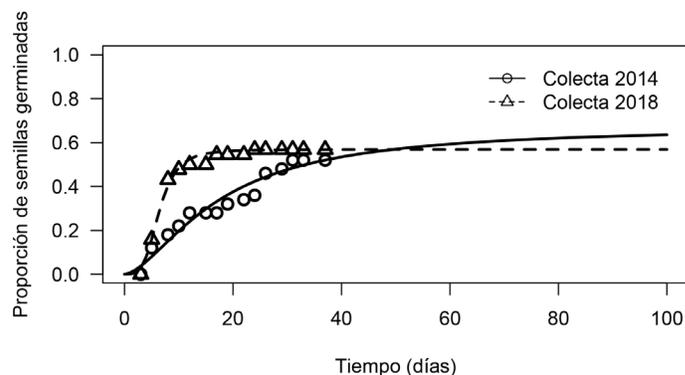


Figura 3: Efecto de la edad de las semillas en la germinación de *Lophophora diffusa* (Croizat) Bravo. Línea continua (colecta 2014) y línea discontinua (colecta 2018). Se presentan las curvas de germinación del modelo “tiempo al evento” con un ajuste de función log-logística.



Como se muestra en el **cuadro 1**, los valores estimados para el modelo log-logístico no señalan diferencias significativas al comparar los valores del parámetro d entre tratamientos ($t=0.592$, $p=0.553$); es decir, que la proporción máxima de germinación no difiere significativamente entre el grupo de semillas de 2018 y el grupo de semillas de 2014. Sin embargo, el tiempo necesario para que se alcance 50% de la germinación total fue más del doble para las semillas de 2014 en comparación con las semillas colectadas en 2018. Por lo tanto, se encontraron diferencias significativas al comparar el parámetro b entre tratamientos ($t=2.81$, $p=0.004$); este parámetro es proporcional a la pendiente de la curva de germinación en el momento t_{50} .

Los resultados de supervivencia de las plántulas señalan que las primeras muertes ocurrieron en el tiempo ocho de observación para las semillas de 2018 y en el tiempo nueve para las semillas de 2014. Las plántulas del grupo de semillas de 2018 tuvieron una supervivencia de 90% en los primeros nueve tiempos de observación; sin embargo, este porcentaje se redujo a 67% para el tiempo de observación diez. Por su parte, las plántulas de semillas de 2014 mostraron una supervivencia de 94 y 89% en los mismos tiempos de observación (**Fig. 4**). Al final del registro de supervivencia, las plántulas de semillas de menor edad (colecta de 2018) presentaron un mayor porcentaje de supervivencia: 61 ± 5.92 ($\% \pm e.e.$), en comparación con

Cuadro 1: Parámetros estimados del modelo log-logístico $d/(1+\exp(b\{\log(t) - \log(t_{50})\}))$, el error estándar para cada parámetro se muestra entre paréntesis. El límite superior (parámetro d), señala la proporción de semillas de *Lophophora diffusa* (Croizat) Bravo que germinaron durante el experimento. El parámetro t_{50} denota el momento (en días), para el que había germinado 50% de la proporción total de semillas germinadas en el experimento. El parámetro b denota la pendiente de la curva de germinación en el momento t_{50} . Se muestran los resultados para las semillas de 2014 y para 2018. Se marca con negritas los valores que mostraron diferencias significativas al compararlos mediante la prueba de t .

Tratamiento	d (e.e)	t_{50} (e.e)	b (e.e)
	Límite superior	50% germinación (días)	Pendiente
Semillas de 2014	0.672(0.395)	17.301(12.4)	-1.612(0.377)
Semillas de 2018	0.568(0.506)	6.364(3.127)	-3.897(4.607)

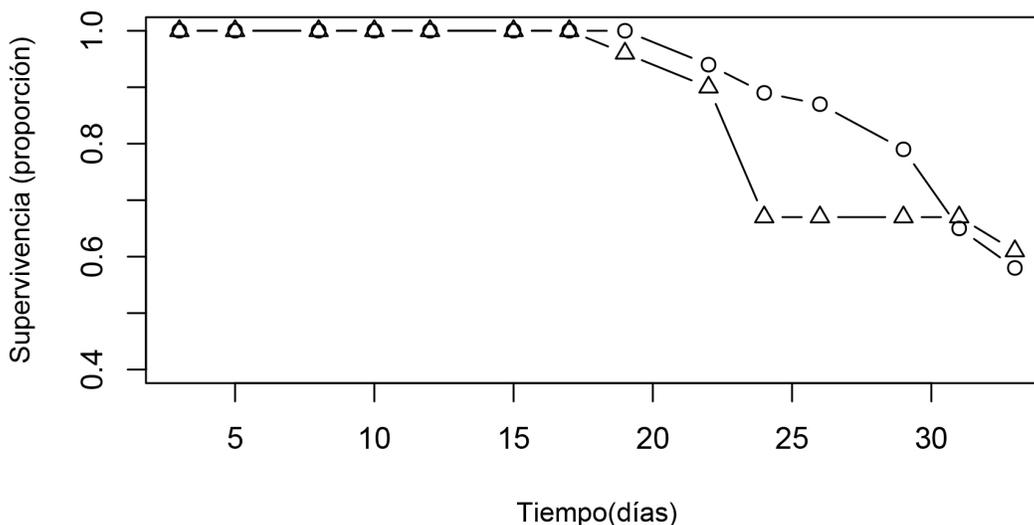


Figura 4: Efecto de la edad de las semillas en la supervivencia de *Lophophora diffusa* (Croizat) Bravo. Se muestran las curvas de supervivencia. Los círculos representan la colecta de 2014, y los triángulos la colecta de 2018.

