



COLEGIO DE POSTGRADUADOS

INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

CAMPUS MONTECILLO

POSTGRADO EN BOTÁNICA

**VIVIPARIDAD, GERMINACIÓN Y SUPERVIVENCIA EN
Stenocereus thurberi (CACTACEAE)**

SANTOS BERSAÍN PÉREZ GONZÁLEZ

T E S I S

**PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL PARA
OBTENER EL GRADO DE:**

MAESTRO EN CIENCIAS

MONTECILLO, TEXCOCO, EDO. DE MÉXICO

2013

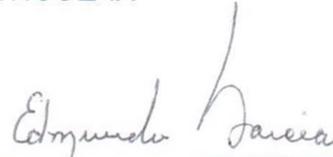
La presente tesis titulada: "Viviparidad, germinación y supervivencia en *Stenocereus thurberi* (Cactaceae)", realizada por **Santos Bersáin Pérez González** bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

MAESTRO EN CIENCIAS

BOTÁNICA

CONSEJO PARTICULAR

CONSEJERO



Dr. Edmundo García Moya

DIRECTOR DE TESIS



Dr. Álvaro Reyes Olivas

ASESOR



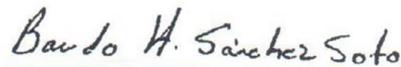
Dr. J. Rodolfo García Nava

ASESOR



Dra. Angélica Romero Manzanares

ASESOR



Dr. Bardo H. Sánchez Soto

Montecillo, Texcoco, Estado de México, Agosto 2013

La tesis "Viviparidad, germinación y supervivencia en *Stenocereus thurberi* (CACTACEAE)", realizada por Santos Bersaín Pérez González, fue apoyado con fondos de la Universidad Autónoma de Sinaloa a través del Programa de Fomento y Apoyo a Proyectos de Investigación (Convenio PROFAPI 2010/112), el COLEGIO DE POSTGRADUADOS y el CONACyT.

DEDICATORIA

A mis padres: Edgar y Romelia, quienes me enseñaron a trabajar arduamente para conseguir mis metas en la vida.

A Irene, que con paciencia y entusiasmo esperó en casa.

A mis hermanos: por el cariño y confianza en los últimos años.

A Oscar, Alex, Pedrito, Rodrigo y al Dr. Álvaro Reyes Olivas, por su apoyo en el trabajo de campo, pero en especial a este último.

A mis amigos del Colegio de Postgraduados, quienes compartieron momentos agradables conmigo.

AGRADECIMIENTOS

Mi más sincero agradecimiento al **Colegio de Postgraduados**, Campus Montecillo, por ser una Institución de Enseñanza e Investigación de excelencia en México. En especial al Postgrado en Botánica y sobre todo a mis profesores de ecología vegetal, quienes además de contribuir en mi formación académica me brindaron su apoyo incondicional y sus orientaciones durante mi estancia en el Colegio.

A los ciudadanos mexicanos que por medio del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (**CONACYT**), me apoyaron para poder realizar mis estudios de maestría.

A la Universidad Autónoma de Sinaloa, mi *Alma Mater*, ya que gracias al proyecto Germinación Vivípara en Cactáceas Mexicanas, financiado por el **Programa de Fomento y Apoyo a Proyectos de Investigación** de esta Universidad, se pudieron solventar las necesidades del trabajo de campo.

Al **Dr. Edmundo García Moya**, por su invaluable aportación desde el inicio hasta el final del documento, su consejería durante mi estancia en el Colegio de Postgraduados fue agradable y reconfortante, además de ser un excelente profesor y gran persona. Por su apoyo y confianza, calidez humana y enseñanza, muchas gracias.

Al **Dr. Álvaro Reyes Olivas**, por su apoyo invaluable e incondicional desde el inicio del proyecto hasta el término de mi estancia de maestría en el Colegio de Postgraduados, por sus enseñanzas gratas y oportunas, su paciencia e interesantes pláticas y sobre todo por su amistad y confianza, muchas gracias.

A la **Dra. Angélica Romero Manzanares**, al **Dr. J. Rodolfo García Nava** y al **Dr. Bardo Heleodoro Sánchez Soto**, quienes me brindaron su confianza y con paciencia hicieron valiosos comentarios, correcciones y aportaciones que enriquecieron el trabajo de campo y la elaboración de este informe de investigación.

A todos muchas gracias!!!

ÍNDICE GENERAL

	Pág.
DEDICATORIA.....	i
AGRADECIMIENTOS.....	ii
ÍNDICE GENERAL.....	iv
ÍNDICE DE CUADROS.....	vi
ÍNDICE DE FIGURAS.....	vii
RESUMEN.....	x
ABSTRACT.....	xi
1. INTRODUCCIÓN GENERAL.....	1
2. REVISIÓN DE LITERATURA.....	3
2.1. Morfología y fisiología de semillas vivíparas y recalcitrantes. . .	3
2.2. Distribución taxonómica y ecológica de la viviparidad.	8
2.3. Germinación, supervivencia y nodricismo en cactáceas.	15
2.4 Biología de <i>Stenocereus thurberi</i> , un cacto vivíparo del noroeste de México	26
2.5 Objetivos e hipótesis de investigación.	28
3. MATERIALES Y MÉTODOS.....	30
3.1. Área de estudio	30
3.2. Métodos de campo y laboratorio	31
3.3. Análisis de datos estadísticos.	36
4. RESULTADOS	39
4.1. Morfología y desarrollo de plántulas vivíparas.	39

4.2. Incidencia de viviparidad en <i>Stenocereus thurberi</i>	44
4.3. Germinación.	52
4.4. Supervivencia	55
5. DISCUSIÓN	62
5.1. Morfología y desarrollo de plántulas vivíparas.	62
5.2. Incidencia de viviparidad en <i>Stenocereus thurberi</i>	65
5.3. Germinación.	69
5.4. Supervivencia.	73
6. CONCLUSIONES.	78
6.1. Morfología y desarrollo de plántulas vivíparas	78
6.2. Incidencia de viviparidad en <i>Stenocereus thurberi</i>	78
6.3. Germinación	78
6.4. Supervivencia	79
7. LITERATURA CITADA	80

ÍNDICE DE CUADROS

Núm.		Pág.
1	Familias botánicas y proporción de viviparidad (Cota-Sánchez <i>et al.</i> , 2011; datos actualizados por SBP a julio 2013)	9
2	Listado de especies de cactus vivíparos.	11
3	Plantas vivíparas ⁽¹⁾ observadas (OBS) y número que cabría esperar bajo la hipótesis de independencia (ESP) en zonas ecológicas del norte de Sinaloa. Las frecuencias de plantas vivíparas no tienen relación significativa con las zonas ecológicas.	45
4	Número observado (OBS) de frutos con semillas germinadas y número que cabría esperar (ESP) bajo la hipótesis de independencia, en zonas ecológicas del norte de Sinaloa. Las frecuencias observadas no son independientes de las zonas ecológicas ⁽²⁾ , el matorral espinoso tiene mayor porcentaje de frutos con semillas germinadas.	46
5	Relación entre el número de frutos de <i>S. thurberi</i> con germinación vivípara y madurez (datos de tres zonas). Los frutos cosechados antes de la dehiscencia (PRED) mostraron mayor viviparidad (18%) que los frutos cosechados después de la dehiscencia (POSD) (5.2%)	52

6	Respuesta germinativa de semillas de <i>S. thurberi</i> , de progenitores que han mostrado viviparidad y de progenitores sin antecedente de viviparidad, al cabo de tres semanas.	54
---	---	----

ÍNDICE DE FIGURAS

Núm.		Pág.
1	Semillas y plántulas vivíparas en frutos de pitaya, <i>Stenocereus thurberi</i> . Las plántulas vivíparas se producen en frutos de pulpa roja y blanca (A y B), muestran diferentes patrones de emergencia y tamaños del eje embrionario (C). Las plántulas emergen por la testa o a través del micrópilo. Escala en milímetros.	40
2	Germinación de la progenie vivípara en frutos de <i>S. thurberi</i> . A) plántula sin testa, B) rompimiento de la testa por la región apical de la semilla, C) rompimiento por la región dorsal o ventral y, D) germinación por el micrópilo, sin rompimiento de la testa. Barra de escala: 0.5 mm.	41
3	Desarrollo de las plántulas vivíparas en el laboratorio a los 0, cinco, 30, 50 días a excepción de P con 45 días del trasplante en caja Petri. A-D) plántula que ya había desprendido la testa. E-H) plántula germinada por la región apical. I-L) plántula germinada por el micrópilo. M-P) plántula germinada por la región dorsal, ventral o lateral. Las fotografías tienen diferentes escalas (barra de escala: 1 mm).	43

4	Distribución de frecuencias de plantas con base en el número de semillas germinadas por cada 10 frutos	47
5	Dinámica de producción de frutos (A) y de producción semillas germinadas dentro de los frutos (B) durante el periodo de colecta, en zonas ecológicas del norte de Sinaloa en el año 2010	48
6	Normales climáticas de 30 años (1971-2000) en zonas ecológicas del norte de Sinaloa: dunas costeras, matorral espinoso y selva baja caducifolia. En A, B y C se muestran las temperaturas mínimas, medias y máximas mensuales; en D, E y F se muestra el número de días con lluvia, la precipitación media mensual (mm) y la precipitación máxima mensual (mm).	50
7	Germinación de semillas colectadas de <i>Stenocereus thurberi</i> provenientes de plantas identificadas como productoras de semillas vivíparas y de plantas que no tenían antecedentes de viviparidad: A) después de 0.7 meses de la cosecha y, B) después de 6.5 meses de almacenamiento (media \pm error estándar).	53
8	Supervivencia [S (<i>t</i>): función de supervivencia] de plántulas recuperadas de frutos de <i>S. thurberi</i> (n = 90) en tres micro-sitios del matorral espinoso, Ejido Tosalibampo, Sinaloa.	56
9	Supervivencia de plántulas de <i>S. thurberi</i> (datos agrupados de tres micro-sitios en dunas costeras, n = 300). Las plántulas, de progenitores vivíparos (PGV) y progenitores no vivíparos (PGNV),	

	germinaron en el laboratorio y se llevaron al campo después de cinco semanas. La mortalidad disminuye con el tiempo y describe una curva tipo III. $S(t)$: función de supervivencia.	57
10	Supervivencia de plántulas ($n = 100$) de semillas procedentes de progenitores vivíparos y no-vivíparos de <i>Stenocereus thurberi</i> , trasplantadas en espacios abiertos de la zona de dunas. $S(t)$: función de supervivencia.	58
11	Supervivencia de plántulas ($n = 100$) de progenitores vivíparos y no vivíparos de <i>Stenocereus thurberi</i> , trasplantadas bajo el dosel de <i>Fouquieria macdougalii</i> en la zona de dunas. $S(t)$: función de supervivencia	59
12	Supervivencia de plántulas ($n = 100$) de progenitores vivíparos y no-vivíparos de <i>Stenocereus thurberi</i> , trasplantadas bajo el dosel de adultos de la misma especie, en la zona de dunas. $S(t)$: función de supervivencia	60
13	Comportamiento de la densidad de flujo de fotones fotosintéticos (A) y de la temperatura del suelo (B) en micro-sitios de dunas costeras, agosto de 2010 ($\mu \pm 1$ error estándar). Con datos promedios de tres y cinco días	61

VIVIPARIDAD, GERMINACIÓN Y SUPERVIVENCIA EN *Stenocereus thurberi* (CACTACEAE)

Santos Bersaín Pérez-González, MC.
Colegio de Postgraduados, 2013

El objetivo de esta investigación fue determinar la incidencia de viviparidad en *Stenocereus thurberi* y sus implicaciones en la germinación y supervivencia. *S. thurberi* presenta plántulas vivíparas de 1.75 ± 0.056 mm de longitud, carentes de radícula y tejido fotosintético. En condiciones controladas, la supervivencia promedio de las plántulas vivíparas fue de 86.33%. La proporción de plantas con viviparidad, con dos semillas por 10 frutos ($SGPF \geq 0.2$) es de 36.1% y 13.7% de frutos con semillas vivíparas. Mayor incidencia de viviparidad se presenta antes del periodo de lluvias de verano y ocurre en frutos pre y dehiscentes. La germinación de semillas de progenitores vivíparos (PGV) y no vivíparos (PGNV) muestra variación, tanto en semillas de 0.7 meses como en semillas que permanecieron almacenadas 6.5 meses. Las semillas de PGV germinaron primero y mostraron mayor porcentaje de germinación al final del período de observación, en comparación con las semillas PGNV. La supervivencia de plántulas vivíparas fueron indiferentes para su establecimiento al micrositio, mientras que las plántulas de semillas con antecedentes de viviparidad lo hicieron sobreviviendo bajo el dosel de *Fouquieria macdogallii* y *Stenocereus thurberi*. Viviparidad, germinación y supervivencia de plántulas en ambiente natural, confieren ventajas adaptativas en el establecimiento de *Stenocereus thurberi* en el desierto costero de Sinaloa.

