

NOTA DE INVESTIGACIÓN GERMINACIÓN DE ESPECIES DE CACTÁCEAS EN CATEGORÍA DE RIESGO DEL DESIERTO CHIHUAHUENSE

GERMINATION OF CACTI SPECIES UNDER RISK STATUS OF THE CHIHUAHUAN DESERT

Joel Flores¹ y Enrique Jurado²

RESUMEN

Se presenta una síntesis de los principales resultados sobre germinación de semillas de 28 cactáceas con estatus de conservación y cuatro sin estatus, nativas del desierto chihuahuense. Se incluye la información referente a la presencia de latencia y la forma de romperla, requerimientos de luz, impacto del tiempo de almacenamiento, competencia entre semillas y el efecto del tamaño de las semillas en la germinación. En tres de 17 taxa del género *Turbincarpus* se documenta la existencia de latencia y en dos de ellas su pérdida con el paso del tiempo; algo similar se observa en dos especies de *Opuntia*, pero en combinación con la ayuda de hongos que escarifican la cubierta de las semillas. Entre los taxa con estatus, 17 tienen latencia (germinación $\leq 70\%$) y las restantes fueron fotoblásticas positivas, con semillas pequeñas cuyo peso fue menor de 1 mg. De dos cactáceas columnares endémicas de México, *Isolatocereus dumortieri* mostró menor porcentaje de germinación con el aumento de la densidad de semillas; mientras que la germinación de *Myrtillocactus geometrizans* no fue afectada por este factor. Las semillas pequeñas de cuatro años de edad de *Astrophytum myriostigma* registraron valores de germinación mayores y esta fue más rápida que en las grandes. Se discuten futuras líneas de investigación que contribuyan a entender la dinámica de las semillas de cactáceas en condiciones ambientales actuales y futuras para fomentar su conservación.

Palabras clave: Cactaceae, escarificación, germinación, latencia, plantas desérticas, semillas.

ABSTRACT

A synthesis of the main results of seed germination of 28 cacti under risk status and 4 without risk from the Chihuahuan Desert is presented here. The effect on germination of dormancy, light, seed age, seed competition and seed size were assessed. Three out of 17 taxa of the genus *Turbincarpus* showed dormancy and two of them lost dormancy with age. Two *Opuntia* species also lost dormancy with age, aided by the presence of fungus that scarified the seed coat. From 28 cacti species at risk, 17 were dormant (germination $\leq 70\%$); and 11 non-dormant species were positive photoblastic that had small seeds (<1 mg). From the germination of two endemic columnar species, *Isolatocereus dumortieri* reduced germination at higher seed densities, while that of *Myrtillocactus geometrizans* was unaffected by seed density. 4 yr old small seeds from threatened *Astrophytum myriostigma* germinated faster and at higher per cent than large seeds. Future research lines are suggested to get a better understanding of cacti seed dynamics in current and future conditions in order to contribute to the preservation of these plants.

Key words: Cactaceae, seed dormancy, germination, seed scarification, desert plants, seeds.

Fecha de recepción: 16 de mayo de 2011.

Fecha de aceptación: 8 de diciembre de 2011.

¹División de Ciencias Ambientales. Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C. Correo-e: joel@ipicyt.edu.mx

²Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Autónoma de Nuevo León.

En el Desierto Chihuahuense existe una gran riqueza de especies forestales no maderables, como las cactáceas, muchas de ellas clasificadas en diversas categorías de riesgo debido, entre otras causas, a la recolecta ilegal a la que están sujetas (Hernández y Godínez, 1994; Hernández y Bárcenas, 1995, 1996; Gómez-Hinostroza y Hernández, 2000; Hernández *et al.*, 2001). Se ha sugerido que su propagación *ex situ* puede ser un medio para reducir su extracción ilegal (Hernández y Bárcenas, 1995; Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes, 2000; Boyle y Anderson, 2002; Robbins, 2003). Sin embargo, a pesar de la importancia de la biología de la germinación de semillas en la reproducción de las cactáceas, los estudios pioneros sobre este tema datan de 1959 (Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes, 2000; Godínez-Álvarez *et al.*, 2003).

El presente trabajo es una síntesis de los principales resultados obtenidos sobre la germinación de especies de la familia Cactaceae clasificada en alguna categoría de riesgo y que se distribuyen en el Desierto Chihuahuense. Se consideran como factores fundamentales la presencia de latencia en las semillas y la forma de romperla, el requerimiento de luz, la competencia entre semillas, el efecto del tiempo de almacenamiento, para germinar y del tamaño de las semillas.

Latencia de semillas y formas de romperla

La latencia de las semillas es una estrategia adaptativa de las plantas muy común en ambientes hostiles e impredecibles, tales como los áridos y semiáridos (Jurado y Moles, 2003; Jurado y Flores 2005). Varias cactáceas la presentan, y se han usado muchos tratamientos para tratar de romperla; por ejemplo, la inmersión en ácido para simular el paso de las semillas por el tracto digestivo de vertebrados, el lavado de las semillas para diluir o remover compuestos químicos existentes en la testa y que inhiben la germinación, la escarificación mecánica (parecida a la abrasión natural) y los períodos de estratificación (*over-wintering*) y postmaduración (*after-ripening*) (Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes, 2000).

En diversas experiencias se evaluó la germinación de 17 taxa del género *Turbinicarpus*, el cual se caracteriza por tener todas sus especies con alguna categoría de riesgo e incluidas en el Apéndice I de la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Flora y Fauna Silvestres (CITES). Las semillas se pusieron a germinar a 25 °C con fotoperiodo de 12 horas luz por 12 horas de oscuridad; el material consistió en semillas de todos los taxa recolectadas en los 10 meses previos al experimento y semillas almacenadas por varios años para cinco especies. Las semillas se depositaron en cajas Petri con arena estéril; el sustrato se escogió con base en pruebas preliminares en las cuales se demostró que retiene mayor humedad que el papel filtro. Se tuvieron cinco repeticiones, con 20 semillas en cada una y sin pre-tratamientos promotores de la germinación.

The Chihuahuan Desert gathers a great richness of non-wood forest species such as cacti, many of which have been classified into several risk categories as a result of the illegal collection to which they are subjected (Hernández and Godínez, 1994; Hernández and Bárcenas, 1995, 1996; Gómez-Hinostroza and Hernández, 2000; Hernández *et al.*, 2001). It has been proposed that its *ex situ* propagation may be an option to reduce its illegal extraction (Hernández and Bárcenas, 1995; Rojas-Aréchiga and Vázquez-Yanes, 2000; Boyle and Anderson, 2002; Robbins, 2003). However, in spite of the importance of the biology of the germination of seeds in cacti reproduction, the first studies in this regard are dated in 1959 (Rojas-Aréchiga and Vázquez-Yanes, 2000; Godínez-Álvarez *et al.*, 2003).

The actual study is a synthesis of the main results obtained about the germination of the species of the Cactaceae family that are classified in some of the risk categories and that grow in the Chihuahuan Desert. Seed dormancy and the way to break it, light demand, competition among seeds, and storage time are considered basic factors that affect germination.

Seed dormancy and the way to break it

Seed dormancy is an adaptive strategy of plants very frequent in hostile and unpredictable environments, such as arid and semi-arid (Jurado and Moles, 2003; Jurado and Flores, 2005). Several cacti have them and many treatments have been tested to break it, such as, acid immersion to simulate their pass through the digestive tube in vertebrates; seed washing to dilute or remove chemical compounds present at the test and that inhibit germination; mechanical scarification (similar to natural abrasion) and stratification periods (*over-wintering*) and after ripening (Rojas-Aréchiga and Vázquez-Yanes, 2000).