las plántulas de semillas de cuatro años (colecta 2014), con un porcentaje de supervivencia de 58 ± 4.81 (% \pm e.e.), pero no hubo diferencias significativas entre edades de las semillas ($n=20$, $\chi^2=0.043$, $g.l=1$, $p=0.83$).

Discusión

El reconocer las características tanto morfológicas como fisiológicas de una especie en particular e inferir su potencial para formar un banco de semillas ayuda a entender su dinámica de reclutamiento y la estructura de sus poblaciones (Mandujano et al., 1998; Godínez-Álvarez et al., 2003; Eriksson y Ehrlén, 2008; Ordoñez-Salanueva et al., 2017; Aragón-Gastélum et al., 2018; Rojas-Aréchiga y García-Morales, 2022). El tiempo de inicio de germinación y el porcentaje de germinación en *L. diffusa* fueron muy similares independientemente de la edad de las semillas. La emergencia de la radícula se comenzó a registrar desde los primeros tiempos de observación. Al final del experimento se presentó un porcentaje de germinación por arriba de 50% para las semillas de los dos grupos de edad, lo que demuestra que las semillas de la especie de estudio no pierden viabilidad en poco tiempo a diferencia de otras especies, donde la edad de las semillas afecta su viabilidad, como es el caso del género *Frailea* Britton & Rose, cuyas semillas pierden viabilidad muy rápido (Fearn, 1981), o en algunas especies del género *Echinopsis* Zucc., para las que se reporta una disminución en la proporción de la germinación después de 12 meses de estar enterradas en el suelo (Lindow-López et al., 2018), y por ello la posibilidad de formar un banco de tipo persistente se ha descartado.

Los resultados que se han obtenido sobre estudios de viabilidad en semillas de la familia Cactaceae son muy variados (Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes, 2000), porque depende de varios factores como las condiciones de colecta y almacenamiento, el contenido de humedad en las semillas y el grado de maduración de las semillas, entre otros (Barrios et al., 2020). En *L. diffusa* no se encontró una disminución en los porcentajes de germinación en semillas de cuatro años en comparación con semillas de menor edad. El potencial para formar un banco de semillas se ha reconocido en algunas especies de cactáceas como *Ferocactus townsendianus* Britton & Rose, *F. peninsulae* y

E. enneacanthus a partir de experimentos de germinación en laboratorio (Guillén-Trujillo et al., 2014; Aranda-Pineda, 2017; Rojas-Aréchiga y García-Morales, 2022).

De acuerdo con el trabajo de Rojas-Aréchiga et al. (2013), en el cual se plantea una relación entre el fotoblastismo positivo, el tamaño de la semilla y la filogenia en varias especies de la tribu Cacteeae a la cual pertenece *L. diffusa*, se menciona que tienen fotoblastismo positivo y semillas de tamaño pequeño a mediano. También es el caso de *Aztekium ritteri* (Boed.) Boed. y *Epithelantha micromeris* F.A.C. Weber ex Britton & Rose (Maiti et al., 1994), *Ferocactus* spp. Britton & Rose (Rojas-Aréchiga et al., 1997), *Mammillaria* spp. Haw. (Benítez-Rodríguez et al., 2004) y *Turbinicarpus* spp. (Backeb.) Buxb. & Backeb. (Flores et al., 2006). Las especies con semillas pequeñas o medianas, a diferencia de con semillas grandes, tienen una mayor probabilidad de escapar de los granívoros y de permanecer en el suelo, y por ende pueden tener una mayor probabilidad de formar un banco de semillas por más de un año (Thompson y Grime, 1979; Rojas-Aréchiga y Batis, 2001; Rojas-Aréchiga et al., 2013).

El fotoblastismo positivo, el cual se ha asociado a semillas de tamaño pequeño o mediano, les permite a las semillas permanecer viables en el suelo hasta que la luz dispare la germinación, junto con la humedad y una temperatura adecuada (Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes, 2000; Flores et al., 2011; Rojas-Aréchiga et al., 2013). Esto es muy importante biológicamente porque las semillas pequeñas tienen pocas reservas, de tal manera que al ser fotoblasticas positivas solo pueden germinar si están poco enterradas o en la superficie del suelo donde pueden percibir la luz, germinar y emerger exitosamente (Flores et al., 2011, 2016; Rojas-Aréchiga et al., 2013; Barrios et al., 2020).