Palabras clave: *Stenocereus thurberi*, semillas de progenitores vivíparos, plántulas vivíparas, plántulas con antecedente de viviparidad, Sinaloa.

VIVIPARY, GERMINATION AND SURVIVAL IN *Stenocereus thurberi* (CACTACEAE)

Santos Bersaín Pérez-González, MC.
Colegio de Postgraduados, 2013

Abstract

The objective of this research was to determine the incidence of vivipary in *Stenocereus thurberi*, its implications on the germination and survival. *S. thurberi* presents viviparous seedlings 1.75 ± 0.056 mm length and devoid of photosynthetic tissue and radicle. Under controlled conditions, the average survival of viviparous seedlings was 86.33%. The proportion of plants with vivipary seeds, with two to 10 fruits/seeds (SGPF ≥ 0.2) was 36.1% and 13.7% of fruits with viviparous seeds. Increased incidence of vivipary occurs before summer rainy season in pre and dehiscent fruits. Seed germination from viviparous progenitors (PGV) and non-viviparous (PGNV) showed variation stored 0.7 months and 6.5 months. PGV seeds germinated first and showed greater percentage germination at the end of the observation period, compared with seeds PGNV. Survival of viviparous seedlings was indifferent to their establishment to the microsite, while seedlings with a history of viviparous seeds did survive under the canopy of *Fouquieria macdogallii* and *Stenocereus thurberi*. Vivipary, germination and seedling survival in a natural environment, confer adaptive advantages in establishing *Stenocereus thurberi* in the coastal desert of Sinaloa.

Key words: *Stenocereus thurberi*, seeds from viviparous parent, viviparous seedlings, seedling with a history of vivipary, Sinaloa.

1 INTRODUCCIÓN

Actualmente, en angiospermas existen 195 especies publicadas como vivíparas, mientras que en la familia *Cactaceae* se han registrado 60 especies (4.2%) de un total de 1,430 especies, incluyendo a *Stenocereus thurberi*. La viviparidad es una rareza de reproducción en angiospermas, donde la progenie es producida vía sexual. Las semillas se rodean de alto contenido de humedad del fruto para germinar precoz y crecer ininterrumpidamente, alimentándose del tejido materno antes de la liberación y dispersión.

La tesis se desarrolló en seis capítulos, incluida la introducción. El segundo capítulo aborda antecedentes de viviparidad en el reino vegetal, en la familia *Cactaceae* y la importancia que tiene el viviparismo en especies silvestres como *Stenocereus thurberi*.

En el capítulo tres, se aborda la metodología implementada para realizar el estudio sobre evaluación de la viviparidad, germinación y supervivencia, así como su procedimiento de análisis estadístico.

Los resultados de viviparidad, germinación y supervivencia se encuentran en el capítulo cuatro, ahí se informa la importancia del viviparismo en semillas, y las ventajas en la germinación y supervivencia de plántulas de *S. thurberi* en condición natural.

En el capítulo cinco se discuten los resultados obtenidos de la viviparidad en *Stenocereus* y se compara con resultados de otros autores, incluidos otras especies y familias botánicas.

En el capítulo seis se presentan las conclusiones obtenidas del estudio sobre viviparidad en *S. thurberi* y la importancia que tiene ese proceso biológico en las dunas costeras de Sinaloa.

En el capítulo siete se despliega la lista de la literatura citada que sustenta el texto de esta tesis.

2. REVISIÓN DE LITERATURA

2.1. Morfología y fisiología de semillas vivíparas y recalcitrantes

Las semillas de las plantas vivíparas germinan dentro del fruto antes de la abscisión de la planta madre. Por lo tanto, el embrión se alimenta del tejido materno y crece hasta un tamaño dado (de hasta 70 cm en *Rhizophora mucronata* Lam.) antes de la liberación y dispersión de las semillas (Elmqvist y Cox, 1996).

El embrión vivíparo en algunas especies de plantas puede crecer lo suficiente para romper la pared del fruto y dispersarse (Farnsworth, 2000). En otras, el embrión no crece lo suficiente para romper el pericarpio y se libera después de la dehiscencia natural o cuando la pared del fruto es perforada por animales, lo que se conoce como criptoviviparidad (Elmqvist y Cox, 1996); una subcategoría de la viviparidad que se ha documentado en cactáceas (Cota-Sánchez *et al.*, 2007).

Los frutos de algunas cactáceas son bayas dehiscentes o indehiscentes en la madurez, la mayoría son carnosos pero algunos frutos son secos al madurar (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1978).

Entre las cactáceas que presentan viviparidad, algunas tienen frutos dehiscentes. Por ejemplo, *Ferocactus herrerae* G. Ortega tiene dehiscencia basal, a partir del poro formado en la base del fruto al desprenderse del tallo. *Cephalocereus totolapensis* (Bravo & MacDoug.) Buxb., tiene frutos globosos y semillas brillantes de 2 mm de largo que son expuestas al abrirse (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada 1978). Los frutos de *Pachycereus pecten-aboriginum* (Engelm.) Britton & Rose son globosos y tienen dehiscencia apical, además presenta mesocarpo seco y pulpa

jugosa (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1978; Arias y Terrazas, 2008). *Stenocereus alamosensis* (J.M. Coult) A.C. Gibson y K.E. Horak, y *Stenocereus thurberi* (Engelm.) Baxbaum tienen frutos globosos dehiscentes (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1978), pulpa abundante rica en azúcares y semillas de color negro brillante. Los frutos de *Pachycereus grandis* Rose son grandes, globosos y secos (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1978). *Echinocactus platyacanthus* Link & Otto, tiene frutos secos, poca pulpa y semillas. Todas estas especies tienen antecedentes de viviparidad (Cota-Sánchez *et al.*, 2007; Rojas-Aréchiga y Mandujano-Sánchez, 2009; Aragón-Gastélum, 2011; Cota-Sánchez *et al.*, 2011). La dehiscencia es una condición fisiológica útil para la dispersión de las semillas que podría favorecer el establecimiento de la progenie vivípara de Cactaceae.

La mayoría de las semillas se clasifican en ortodoxas (semillas que sobreviven a los periodos de desecación y congelación durante su conservación *ex situ*), intermedias (aquellas semillas que toleran o sobreviven al secado y al almacenaje a bajas temperaturas $>0^{\circ}\text{C}$) y recalcitrantes (no toleran la desecación). Estas categorías difieren en varios aspectos morfo-fisiológicos y ecológicos. Las semillas vivíparas y recalcitrantes se distinguen por su alto contenido de humedad durante todo el desarrollo (Farnsworth, 2000). En contraste con las semillas ortodoxas, que pueden tolerar bajo contenido (1 - 5%) de humedad en sus tejidos después de la dispersión sin presentar daños. Las semillas recalcitrantes no pasan por la etapa del secado de maduración, conservan niveles de humedad de 30-70% y son altamente susceptibles al daño por desecación; consecuentemente, no se pueden almacenar bajo las condiciones que usualmente requieren las semillas ortodoxas (Magnitskiy y Plaza,

2007). La principal característica fisiológica de las semillas ortodoxas es su gran tolerancia a la deshidratación, generalmente acompañada de quiescencia. Esta característica confiere ventajas en la dispersión a grandes distancias, alta capacidad de supervivencia y gran resistencia a baja humedad relativa. La ventaja más importante de las semillas recalcitrantes es la germinación rápida (Franchi *et al.*, 2011), una característica compartida con las vivíparas.

El comportamiento ortodoxo y recalcitrante de las semillas está relacionado, frecuentemente, con el ambiente más que con los grupos taxonómicos. La proporción de especies con semillas sensibles a la desecación declina en hábitats secos y, posiblemente, también en ambientes fríos. La sensibilidad a desecación es más común en zonas húmedas con vegetación relativamente perenne, pero es infrecuente, aunque no ausente, en hábitat secos y altamente estacionales (Tweddle *et al.*, 2003).

Las semillas vivíparas germinan cuando están dentro del fruto aún adherido a la planta madre, inducidas por señales hormonales. Igual que las semillas recalcitrantes, las vivíparas se relacionan usualmente con alta humedad en el ambiente (Farnsworth, 2000).

Las semillas de cactus varían en formas, tamaños y colores (Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes, 2000). Las semillas de *Rhipsalis* tienen forma de mejillón y ovals en las subespecies del Viejo Mundo y angosto-ovales en las subespecies del Nuevo Mundo. La superficie externa de la semilla es brillante, lisa y sin estructuras secundarias (Cota-Sánchez y Bomfim-Patricio, 2010). Por lo general, las semillas de

las cactáceas son muy pequeñas (promedio de 1-2 mm de longitud), con frecuencia tienen testa delgada y muestran una impresionante semejanza con las semillas de especies pertenecientes a la subfamilia Salsoloideae en Amaranthaceae (Parsons, 2012).

La morfología de semillas se ha estudiado en ciertos grupos de cactáceas para valorar su importancia taxonómica a nivel de especies (Arias y Terrazas, 2004; Arroyo-Cosultchi *et al.*, 2006). El género *Stenocereus*, representado por 24 especies, puede separarse en dos grupos con base en la variación morfológica de las semillas, particularmente el lustre, el grabado de la testa, la quilla, el tamaño de células y la estructura periclinal de la pared (Arroyo-Cosultchi *et al.*, 2006). Todas las especies tienen semillas asimétricas, negras, hilius expandido y forma celular isodiamétrica. *Stenocereus alamosensis*, *S. kerberi* (K. Schum.) A.C. Gibson & K.E. Horak y *S. beneckeii* (Ehrenb.) Buxb., son las únicas especies que tienen semillas planas sin micro relieve. *S. aragonii* (F.A.C. Weber) Buxb. y *S. eichlamii* (Britton & Rose) Buxb., tienen semillas grandes y brillantes carentes de micro relieve. Las semillas de *S. thurberi* se distinguen por tener lustre semi-opaco.

Inga jinicuil Schlttdl. & Cham. ex. G. Don, una leguminosa vivípara y recalcitrante con 90% de germinación en 150 frutos, tiene semillas de 4 ± 0.009 cm de largo y 1.91 ± 0.09 de ancho (promedio \pm desviación estándar) (Vargas-Simón *et al.*, 2004). En la misma especie, la longitud de las raíces de las semillas vivíparas varía de 1 a 4 cm, lo cual es una condición que incide directamente en el crecimiento y supervivencia posterior al trasplante (Vargas-Simón *et al.*, 2009).

La familia Cactaceae presenta semillas vivíparas y ortodoxas; no se han registrado casos de recalcitrancia. Sin embargo, la presencia de viviparidad podría estar correlacionada con una mayor sensibilidad a desecación que la mostrada por las semillas ortodoxas.

La variación morfológica intraespecífica de las semillas, asociada con polimorfismo y formación de razas ecológicas o ecotipos locales, está poco estudiada y es un tema que requiere mayor atención en plantas vivíparas. En algunas especies, las semillas de plantas vivíparas muestran diferencias de tamaño y otros caracteres morfológicos/fisiológicos, pero no se han validado a través de experimentos y pruebas estadísticas. Además, el tamaño y vigor de la progenie vivípara varía dentro de un mismo individuo y de una especie a otra, mientras que sólo se tiene conocimiento de un estudio (Cota-Sánchez *et al.*, 2007), en el cual se ha valorado la capacidad de supervivencia en diferentes sustratos

Por otra parte, existe amplia evidencia de que la viviparidad está controlada por bajos niveles de ácido abscísico (ABA), lo cual se ha demostrado en mangles (Farnsworth y Farrant, 1998), *Arabidopsis* L. (Raghavan, 2002) e *Iris hexagona* Walter (Wang *et al.*, 2001), entre otras especies. Además, en los linajes de mangles vivíparos existe producción diferencial de ABA en tejidos maternos y embrionarios (Farnsworth, 2004). Por lo tanto, sería interesante estudiar la relación entre los niveles de ABA y la viviparidad evaluando la producción de esta hormona en el tejido materno y embrionario de los frutos vivíparos y no vivíparos y explorar las bases genéticas, en particular, los genes que controlan la viviparidad en cactáceas.