Through several experimental studies the germination of 17 taxa of the *Turbinicarpus* genus in a risk category at least, and included in the Appendix I of the Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora (CITES) was assessed. Seeds were put to germinate at 25 °C with a 12 h light x 12 h darkness photoperiod; the material consisted on seeds collected during the previous 10 months and for five species, others stored during some years. They were placed in Petri boxes with sterile sand; the substrate was selected from preliminary tests in which it was probed that it keeps moisture better than filter paper. Five replications with 20 seeds each and without germination promotion treatments were tested.

Only *T. pseudopectinatus* (Backeberg) Glass *et Foster*, *T. lophophoroides* (Werdermann) Buxbaum *et Backeberg* y *T. jaernigii* Frank showed dormancy (Table 1). As time went by, three germination patterns were found: a) seeds lose their viability after one year; b) seeds keep viable and germinate in a similar way for two years and c) as dormancy breaks, germination increases in seeds of 1 to 2 years old (Flores *et al.*, 2005). Recent studies of *Opuntia leucotricha* DC.

Solamente *T. pseudopectinatus* (Backeberg) Glass et Foster, *T. lophophoroides* (Werdermann) Buxbaum et Backeberg y *T. jauernigii* Frank (Cuadro 1) presentaron latencia. Con el paso del tiempo se determinaron tres patrones de germinación (Cuadro 2): a) las semillas pierden viabilidad al año, b) las semillas permanecen viables y germinan de manera similar hasta por dos años y c) la germinación aumenta en semillas de 1 y 2 años de edad, al romperse

and *O. streptacantha* Lem. (with no conservation status) showed that dormancy is broken with time combined with fungi that scarify seed cover (Delgado-Sánchez et al., 2010, 2011). In arid and semi-arid environments, these organisms are not relevant (Porrás-Alfaro et al., 2008), but considering the previous results, they should be taken into account. Thus, it would be important to carry out studies in this regard, with different taxa of the Cactacea family.

Cuadro 1. Porcentaje de germinación de las semillas (media \pm desviación estándar) de especies del género *Turbincarpus*.
Table 1. Seed germination per cent (mean \pm standard deviation) of *Turbincarpus* species.

Especie	(%)
<i>T. pseudopectinatus</i> (Backeberg) Glass & Foster	8 \pm 5.70
<i>T. lophophoroides</i> (Werdermann) Buxbaum & Backeberg	12 \pm 2.73
<i>T. jauernigii</i> Frank	38 \pm 6.70
<i>T. swobodae</i> Diers	67 \pm 5.70
<i>T. laui</i> Glass & Foster	71 \pm 11.40
<i>T. knuthianus</i> (Boedecker) John & Riha	72 \pm 18.50
<i>T. vierecki</i> subsp. <i>major</i> (Glass & Foster) Glass	84 \pm 4.18
<i>T. schmidickeanus</i> subsp. <i>flaviflorus</i> (Frank & Lau) Glass	86 \pm 6.51
<i>T. alonsoi</i> Glass & Arias	86 \pm 7.40
<i>T. rioverdensis</i> (Frank) X <i>T. schmidickeanus</i> subsp. <i>klinkerianus</i> (Backeber & Jacobsen) Taylor	89 \pm 6.51
<i>T. gielsdorfianus</i> (Werdermann) John & Riha	91 \pm 6.51
<i>T. macrochele</i> var. <i>polaskii</i> Lechner y Jantschgi	92 \pm 4.47
<i>T. macrochele</i> subsp. <i>frailensis</i> Lechner & Jantschgi	93 \pm 5.70
<i>T. valdezianus</i> (H. Moeller) Glass & Foster	94 \pm 4.18
<i>T. schmidickeanus</i> subsp. <i>macrochele</i> (Werdermann) Taylor	95 \pm 3.53
<i>T. schmidickeanus</i> subsp. <i>klinkerianus</i> (Backeber & Jacobsen) Taylor	96 \pm 4.18
<i>T. schmidickeanus</i> subsp. <i>schwarzii</i> (Shurly) Taylor	97 \pm 2.73

Fuente: Flores et al., 2005.

Source: Flores et al., 2005.

su latencia (Flores et al., 2005). En estudios recientes con *Opuntia leucotricha* DC. y *O. streptacantha* Lem. (sin status de conservación), se determinó que la latencia se rompe con el paso del tiempo en combinación con hongos que escarifican la cubierta de las semillas (Delgado-Sánchez et al., 2010, 2011). En ambientes áridos y semiáridos no se considera que estos organismos sean relevantes (Porrás-Alfaro et al., 2008), pero a partir de los resultados anteriores debiesen tomarse en cuenta. Por lo tanto, sería importante realizar estudios sobre el tema, con otros taxa de la familia Cactaceae.

Así mismo, se han aplicado putrescinas en *Turbincarpus*, policonaciones de bajo peso molecular usados como promotores de la germinación, sin resultados positivos; sin embargo se corroboró que la latencia de *T. pseudopectinatus* y de *T. lophophoroides* se rompe con el paso del tiempo (Flores et al., 2008).

Fotoblastismo en cactáceas

Existen tres posibles respuestas de germinación por efecto de la luz (Baskin y Baskin, 1998): a) especies con requerimiento

Also, putrescines were added to *Turbincarpus*, which are polycations of low molecular weight used as germination promoters, without positive results; however, it was confirmed that the dormancy of *T. pseudopectinatus* and *T. lophophoroides* is broken with time (Flores et al., 2008).

Photoblastism in cacti

There are three possible germination reactions to light (Baskin y Baskin, 1998): a) species with absolute light demand (positive photoblastism), b) those that germinate in a similar way to light and to darkness (neutral photoblastism); c) those with an absolute darkness demand (negative photoblastism). The following essay describes the effect of light upon the germination of 28 cacti species in risk status. Seeds were put to germinate at 25 °C with two treatments: a) 14 light h/10 darkness h photoperiod and b) germination under total darkness. The material was displayed in Petri boxes with sterile sand. For the darkness treatment, Petri boxes were covered by a two layer aluminum foil; five replications with 20 seeds each were tested, with a green light for darkness. Watering was applied every day.

absoluto de luz (fotoblastismo positivo), b) las que germinan de manera similar en luz y en oscuridad (fotoblastismo neutro) y c) las que tienen un requerimiento absoluto de oscuridad (fotoblastismo negativo). A continuación se describe un ensayo en el cual se evaluó el efecto de la luz en la germinación de 28 especies de cactáceas en categorías de riesgo. Las semillas se pusieron a germinar a 25 °C con dos tratamientos: a) fotoperíodo de 14 horas luz/ 10 horas oscuridad y b) germinación en oscuridad total. El material se dispuso en cajas Petri con arena estéril. Para el tratamiento de oscuridad, las cajas Petri fueron cubiertas con una doble capa de papel aluminio, se consideraron cinco repeticiones, con 20 semillas en cada una de ellas. Se aplicó riego diario; para el tratamiento de oscuridad se utilizó luz verde.