Además de la viabilidad de las semillas de hasta cuatro años de edad descrita en el presente trabajo, se ha reportado que *L. diffusa* cuenta con algunas características necesarias para formar un banco de semillas: semillas redondeadas de tamaño mediano (longitud promedio de 1.41 ± 0.11 mm; Rojas-Aréchiga et al., 2013), ausencia de germinación en oscuridad, y porcentajes de germinación en luz mayores a 50% y en ocasiones mayores a 80% (Trujillo-Hernández, 2002; Rojas-Aréchiga et al., 2013). En



cuanto a la velocidad de germinación, la especie de estudio mostró diferencias en la pendiente de la curva de germinación en el tiempo t_{50} , las semillas de mayor edad mostraron una velocidad de germinación menor, en comparación con las semillas recién colectadas, que alcanzaron el porcentaje medio de germinación desde los primeros días.

El efecto de la edad de las semillas en la velocidad de germinación ha sido poco explorado en cactáceas (Guillén-Trujillo et al., 2014). Sin embargo, para otros grupos de plantas se ha señalado que la edad de las semillas puede afectar la velocidad de germinación (Villiers, 1973). Una posible explicación de esta respuesta es que después de la hidratación las semillas de mayor edad deben pasar por un proceso de reparación de las membranas celulares antes de que puedan germinar (Villiers, 1973) y posiblemente este proceso deba ser más prolongado para las semillas de mayor edad.

En el caso de *L. diffusa*, comprender los procesos que promueven la germinación de las semillas implica además tomar en cuenta las características que contribuyen a la formación de un banco de semillas en especies amenazadas (Sánchez-Salas et al., 2006; Barrios et al., 2020; Gurvich et al., 2021) y permite desarrollar planes de conservación tanto *in situ* como *ex situ*, al determinar el tiempo que pueden permanecer viables las semillas para su almacenamiento y para la reintroducción de plántulas (Flores et al., 2005; Gurvich et al., 2021). El almacenamiento de semillas y la reintroducción de plántulas de *L. diffusa* podría ser una medida favorable ya que una gran parte de sus poblaciones ha desaparecido y las poblaciones restantes se encuentran bajo amenaza (Díaz-Segura et al., 2012).

Además, habría que tomar en cuenta la baja supervivencia encontrada para muchas especies vegetales durante las primeras etapas del ciclo de vida (Harper, 1977; Buckley, 1982), y la transición de semilla a plántula ha sido considerada como un punto crítico en la dinámica de las poblaciones de cactáceas (Godínez-Álvarez et al., 2003; Pierson et al., 2013; Martínez-Ramos et al., 2016). Se ha reportado que el tamaño y la supervivencia de las plántulas puede ser una variable asociada con la longevidad de las semillas (González et al., 2009). En este trabajo encon-

tramos que el tiempo de almacenamiento de las semillas no afectó la supervivencia de las plántulas en condiciones de laboratorio para *L. diffusa*, ya que cerca de la mitad de las semillas que germinaron lograron permanecer como plántulas al menos un mes y no se presentaron diferencias significativas entre los porcentajes de supervivencia de las plántulas por grupos de edad. Sin embargo, se sabe que la supervivencia de plántulas y el establecimiento de nuevos individuos en condiciones naturales podría verse afectado por varios factores, como la cantidad de semillas por fruto, los porcentajes de germinación en campo, la presencia de nodrizas y la depredación de semillas y plántulas (Mandujano et al., 2001; Godínez-Álvarez et al., 2003; Flores-Martínez et al., 2008; Ordoñez-Salanueva et al., 2017; Ortiz-Martínez et al., 2021).

Para esta población de *L. diffusa* se ha reportado una probabilidad de transición de semilla a plántula de 0.0039; además, las plántulas (i.e., individuos con un diámetro <1.7cm), solo representan 15% del total de la población (Briseño-Sánchez, 2019). El potencial de formar un banco de semillas para las especies que se desarrollan en ambientes impredecibles como las zonas áridas, ha sido considerado como una estrategia para que las poblaciones puedan permanecer y crecer (Harper, 1977; Baskin y Baskin, 2014; Ordoñez-Salanueva et al., 2017). En este caso, la presencia de un banco de semillas persistente a corto plazo en *L. diffusa* podría aumentar su propagación a partir de la fracción de semillas que permanecen viables, ya que estas semillas tienen el potencial de germinar en distintos momentos bajo condiciones favorables. Además, la presencia de semillas con la capacidad de permanecer viables en el suelo por varios meses podría disminuir los efectos de las perturbaciones y permitir la regeneración de especies amenazadas a través de la incorporación de nuevos individuos en diferentes tiempos (Houle y Phillips, 1988; Keddy et al., 1989; Baskin y Baskin, 2014).