2.2. Distribución taxonómica y ecológica de la viviparidad

Existen 78 familias en angiospermas que incluyen 143 géneros y 195 especies con viviparidad (Farnsworth, 2000). Esta cifra no incluye a la familia Cactaceae, en la cual se han registrado 60 especies vivíparas.

La viviparidad se ha documentado en medios alpinos, árticos, tropicales secos y húmedos (Lee y Harper, 1980; Elmqvist y Cox, 1996; Farnsworth y Farrant, 1998; Cota-Sánchez, 2004), pero los bosques tropicales húmedos y las zonas costeras sustentan una mayor proporción de taxones vivíparos y recalcitrantes, en comparación con los otros ambientes (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1984; Vázquez-Yanes *et al.*, 1999; Farnsworth, 2000; Tweddle *et al.*, 2003; Pritchard *et al.*, 2004; Sautu *et al.*, 2007).

Las cactáceas son una de las familias más diversas de angiospermas en los neotrópicos (Anderson, 2001), en las cuales se reconocen cerca de 1,600 especies. El número de cactus varía entre autores debido al dinamismo que hay en la delimitación taxonómica y la reubicación entre categorías específicas y subespecíficas. En *The New Cactus Lexicon* de Hunt *et al.* (2006), se reconocen un total cercano a las 1,430 especies. Cerca de 570 especies se consideran endémicas a México (Becerra, 2000).

Actualmente se han referido 60 especies de cactáceas con viviparidad (Cuadro 2), pertenecientes a las tribus de la subfamilia Cactoideae (Cactaeae, Hylocereeae, Rhipsalideae, Tricocereae y Pachycereeae) (Rebaza, 2010; Cota Sánchez *et al.*, 2011; Fuentes-Mayo, 2012; Guimarães-Marchi, 2012), con diferentes formas de

crecimiento, como son cactus globosos, columnares y epifitos. Esta cifra sitúa a la familia en el cuarto lugar con presencia de viviparidad después de Avicenniaceae, Cymodoceaceae y Rhizophoraceae (Cota Sánchez *et al.*, 2011. Cuadro 1), pero entre familias botánicas que comparten viviparidad tiene el primer lugar por su mayor número de especies con viviparidad en el reino vegetal.

Cuadro 1. Familias botánicas y proporción de viviparidad (Cota-Sánchez *et al.*, 2011; datos actualizados por SBP a julio 2013).

Familia	No. de especies vivíparos/No. de especies	Viviparidad (%)
Avicenniaceae	8/11	72.7
Cymodoceaceae	4/16	25
Rhizophoraceae	18/87	20.7
Cactaceae	60/1430	4.2
Liliaceae	5/225	2.2
Cornaceae	2/110	1.8
Poaceae	23/9700	0.24
Myrsinaceae	4/1435	0.28
Arecaeae	2/2780	0.07
Fabaceae	4/18000	0.02

La presencia de viviparidad en cactáceas de diferentes hábitat ofrece un amplio campo de investigación y actualmente se realizan estudios en poblaciones naturales para documentar la ocurrencia geográfica, taxonómica y ecológica de ésta condición en la familia. En relación con el hábitat, una cuestión importante es determinar si la viviparidad en poblaciones naturales de cactus está relacionada con alta concentración de salinidad o inundación y cuáles serían las ventajas ecológicas y evolutivas de la viviparidad. Debido a que la incorporación de cactus ocurre en micro-sitios protegidos de la radiación solar, en los estadios iniciales de desarrollo, es importante elucidar cuál es la relación entre la dispersión y el establecimiento de la

progenie vivípara en áreas con y sin efecto de plantas nodriza, así como estimar los índices de mortalidad y supervivencia de progenie vivípara en diferentes condiciones de micro-hábitat. Sin duda, todos estos aspectos tan importantes para la demografía de cactus son fundamentales para la conservación de aquellas especies que son vulnerables o se encuentran amenazadas por actividades humanas.

Entre los factores ecológicos correlacionados con la viviparidad y el comportamiento recalcitrante de las semillas se han mencionado a la salinidad (Josshi, 1933; Farnsworth y Farrant, 1998), el agua (inundación temporal) (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1984; Vázquez-Yanes *et al.*, 1999) y la temperatura (Cota-Sánchez, 2004; Cota-Sánchez *et al.*, 2007).

La viviparidad en plantas de importancia agrícola se ha relacionado con factores climáticos, principalmente la temperatura y la precipitación (Barnard y Smith, 2009); la viviparidad puede ser inducida también por la deficiencia de nutrimentos como el nitrógeno y el potasio (Dos Santos y Yamaguchi, 1979; Morris y Paulsen, 1985; Marrush *et al.*, 1998), la acidez del suelo (Farwell *et al.*, 1991) e incluso por la infección de hongos fitopatógenos (Limberk y Ulrychová, 1972; Dubey *et al.*, 2011). La germinación precoz en el maíz, se ha vinculado a genotipos de ciclo largo que producen embriones inmaduros, y a factores nutricionales asociados con un desbalance de Fe y Mn asimilables, niveles reducidos de Mo en el grano o aplicación tardía de N (Farwell *et al.*, 1991).

En cactáceas hay trabajos (Reyes-Olivas *et al.*, 2010; Reyes-Olivas *et al.*, 2012) que relacionan la germinación vivípara con salinidad-humedad del suelo. No obstante

que las plantas de *S. alamosensis* en dunas costeras tienen mayor incidencia de viviparidad (47% de las plantas y 6.3% de los frutos), también hay eventos de viviparidad en suelos con Na⁺ intercambiable <15% y conductividad eléctrica < 4 dS m⁻¹, los cuáles se consideran normales en salinidad y sodicidad. Por lo tanto, es probable que la viviparidad en cactáceas esté influida por otros factores extrínsecos e intrínsecos de la planta, tales como el estado de madurez del fruto y el desarrollo de la semilla, aspectos genéticos, ecológicos y edáficos, que podrían solos o en conjunto controlar la viviparidad.

Cuadro 2. Listado de especies de cactus vivíparos

-
- 1.- *Cephalocereus totolapensis*⁵ (Bravo & T. MacDoug.) Buxb.
 - 2.- *Cleistocactus smaragdiflorus*¹ (F.A.C. Weber) Britton & Rose
 - 3.- *Coryphantha radians*⁴ (DC) Britton & Rose
 - 4.- *Coryphantha vivipara*¹¹ (Nutt.) Britton & Rose
 - 5.- *Disocactus martianus*¹ (Zucc. Ex Pfeiff.) Barthlott
 - 6.- *Discocactus sehntneri*¹³ Britton & Rose
 - 7.- *Echinocactus platyacanthus*⁴ Link & Otto
 - 8.- *Epiphyllum x Fern*¹ la Borde
 - 9.- *Epiphyllum hookeri subsp. guatemalense*⁴ (Britton & Rose) Ralf Bauer
 - 10.- *Epiphyllum phyllanthus*^{3,10} (L.) Haw.
 - 11.- *Eriocyce aspillagae*⁸ (Söhrens) Katt.
 - 12.- *Ferocactus herrerae*² J. G. Ortega
 - 13.- *Ferocactus peninsulæ*⁴ (A.A.Weber) Britton & Rose
 - 14.- *Haageocereus acranthus subsp. backebergii*⁶
 - 15.- *Haageocereus pseudomelanostele subsp. carminiflorus*⁶ Ostolaza
 - 16.- *Haageocereus pseudomelanostele subsp. aureispinus*⁶ (Rauh & Backeb.) Ostalaza
 - 17.- *Haageocereus x Haagespostoa climaxantha*⁶
 - 18.- *Harrisia martinii*¹ (Labour.) Britton
 - 19.- *Leptocereus scopulophilus*⁴ Areces
 - 20.- *Leptocereus arboreus*⁴ Britton & Rose
 - 21.- *Leuchtenbergia principis*⁴ Hook.
 - 22.- *Lophocereus schottii*² (Engelm.) Britton & Rose
 - 23.- *Mammillaria bocasana subsp. eschauzieri*¹² (J.M. Coult.) Fitz Maurice & B. Fitz Maurice
 - 24.- *Mammillaria crinita subsp. crinita*¹².
 - 25.- *Mammillaria crinita subsp. wildii*¹² (A. Dietr.) D. R. Hunt

- 26.- *Mammillaria mathildae*¹² Kraehenb. & Krainz
 27.- *Mammillaria nana*¹² Backeb.
 28.- *Melocactus concinnus*⁴ Buining & Brederoo
 29.- *Melocactus curvispinus*⁴ Pfeiff
 30.- *Melocactus ernestii*⁴ Vaupel
 31.- *Melocactus paucispinus*⁴ Heimen & R.J. Paul
 32.- *Melocactus peruvianus*⁶ Vaupel
 33.- *Pachycereus grandis*⁵ Rose
 34.- *Pachycereus pecten-aboriginum*⁴ (Engelm. ex S. Watson) Britton & Rose
 35.- *Pfeiffera ianthothele*¹ (Monv.) F.A.C. Weber
 36.- *Rhipsalis baccifera* subsp. *baccifera*⁴ (J. S. Mueller) Stearn
 37.- *Rhipsalis baccifera* subsp. *horrida*¹ (Baker) Barthlott
 38.- *Rhipsalis floccosa* subsp. *pittieri*⁴ (Britton & Rose) Barthlott and N.P. Taylor.
 39.- *Rhipsalis monacantha*¹ Griseb.
 40.- *Rhipsalis boliviana*⁴ (Britton) Lauterb.
 41.- *Rhipsalis floccose* subsp. *pulvinigera*⁹ (G.Lindb.) Barthlott & N.P. Taylor
 42.- *Rhipsalis micrantha* f. *micrantha*¹ (Barthlott) Barthlott & N. P. Taylor
 43.- *Rhipsalis pilocarpa*⁹ Loefgr.
 44.- *Stenocereus alamosensis*² (J.M.Coult.) A.C. Gibson & K.E.Horak
 45.- *Stenocereus thurberi*² (Engelm.) Buxbaum
 46.- *Stenocactus anfractuosus*⁷ (Mart.) A. Berger ex A. W. Hill
 47.- *Weberocereus panamensis*⁴ Britton & Rose
-

¹ Cota-Sánchez, 2004

² Cota-Sánchez *et al.*, 2007

³ Cota-Sánchez y Abreu, 2007

⁴ Cota-Sánchez *et al.*, 2011 (no incluyó nombre de siete especies en su lista pero están por publicarse)

⁵ Rojas-Aréchiga y Mandujano-Sánchez, 2009

⁶ Rebaza, 2010

⁷ Fuentes-Mayo, 2012

⁸ Lira, 2006

⁹ Lombardi, 1993

¹⁰ Conde, 1975

¹¹ Mitich, 1964

¹² Woodward, 2006

¹³ Guimarães-Marchi, 2012.

La distribución de cactáceas vivíparas en el Continente Americano va de Canadá (especies con viviparidad protegidas en invernadero) (Cota-Sánchez, 2004), México

(en ambiente natural) (Cota-Sánchez *et al.*, 2007), hasta Perú en Jardín Botánico (Rebaza, 2010) y Brasil en poblaciones naturales (Guimarães-Marchi, 2012).

Los cactus vivíparos de México se encuentran distribuidos en diversos ambientes: en matorral xerófilo, matorral espinoso, selva baja caducifolia, dunas costeras y bosque mesófilo de montaña (Cota-Sánchez *et al.*, 2007; Rojas-Aréchiga y Mandujano-Sánchez, 2009; Aragón-Gastélum, 2011).