Con el fin de explorar las diferencias en germinación (%) entre tratamientos de luz, se realizó un ANOVA de dos vías, con el taxón y la luz como factores principales. Este análisis se hizo solo en las 11 especies carentes de latencia; aunque los resultados sugieren que todos los taxa requieren de luz para germinar. De las 28 especies estudiadas, 17 presentaron latencia ó germinación $\leq 70\%$ (Cuadro 3). Las once restantes sin latencia fueron fotoblásticas positivas y con semillas pequeñas con pesos menores a 1 mg (Flores *et al.*, 2006). Lo anterior coincide con registros recientes en cactáceas, en los que se cita su necesidad de luz para germinar, cuando son semillas pequeñas (Flores *et al.*, 2011). El fotoblastismo positivo es una estrategia evolutiva importante, ya que es una de las características ecofisiológicas que favorecen la formación de bancos de semillas en el suelo (Bowers, 2000; Rojas-Aréchiga y Batis 2001), los cuales también se relacionan con el tamaño de las semillas (Thompson *et al.*, 1993, 2001; Hodkinson *et al.*, 1998). Por lo tanto, es posible que las especies de cactáceas que son fotoblásticas positivas de semillas pequeñas formen bancos de semillas persistentes en el suelo (Rojas-Aréchiga y Batis, 2001), como ocurren en otras familias botánicas (Baskin y Baskin, 1989; Pons, 1991). Sin embargo, existen muy pocos estudios sobre el particular (De Viana, 1999; Bowers 2000, 2005; Montiel y Montaña, 2003), lo que resulta en una línea de investigación interesante para este diverso grupo vegetal.

De las especies sin latencia, 10 no germinaron en condiciones de oscuridad, y una presentó muy bajo porcentaje (7%). De las 11 especies con germinación menor al 70% en luz, solamente tres tuvieron valores altos cuando fueron transferidas de la oscuridad a la luz (Flores *et al.*, 2006). Resultados similares han sido documentados para otras cactáceas (Romero-Schmidt *et al.*, 1992; Maiti *et al.*, 1994). Las otras ocho especies registraron porcentajes mayores de germinación en el tratamiento de luz inicial, que cuando fueron transferidas de la oscuridad a la luz. Baskin y Baskin (1998) sugieren que las semillas fotoblásticas positivas de algunos taxa pueden entrar en latencia secundaria durante la imbibición en oscuridad por períodos extendidos, fenómeno al cual denominan "skotolatencia". Así, es posible que el

Cuadro 2. Porcentaje de germinación entre años de cinco especies de *Turbincarpus* del Desierto Chihuahuense.

Table 2. Germination per cent among years of five *Turbincarpus* species of the Chihuahuan Desert.

Especies	2000	2001	2002
<i>T. knuthianus</i>	76 ± 4.00 a	58 ± 4.06 a	72 ± 7.84 ^a
<i>T. lophophoroides</i>	46 ± 3.67 ^a	36 ± 4.00 ^a	12 ± 1.22 ^b
<i>T. pseudopectinatus</i>	0	73 ± 3.00 a	15 ± 1.58 ^b
<i>T. swobodaee</i>	0	15 ± 1.58 a	67 ± 4.63 ^b
<i>T. valdezianus</i>	39 ± 7.31 ^a	60 ± 7.24 ^b	94 ± 1.87 ^c

Fuente: (Flores *et al.*, 2005).

Source: (Flores *et al.*, 2005).

Se muestra el promedio (± desviación estándar) de cinco repeticiones para cada especie. Letras diferentes indican diferencias significativas dentro de cada especie (P < 0.01).

Average (± standard deviation) of five replications for each species is shown. Different letters refer to significant differences within each species (P < 0.01).

In order to explore the differences in germination (%) among light treatments, a two way ANOVA was applied, with the taxon and light as the main factors. This analysis was made only with the 11 species without dormancy, even if results suggest that all taxa demand light to germinate. Of the 28 species that were studied, 17 showed dormancy or germination $\leq 70\%$ (Table 3). The rest, 11, were positive photoblastic and with small seeds with weights below 1 mg (Flores *et al.*, 2006). This is coincidental with the recent records of cacti, in which it is stated their need of light to germinate, when they have small seeds (Flores *et al.*, 2011). Positive photoblastism is an important evolution strategy, since it is one of the ecophysiological features that favors seed bank formation in the soil (Bowers, 2000; Rojas-Aréchiga and Batis, 2001), which are also related to seed-size (Thompson *et al.*, 1993, 2001; Hodkinson *et al.*, 1998). Thus, it is possible that positive photoblastic cacti species of small seeds form persistent seed-banks (Rojas-Aréchiga and Batis, 2001) as other botanical families do (Baskin and Baskin, 1989; Pons, 1991). However, there are only a few studies in this regard (De Viana, 1999; Bowers, 2000, 2005; Montiel and Montaña, 2003), which makes it an interesting research field for this vegetal group.

10 out of the species without dormancy did not germinate under darkness and another showed a very low per cent (7%). Of the 11 species with germination lower than 70% under light, only three showed high values when they were transferred from darkness to light (Flores *et al.*, 2006). Similar results have been documented for other cacti (Romero-Schmidt *et al.*, 1992; Maiti *et al.*, 1994). The other eight species recorded higher per cents over the germination of the initial light treatment, than when they were transferred from darkness to light. Baskin and Baskin (1998) suggest that the positive photoblastic seeds of some taxa may get into a

tratamiento de oscuridad haya provocado la pérdida de fotosensibilidad en las semillas bajo estudio.

secondary dormancy during the imbibition in darkness for long period, which is known as "skotodormancy". Thus, it is possible that the darkness treatment has caused the loss of photosensibility in the studied seeds.

Cuadro 3. Porcentaje de germinación de semillas de especies de cactus bajo tratamientos de luz.

Table 3. Seed germination per cent of cacti species under light treatments.

Especie	Luz	Oscuridad	Luz después de oscuridad
<i>Turbincarpus schmiedickeanus</i> subsp. <i>macrochele</i> (Werdermann) Taylor*	98.00 ^a	7.00 ^b	11.80 ^b
<i>Mammillaria crinita</i> DC.*	97.00 ^a	0.00 ^b	94.00 ^a
<i>Ariocarpus retusus</i> subsp. <i>trigonus</i> (Weber) Anderson & Maurice*	94.00 ^a	0.00 ^b	57.00 ^c
<i>Turbincarpus schmiedickeanus</i> subsp. <i>flaviflorus</i> (Frank & Lau) Glass*	86.00 ^a	0.00 ^b	6.00 ^b
<i>Turbincarpus schmiedickeanus</i> subsp. <i>schwarzii</i> (Shurly) Taylor*	84.00 ^a	0.00 ^b	38.00 ^c
<i>Mammillaria bocasana</i> Poselg.*	83.00 ^a	0.00 ^b	41.00 ^c
<i>Turbincarpus schmiedickeanus</i> subsp. <i>klinkerianus</i> (Backeber & Jacobsen) Taylor*	80.00 ^a	0.00 ^b	8.00 ^b
<i>Mammillaria longimamma</i> DC.*	75.00 ^a	0.00 ^b	35.00 ^c
<i>Pelecypora strobiliformis</i> (Werderm.) Fric & Schelle *	74.00 ^a	0.00 ^b	84.00 ^a
<i>Thelocactus conothelos</i> subsp. <i>flavus</i> (Mosco & Zanello)*	74.00 ^a	0.00 ^b	78.00 ^a
<i>Turbincarpus macrochele</i> subsp. <i>frailensis</i> Lechner & Jantschgi*	74.00 ^a	0.00 ^b	1.00 ^b
<i>Turbincarpus schmiedickeanus</i> subsp. <i>macrochele</i> (Werd.) Taylor var. <i>rubriflorus</i> (Frank) Zachar	69.00	0.00	0.00
<i>Mammillaria orcuttii</i> Boed.	68.00	0.00	34.00
<i>Turbincarpus gjelsdorffianus</i> (Werdermann) John & Riha	68.00	0.00	2.00
<i>Ariocarpus fissuratus</i> subsp. <i>bravoanus</i> (Hernández & Anderson)	66.00	0.00	45.00
<i>Ariocarpus kotschoubeyanus</i> (Lem.) Schum.	56.00	1.00	1.00
<i>Ariocarpus retusus</i> subsp. <i>retusus</i> (Scheidw.)	53.00	0.00	10.00
<i>Mammillaria plumosa</i> F.A.C. Weber	51.00	0.00	1.00
<i>Turbincarpus laui</i> Glass & Foster	48.00	0.00	3.00
<i>Mammilloidya candida</i> (Scheidw.) Buxb.	46.00	0.00	21.00
<i>Mammillaria aureilanata</i> Backeberg	42.00	0.00	6.00
<i>Obregonia denegrii</i> Fric, Zivot & Prírode	41.00	0.00	4.00
<i>Turbincarpus alonsoi</i> Frank	41.00	0.00	25.00
<i>Turbincarpus jauernigii</i> Frank	37.00	0.00	0.00
<i>Ariocarpus fissuratus</i> subsp. <i>hintonii</i> (Stuppy & Taylor) Halda	36.00	5.00	31.00
<i>Epithelantha micromeris</i> (Engelm.) Weber ex Britton & Rose	33.00	0.00	4.00
<i>Turbincarpus lophophoroides</i> (Werdermann) Buxbaum & Backeberg	8.00	0.00	1.00
<i>Turbincarpus pseudopectinatus</i> (Backeberg) Glass & Foster	5.00	5.00	5.40