Conclusiones

La edad de las semillas no afectó la germinación y supervivencia de las plántulas en *L. diffusa*. La viabilidad de las semillas en condiciones de laboratorio reportadas en este



trabajo, sumada a las características morfológicas y fisiológicas que ya se conocían de la especie, sugiere que *L. diffusa* tiene características que le permiten formar un banco de semillas persistente a corto plazo, ya que las semillas permanecen viables en condiciones de laboratorio hasta cuatro años. Sin embargo, es necesario conocer si las semillas pueden permanecer viables bajo condiciones naturales por largo tiempo. La presencia de un banco de semillas es importante en especies que se encuentran bajo amenaza, ya que disminuye los efectos de las perturbaciones, y permite su regeneración a través de la incorporación de nuevos individuos en diferentes momentos.

Contribución de autores

MIB, MRA y MCM concibieron y diseñaron el proyecto. MIB y JNO contribuyeron a la adquisición de datos y la realización de los análisis estadísticos. Todos los autores contribuyeron a la interpretación de los resultados, la discusión, revisión y aprobación del manuscrito final.

Financiamiento

Este estudio fue apoyado por el Consejo Nacional de Humanidades, Ciencias y Tecnologías (CONAHCYT) mediante la beca otorgada a María Isabel Briseño Sánchez durante sus estudios de posgrado y el proyecto 221362 otorgado a María C. Mandujano. Este estudio también fue apoyado por el presupuesto del Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) de María C. Mandujano.

Agradecimientos

Este artículo forma parte de los estudios de doctorado de MIB en el Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM. MIB agradece al CONAHCYT por la beca otorgada durante sus estudios de posgrado. Agradecemos al programa “Jóvenes hacia la investigación” Estancias cortas 2018, Dirección General de Divulgación de la Ciencia. Agradecemos por el préstamo del microscopio al Laboratorio de Ecología Fisiológica del Instituto de Ecología, UNAM, y el apoyo brindado por Anabel Domínguez en el Laboratorio de Genética y Ecología, UNAM. Gracias a O.S. Guerrero-Eloisa y E.O. Munguía-Soto, por su ayuda durante el trabajo de campo.

Literatura Citada

- Álvarez-Espino, R., H. Godínez-Álvarez y R. de la Torre-Almaráz. 2014. Seed banking in the columnar cactus *Stenocereus stellatus*: distribution, density and longevity of seeds. *Seed Science Research* 24(4): 315-320. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0960258514000324>
- Andersen, A. N. 1989. How important is seed predation to recruitment in stable populations of long-lived perennials? *Oecologia* 81: 310-315. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00377076>
- Anderson, E. F. 1969. The biogeography, ecology, and taxonomy of *Lophophora* (Cactaceae). *Brittonia* 21: 299-310. DOI: <https://doi.org/10.2307/2805756>
- Aragón-Gastélum, J. L., J. Flores, E. Jurado, H. M. Ramírez-Tobías, E. Robles-Díaz, J. P. Rodas-Ortiz y L. Yáñez-Espinosa. 2018. Potential impact of global warming on seed bank, dormancy and germination of three succulent species from the Chihuahuan Desert. *Seed Science Research* 28(4): 312-318. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0960258518000302>
- Aranda-Pineda, J. A. 2017. Efecto de la supervivencia de plántulas y del banco de semillas en la dinámica poblacional de una cactácea endémica del desierto Chihuahuense. Tesis de maestría. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. Cd. Mx., México. 101 pp.
- Baker, H. G. 1989. Some aspects of the natural history of seed banks. In: Leck, M. A., V. T. Parker y R. L. Simpson (eds.). *Ecology of soil seed banks*. Academic Press. London, UK. Pp. 9-21.
- Barrios, D., J. A. Sánchez, J. Flores y E. Jurado. 2020. Seed traits and germination in the Cactaceae family: a review across the Americas. *Botanical Sciences* 98(3): 417-440. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.2501>
- Barthlott, W. y D. R. Hunt. 2000. Seed-diversity in the Cactaceae subfam. Cactoideae. *Succulent Plant Research* 4: 1-173.
- Baskin, J. M. y C. C. Baskin. 1971. Germination of Winter Annuals in July and Survival of the Seedlings. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 98(5): 272-276. DOI: <https://doi.org/10.2307/2483627>
- Baskin, J. M. y C. C. Baskin. 1980. Role of Seed Reserves in the Persistence of a Local Population of *Sedum pulchellum*: A Direct Field Observation. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 107(3): 429-430. DOI: <https://doi.org/10.2307/2484164>