En el registro actual de cactáceas con viviparidad, *Stenocactus anfractuosus* (Mart.) A. Berger ex A.W. Hill es endémica a México y se distribuye en el Distrito Federal y otros estados del centro del país, y se cita viviparidad en Tepeji del Río, Hidalgo (Fuentes-Mayo, 2012), *Cephalocereus totolapensis* (Bravo & T. MacDoug.) Buxb. (endémica de Oaxaca, México) y *Pachycereus grandis* (se encontró viviparidad en Puebla), son dos cactus silvestres (Rojas-Aréchiga y Mandujano-Sánchez, 2009), pero este último también está distribuido en el Estado de México, Michoacán, Morelos y Oaxaca (Guzmán *et al.*, 2007). *Echinocactus platyacanthus* mostró viviparidad en San Luis Potosí, en los municipios de Vanegas y Guadalcázar. Los diferentes lugares tienen en común los climas secos (BS) y semi-secos (BS₁), precipitación anual de 300 a 400 mm y temperatura media anual entre 12 y 18° C y están ocupados por vegetación xerófila (Aragón-Gastélum, 2011). *E. platyacanthus* también está distribuido en Coahuila, Guanajuato, Hidalgo, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, Querétaro, Tamaulipas y Zacatecas. Sin embargo, no se tienen informes de viviparidad y cuáles son las condiciones que podrían favorecerla en estos estados.

En Sinaloa se ha registrado viviparidad en cinco especies de cactáceas: *Stenocereus thurberi*, *Stenocereus alamosensis*, *Pachycereus pecten-aboriginum*, *Pachycereus schottii* (Engelm.) D.R. Hunt y *Ferocactus herrerae* (Cota-Sánchez *et al.*, 2007; Pérez-González, 2009; Cota-Sánchez *et al.*, 2011). El comportamiento vivíparo en un número variable de frutos y semillas de estas especies se presenta en diferentes ambientes del área de distribución, que incluyen dunas de humedales costeros, matorrales espinosos, bosque espinoso y selva baja caducifolia. Aún no está claro qué factores ecológicos controlan la viviparidad en estas cactáceas; los datos disponibles sugieren que pueden variar de una especie a otra. *Ferocactus herrerae* y *Stenocereus alamosensis* muestran mayor viviparidad en sitios con alta concentración de sales, en jardines con irrigación de agua de mar (Reyes-Olivas *et al.*, 2012) y en dunas costeras (Pérez-González, 2009). Sin embargo, *S. thurberi* tiene mayor incidencia de viviparidad (90.5%) en matorrales espinosos, no relacionados con estrés salino, en los cuales *S. alamosensis* tiene menor incidencia (5%). Por lo tanto, no hay condición única asociada con viviparidad. Cierta evidencia señala que las semillas de frutos afectados con viviparidad tienen capacidad de germinar mejor (47%) con humedad limitada que las semillas ortodoxas (12%) (Aragón-Gastélum, 2011), lo cual apoyaría la hipótesis de Cota-Sánchez *et al.* (2011) en cuanto a que esta característica es una adaptación reproductiva al estrés y condiciones fluctuantes del medio.

2.3 Germinación, supervivencia y nodricismo en cactáceas

Las etapas tempranas del ciclo de vida de las plantas son las más vulnerables en ecosistemas secos (Rojas-Sandoval y Melendez-Ackerman, 2012), que es el ambiente típico de crecimiento de muchas cactáceas.

La germinación, el establecimiento de plántulas y la supervivencia de plantas jóvenes, son las etapas más críticas del ciclo de vida de las plantas en general y de las cactáceas en particular.

La germinación es un proceso complejo que determina el potencial de la planta para la reproducción y sustentación de la población (Fenner y Thompson, 2005). Comprende una serie de eventos, como la imbibición de agua por el embrión, el rápido incremento de la actividad respiratoria, la movilización de las reservas y la iniciación del crecimiento del embrión. Generalmente la radícula es la que se extiende y penetra la estructura que rodea la semilla, la testa (Bewley, 1997; Fenner y Thompson, 2005), dando como resultado una germinación visible. Esta secuencia de eventos es típica en las semillas ortodoxas, ya que pasan por un periodo de inactividad metabólica durante la dispersión y almacenamiento.

El tránsito de la maduración a la germinación es continuo en las semillas recalcitrantes y vivíparas. La continuidad de estos procesos está más acentuada en las semillas vivíparas, ya que estas germinan en el fruto unidas a la planta madre (antes de dispersarse), como es usual en algunos mangles. Según Batygina (2005) la capacidad de las plantas para reproducirse por viviparidad generativa (es decir, vía sexual) es una capacidad de reserva del sistema reproductivo. Con cambios en las

condiciones ambientales, una parte de las semillas puede producir plántulas viables mientras permanece sobre la planta madre.

El proceso de germinación requiere de varios factores tales como: humedad, luz, oxígeno y temperaturas favorables (Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes, 2000).

Sánchez-Soto *et al.* (2010) observaron que la germinación de *Stenocereus thurberi* es mayor bajo luz constante y sombreo temporal (>85%) que en oscuridad (<5%), corroborando que la semilla es fotoblástica positiva, como lo había informado previamente McDonough (1964) en la misma especie. Las temperaturas experimentales, que simularon las condiciones del verano en ambientes pedregosos del desierto costero de Sinaloa (30-38°C), promovieron la germinación a 88.5%, igual que el porcentaje registrado a temperaturas constantes de 30°C simulando condiciones bajo el dosel de arbustos. En los experimentos de McDonough (1964) se encontraron porcentajes de germinación semejantes con fotoperiodos de ocho horas luz y temperaturas de 25 a 35°C. Sin embargo, la germinación disminuyó drásticamente hasta menos de 10% con temperaturas de 40°C. Por lo tanto, el sombreo temporal, las temperaturas moderadas, y la disminución del estrés hídrico en ambientes cerca de piedras y debajo del dosel vegetal pueden incrementar la germinación y la probabilidad de establecimiento de *S. thurberi* en estos micro-sitios protegidos de la radiación solar.

Nolasco *et al.* (1997) demostraron que la germinación de *S. thurberi* se incrementa a 80% en alta humedad y niveles bajos de radiación solar en comparación con exposición directa a radiación solar y baja humedad y que estas condiciones

proporcionan condiciones más frescas y buena disponibilidad de humedad. Las plántulas también fueron más verdes y turgentes bajo estas condiciones. El incremento de la radiación solar reduce la germinación y disminuye el tamaño de plántula y contenido de agua. Los resultados de Nolasco *et al.* (1997) avalan la importancia de los sistemas naturales de sombreado en zonas áridas en proveer una mejor condición para la germinación de semillas y establecimiento de plántulas de *Stenocereus thurberi* en el desierto de Baja California.

La velocidad de germinación, expresada por el tiempo de inicio de germinación, el tiempo medio de germinación u otra expresión semejante, puede ser una característica importante de las semillas para asegurar la supervivencia en ambientes secos con lluvias impredecibles. En el Desierto Sonorense, las semillas de cactus están sujetas a largos periodos de sequía y están típicamente bajo hidratación discontinua de lluvias ligeras y esporádicas. Las semillas pueden tolerar largos periodos de deshidratación después de uno o varios eventos de hidratación y luego germinar de acuerdo con la experiencia previa de hidratación.

Las semillas de *Stenocereus thurberi* hidratadas por 72 a 80 horas, seguidas por periodos de deshidratación de cuatro, 14, 70, 120 o 181 días, germinan dos a tres días antes y son 1.4-2.0 veces más rápidas en alcanzar el 50% de la germinación (TMG), que las semillas sometidas a hidratación continua. Cuando un ciclo de hidratación de 24 horas y deshidratación de cuatro días es repetido una o dos veces, el efecto es acumulativo: el TMG es igual al de 48 y 72 horas de hidratación respectivamente, lo cual revela la capacidad de las semillas para conservar cambios fisiológicos que reducen el tiempo de germinación en eventos de hidratación

posteriores. Por lo tanto, las semillas tratadas con ciclos hidratación/deshidratación subsecuentemente germinan dos a tres días más temprano que las semillas sin tratar, independientemente de la duración del periodo de deshidratación. Esto conduce a una mayor acumulación de biomasa y, por lo tanto, a una mayor supervivencia de las plántulas (Dubrovsky, 1996).

El tamaño de las semillas es un factor importante para la germinación y supervivencia de plántulas. Tal es el caso del cacto *Astrophytum myriostigma* Lem cuyas semillas pequeñas (2.925 ± 0.033 mm, promedio \pm error estándar) de cuatro años de edad germinan mejor (76.6%) y más rápido (3.8 semillas por día) que las de tamaños más grandes (3.105 ± 0.032 mm, 37.7% y 1.7 semillas por día). Lo anterior podría estar relacionado con la capacidad para absorber agua más rápido que las semillas más grandes, o bien, podría ser una estrategia para permanecer en el reservorio de semillas del suelo por varios años (Sánchez-Salas *et al.*, 2006).

Un trabajo realizado por Bowers y Pierson, (2001) muestra que las semillas más grandes poseen ventajas en la supervivencia de las plántulas, como sucede en dos especies simpátricas del Desierto Sonorense, *Carnegiea gigantea* (Engelm.) Britt. & Rose y *Ferocactus wislizeni* (Engelm.) Britt. & Rose. Estas especies tienen semillas pequeñas, pero las de *Ferocactus* son dos veces más grandes y tres veces más pesadas que las de *Carnegiea*. Las plántulas de *Ferocactus* tienen un volumen cuatro veces mayor que el de *Carnegiea*. A pesar de que la supervivencia fue baja para las dos especies, *Ferocactus* mostró una supervivencia seis veces mayor (6 plántulas, 8.1%) que la de *Carnegiea* (1 plántula, 1.4%). Los volúmenes más grandes de las semillas de *Ferocactus* confieren mayor tolerancia a la sequía,

consecuentemente *Ferocactus* puede establecerse en espacios abiertos mientras que *Carnegiea gigantea* lo hace bajo el dosel de nodrizas.

Los estudios de supervivencia en cactus incluyen a varias especies y muestran variación en la respuesta a condiciones del hábitat. La supervivencia de las plántulas depende fuertemente de los micro-sitios (espacio abierto y dosel de arbustos) y de la estación del año. Las condiciones invernales afectan severamente a *Cephalocereus chrysacanthus* y *Stenocereus stellatus* en invernadero tipo casa-sombra y causan la mortalidad total de *Cephalocereus hoppenstedtii* en ambas condiciones de luz. *Wilcoxia viperina* registra mayor supervivencia (65%) que las otras tres especies (18.33%) (Álvarez-Aguirre y Montaña, 1997).

Por otra parte, también se han realizado experimentos de supervivencia en hábitat rocosos y en claros, como la supervivencia de plántulas de *Turbinicarpus pseudomacroechele* y *Strombocactus disciformis* en grietas de rocas; la primera sobrevivió 150 días y la segunda 20 días; ambas especies comparten hábitat desprovisto de vegetación y en grieta de rocas (Álvarez *et al.*, 2004).

Carrillo-García *et al.* (2000), sugieren que los efectos del sombreado y la nutrición interactúan para determinar la supervivencia en la etapa temprana del crecimiento del “cardón” *Pachycereus pringlei* (S. Watson) Britton & Rose en diferentes tipos de suelos.

Las plántulas de *Melocactus peruvianus* Vaupel y *Haageocereus pseudomelanostele* ssp. *aureispinus* (Rauh & Backerberg) sometidas a diferente exposición solar, tuvieron mejor supervivencia durante 105 días (90 y 96%) en sombra mientras que a

exposición directa (33 y 50%). Los resultados obtenidos refuerzan la idea de la acción benéfica de las nodrizas, donde estas son los propios cactus en el valle del río Chillón (Castro-Cepero *et al.*, 2006).

La supervivencia de plántulas vivíparas de *Epiphyllum phyllanthus* (L.) Haw. fue evaluada en campo y laboratorio. La primera semana es crítica para el establecimiento de plántulas; ocurrió alta mortalidad en los tres tratamientos usados: 69% sobre la superficie de la planta huésped, 58.6% sobre la tierra, y 44.8% bajo condiciones controladas (Cota-Sánchez y Abreu, 2007); después de cuatro meses y medio, la supervivencia fue de 3.6% a 17.2% en los tres tratamientos. La germinación no es un factor limitativo en la perpetuación de especies vivíparas, pero sí lo es para el establecimiento de plántulas.

Las etapas tempranas del desarrollo pueden ser los más vulnerables en el ciclo de vida de las plantas, especialmente en ecosistemas áridos. Las plántulas de *Harrisia portoricensis* Britton tuvieron entre 15% y 20% (3 y 4 plántulas) de supervivencia después de un año y alcanzaron un crecimiento de 3.88 ± 0.13 mm de diámetro y una altura de 8.47 ± 0.13 mm (promedio \pm error estándar) cuando fueron trasplantados cerca del dosel de arbustos nativos, que cerca del dosel de especies de pastos exóticos (2.4 mm de diámetro), donde los valores promedios de la temperatura y la radiación solar fueron mucho más altos que los obtenidos bajo los arbustos nativos (Rojas-Sandoval y Meléndez-Ackerman, 2012).