Fuente: Flores *et al.*, 2006.

Source: Flores *et al.*, 2006.

Letras diferentes muestran diferencias significativas entre tratamientos ($P < 0.0001$) para las 11 especies que no presentaron latencia (indicadas con asterisco). Las especies marcadas con asterisco se consideran "skotolaterentes".

Different letters refer to significant differences within each species ($P < 0.0001$) for 11 species that did not show dormancy (*); species with * are considered "skotodormant".

Competencia entre semillas

La densidad de semillas en el suelo depende de su forma de dispersión; por ejemplo, los frutos que poseen pulpa son consumidos principalmente por vertebrados frugívoros, quienes dispersan las semillas en grupos al regurgitar o al defecar (Traveset, 1998). La ingesta de semillas promueve la germinación en muchas plantas (Traveset, 1998; Verdú y Traveset, 2004) entre ellas algunas cactáceas (Cortés-Figueira

Competition among seeds

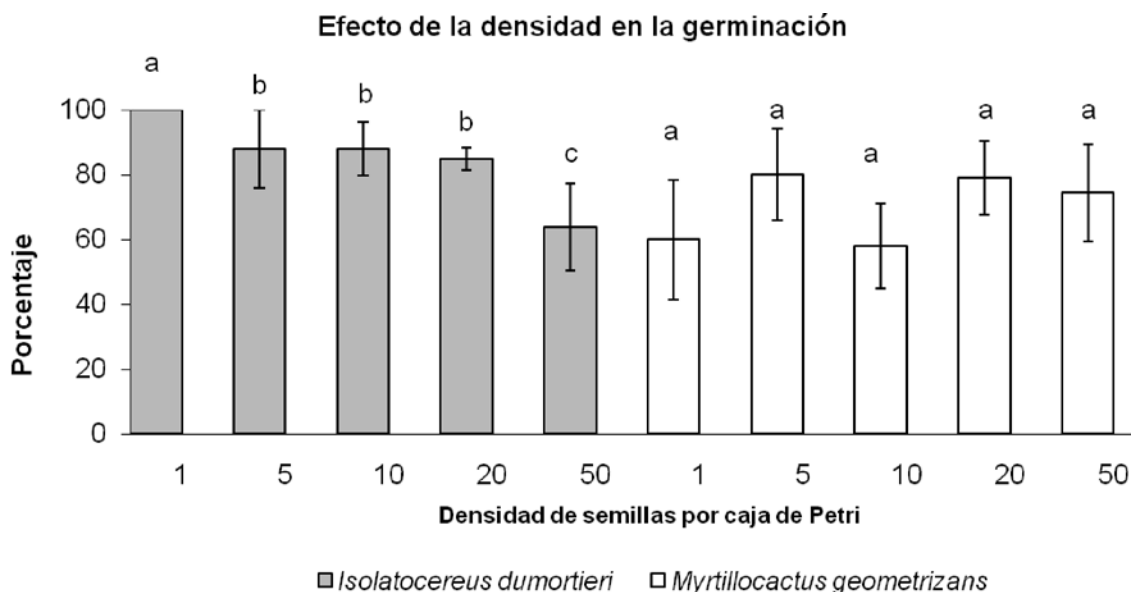
Seed density in soil depends on its dispersal; for example, fruits with pulp are eaten, mainly, by frugivore vertebrates, which disperse seeds in groups or by regurgitation or defecation (Traveset, 1998). Seed consumption promotes germination in many plants (Traveset, 1998; Verdú y Traveset, 2004), some of which are cacti (Cortés-Figueira *et al.*, 1994; Pedroni and Sánchez, 1997; Godínez-Álvarez and Valiente-Banuet, 1998;

et al., 1994; Pedroni y Sánchez, 1997; Godínez-Álvarez y Valiente-Banuet, 1998; Naranjo et al., 2003). A pesar de que en las excretas las semillas se presentan en grupos, no se han realizado estudios sobre del efecto de la competencia en su germinación, sino solamente en semillas individuales.

Isolatocereus dumortieri (Scheidw.) Backeb. y *Myrtillocactus geometrizans* (Mart. ex Pfeiff.) Console son cactáceas columnares endémicas de México (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1978), sin estatus de conservación y cuyas semillas son dispersadas después de pasar por el tracto digestivo de animales, principalmente mamíferos y aves (Bregman 1988; Pérez-González, 1999; Jiménez-Sierra y Figueroa-Jiménez, 2004). Para evaluar si la densidad de semillas afecta su germinación, se realizó un experimento en el que se utilizaron cinco densidades (1, 5, 10, 20 y 50 semillas) con cinco repeticiones. El material de estudio se colocó en cajas Petri con arena estéril. Las cinco cajas por especie fueron puestas en una cámara de germinación Lumistell ICP-19d-c/iv con un fotoperiodo de 12 horas luz/12 horas oscuridad y a una temperatura constante de 25 °C. En *Isolatocereus dumortieri* se observó un menor porcentaje de germinación con el aumento de la densidad; mientras que en *M. geometrizans* no hubo efecto alguno (Figura 1).

Naranjo et al., 2003). In spite of the fact that seeds are in groups when found in faeces, there are no studies about the effect of competition in their germination, but only on individual seeds.

Isolatocereus dumortieri (Scheidw.) Backeb. y *Myrtillocactus geometrizans* (Mart. ex Pfeiff.) Console are column cacti endemic of Mexico (Bravo-Hollis and Sánchez-Mejorada, 1978), without conservation status; their seeds are dispersed after they go through the digestive tube of animals, mainly mammals and birds (Bregman 1988; Pérez-González, 1999; Jiménez-Sierra and Figueroa-Jiménez, 2004). In order to assess if density affects seed germination, an experiment was carried out in which five densities (1, 5, 10, 20 y 50 seeds) with five replications were used. The material was placed into Petri boxes with sterile sand. The five boxes per species were placed into a Lumistell ICP-19d-c/iv germination chamber with a 12 h light/12 h darkness photoperiod at a constant temperature of 25°C. A lower germination per cent was observed in *Isolatocereus dumortieri* as density increased, while there was no effect upon *M. geometrizans* (Figure 1).



Los valores de germinación son el promedio de cinco repeticiones. Las barras indican la desviación estándar. Distintas letras muestran diferencias significativas (P < 0.01) entre tratamientos de densidad para cada especie.