- Baskin, C. C. y J. M. Baskin. 2014. Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination, 2nd ed. Academic Press. San Diego, USA. 1602 pp.
- Benítez-Rodríguez, J. L., A. Orozco-Segovia y M. Rojas-Aréchiga. 2004. Light effect on seed germination of four *Mammillaria* species from the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Central México. *The Southwestern Naturalist* 49(1): 11-17. DOI: [https://doi.org/10.1894/0038-4909\(2004\)049<0011:LEOSGO>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1894/0038-4909(2004)049<0011:LEOSGO>2.0.CO;2)
- Bewley, J. D. 1997. Seed Germination and Dormancy. *The Plant Cell* 9(7): 1055-1066. DOI: <https://doi.org/10.1105/tpc.9.7.1055>
- Bewley, J. D. 2003. Seeds of hope; seeds of conflict. In: Nicolás, G., K. J. Bradford, D. Côme, M. Curie y H. W. Pritchard (eds.). *The Biology of Seeds: Recent Research Advances*. CABI Publishing. Wallingford, UK. Pp. 1-10.
- Bewley, J. D. y M. Black. 1994. Seeds: germination, structure and composition. In: Bewley, J. D. y M. Black (eds.). *Seeds: Physiology of Development and Germination*. Springer. New York, USA. Pp. 1-33. DOI: <https://doi.org/10.1007/978-1-4899-1002-8>
- Bowers, J. E. 2000. Does *Ferocactus wislizeni* (Cactaceae) have a between-year seed bank? *Journal of Arid Environments* 45(3): 197-205. DOI: <https://doi.org/10.1006/jare.2000.0642>
- Bowers, J. D. 2005. New evidence for persistent or transient seed banks in three Sonoran Desert cacti. *The Southwestern Naturalist* 50(4): 482-487. DOI: [https://doi.org/10.1894/0038-4909\(2005\)050\[0482:NEFPOT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1894/0038-4909(2005)050[0482:NEFPOT]2.0.CO;2)
- Briseño-Sánchez, M. I. 2016. Estructura poblacional y biología de la reproducción de *Lophophora diffusa* (Cactaceae) en Querétaro, México. Tesis de licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. Tlalnepantla, México. 86 pp.
- Briseño-Sánchez, M. I. 2019. Contribución de los eventos reproductivos y el crecimiento clonal en la dinámica poblacional de *Lophophora diffusa* (Cactaceae). Tesis de maestría. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. Cd. Mx., México. 95 pp.
- Briseño-Sánchez, M. I., C. Martínez-Peralta y M. C. Mandujano. 2020. Population structure and reproductive biology of peyote (*Lophophora diffusa*, Cactaceae), a threatened species with pollen limitation. *Journal of the Torrey Botanical Society* 147(31): 243-257. DOI: <https://doi.org/10.3159/TORREY-D-18-00055.1>
- Buckley, R. C. 1982. Seed Size and Seedling Establishment in Tropical Arid Dunecrest Plants. *Biotropica* 14(4): 314-315. DOI: <https://doi.org/10.2307/2388093>
- Cheib, A. L. y Q. S. Garcia. 2012. Longevity and germination ecology of seeds of endemic Cactaceae species from high-altitude sites in south-eastern Brazil. *Seed Science Research* 22(1): 45-53. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0960258511000298>
- CONAGUA. 2020. Información estadística climatológica. Comisión Nacional del Agua (CONAGUA). <https://smn.conagua.gob.mx/es/climatologia/informacion-climatologica/informacion-estadistica-climatologica> (consultado septiembre, 2018).
- Crawley, M. J. 2000. Seed predators and plant population dynamics. In: Fenner, M. (ed.). *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. 2nd ed. CAB International. Wallingford, UK. Pp. 167-182. DOI: <http://dx.doi.org/10.1079/9780851994321.0167>
- Daws, M. I. 2005. Seed Fate: Predation, Dispersal and Seedling Establishment. Forget, P. M., J. E. Lambert, P. E. Hulme y S. B. Vander Wall (eds.). CABI Publishing. Wallingford, UK. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0014479705293067>
- De Viana, M. L. 1999. Seed production and seed bank of *Trichocereus pasacana* (Cactaceae) in northwestern Argentina. *Tropical Ecology* 40(1): 79-84.
- Díaz-Segura, O., C. L. Jiménez-Sierra, M. L. Matías-Palafox y E. Vázquez-Díaz. 2012. Evaluación del estado de conservación del peyote queretano *Lophophora diffusa* Croizat (Bravo), cactácea endémica del Semidesierto Querétaro-Hidalgüense, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 57(3): 68-85.
- Díaz-Segura, O., C. L. Jiménez-Sierra y M. L. Matías-Palafox. 2017. Algunas características de la biología reproductiva del peyote queretano *Lophophora diffusa* (Croizat) Bravo, (Cactaceae). *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 62(4): 116-127.
- Dirzo, R. y C. A. Domínguez. 1986. Seed shadows, seed predation and the advantages of dispersal. In: Estrada, A. y T. H. Fleming (eds.). *Frugivores and seed dispersal*. Tasks for