La supervivencia de plántulas de *Mammillaria huitzilopochtli* D.R. Hunt bajo dosel de nodrizas en campo, después de ocho meses tuvo un promedio de 13.7% (Flores-

Martínez *et al.*, 2008), mientras que bajo dosel en condiciones controladas en un Jardín Botánico, después de tres meses, las plántulas sobrevivieron 40%.

La supervivencia de las plántulas de *Pterocereus gaumeri* (Britton & Rose) Th. MacDoug. & Miranda (34% en el primer año) bajo nodriza fue significativamente mayor que en los claros y se presentó una gran depredación de plántulas (Méndez *et al.*, 2006).

La supervivencia de *Neobuxbaumia mezcalaensis* (Bravo) Backed fue significativamente más alta (51.4%) comparada con *Neobuxbaumia macrocephala* (F.A.C. Weber ex K. Schum.) E.Y. Dawson (22.7%) después de nueve meses. Ambas especies presentan una ligera a más alta supervivencia bajo nodrizas (Miquelajaregui y Valverde, 2010) que en micrositio expuesto.

La supervivencia de las plántulas de *Trichocereus atacamensis* (Phil.) W.T. Marshall provenientes de semillas pequeñas a los 16 meses, fue del 80% y de las semillas grandes 92%. El tamaño de las semillas influye en la germinación y en la supervivencia de las plántulas de *T. atacamensis* (Díaz y de Viana, 2011).

Flores *et al.* (2004) hicieron un trabajo sobre la exposición solar y la depredación de seis especies de tres formas de crecimiento. Encontraron que las columnares suculentas (*Neobuxbaumia tetetzo* (F.A.C. Weber) Backed. var. *tetetzo* y *Pachycereus hollianus* (F.A.C. Weber) F. Buxb. tuvieron un período de supervivencia de 138 días sin depredadores y bajo arbusto. La depredación no afecta el tiempo de supervivencia en arbustos. Los resultados se limitan a etapa de plántulas. En los

desiertos, cada uno de las formas de vida, adoptan diferentes adaptaciones para la supervivencia y el crecimiento.

Las cactáceas son un componente de la vegetación predominante en zonas áridas y semiáridas de nuestro país, donde son comunes las interacciones entre cactus y otras especies que actúan como nodrizas. La interacción planta-planta se conoce como nodricismo biológico, es el más común y se presenta cuando hay interacciones positivas (facilitación) o negativas (competencia) (Parker, 1988a; Nolasco *et al.*, 1997). En su mayoría, las interacciones positivas se manifiestan en especies altamente específicas en sus requerimientos de hábitat y plantas benefactores (Callaway y Pugnaire, 2007) en donde ocurre un balance de las condiciones abióticas. Las interacciones negativas o competencia ocurren cuando las plantas tienen la misma forma de crecimiento, limitando los recursos a uno de ellos. También puede ocurrir cuando un individuo produce sustancias químicas que afecta negativamente a su vecino, ya sea por interferencia o alelopatía (Lambers *et al.*, 2008).

El nodricismo vegetal consiste en la incorporación y establecimiento de nuevos individuos bajo el dosel de plantas perennes en una comunidad. Este fenómeno es común en ecosistemas secos como el Desierto de Chihuahua, el Desierto de Sonora, y otras regiones áridas del país, donde las cactáceas han colonizado y evolucionado exitosamente en diversas formas y tamaños. La protección de nodrizas a cactus jóvenes de tallos aplanados, globosos, columnares y cilíndricos es recurrente en medios severos (Yeaton *et al.*, 1983; Cody 1993; Mandujano *et al.*, 2002; Zúñiga *et al.*, 2005; López *et al.*, 2009). Sin embargo, las plántulas protegidas se resguardan

bajo el dosel de nodrizas para evadir la radiación solar (Valiente-Banuet y Ecurra, 1991; Arriaga *et al.*, 1993), las temperaturas extremas del aire y del suelo (Arriaga *et al.*, 1993; Reyes-Olivas, 2002), aprovechan más la humedad del suelo (Valiente-Banuet y Ecurra, 1991), obtienen refugio contra depredadores (Valiente-Banuet y Ecurra, 1991) y algunos autores han documentado que plantas nodriza ayudan a proteger a las plántulas de las heladas (Nobel, 1980; Parker, 1987a); en *S. thurberi* la protección es crucial durante la germinación y el establecimiento en su ambiente natural (Sánchez-Soto *et al.*, 2010).

S. thurberi crece asociado con árboles del bosque tropical caducifolio en Baja California Sur, donde las temperaturas diurnas máximas a pleno sol están a 24°C por encima de las registradas a la sombra de sus nodrizas (Arriaga *et al.*, 1993). En este mismo lugar se observan plántulas de *S. thurberi* y *Pachycereus pecten-aboriginum*, principalmente bajo el dosel de *Prosopis juliflora* (Swartz) DC., pero también bajo *Jatropha cinerea* (Ortega) Muell. Arg., *Cassia emarginata* (L.) Juss. y *Tecoma stans* (L.) Kunth, como se ha observado en otras cactáceas (Nolasco *et al.*, 1997); en Baja California, *S. thurberi* tiene como nodriza a *Haematoxylon brasiletto*, *Jatropha vernicosa* Brandegees y *Tecoma stans* (Arriaga *et al.*, 1993) en diversas etapas de desarrollo, desde plántulas a juveniles o adultos. En Arizona, las nodrizas de *S. thurberi* incluyen a *Cercidium microphyllum* (Torr.) Rose & Johnston y *Olneya tesota*, entre otras (Parker, 1987a).

Las plántulas protegidas por las plantas nodriza se ven beneficiadas por el enriquecimiento nutricional del suelo, tal como sucede en las islas de fertilidad, basado en la incorporación de nitrógeno y materia orgánica (García-Moya y McKell 1970; Muro-Pérez *et al.*, 2012). Asimismo, las plántulas protegidas mejoran su desarrollo cuando existe humedad disponible bajo el dosel de la nodriza. La humedad puede hacerse disponible a las plántulas por dos vías: 1) como humedad retenida en el suelo (agua útil o disponible, diferencial entre capacidad de campo y punto de marchitez permanente) y 2) en humedad biológica, donde las raíces de la planta nodriza funciona como freatofita, elevan el agua de capas profundas húmedas y la liberan en capas superficiales secas, haciéndola disponible por exudación para las plantas de raíces más someras (Richards y Caldwell, 1987; Caldwell y Richards, 1989; Caldwell *et al.*, 1998; Prieto *et al.*, 2011).

El nodricismo se puede ejercer entre individuos de la misma especie (nodrizaje coespecífico) o entre individuos de diferentes especies (nodrizaje heteroespecífico). Cota-Sánchez y Abreu (2007) mencionan que la criptoviviparidad representa una forma de cuidado materno seguido por nodricismo coespecífico. De acuerdo con Hunter y Aarssen (1988), las plantas coexisten en relaciones benéficas coespecíficas o heteroespecíficas para ayudarse una a otra en el establecimiento y la colonización, y para facilitar el acceso a factores extrínsecos importantes, como luz, nutrimentos, sostén físico, etc. Existen varios ejemplos de cuidado materno en la progenie de plantas según Waser y Real (1979), Hunter y Aarssen (1988), Weid y Galen (1998). Se han documentado ambos tipos de nodricismo en cactáceas, el coespecífico

(Nobel, 1980) y el heteroespecífico (Franco y Nobel, 1989; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Suzán *et al.*, 1994; Mandujano *et al.*, 2002).

Las plántulas de cactáceas también se protegen bajo objetos como las rocas o entre irregularidades de la superficie del terreno para poder sobrevivir; éstos proporcionan sombra, conservan humedad, canalizan agua a las raíces y sirven de refugio a las plántulas (Reyes Olivas, 2001; Reyes-Olivas, 2002; Godínez-Álvarez *et al.*, 2003; Munguía-Rosas y Sosa, 2008). En algunos cactus globosos y columnarios, las piedras e irregularidades del suelo retienen semillas, facilitan la germinación y el establecimiento en ausencia de nodriza (Godínez-Álvarez *et al.*, 2003), también se ha demostrado que es más eficaz la protección de las plántulas entre piedras que bajo arbustos nodriza (Reyes-Olivas, 2002; Peters *et al.*, 2008). El costo de asociación de las plantas con rocas es menor debido a que no hay competencia por nutrimentos y por luz (Peters *et al.*, 2008; Drezner, 2010). Las piedras bloquean la radiación directa, limitan el calentamiento excesivo del suelo. Por ejemplo en el desierto costero de Sinaloa, las piedras son el refugio de entre 66 y 84% de los individuos de *Echinocereus sciurus* var. *floresii*, *Mammillaria dioica*, *Mammillaria mazatlanensis* y *Stenocereus thurberi* (Reyes-Olivas, 2002) y en Arizona el 85% de *S. thurberi* menores de un m de altura, se encontraron creciendo en asociación con objetos nodrizas (Parker, 1987a).

La incorporación y supervivencia de cactus de los desiertos de Norteamérica son facilitados bajo el dosel de nodrizas. En el Desierto Sonorense, *Pachycereus pringlei* está asociado con *Olneya tesota* y *Prosopis glandulosa*. Los resultados obtenidos de un estudio de ocho años indican que las plántulas de *P. pringlei* bajo *Prosopis*

glandulosa fueron más grandes y tuvieron alta supervivencia que los encontrados bajo *O. tesota* (Suzán-Azpiri y Sosa, 2006).

2.4 Biología de *Stenocereus thurberi*, un cacto vivíparo del noroeste de México

Muchas especies de Cactaceae se utilizan o tienen aprovechamiento potencial como alimento, forraje, material de construcción, setos vivos, medicinal, ornato, cosmético y colorantes. Su valor alimenticio y propiedades medicinales le han valido el reconocimiento como alimento del futuro (Shetty *et al.*, 2011).

Stenocereus thurberi, conocida comúnmente como “pitaya” o “pitaya dulce”, es un cacto columnar del Desierto Sonorense y áreas adyacentes del noroeste de México que tiene frutos ricos en azúcares y minerales; son atractivos y deliciosos al paladar, de ahí su potencial de cultivo en regiones secas (Pimienta-Barrios y Nobel, 1994).

El grupo étnico Seri, una población nativa del estado de Sonora, ha utilizado a *S. thurberi* y otros cactus columnarios en su alimentación, construcción de viviendas, medicina y rituales religiosos, convirtiéndolos en parte importante de su cultura. Los frutos de estas especies son alimento favorito para elaborar vinos y los frutos se consumen frescos o deshidratados (Felger y Moser, 1974) y sus semillas contienen aceite y proteínas (Ortega-Nieblas *et al.*, 2001).

Un subgrupo de habitantes del Desierto de Sonora, conocidos como Sand Papagos antes de cambiar su nombre a Tohono O’odham (“gente del desierto”), tenían una variedad de alimentos rica por su composición nutritiva. En su dieta incluían a *Prosopis velutina* Woot., *Orabanche* sp., *Amaranthus hybridus* L., *Carnegiea gigantea* (Engelm.) Britton & Rose y *Stenocereus thurberi*, suplementadas con

mariscos de agua dulce y salada, además de carne de animales silvestres (lagartijas, conejos y venados, entre otros). Actualmente las poblaciones O'odham viven en reservas de Estados Unidos y los niños tienen alta incidencia de diabetes debido a la adopción de alimentos comerciales modernos, mientras que su dieta ancestral contenía una diversidad de compuestos bioactivos antioxidantes que les protegían de la enfermedad (Schauss, 2010).

A pesar de ser una especie aprovechada en Sinaloa, principalmente mediante recolecta en poblaciones silvestres, *Stenocereus thurberi* tiene buena aceptación en mercados locales y representa un ingreso adicional para las personas del medio rural.

Se han publicado resultados de investigación y de revisión sobre *S. thurberi* que incluyen aspectos de biología reproductiva (Parker, 1987b; Valiente-Banuet, 2002; Bustamante y Búrquez, 2008; Bustamante *et al.*, 2010), germinación (Dubrovsky, 1996; Nolasco *et al.*, 1997; Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes, 2000; Sánchez-Soto *et al.*, 2005; Sánchez-Soto *et al.*, 2010); patrones demográficos y correlaciones ecológicas (Parker, 1987a; 1988a; 1991; 1993); tasas de crecimiento (Parker, 1988b); nodricismo biológico y protección físico de piedras, dos aspectos esenciales para su establecimiento (Arriaga *et al.*, 1993; Reyes-Olivas *et al.*, 2002). También se ha estudiado el valor nutritivo de frutos y semillas (Ortega-Nieblas *et al.*, 2001). Recientemente se descubrió que tiene germinación vivípara en poblaciones naturales del norte de Sinaloa, México (Cota-Sánchez *et al.*, 2007).