Germination values are the average of five replications. Bars refer to standard deviation. Different letters show significant differences (P < 0.01) among density treatments for each species.

Fuente: Flores y Jurado, 2009.

Source: Flores and Jurado, 2009.

Figura 1. Efecto de la densidad de semillas en la germinación de *Isolatocereus dumortieri* (gris) y *Myrtillocactus geometrizans* (claro).

Figure 1. Seed density effect upon germination of *Isolatocereus dumortieri* (grey) and *Myrtillocactus geometrizans* (clear).

Estos resultados sugieren que las plántulas de *I. dumortieri* estarían compitiendo por recursos, o bien relacionarse con el tamaño de los frutos, pues en cactáceas los más grandes suelen incluir un mayor número de semillas (Ayala-Cordero *et al.*, 2004). En ese caso los de *M. geometrizans* son pequeños (1 a 2 cm de diámetro) en comparación con los de *I. dumortieri* (de 3 a 3.5 cm de diámetro) (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1978). Sin embargo, un animal dispersor podría consumir solo porciones de un fruto grande o muchos pequeños, y con ello se neutralizaría el efecto del número de semillas por fruto.

Es probable que las especies estudiadas tengan diferentes agentes dispersores, por lo que una de ellas enfrente mayor riesgo de competencia con plántulas hermanas. Se esperaría que las semillas de *M. geometrizans* se dispersen de manera solitaria o en baja densidad, o bien que tengan un agente dispersor secundario (por ejemplo hormigas) que separe las semillas originalmente agregadas en las heces; mientras que las de *I. dumortieri* sean dispersadas de manera agregada con más frecuencia (*clump dispersal*). No obstante, para entender mejor las implicaciones de la densidad de semillas en la germinación se requiere de investigaciones detalladas sobre su dispersión de las semillas de estas especies (Flores y Jurado, 2009).

También es posible interpretar las diferencias en el efecto de la densidad de semillas en la germinación desde el punto de vista de la capacidad competitiva (Silvertown y Charlesworth, 2001). Tal vez *I. dumortieri* presente baja capacidad competitiva (selección *r*) al disminuir su germinación conforme aumenta la densidad de semillas; en cambio *M. geometrizans* es más favorecida (selección *k*) al no presentar un efecto de la densidad de semillas en la germinación.

Efecto del tamaño de semillas en la germinación

En la literatura se consigna que las variaciones en peso entre semillas de una misma especie reflejan capacidades biológicas diferentes. Por ejemplo, las semillas grandes tienen una capacidad superior para germinar que las pequeñas, cuando están enterradas y posteriormente emergen del suelo (Brown *et al.*, 2003), ya que tienen mayor reserva de nutrientes (Leishman *et al.*, 2000). Diferencias de 1 mg implican variaciones en la capacidad germinativa (Baloch *et al.*, 2001).

Astrophytum myriostigma Lem. es una cactácea amenazada y endémica del Desierto Chihuahuense, que se distribuye en distintas localidades de dicha región, entre ellas la sierra "El Sarnoso" en el municipio Lerdo, Durango (Sánchez-Salas y Romero-Méndez, 2003). Los individuos de *A. myriostigma* son extraídos para su uso como plantas de ornato, lo que ha

These results suggest that *I. dumortieri* seedlings would compete for resources, or they might be relating to the size of fruits, since in cacti they usually include a greater number of seeds (Ayala-Cordero *et al.*, 2004). Those of *M. geometrizans* are small (1 - 2 cm diameter) if compared to those of *I. dumortieri* (3-3.5 cm diameter) (Bravo-Hollis and Sánchez-Mejorada, 1978). However, a dispersal animal could eat only pieces of a big fruit or many small ones, and thus, the effect of the number of seeds per fruit would be neutralized.

Probably the former species have different dispersal agents, which puts one of them at a greater risk of competition with its siblings. It would be expected that the seeds of *M. geometrizans* would disperse in a single way or in low density, or that it may have a secondary dispersal agent (ants, for example) that removes seeds from those originally grouped in the faeces, while those of *I. dumortieri* are more frequently disseminate as clump dispersal. Nevertheless, to have a better understanding of the implications of seed density on germination, it is necessary to implement detailed research about seed dispersal of these species (Flores and Jurado, 2009).

It is also possible to explain the differences of the effects of seed density upon germination from the view point of the competitive capacity (Silvertown and Charlesworth, 2001). *I. dumortieri* might show a low competition ability (*r* selection) as its germination diminishes as seed density increases; on the other hand, *M. geometrizans* has a greater advantage (*k* selection) as it does not show an effect of seed density on germination.

Effect of seed size on germination

Literature reports that variations on seed weight of the same species reveal different biological abilities. For example, big seeds has a greater ability to germinate than the small ones, when they are buried and later emerge from the ground (Brown *et al.*, 2003), since they have a greater nutrient reservoir (Leishman *et al.*, 2000). Differences of 1 mg imply variations of germination capacity (Baloch *et al.*, 2001).

Astrophytum myriostigma Lem. is an endemic threatened cacti of the Chihuahuan Desert, that grows in different locations of that region; one of them is "El Sarnoso" mountain range in Lerdo municipio, Durango State (Sánchez-Salas and Romero-Méndez, 2003). *A. myriostigma* individuals are extracted to be used as ornamental plants, which has favored the thinning of their populations and even the total elimination of some populations, which suffered the loss of their habitat from unrestricted collection, in addition to mining. In 2001 there were around 100 individuals with 55% and their germination per cent for seeds immersed in water for 24 h and of 42.5% for seeds with no treatment (Ríoja-Paradela and Romero-Méndez, 2002); thus, it can be inferred that the species has seed dormancy as has been recorded for other

originado la disminución de las poblaciones e incluso la pérdida de una población entera, cuyo hábitat desapareció por la recolecta indiscriminada, además de las actividades mineras. En el 2001, existían alrededor de 100 individuos y su porcentaje de germinación era de 55% para semillas sumergidas en agua por 24h y de 42.5% para semillas sin tratamiento (Rioja-Paradela y Romero-Méndez, 2002); por lo que se infiere que la especie posee latencia de semillas como la registrada para otras especies de la familia Cactaceae (Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes 2000; Flores *et al.*, 2005, 2006).

A partir de un banco de semillas que se conservó *ex situ* se obtuvo material de *A. myriostigma* de cuatro años de almacenamiento; se le sometió a distintos tratamientos promotores de la germinación para conocer su mejor respuesta y determinar así su capacidad de conservar el germoplasma de esta forma

Lamb (1959), en una clasificación que realizó sobre el tamaño de semillas de distintas especies de cactáceas consignó que *A. myriostigma* posee dos tamaños de semilla, por lo que se decidió evaluar su impacto en la germinación. En varios taxa, incluso algunos de la familia Cactaceae, se ha documentado dicho efecto tanto entre especies (Bowers y Pierson, 2001), como dentro de un mismo taxón (Ayala-Cordero *et al.*, 2004).