- vegetation science, Vol. 15. Springer. Dordrecht, Países Bajos. Pp. 237-349. DOI: https://doi.org/10.1007/978-94-009-4812-9_22
- Epling, C., H. Lewis y F. M. Ball. 1960. The breeding group and seed storage: a study in population dynamics. *Evolution* 14(2): 238-255. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1960.tb03082.x>
- Eriksson, O. y J. Ehrlén. 2008. Seedling recruitment and population ecology. In: Leck, M. A., V. T. Parker y R. L. Simpson (eds.). *Seedling Ecology and Evolution*. Cambridge University Press. Cambridge, UK. Pp. 239-254. DOI: <https://doi.org/10.1017/CBO9780511815133>
- Fearn, B. 1977. Investigation into the effect of age on germination potential of seeds of 600 species of cacti, together with a note on the viability of *Lithops* seeds. *Excelsa* 7: 103-108.
- Fearn, B. 1981. Seed Germination: the modern approach. *The Cactus and Succulent Journal of Great Britain* 43(1): 13-16.
- Flores, J., A. Arredondo y E. Jurado. 2005. Comparative Seed Germination in Species of *Turbinicarpus*: an Endangered Cacti Genus. *Natural Areas Journal* 25(2): 183-187.
- Flores, J., E. Jurado y A. Arredondo. 2006. Effect of light on germination of seeds of Cactaceae from the Chihuahuan Desert. *Seed Science Research* 16(2): 149-155. DOI: <https://doi.org/10.1079/SSR2006242>
- Flores, J., E. Jurado, L. Chapa-Vargas, A. Ceroni-Stuva, P. Dávila-Aranda, G. Galíndez, D. Gurvich, P. León-Lobos, C. Ordóñez, P. Ortega-Baes, N. Ramírez-Bullon, A. Sandoval, C. E. Seal, T. Ullian y H. W. Pritchard. 2011. Seeds photoblastism and its relationship with some plant traits in 136 cacti taxa. *Environmental and Experimental Botany* 71(1): 79-88. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2010.10.025>
- Flores, J., C. González-Salvatierra y E. Jurado. 2016. Effect of light on seed germination and seedling shape of succulent species from Mexico. *Journal of Plant Ecology* 9(2): 174-179. DOI: <https://doi.org/10.1093/jpe/rtv046>
- Flores-Martínez, A., G. I. Manzanero M., M. Rojas-Aréchiga, M. C. Mandujano y J. Golubov. 2008. Seed Age Germination Responses and Seedling Survival of an Endangered Cactus that Inhabits Cliffs. *Natural Areas Journal* 28(1): 51-57. DOI: [https://doi.org/10.3375/0885-8608\(2008\)28\[51:SAGRAS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.3375/0885-8608(2008)28[51:SAGRAS]2.0.CO;2)
- Godínez-Álvarez, H., T. Valverde y P. Ortega-Baes. 2003. Demographic trends in the Cactaceae. *The Botanical Review* 69: 173-203. DOI: [https://doi.org/10.1663/0006-8101\(2003\)069\[0173:DTITC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1663/0006-8101(2003)069[0173:DTITC]2.0.CO;2)
- Gómez-Hinostrosa, C., E. Sánchez, J. G. Martínez y M. Terry. 2017. *Lophophora diffusa* (amended version of 2013 assessment). The IUCN Red List of Threatened Species 2017: e.T40967A121501921. DOI: <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2017-3.RLTS.T40967A121501921.en>
- González, Y., J. A. Sánchez, J. Reino y L. Montejo. 2009. Efecto de los tratamientos de hidratación-deshidratación en la germinación, la emergencia y el vigor de las plántulas de *Albizia lebbek* y *Gliricidia sepium*. *Pastos y Forrajes* 32: 255-262.
- Guillén-Trujillo, A., J. L. Espinoza-Villavicencio, R. Ortega-Pérez, N. Y. Ávila-Serrano y A. Palacios-Espinosa. 2014. Efecto del tiempo de almacenamiento de la semilla en la germinación y sobrevivencia de *Ferocactus townsendianus* Britt & Rose. *Interciencia* 39(10): 732-735.
- Gurvich, D. E., M. A. Lorenzati, M. Sosa-Pivatto, K. Bauk y F. L. Barroso. 2021. Effects of long-term seed storage on germination of 13 cactus species from central Argentina. *Journal of Arid Environments* 185: 104382. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2020.104382>
- Gutterman, Y. 2000. Maternal effects on seeds during development. In: Fenner, M. (ed.). *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. 2nd ed. CAB International. Wallingford, UK. Pp. 167-182. DOI: <http://dx.doi.org/10.1079/9780851994321.0167>
- Guzmán-Vázquez, I., S. Castillo-Argüero, A. Orozco-Segovia y M. Collazo-Ortega. 2021. Spatial and temporal dynamics of two cacti seed banks in a xerophytic shrubland in Mexico City. *Botanical Sciences* 99(3): 560-572. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.2745>
- Harper, J. L. 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press. London, UK. 892 pp.
- Hernández-Magaña, R., J. G. Hernández-Oria y R. Chávez. 2012. Datos para la conservación florística en función de la amplitud geográfica de las especies en el Semidesierto Queretano, México. *Acta Botanica Mexicana* 99: 105-140. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm99.2012.22>
- Holland, J. N. y F. Molina-Freaner. 2012. Hierarchical effects of rainfall, nurse plants, granivory and seed banks on cactus