S. thurberi alcanza alturas de tres a siete metros, sin tronco bien definido o con un tronco corto. Sus tallos miden 15-20 cm de diámetro, son ascendentes, ligeramente curvos, con 12 a 19 costillas de 1 a 2 cm de alto. Las flores son infundibuliformes, de 6 a 7.5 cm de largo, los segmentos exteriores del perianto son rojizos y los interiores son de color púrpura claro, ampliamente extendidos y recurvados hacia afuera. El fruto es globoso-ovoide de 4.0-7.5 cm de diámetro, espinoso y después desnudo, de color verde olivo hasta rojizo, dehiscente en la madurez por una abertura irregular, con pulpa roja de sabor dulce (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1978). Las semillas de *S. thurberi* son anchamente ovoides, de 1.8-2.0 mm de largo, negras y brillantes (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1978). En contraste, un análisis fenético de las 24 especies de *Stenocereus*, separó a *S. thurberi* por el lustre semi-mate de la testa de las semillas (Arroyo-Cosultchi *et al.*, 2006).

2.5. OBJETIVOS E HIPÓTESIS DE INVESTIGACIÓN

Objetivo general

El objetivo de esta investigación es determinar la incidencia de viviparidad en *Stenocereus thurberi* y sus implicaciones en la germinación y supervivencia.

Objetivos específicos

1. Explorar la incidencia de viviparidad en poblaciones de *S. thurberi* provenientes de diferentes ambientes.
2. Evaluar la germinación de las semillas de plantas vivíparas

3. Evaluar la capacidad de supervivencia de plántulas derivadas de semillas germinadas en el laboratorio, procedentes de frutos vivíparos y ortodoxos.
4. Evaluar la capacidad de supervivencia de la progenie vivípara en experimentos de laboratorio y campo.

HIPÓTESIS

- 1) La incidencia de viviparidad en las poblaciones de *S. thurberi* está relacionada con algún factor ambiental que varía de una zona ecológica a otra.
- 2) Las semillas con antecedentes de viviparidad tienen mayor velocidad de germinación recién cosechadas y pierden viabilidad después de seis meses de almacenamiento.
- 3) Las plántulas derivadas de semillas que germinaron dentro de los frutos, igual que aquellas con antecedente de viviparidad germinadas en el laboratorio, tienen mayor capacidad para sobrevivir y establecerse en campo.

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1. Área de estudio

El trabajo de campo se llevó a cabo en el norte de Sinaloa, en tres localidades con diferentes condiciones ecológicas, dentro del área de distribución de *Stenocereus thurberi*: 1) inmediaciones del Ejido Plan de Guadalupe, municipio de Ahome (25°41'06" N, 109°50'19" O), a nueve km del puerto de Topolobampo, con altitud de 5 m; 2) Tosalibampo, municipio de Ahome (25°59'24.84" N, 109°7'0.25" O), con altitud de 10 m; y 3) San Felipe, municipio de Choix (26°31'30.14" N, 108°27'16.13" O), con 180-220 m sobre el nivel del mar.

Topolobampo es la estación climática más cercana (9 km) al área de estudio en el Ejido Plan de Guadalupe, municipio de Ahome; tiene un clima muy seco (BW), con precipitación media anual de 330 mm, temperatura máxima extrema de 43.5°C (agosto a octubre) y temperatura mínima extrema de 5°C (enero) (SMN, 2012).

El clima de San Miguel Zapotitlán, la estación más cercana a 7 km de Tosalibampo, es de tipo seco BS, con precipitación media anual de 450 mm y temperatura media anual de 25.6°C; la temperatura máxima extrema es de 45.6°C (registrada en septiembre) y la mínima es de 0°C (registrada en marzo) (SMN, 2012).

El Mahone, la estación más cercana a 14 km del sitio de San Felipe, tiene un clima Aw tropical de lluvias en verano, precipitación media anual de 632 mm y temperatura media anual de 25.1°C. La temperatura máxima registrada es de 46.5°C en septiembre-octubre y la mínima extrema es de -0.5°C en enero (SMN, 2012).

El relieve de estas localidades varía de terrenos planos con escasa pendiente en la zona costera, a terrenos de ladera con pendientes inclinadas en San Felipe.

Los suelos de dunas costeras en el ejido Plan de Guadalupe son arenosos, inundables en sus partes más bajas. La vegetación es un matorral sarcocaulé abierto, con *Fouquieria macdougalii* Nash y *Maytenus phyllanthoides* Benth.

Los suelos en Tosalibampo son someros gravosos/pedregosos de pendiente suave. Predomina un matorral espinoso con *Haematoxylum brasiletto* Karsten., *Olneya tesota* A. Gray, *Havardia sonora* (S. Watson) Britton & Rose, *Mimosa laxiflora* Benth. y *Prosopis yaqui* R.A. Palacios, entre otros.

Los suelos de San Felipe son de textura gruesa y permeable, gravosos, con profundidad de 40 cm. Las pendientes varían entre leves y escarpadas, y la vegetación predominante es bosque espinoso en las áreas bajas y bosque tropical caducifolio en las laderas.

3.2. Métodos de campo y laboratorio

Incidencia de viviparidad

La cuantificación de viviparidad en *S. thurberi* se hizo en junio del 2010, en las tres zonas consideradas para el estudio. En cada zona se seleccionaron y etiquetaron entre 25 y 28 individuos reproductivos, sumando un total de 81 individuos. Debido a que la producción de frutos es variable según la edad y condición de las plantas, este número se consideró razonable previendo garantizar un tamaño de muestra adecuado para realizar el análisis estadístico.

Por otra parte, para evitar que los frutos maduros fueran consumidos por las aves, se colocaron 4-5 banderines de papel mylar en cada planta, los cuales funcionaron adecuadamente como espantapájaros. Las cintas de papel mylar, agitadas por el viento, tienen la propiedad de proyectar destellos intermitentes y crear sonidos perturbadores para las aves (Gorenzel y Salmon, 2008).

Cada individuo fue visitado dos a tres veces por semana del 6 de julio al 24 de agosto de 2010, un total de nueve a 13 visitas durante la temporada para recolectar todos los frutos maduros. Durante la cosecha los frutos se colocaron en bolsas de plástico y etiquetaron con el número de planta, lugar y fecha de colecta, trasladados al laboratorio e inmediatamente abiertos para extraer la pulpa y buscar semillas germinadas o plántulas. Los hallazgos de viviparidad se documentaron con fotografías de las plántulas en distintos grados de desarrollo.

Tanto los frutos como las plantas fueron etiquetados como vivíparos o no vivíparos en función de si tenían o no semillas germinadas. Como parámetros de incidencia se consideraron las proporciones de plantas y de frutos vivíparos y el número de plántulas en el interior de los frutos. En el recuento de plántulas vivíparas se consideraron como tales aquellas que habían emergido total o parcialmente de la testa, mostrando la radícula, la plúmula o parte del eje embrionario. Estos conceptos, un tanto arbitrarios, se ajustaron posteriormente en el análisis para explorar posibles correlaciones de la viviparidad con el ambiente.

Germinación

Para los ensayos de germinación se seleccionaron semillas de frutos que mostraron alta y nula incidencia de viviparidad en el periodo de producción. Consecuentemente, los experimentos de germinación se realizaron después de la revisión de todos los frutos de la temporada.

La separación de las semillas se realizó mediante agitación en un recipiente con agua, seguida por filtración con una malla de 0.5 mm y lavado con agua corriente para eliminar residuos de la pulpa. Después de secarse a temperatura ambiente, las semillas se guardaron en bolsas de papel estraza y se almacenaron a temperatura de 25°C hasta el inicio de los ensayos.

Las semillas para los ensayos de germinación provienen de dos individuos del área de dunas: 1) una planta que produjo 16.7% de frutos (7) con semillas vivíparas (12) de un total de 42 frutos; y 2) una planta con nula incidencia de viviparidad en sus 44 frutos.

Los experimentos de germinación se realizaron de acuerdo al ISTA (2003), con semillas recién cosechadas y además con semillas almacenadas durante seis meses en seco. En ambos casos, los tratamientos (con y sin antecedente de viviparidad o semillas de progenitor vivíparo y semillas de progenitor no vivíparo) se evaluaron en unidades experimentales de 50 semillas, distribuidas en cuatro repeticiones utilizando una caja plástica transparente de 24 x 16 x 14 cm. Cada caja contenía 500 g de suelo de la localidad de origen de las semillas, tamizado en malla de 1 mm.

Todos los tratamientos recibieron fotoperiodos de 15 h luz/ 9 h oscuridad, con lámparas fluorescentes de 22 W, humedad a saturación (~30%) y temperatura constante de 25°C durante los 21 días que duró el experimento. Estas condiciones concuerdan con el fotoperiodo de verano en la localidad de colecta y las experiencias de otros estudios de germinación en la misma especie (McDonough, 1964; Sánchez-Soto *et al.*, 2010).

En todos los casos, las condiciones ambientales se registraron a intervalos de una hora con un data logger HOBO 8K TEMP/RH/LIGHT (Forestry Suppliers Inc., Jackson, Mississippi). Los registros de semillas germinadas (con radícula o plúmula visibles) se efectuaron cada ocho horas los primeros tres días y después cada 24 horas por tres semanas.

Las variables evaluadas corresponden a tres momentos en la respuesta germinativa de las semillas: 1) tiempo de inicio de la germinación (TIG), 2) el tiempo medio de germinación (T_{50}), y 3) el porcentaje final de germinación (PG). Tanto el TIG como el T_{50} son indicadores de la velocidad de germinación; cuando estos tiempos son breves puede resultar una ventaja biológica, ya que en ambientes secos favorecen el crecimiento, lo cual aumentaría la probabilidad de supervivencia hasta la próxima estación lluviosa (Dubrovsky, 1996; Sánchez-Soto *et al.*, 2005).

Experimentos de supervivencia

Estos experimentos se realizaron con plántulas vivíparas extraídas de los frutos y con plántulas de semillas germinadas en el laboratorio.

Las plántulas extraídas de frutos fueron trasplantadas en charolas plásticas con suelo de la localidad y colocadas en la germinadora bajo las mismas condiciones de luz, humedad y temperatura que los ensayos de germinación. Ambos tipos de plántulas, germinadas en los frutos y germinadas en el laboratorio, permanecieron tres semanas en la cámara de germinación y dos semanas en aclimatación sin riego a temperatura de (~ 30°C). Después del periodo de acondicionamiento fueron trasladadas al campo, a su ambiente natural.

Se trasplantaron 90 plántulas extraídas de frutos, distribuidas equitativamente en tres condiciones del matorral espinoso, de acuerdo a la estructura del hábitat: 1) espacio abierto, 2) bajo piedra y 3) bajo el dosel de *Olneya tesota*, una nodriza potencial de *S. thurberi*. Las plántulas se protegieron de los depredadores con jaulas de alambre de malla de 0.5 cm. Para reducir el daño de las raíces durante el trasplante, las plántulas se colocaron unidas a los bloques de suelo de las charolas de crecimiento. En *O. tesota*, las plántulas se colocaron a una distancia menor de 0.5 radios del dosel y a una distancia menor a 1 cm en piedras; en ambos casos se orientaron a 45° sobre la circunferencia del micro-sitio, que es el lugar más protegido de la radiación solar (Reyes-Olivas, 2006).

Los registros de supervivencia al estrés por radiación y sequía se realizaron a intervalos de una, dos, cuatro, ocho y 12 semanas durante 15 meses. Las plántulas que permanecieron arraigadas con sus tejidos deshidratados y rígidos al tacto y aquellas que se perdieron por erosión/sedimentación del suelo se consideraron muertas, las que permanecieron arraigadas y flexibles al tacto se consideraron vivas.