Las semillas frescas de *A. myriostigma* germinan bajo distintos tratamientos de manera similar o menor que sin tratamiento alguno (De La Rosa-Ibarra y García, 1994; Arredondo-Gómez y Camacho-Morfín, 1995; Rioja-Paradela y Romero-Méndez, 2002). Sin embargo, no se había evaluado la germinación de semillas "viejas". El material se sembró en cajas de Petri y se colocó en una germinadora automática Lumistell ICP-19d-c/iv con fotoperiodo de 12 h luz/ 12 h oscuridad y temperatura de 25 °C. Se utilizó una mezcla de vermiculita de grano medio (60%) y arena esterilizada (40%). Se evaluaron el porcentaje y la velocidad de germinación en semillas de dos clases de tamaño, significativamente distintas en longitud ($P = 0.003$) y peso seco ($P < 0.0001$), pero no en diámetro. Se aplicaron cinco tratamientos para romper la posible latencia tanto en semillas grandes, como en semillas pequeñas; con cinco repeticiones y 30 semillas por repetición, de tal manera que el total de semillas para cada tamaño fue de 750. Los tratamientos consistieron en: 1) inmersión en H_2SO_4 100%, por 5min; 2) inmersión en agua destilada por 24h; 3) escarificación mecánica, en cuyo caso se retiró con pinzas la testa del embrión, sin dañarlo; 4) enfriamiento, las semillas se mantuvieron a 5 °C por 12 h antes de la siembra y 5) un tratamiento control o testigo, en el cual las semillas se usaron sin ningún tratamiento promotor de la germinación.

En el porcentaje de germinación incidieron los tratamientos, el tamaño de las semillas y la interacción tratamiento x tamaño de semilla. Los mejores tratamientos fueron agua destilada

species of cacti (Rojas-Aréchiga and Vázquez-Yanes 2000; Flores *et al.*, 2005, 2006).

From the seed bank of *A. myriostigma* that was kept *in situ*, seeds were taken after four years of storage; they were tested by several germination treatments in order to know their best response and determine its ability to preserve germ plasm in this way.

In the classification Lamb (1959) made of seed size of several cacti species, he found that those of *A. myriostigma* have two sizes, and so he assessed the impact of that feature on germination. In several taxa, even some of Cactaceae, it has been documented that effect among species as well as in the same taxon (Ayala-Cordero *et al.*, 2004).

Fresh seeds of *A. myriostigma* germinate in different treatments in a similar way or less than with no treatment at all (De la Rosa-Ibarra and García, 1994; Arredondo-Gómez and Camacho-Morfín, 1995; Rioja-Paradela and Romero-Méndez, 2002). However, germination of "old" seeds had not been assessed. They were sowed in Petri boxes and were placed in an Lumistell ICP-19d-c/iv automatic germination chamber with a 12 h light/12 h darkness photoperiod, at 25 °C. A medium grain vermiculite (60%) and sterilized sand (40%) mixture was used as substrate. Per cent and speed of germination of seeds of two sizes with a significant difference in length ($P = 0.003$) and dry weight ($P < 0.0001$), but not in diameter. Five treatments were tested to break the possible dormancy in big and small seeds, with five replications and 30 seeds per replication, in such a way that the total number of seeds for each size was 750. There were the following treatments: 1) a 5 min immersion into 100% H_2SO_4 ; 2) a 24 h immersion into distilled water; 3) mechanical scarification, where the test of the embryo was removed by tweezers without harming it; 4) cooling, seeds were kept at 5 °C by 12 h previous to sowing and 5) a control treatment, in which seeds were used with no germination promotion treatment.

Treatments, seed size and the treatment x seed size interaction affected germination per cent. The best treatments were distilled water and cooling. Small seeds showed a greater germination, in regard to control in all cases, except for scarification, in which a low germination was obtained, regardless of size (Table 4).

Size and the treatment x seed size interaction influenced germination speed. Small seeds germinated faster (3.8 seeds day⁻¹) than big ones (1.7 seeds day⁻¹). With the H_2SO_4 treatment, germination speed in small seeds was higher and with scarification it was higher in the bigger ones (Table 4). The result of small seeds is coincidental with what Kikuzawa and Koyama (1999) found, as they studied the necessary scaling of water absorption for the germination of 14 species of different seed size. These scientists reported that the small ones

y enfriamiento. Las semillas pequeñas mostraron mayor germinación, con respecto al testigo en todos los casos, excepto la escarificación, en el que se obtuvo baja germinación, independientemente del tamaño (Cuadro 4).

Cuadro 4. Promedio del porcentaje y tiempo medio ó velocidad germinación (\pm desviación estándar) de semillas grandes y pequeñas de *A. myriostigma* bajo diferentes tratamientos.

Table 4. Per cent average and mean time or germination speed (\pm standard deviation) of big and small *A. myriostigma* seeds under different treatments.

Tratamiento	Semillas grandes		Semillas pequeñas	
	Germinación (%)	Velocidad (días)	Germinación (%)	Velocidad (días)
H ₂ SO ₄	20.67 ^a \pm 5.67	0.78 ^a \pm 0.42	92.00 ^b \pm 4.29	4.80 ^b \pm 0.28
Agua destilada	42.67 ^a \pm 3.55	1.77 ^a \pm 0.29	96.00 ^b \pm 2.44	4.39 ^b \pm 0.42
Escarificación mecánica	22.00 ^a \pm 4.78	3.14 ^a \pm 0.71	12.67 ^a \pm 5.61	0.81 ^b \pm 0.33
Escarificación	43.33 ^a \pm 3.80	1.32 ^a \pm 0.28	92.67 ^b \pm 3.55	4.29 ^b \pm 0.39
Testigo	58.00 ^a \pm 0.81	1.25 ^a \pm 0.06	90.00 ^b \pm 2.78	4.60 ^a \pm 0.20

Fuente: (Sánchez-Salas *et al.*, 2006).

Source: (Sánchez-Salas *et al.*, 2006).

Diferentes letras dentro de cada tratamiento significan diferencias significativas ($P < 0.0001$) entre tamaño de semillas.

Different letters show significant differences ($P < 0.0001$) among density treatments for each species among seed size.

El tamaño y la interacción tratamiento \times tamaño de semilla afectó la velocidad de germinación. Las semillas pequeñas germinaron más rápido (3.8 semillas día⁻¹) que las grandes (1.7 semillas día⁻¹). Con el tratamiento de H₂SO₄ la velocidad de germinación en semillas pequeñas fue más alta y con la escarificación, fue mayor en las semillas grandes (Cuadro 4). El resultado de las semillas pequeñas coincide con el consignado por Kikuzawa y Koyama (1999), quienes estudiaron el escalamiento en la absorción de agua necesario para la germinación de 14 especies con distintos tamaños de semilla. Estos investigadores registraron que las pequeñas absorbieron agua más rápidamente que las grandes y que penetran a través de pequeñas grietas en la superficie del suelo, lo que les permite acceder a un micrositio en donde se mantiene la humedad y previene la pérdida de agua.

Las semillas grandes de *A. myriostigma*, de 4 años de edad, presentaron un porcentaje de germinación parecido al del material de recolecta reciente de la misma población, aunque de tamaño no especificado (Rioja-Paradela y Romero-Méndez, 2002). Sin embargo, las pequeñas de 4 años mostraron una germinación mayor. Así, es probable que algunas de estas tengan embriones inmaduros, cuando jóvenes y que alcancen su madurez con el paso del tiempo. También se ha observado en algunas cactáceas mayor germinación en semillas de 1 año o más, que en semillas recién obtenidas; así mismo hay otras cuya capacidad germinativa es semejante a la de semillas frescas y con semillas de 1 o 2 años de edad (Flores *et al.*, 2005; 2008), esto sugiere que pueden formar bancos de semillas en el suelo. En conclusión, en las semillas pequeñas de cuatro años de edad se determinaron porcentajes y velocidades de germinación superiores en comparación con las más grandes, lo que podría estar relacionado con su capacidad para absorber agua más rápidamente, o bien tratarse de una estrategia para permanecer en el banco de semillas del suelo por varios años.

absorbed water faster than the big ones and that get into small cracks on the soil surface, which lets them get to a microsite where moisture is kept and prevents from losing water.