- recruitment. *Journal of Vegetation Science* 24(6): 1053-1061. DOI: <https://doi.org/10.1111/jvs.12021>
- Holmes, M. G. y H. Smith. 1975. The function of phytochrome in plants growing in the natural environment. *Nature* 254: 512-514. DOI: <https://doi.org/10.1038/254512a0>
- Houle, G. y D. L. Phillips. 1988. The soil seed bank of granite outcrop plant communities. *Oikos* 52(1): 87-93. DOI: <https://doi.org/10.2307/3565986>
- Janzen, D. H. 1971. Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2: 465-492. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.es.02.110171.002341>
- Jiménez-Sierra, C. L., E. Arroyo-Pérez, J. Flores y J. A. Zavala Hurtado. 2022. Serotiny as a reproductive strategy in the specially protected species *Ariocarpus kotschoubeyanus* (Cactaceae). *Plant Species Biology* 37(6): 361-368. DOI: <https://doi.org/10.1111/1442-1984.12391>
- Jordan, P. W. y P. Nobel. 1981. Seedling Establishment of *Ferocactus acanthodes* in Relation to Drought. *Ecology* 62(4): 901-906. DOI: <https://doi.org/10.2307/1936987>
- Keddy, P. A., I. C. Wisheu, B. Shipley y C. Gaudet. 1989. Seed Banks and Vegetation Management for Conservation: Toward Predictive Community Ecology. In: Leck, M. A., V. T. Parker y R. L. Simpson (eds.). *Ecology of Soil Seed Banks*. Academic Press. London, England. Pp. 347-363. DOI: <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-440405-2.50021-X>
- Lindow-López, L., G. Galíndez, S. Sühling, V. Pastrana-Ignes, P. Gorostiague, A. Gutiérrez y P. Ortega-Baes. 2018. Do cacti form soil seed banks? An evaluation using species from the Southern Central Andes. *Plant Biology* 20(6): 1053-1058. DOI: <https://doi.org/10.1111/plb.12868>
- Maiti, R. K., J. L. Hernández-Piñero y M. Valdéz-Marroquín. 1994. Seed ultrastructure and germination of some species of Cactaceae. *Phyton* 55: 97-105.
- Mandujano, M. C., C. Montaña, I. Méndez y J. Golubov. 1998. The relative contributions of sexual reproduction and clonal propagation in *Opuntia rastrera* in two habitats in the Chihuahua Desert. *Journal of Ecology* 86(6): 911-921. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.1998.00308.x>
- Mandujano, M. C., C. Montaña, M. Franco, J. Golubov y A. Flores-Martínez. 2001. Integration of demographic annual variability in a clonal desert cactus. *Ecology* 82(2): 344-359. DOI: [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[0344:IODAVI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[0344:IODAVI]2.0.CO;2)
- Márquez-Guzmán, J., M. Collazo Ortega, M. Martínez Gordillo, A. Orozco Segovia y S. Vázquez Santana. 2013. *Biología de Angiospermas*. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México-Coordinación de Servicios Editoriales. México, D.F., México. 602 pp.
- Martínez-Ramos, M., G. Arroyo-Cosultchi, M. C. Mandujano y J. Golubov. 2016. Dinámica poblacional de *Mammillaria humboldtii* una cactácea endémica de Hidalgo, México. *Botanical Sciences* 94(2): 199-208. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.270>
- Montiel, S. y C. Montaña. 2003. Seed bank dynamics of the desert cactus *Opuntia rastrera* in two habitats from the Chihuahuan Desert. *Plant Ecology* 166(2): 241-248. DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1023255314277>
- Ordoñez-Salanueva, C. A., A. Orozco-Segovia, M. Canales-Martínez, C. E. Seal, H. W. Pritchard y C. M. Flores-Ortiz. 2017. Ecological longevity of *Polaskia chende* (Cactaceae) seeds in the soil seed bank, seedling emergence and survival. *Plant Biology* 19(6): 973-982. DOI: <https://doi.org/10.1111/plb.12611>
- Ortiz-Martínez, E., J. Golubov, M. C. Mandujano y G. Arroyo-Cosultchi. 2021. Factors affecting germination and establishment success of an endemic cactus of the Chihuahuan Desert. *Plant Ecology* 222: 953-963. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11258-021-01153-1>
- Pascacio-Villafán, C. y R. Ortega Ortiz. 2009. Influencia de la edad de la semilla y la oscuridad en la germinación de *Melocactus curvispinus* Pfeiff. subsp. *curvispinus*. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 54(1): 17-27.
- Pierson, E. A., R. M. Turner y J. L. Betancourt. 2013. Regional demographic trends from long-term studies of saguaro (*Carnegiea gigantea*) across the northern Sonoran Desert. *Journal of Arid Environments* 88: 57-69. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2012.08.008>
- R Core Team. 2020. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Viena, Austria. <https://www.R-project.org/> (Consultado en marzo de 2022 y enero de 2024).
- Ritz, C., C. B. Pipper y J. C. Streibig. 2013. Analysis of germination data from agricultural experiments. *European Journal*