En las dunas de Plan de Guadalupe se trasplantaron un total de 300 plántulas de ambos semillas (con y sin antecedente de viviparidad o plántulas de semillas de progenitor vivíparo y plántulas de semillas de progenitor no vivíparo) germinadas en el laboratorio, distribuidas por partes iguales en tres micro-sitios: 1) espacio abierto, 2) dosel de *Stenocereus thurberi* y, 3) dosel de *Fouquieria macdougalii*. Estas nodrizas potenciales fueron seleccionadas con base en una prospección de individuos juveniles de *S. thurberi* en el área de estudio. Las plántulas se ubicaron bajo el dosel a la misma distancia y orientación que en el matorral espinoso y se cubrieron con mallas de alambre para evitar su muerte por otros factores. Los registros de supervivencia se realizaron durante 22 meses a intervalos crecientes de una, dos, cuatro, ocho y 12 semanas. Se usó el mismo criterio que en el matorral espinoso para evaluar las plántulas (vivas o muertas) en campo.

3.3. Análisis de datos

La incidencia de viviparidad se sometieron a pruebas de independencia con respecto a zonas ecológicas. La hipótesis nula es que los porcentajes de plantas vivíparas no varían entre las zonas, es decir, que son independientes de la zona ecológica. El enfoque más común en este tipo de análisis es la prueba X^2 de Pearson, pero su aplicación está restringida por tamaños de muestra pequeños y valores esperados < 5 (Kirkman, 1996). Por tal razón, las frecuencias de viviparidad en plantas se analizaron con la prueba exacta de Fisher, estadístico apropiado para muestras pequeñas, mientras que la incidencia en frutos se analizó con X^2 .

No se encontró antecedente sobre un índice de viviparidad en plantas vivíparas facultativas, lo cual es importante para estudiar las correlaciones ambientales. En este caso se aplicaron las pruebas de independencia en plantas usando dos niveles de corte arbitrarios para separar las plantas vivíparas y no vivíparas. El primer nivel fue, de al menos, una semilla germinada por planta ($SG/planta \geq 1$), en el segundo se consideraron dos o más semillas germinadas por fruto ($SG/fruto \geq 2$). El propósito fue reducir la posible germinación “accidental” y aumentar la probabilidad de encontrar una correlación con el hábitat.

La producción y maduración de frutos de *S. thurberi* ocurre diariamente en un periodo de más de dos meses, lo cual dificulta su recolección y propicia heterogeneidad del nivel de madurez en la cosecha. Para probar si los porcentajes de viviparidad varían con el grado de madurez, los frutos se agruparon en pre / pos-dehiscentes y se sometieron a una prueba de independencia con X^2 .

Todos estos análisis se realizaron con el PROC FREQ del programa estadístico SAS (SAS Institute, 2002). En el procedimiento FREQ, la opción FISHER después del enunciado TABLES, permite trabajar con cuadros de contingencia mayores que 2×2 (en nuestro caso es 3×2). En tales casos, la prueba de Fisher equivale a la prueba de Freeman-Halton.

Las variables de germinación TIG, T_{50} y PG se analizaron con el ANOVA no paramétrico de Kruskal-Wallis y las medianas de las semillas con y sin antecedente de viviparidad se compararon con la prueba estadística de WILCOXON para dos

muestras (Stokes *et al.*, 2000). Para esta prueba se utilizó el procedimiento estadístico NPAR1WAY de SAS (SAS Institute, 2002).

Para comparar la supervivencia de las plántulas de ambos grupos con y sin antecedente de viviparidad en los diferentes micro-sitios se ajustaron curvas de supervivencia con el método actuarial y se aplicaron pruebas de rango lineal con el procedimiento LIFETEST de SAS (SAS Institute, 2002). Las curvas difieren de manera significativa con χ^2 al 5% si la mortalidad en los grupos separados difiere de la mortalidad conjunta de los grupos.

4. RESULTADOS

4.1. Morfología y desarrollo de plántulas vivíparas

Durante la disección de los frutos se observaron semillas sin germinar y plántulas vivíparas con un grado mínimo de desarrollo. La progenie vivípara, en su mayoría, son embriones que han emergido parcial o totalmente de la testa pero carecen de radícula y tejido fotosintético (Figura 1 A-C). Las plántulas y semillas en proceso de germinación sumaron un total de 1,720 y de ellas 147 correspondieron a dunas, 1,319 a matorral espinoso y 254 a selva baja. El tamaño de las plántulas y estructuras que emergían de las semillas fue de 1.75 ± 0.056 mm de longitud (media ± 1 error estándar). Las plántulas vivíparas, emergen, en los frutos, de dos formas: por la testa o por el micrópilo.

En una muestra de 100 plántulas, 60% germinaron por la región dorsal o ventral de la semilla (Figura 2 C), 5% se originaron por la región apical (Figura 2 B) y 18% ya se habían desprendido de su testa y no se pudo comprobar la región de emergencia (Figura 2 A). Las plántulas que germinan por el micrópilo no rompen la testa, emerge el eje hipocótilo-radícula, y representan el 17% de la progenie recuperada de los frutos (Figura 2 D).

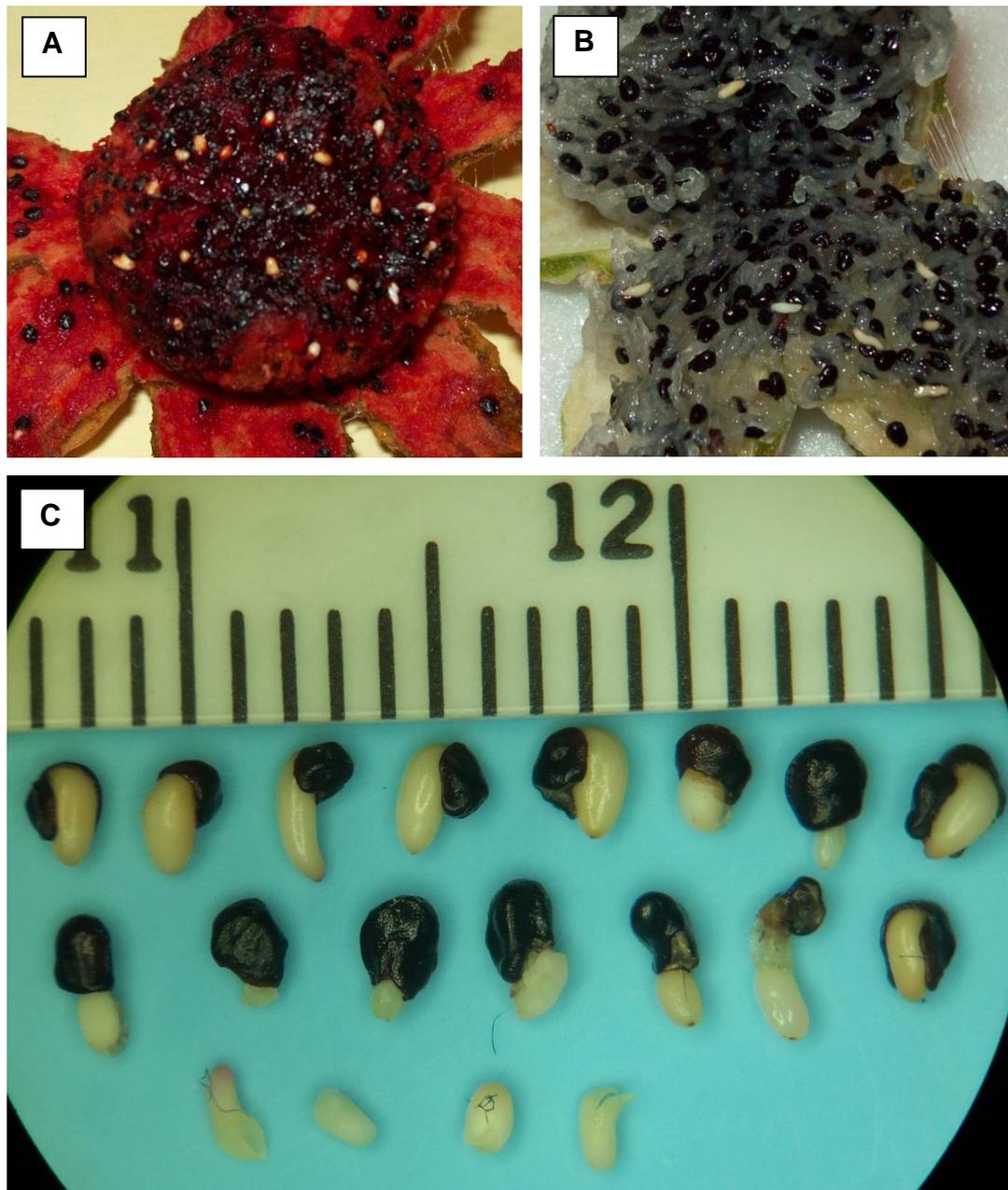


Figura 1. Semillas y plántulas vivíparas en frutos de pitaya, *Stenocereus thurberi*. Las plántulas vivíparas se producen en frutos de pulpa roja y blanca (A y B), muestran diferentes patrones de emergencia y tamaños del eje embrionario (C). Las plántulas emergen por la testa o a través del micrópilo. Escala en milímetros.

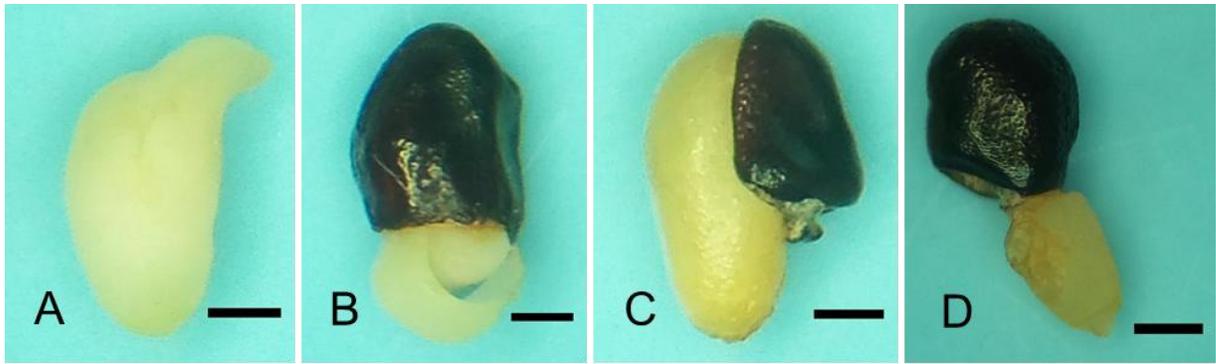


Figura 2. Germinación de la progenie vivípara en frutos de *S. thurberi*. A) plántula sin testa, B) rompimiento de la testa por la región apical de la semilla, C) rompimiento por la región dorsal o ventral y, D) germinación por el micrópilo, sin rompimiento de la testa. Barra de escala: 0.5 mm

Cuando emergen por el micrópilo (Figura 2 D), las plántulas son de tamaño muy pequeño, de 0.40 mm de longitud. Algunas de estas plántulas no alcanzan a desarrollarse y mueren, pero otras logran crecer hasta liberarse de la testa. Las hojas primordiales son las últimas estructuras en emerger y muestran asimetría. Las plántulas que emergen por la región apical no muestran la radícula sino la plúmula (Figura 2 B); la radícula es la última estructura en liberarse de la testa. Esto es, porque la posición del embrión dentro de la semilla es axial.

La mayoría de las plántulas vivíparas de *Stenocereus thurberi* en condiciones de laboratorio, iniciaron su desarrollo inmediatamente con el crecimiento de la radícula, la formación de pelos radicales y la apertura de los cotiledones el primero y segundo día después del trasplante. En el transcurso de la primera semana, los hipocótilos de color blanco se tornan verde limón y después verde, los cotiledones adquirieron una tonalidad café rojiza en el ápice. Los podarios aparecieron a los ocho-13 días

después del trasplante y el epicótilo a los 17 días; las espinas de las areolas, blancas al principio, se tornaron rojizas a los 30 días.

El seguimiento del desarrollo de plántula consistió de 104 descendientes vivíparos. Al término de 53 días después del trasplante (ddt) se documentaron 93 plántulas bien desarrolladas (89.4%) (Figura 3 A-D, 3 I-L y 3 M-P) y 11 plántulas (10.6%) con algún grado de anormalidad. Esta anormalidad consiste en la ausencia de uno o ambos cotiledones (imagen no mostrada) debido a la manipulación de plántulas antes del trasplante, deformación de cotiledones (Figura 3 G) causado por el tegumento (Figura 3 J) y la emergencia del cotiledón en vez de la radícula (Figura 3 F). Durante el desarrollo de los descendientes vivíparos el promedio de supervivencia fue de 86.33% en 53 días. En la figura 3, la plántula F no se alcanza a observar la radícula como las otras plántulas en la misma columna (B, J y N), pero más tarde a los 30 ddt se logró observar (Figura 3 G). Las plántulas tienen alta tasa de crecimiento y su desarrollo es semejante.