A. myriostigma big seeds of four-years old showed a per cent of germination similar to the material of recent collection from the same population, even if size was not specified (Rioja-Paradela and Romero-Méndez, 2002). However, the small ones of four years showed a higher germination. Thus, probably some of these have immature embryos when they are young and that reach their maturity with time. It has also been observed in some cacti of 1 year old or elder than in seeds recently collected; also, there are others whose germination ability is similar to that of fresh ones or with 1 to 2 year-old seeds (Flores *et al.*, 2005; 2008), which suggests that they might form seed banks in the soil. Finally, in small four year-old seeds germination per cents and speeds were determined as higher than those of big seeds, a fact that might be related to their ability to absorb water faster, or as a strategy to stay in the seed bank of the soil for several years.

CONCLUSIONS

Three out of the 17 taxa of the *Turbincarpus* have dormancy.

Seeds of two *Opuntia* species lose their dormancy with time, combined with fungi that scarify their cover.

In 17 out of the 28 species with conservation status of the *Ariocarpus*, *Epithelantha*, *Mammillaria*, *Mammilloidia*, *Obregonia*, *Pelecypora*, *Thelocactus* and *Turbincarpus* genus dormancy was found (germination \leq 70%), and the rest (11) were positive photoblastic and with small seeds ($<$ 1 mg), that most probably form a natural germ plasm bank.

Three germination patterns were defined as time went by: a) seeds that loose their viability after the first year; b) seeds keep viable and germinate in a similar way for two years and c) germination increases in 1 to 2 year-old seeds when dormancy is broken.

CONCLUSIONES

Tres de 17 taxa del género *Turbinicarpus* tienen latencia.

Las semillas de dos especies de *Opuntia* pierden latencia con el paso del tiempo, en combinación con la presencia de hongos que escarifican su cubierta.

De 28 especies con estatus de conservación de los géneros *Ariocarpus*, *Epithelantha*, *Mammillaria*, *Mammilloidya*, *Obregonia*, *Pelecyphora*, *Thelocactus* y *Turbinicarpus* en 17 se observó latencia (germinación $\leq 70\%$), y las once restantes fueron fotoblásticas positivas y de semillas pequeñas, con peso menor a 1 mg, que muy probablemente forman un banco de germoplasma natural.

Se determinaron tres patrones de germinación con el paso del tiempo: a) las semillas pierden viabilidad al año, b) las semillas permanecen viables y germinan de manera similar hasta por dos años y c) la germinación aumenta en semillas de 1 y 2 años de edad al romperse la latencia.

Isolatocereus dumortieri mostró menor porcentaje de germinación con el aumento de la densidad; mientras que el de *M. geometrizans* no fue afectado por la densidad de semillas.

Las semillas pequeñas de cuatro años de edad de *Astrophytum myriostigma*, cactácea amenazada de extinción, tuvieron porcentajes y velocidades de germinación mayores en comparación con las grandes.

AGRADECIMIENTOS

Esta investigación fue financiada por CONAFOR 9769 y por apoyos complementarios que se obtuvieron entre los que destacan: PAICYT (de la UANL); PIFI en estancias de investigación, Millenium Seed Bank (organismo perteneciente a Kew Botanical Gardens) y SEMARNAT 2006-23818. Estudiantes, colegas y personal de apoyo facilitaron esta investigación con invaluable contribuciones de trabajo en campo y laboratorio.

REFERENCIAS

Arredondo-Gómez, A. y F. Camacho-Morfín. 1995. Germinación de *Astrophytum myriostigma* (Lemaire) en relación con la procedencia de las semillas y la temperatura de incubación. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 40: 34-38.

Ayala-Cordero, G., T. Terrazas, L. López-Mata y C. Trejo. 2004. Variación en el tamaño y peso de la semilla y su relación con la germinación en una población de *Stenocereus benedekii*. *Interciencia* 29: 692-697.

Baloch, H. A., A. DiTomasso and A. K. Watson. 2001. Intrapopulation variation in *Abutilon theophrasti* seed mass and its relationship to seed germinability. *Seed Science Research* 11: 335-343.

Baskin, J. M. and C. C. Baskin. 1989. Physiology of dormancy and germination in relation to seed bank ecology. In: M. A. Leck, V. T. Parker and R. L. Simpson (Eds.). *Ecology of Soil Seed Banks*. Academic Press. San Diego, CA. USA. pp: 53-66.

Baskin, J. M. and C. C. Baskin. 1998. *Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*. Academic Press. San Diego, CA. USA. 666 p.

Isolatocereus dumortieri showed a lower germination per cent as density increased, while was not affected by seed density.

Four-year old small seeds of *Astrophytum myriostigma*, a threatened cactus, had higher germination per cents and speeds than those that are bigger in size.

ACKNOWLEDGEMENTS

This investigation was sponsored by CONAFOR Project No. 9769 and by complementary supports such as PAICYT (of the UANL); research stay in PIFI, Millenium Seed Bank (organization of the Kew Botanical Gardens) and SEMARNAT 2006-23818. Students, colleagues, and support personnel helped to accomplish this study by providing their invaluable help in field and laboratory work.

End of the English version

Boyle, T. H. and E. F. Anderson. 2002. Biodiversity and conservation. In: Nobel P. S. (Ed.). *Cacti: Biology and Uses*. University of California Press. Berkeley, CA. USA. pp. 125-141.

Bowers, J. E. 2005. New evidence for persistent or transient seed banks in three Sonoran Desert cacti. *Southwestern Naturalist* 50: 482-487.

Bowers, J. E. and E. A. Pierson. 2001. Implications of seed size for seedling survival in *Carnegiea gigantea* and *Ferocactus wislizeni* (Cactaceae). *Southwestern Naturalist* 46: 272-281.

Bravo-Hollis, H. y H. Sánchez-Mejorada. 1978. *Las cactáceas de México*, Vol. I. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. México. 743 p.

Bregman, R. 1988. Forms of seed dispersal in Cactaceae. *Acta Botanica Neerlandica* 37: 395-402.

Brown, J., N. J. Enright and B. P. Miller. 2003. Seed production and germination in two rare and three common co-occurring *Acacia* species from southeast Australia. *Austral Ecology* 28: 271-280.

Cortés-Figueira, J. E., J. Vasconcellos-Neto, M. A. García and A. L. Teixeira de Souza. 1994. Saurocory in *Melocactus violaceus* (Cactaceae). *Biotropica* 26: 295-301.

De la Rosa-Ibarra, M. y H. García. 1994. Estimulación de la germinación de cinco especies de cactáceas consideradas en peligro de extinción. *Phyton-International Journal of Experimental Botany* 56: 147-150.

Delgado-Sánchez, P., M. A. Ortega-Amaro, J. F. Jiménez-Bremont and J. Flores. 2011. Are fungi important for breaking seed dormancy in desert species? Experimental evidence in *Opuntia streptacantha* (Cactaceae). *Plant Biology* 13: 154-159.

Delgado-Sánchez, P., M. A. Ortega-Amaro, A. A. Rodríguez-Hernández, J. F. Jiménez-Bremont and J. Flores. 2010. Further evidence from the effect of fungi on breaking *Opuntia* seed dormancy. *Plant Signaling & Behavior* 5(10): 1229-1230.

De Viana, M. L. 1999. Seed production and seed bank of *Trichocereus pasacana* (Cactaceae) in northwestern Argentina. *Tropical Ecology* 40: 79-84.

Flores, J., A. Arredondo and E. Jurado. 2005. Comparative seed germination in species of *Turbinicarpus*: An endangered cacti genus. *Natural Areas Journal* 25: 183-187.

Flores, J., E. Jurado and A. Arredondo. 2006. Effect of light on germination of seeds of Cactaceae from the Chihuahuan Desert, México. *Seed Science Research* 16: 149-155.