- of Agronomy 45: 1-6. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.eja.2012.10.003>
- Ritz, C. y J. C. Streibig. 2005. Bioassay Analysis Using R. Journal of Statistical Software 12(5): 1-22. DOI: <https://doi.org/10.18637/jss.v012.i05>
- Rojas-Aréchiga, M. y A. I. Batis. 2001. Las semillas de cactáceas ¿forman bancos en el suelo? Cactáceas y Suculentas Mexicanas 46(4): 76-82.
- Rojas-Aréchiga, M., A. Orozco-Segovia y C. Vázquez-Yanes. 1997. Effect of light on germination of seven species of cacti from the Zapotitlán Valley in Puebla, Mexico. Journal of Arid Environments 36(4): 571-578. DOI: <https://doi.org/10.1006/jare.1996.0218>
- Rojas-Aréchiga, M. y E. García-Morales. 2022. Dormancy and viability of *Ferocactus peninsulae* (Cactaceae) seeds. Plant Species Biology 37(2): 173-181. DOI: <https://doi.org/10.1111/1442-1984.12365>
- Rojas-Aréchiga, M., J. Golubov, O. Romero y M. C. Mandujano. 2008. Efecto de la luz y la temperatura en la germinación de dos especies de cactáceas en CITES I. Cactáceas y Suculentas Mexicanas 53(2): 51-57.
- Rojas-Aréchiga, M., M. C. Mandujano y J. K. Golubov. 2013. Seed size and photoblastism in species belonging to tribe Cactaeae (Cactaceae). Journal of Plant Research 126: 373-386. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10265-012-0526-2>
- Rojas-Aréchiga, M. y C. Vázquez-Yanes. 2000. Cactus seed germination: a review. Journal of Arid Environments 44(1): 85-104. DOI: <https://dx.doi.org/10.1006/jare.1999.0582>
- Ruedas, M., T. Valverde y S. Castillo-Argüero. 2000. Respuesta germinativa y crecimiento de plántulas de *Mammillaria magnimamma* (Cactaceae) bajo diferentes condiciones ambientales. Botanical Sciences 66: 25-35. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.1608>
- Sánchez-Salas, J., J. Flores y E. Martínez-García. 2006. Efecto del tamaño de semilla en la germinación de *Astrophytum myriostigma* Lemaire. (Cactaceae), especie amenazada de extinción. Interciencia 31(5): 371-375.
- Schafer, D. E. y D. O. Chilcote. 1969. Factors influencing persistence and depletion in buried seed populations. I. A model for analysis of parameters of buried seed persistence and depletion. Crop Science 9(4): 417-419. DOI: <https://doi.org/10.2135/cropsci1969.0011183X000900040007x>
- SEMARNAT. 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental– Especies nativas de México de flora y fauna silvestres– Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio– Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación 14 de noviembre de 2019. https://www.dof.gob.mx/nota_detalle.php?codigo=5578808&fecha=14/11/2019#gsc.tab=0
- Simpson, R. L., M. A. Leck y V. T. Parker. 1989. Seed banks: General concepts and methodological issues. In: Leck, M. A. V. T. Parker y R. L. Simpson (eds.). Ecology of soil seed banks. Academic Press. London, UK. pp. 3-8.
- Thompson, K. 1993. Persistence in soil. In: Hendry, G. A. F. y J. P. Grime (eds.). Methods in comparative plant ecology: A laboratory manual. Chapman & Hall. London, UK. Pp. 199-202. DOI: <https://doi.org/10.1007/978-94-011-1494-3>
- Thompson, K. y J. P. Grime. 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. Journal of Ecology 67(3): 893-921. DOI: <https://doi.org/10.2307/2259220>
- Trujillo-Hernández, A. 2002. Ecología fisiológica de la germinación de las cactáceas del género *Lophophora*. Tesis de maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Cd. Mx., México. 74 pp.
- Varela, O., M. Ordano, G. Toledo, G. Lizardo, S. Rotger, A. Montero y M. C. Cisneros. 2021. Diversity and density of the desert seed bank: Interplays between cacti and nurse shrub species. Journal of Arid Environments 191: 104536. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2021.104536>
- Vázquez-Yanes, C. y A. Orozco-Segovia. 1996. Physiological Ecology of Seed Dormancy and Longevity. In: Mulkey, S. S., R. L. Chazdon y A. P. Smith (eds.). Tropical Forest Plant Ecophysiology. Springer. Boston, USA. DOI: https://doi.org/10.1007/978-1-4613-1163-8_18
- Venable, D. L. 1989. Modeling the Evolutionary Ecology of Seed Banks. In: Leck, M. A., V. T. Parker y R. L. Simpson (eds.). Ecology of soil seed banks. Academic Press. New York, USA. Pp. 67-90.
- Villiers, T. A. 1973. Ageing and the longevity of seeds in field conditions. In: Heydecker, W. (ed.). Seed Ecology. Pennsylvania State University Press. University Park PA. Pennsylvania, USA. Pp. 265-286.