Flores, J., E. Jurado and J. F. Jiménez-Bremont. 2008. Breaking seed dormancy in specially protected *Turbinicarpus lophophoroides* and *Turbinicarpus pseudopectinatus* (Cactaceae). *Plant Species Biology* 23: 44-47.

Flores, J. y E. Jurado. 2009. Efecto de la densidad de semillas en la germinación de *Isolatocereus dumortieri* y *Myrtillocactus geometrizans*, cactáceas columnares endémicas de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 80: 141-144.

- 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-Bullón, A. Sandoval, C.E. Seal, T. Ulian and H.W. Pritchard. 2011. Seeds photoblastism and its relationship with some plant traits in 136 cacti species. *Environmental and Experimental Botany* 71: 79-88.
- Godínez-Álvarez, H., T. Valverde and P. Ortega-Baes. 2003. Demographic trends in the Cactaceae. *Botanical Review* 69, 173-203.
- Gómez-Hinostrosa, C. and H. M. Hernández. 2000. Diversity, geographic distribution, and conservation of Cactaceae in the Mier y Noriega region, Mexico. *Biodiversity & Conservation* 9: 403-418.
- Hernández, H. M., C. Gómez-Hinostrosa and R. T. Bárcenas. 2001. Diversity, spatial arrangement, and endemism of Cactaceae in the Huizache area, a hot spot in the Chihuahuan Desert. *Biodiversity & Conservation* 10: 1097-1112.
- Hernández, H. M. and R. T. Bárcenas. 1995. Endangered cacti in the Chihuahuan Desert. I. Distribution patterns. *Conservation Biology* 9: 1176-1188.
- Hernández, H. M. and R. T. Bárcenas. 1996. Endangered cacti in the Chihuahuan Desert. II. Biogeography and conservation. *Conservation Biology* 10: 1200-1209.
- Hernández, H. M. y H. Godínez. 1994. Contribución al conocimiento de las cactáceas mexicanas amenazadas. *Acta Botánica Mexicana* 26: 33-52.
- Hodkinson, D. J., A. P. Askew, K. Thompson, J. G. Hodgson, J. P. Bakker and R. M. Bakker. 1998. Ecological correlates of seed size in the British flora. *Functional Ecology* 12: 762-766.
- Jiménez-Sierra, C. y L. Figueroa-Jiménez. 2004. *Isolatocereus dumortieri* (Scheidw.) Backeb. (*Stenocereus dumortieri*). Cactáceas y Suculentas Mexicanas 49: 96.
- Jurado, E. and J. Flores. 2005. Is seed dormancy under environmental control or bound to plant traits? *Journal of Vegetation Science* 16: 559-564.
- Jurado, E. and A. Moles. 2003. Germination deferment strategies. In: Nicolas, G., N. K. J. Bradford, D. Come, and H. W. Pritchard (Eds.). *The Biology of Seeds: Recent Research Advances*. CAB International, Wallingford, UK, pp: 381-388.
- Kikuzawa, K. and H. Koyama. 1999. Scaling of soil water absorption by seeds: an experiment using seed analogues. *Seed Science Research* 9: 171-178.
- Lamb, E. 1959. *Cacti from seed - the easy way*. Bradford Press. London, UK. 64 p.
- Leishman, M. R., I. J. Wright, A. T. Moles, and M. Westoby. 2000. The Evolutionary Ecology of Seed Size. In: Fenner, M. (Ed.). *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*, 2nd ed. Cabi, Wallingford, UK, pp. 31-57.
- Maiti, R. K., J. L. Hernández-Piñero and M. Valdés-Marroquín. 1994. Seed ultrastructure and germination of some species of Cactaceae. *Phyton - International Journal of Experimental Botany* 55: 97-105.
- Montiel, S. and C. Montaña. 2003. Seed bank dynamics of the desert cactus *Opuntia rastrera* in two habitats from the Chihuahuan Desert. *Plant Ecology* 166: 241-248.
- Naranjo, M. E., C. Rengifo and P. J. Soriano. 2003. Effect of ingestion by bats and birds on seed germination of *Stenocereus griseus* and *Subplacereus repandus* (Cactaceae). *Journal of Tropical Ecology* 19: 19-25.
- Pedroni, F. and M. Sánchez. 1997. Seed dispersal of *Pereskia aculeata* Muller (Cactaceae) in a forest fragment in southeast Brazil. *Revista Brasileira de Biologia* 57: 479-486.
- Pérez-G., S. 1999. Estudio etnobotánico, ecológico y de usos potenciales del garambullo (*Myrtillocactus geometrizans*) como base para su domesticación y cultivo. Cuaderno de Trabajo, Sistema de Investigación Miguel Hidalgo, CONACYT. Querétaro, Qro. México. 31 p.
- Pons, T. L. 1991. Induction of dark dormancy in seeds: its importance for the seed bank in the soil. *Functional Ecology* 5: 669-675.
- Porras-A., A., J. Herrera, R. L. Sinsabaugh, K. J. Odenbach, T. Lowrey and D. O. Natvig. 2008. Novel root fungal consortium associated with a dominant desert grass. *Applied and Environmental Microbiology* 74: 2805-2813.
- Rioja-P., T. M. y U. Romero-M. 2002. Efecto del remojo sobre el potencial reproductivo sexual de *Astrophytum myriostigma* Lem. (Cactaceae) en condiciones controladas. *Nakari* 13: 21-34.
- Robbins, C. S. 2003. Prickly trade: trade and conservation of Chihuahuan desert cacti. In: Robbins, C. S. and R. T. Bárcenas-Luna (Eds.). *TRAFFIC North America*. World Wildlife Fund, Washington, DC., USA. pp: 1-48.
- Rojas-A., M. y A. Batis. 2001. Las semillas de cactáceas ¿Forman bancos en el suelo? Cactáceas y Suculentas Mexicanas 46: 76-82.
- Rojas-A., M. and C. Vázquez-Y. 2000. Cactus seed germination: a review. *Journal of Arid Environments* 44: 85-104.
- Romero-S., H. L., F. Vega-V., H. Nolasco and C. Montaña. 1992. The effect of darkness, freezing, acidity and salinity on seed germination of *Ferocactus peninsulae* (Cactaceae). *Journal of Arid Environments* 23: 389-395.
- Sánchez-S., J. y U. Romero-M. 2003. Listado de la flora cactológica de la Sierra El Sarnoso, Durango, México. *Nakari* 14: 27-36.
- Sánchez-S., J., J. Flores y E. Martínez-G. 2006. Efecto del tamaño de semilla en la germinación de *Astrophytum myriostigma* Lemaire. (Cactaceae), especie amenazada de extinción. *Interciencia* 31: 371-375.
- Silvertown and Charlesworth, 2001. p.7
- Thompson, K., S. R. Band and J. G. Hodgson. 1993. Seed size and shape predict persistence in soil. *Functional Ecology* 7: 236-241.
- Thompson, K., A. Jalili, J. G. Hodgson, B. Hamzeh'ee, Y. Asri, S. Shaw, A. Shirvany, S. Yazdani, M. Khoshnevis, F. Zarrinkamar, M. Ghahramani and R. Safavi. 2001. Seed size, shape and persistence in the soil in an Iranian flora. *Seed Science Research* 11: 345-355.
- Traveset, A. 1998. Effect of seed passage through vertebrate frugivores' guts on germination: a review. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 1(2): 151-190.
- Verdú, M. and A. Traveset. 2004. Bridging meta-analysis and the comparative method: a test of seed size effect on germination after frugivores' gut passage. *Oecologia* 138: 414-418.



Wangari Muta Maathai. Dominio público.