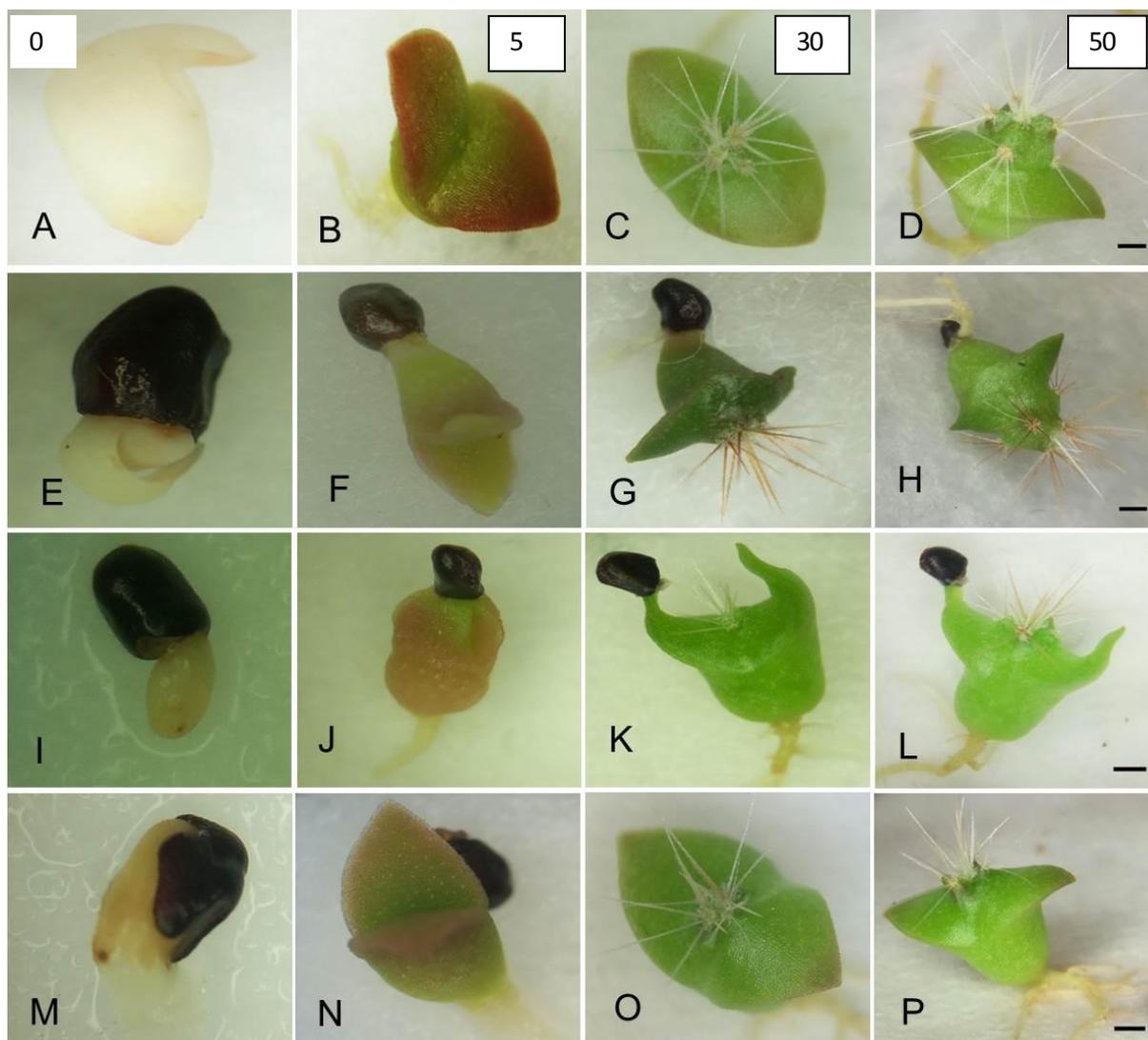


Figura 3. Desarrollo de las plántulas vivíparas en el laboratorio a los 0, cinco, 30, 50 días a excepción de P con 45 días del trasplante en caja Petri. A-D) plántula que ya había desprendido la testa. E-H) plántula germinada por región apical. I-L) plántula germinada por el micrópilo. M-P) plántula germinada por la región dorsal, ventral o lateral. Las fotografías tienen diferentes escalas (barra de escala: 1 mm).

4.2. Incidencia de viviparidad en *Stenocereus thurberi*

Los siguientes datos se obtuvieron de 81 plantas, de las cuales 25 correspondieron a dunas, 28 al matorral espinoso y 28 a la selva baja caducifolia. Aún cuando los banderines de mylar funcionaron bien, no se pudo evitar la pérdida de frutos por consumo de aves e insectos. Estas pérdidas sumaron quizá un 30% de la producción y fueron más acentuadas en la zona de selva baja, porque hubo menor número de colectas (nueve vs 12-13 en dunas y matorral). Además, las plantas en selva baja poseen mayor altura (seis-10 m) y tienen mayor dificultad de cosecha en comparación con las otras zonas de estudio (tres-seis m). La recolecta sumó un total de 3,032 frutos, en los cuales quedaron bien representadas las tres zonas.

La producción de frutos fue variable y algunas plantas no alcanzaron el mínimo de 10 frutos por planta, en otras fue mayor de 150. La proporción de plantas que tuvieron al menos una semilla germinada ($SGP \geq 1$), descartando las que produjeron menos de 10 frutos, fue de 90.5% ($n = 74$). Por zonas, la incidencia fue de 88% en dunas ($n = 25$), 88.5% en matorral ($n = 26$) y 95.7% en selva baja caducifolia ($n = 23$). Estos porcentajes no difieren de manera significativa de lo estimado con datos agregados, confirmando que los porcentajes de plantas vivíparas son independientes de las zonas ($P = 0.69$, Prueba Exacta de Fisher).

Considerando tres semillas germinadas por 10 frutos ($SGPF \geq 0.3$), las proporciones de viviparidad bajaron a 8% en dunas, 50% en matorral y 30.4% en selva baja. Bajo este criterio, el matorral espinoso mostró mayor número de plantas vivíparas (13) en comparación con el número que cabía esperar bajo la hipótesis de independencia

(7.7). La prueba estadística indica que los porcentajes observados difieren del 29.7% estimado de todas las zonas, en particular los de dunas costeras y matorral espinoso (Cuadro 3).

Cuadro 3. Plantas vivíparas ⁽¹⁾ observadas (OBS) y número que cabría esperar bajo la hipótesis de independencia (ESP) en zonas ecológicas del norte de Sinaloa. Las frecuencias de plantas vivíparas no tienen relación significativa con las zonas ecológicas.

Zona	Plantas no vivíparas		Plantas vivíparas		Porcentaje vivíparas
	OBS	ESP	OBS	ESP	
SGP \geq 1 (P = 0.6893) ⁽²⁾					
Dunas	3	2.4	22	22.6	88.0
Matorral	3	2.4	23	23.6	88.5
Selva baja	1	2.2	22	20.8	95.7
Total	7	7.0	67	67.0	90.5
SGPF \geq 0.3 (P = 0.0036)					
Dunas	23	17.6	2	7.4	8.0
Matorral	13	18.3	13	7.7	50.0
Selva baja	16	16.1	7	6.9	30.4
Total	52	52.0	22	22.0	29.7

⁽¹⁾ Las plantas vivíparas están definidas por el número de semillas germinadas dentro del fruto. SGP = semillas germinadas por planta; SGPF = semillas germinadas por planta y por fruto.

⁽²⁾ Los valores *P* indican el nivel de significancia observado de la Prueba Exacta de Fisher. La hipótesis es rechazada si $P \leq 0.05$.

Después de descartar individuos con baja producción (< 10 frutos), se estimó que la incidencia de viviparidad en toda la muestra de frutos es de 13.7% (n = 3,001; Cuadro 4). La proporción de frutos que mostraron embriones vivíparos por zona fue de 10.8% en dunas (n = 1,042), 19.5% en el matorral espinoso (n = 1,032) y 10.7% en selva baja caducifolia (n = 927). Estos datos fueron significativos ($\chi^2 = 43.88$, $P < 0.0001$) con la prueba de independencia. Por lo tanto, las zonas están relacionadas con los porcentajes de frutos que muestran embriones vivíparos. En particular, se observa que la zona de matorral espinoso tiene aproximadamente el doble de viviparidad (19.5%), en comparación con las zonas de dunas y de selva baja (10.7%).

Cuadro 4. Número observado (OBS) de frutos con semillas germinadas y número que cabría esperar (ESP) bajo la hipótesis de independencia, en zonas ecológicas del norte de Sinaloa. Las frecuencias observadas no son independientes de las zonas ecológicas⁽²⁾, el matorral espinoso tiene mayor porcentaje de frutos con semillas germinadas.

Zona	Frutos con semillas no vivíparas		Frutos con semillas vivíparas ⁽¹⁾		Porcentaje de frutos con semillas vivíparas
	OBS	ESP	OBS	ESP	
Dunas	930	899.0	112	143.0	10.8
Matorral	831	890.3	201	141.7	19.5
Selva baja	828	799.7	99	127.3	10.7
Total	2589	2589.0	412	412.0	13.7

⁽¹⁾ Los frutos se clasificaron como vivíparos con al menos una semilla germinada.

⁽²⁾ Prueba de χ^2 ($P < 0.0001$)

El número de semillas germinadas o plántulas dentro de los frutos es bajo; lo más frecuente es que los individuos tengan menos de una semilla germinada por cada 10 frutos. Cerca de 50% de las plantas tienen < 1 semilla germinada, 35.1% tienen 1-2 germinadas, 10.8% tienen 2-3 germinadas, 2.7% tienen 3-4 germinadas y 2.7% tienen más de cuatro semillas germinadas por fruto (Figura 4).

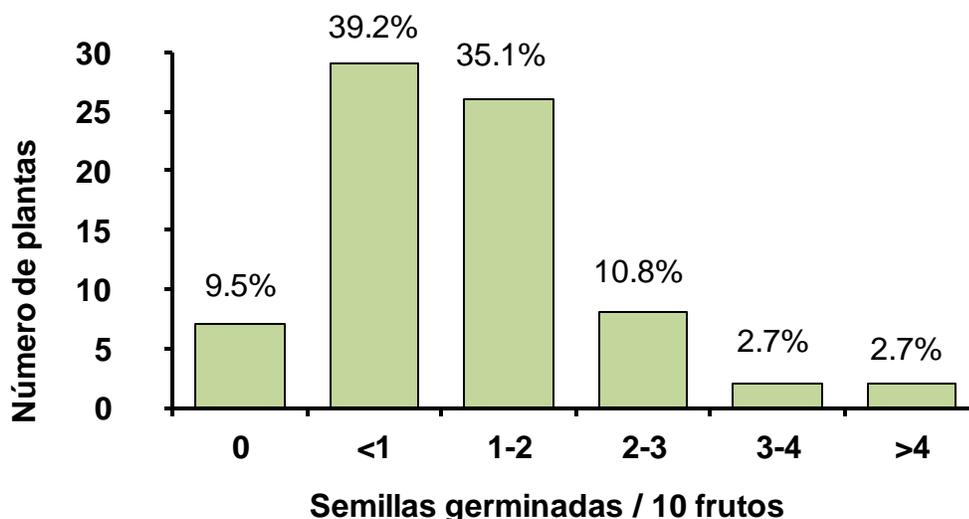


Figura 4. Distribución de frecuencias de plantas con base en el número de semillas germinadas por cada 10 frutos.

Producción de frutos y germinación vivípara en el periodo de colecta

La Figura 5 muestra variación en la producción de frutos y la producción de semillas vivíparas a lo largo del periodo de recolecta, del 5 de julio al 27 de agosto del 2010. Probablemente la maduración del fruto inició una semana antes de ese periodo y se extendió hasta un mes después de la colecta, con una producción muy baja de frutos en las fechas de inicio y de término. El periodo de máxima producción ocurrió entre el 30 de julio y el 10 de agosto (Figura 5 A).

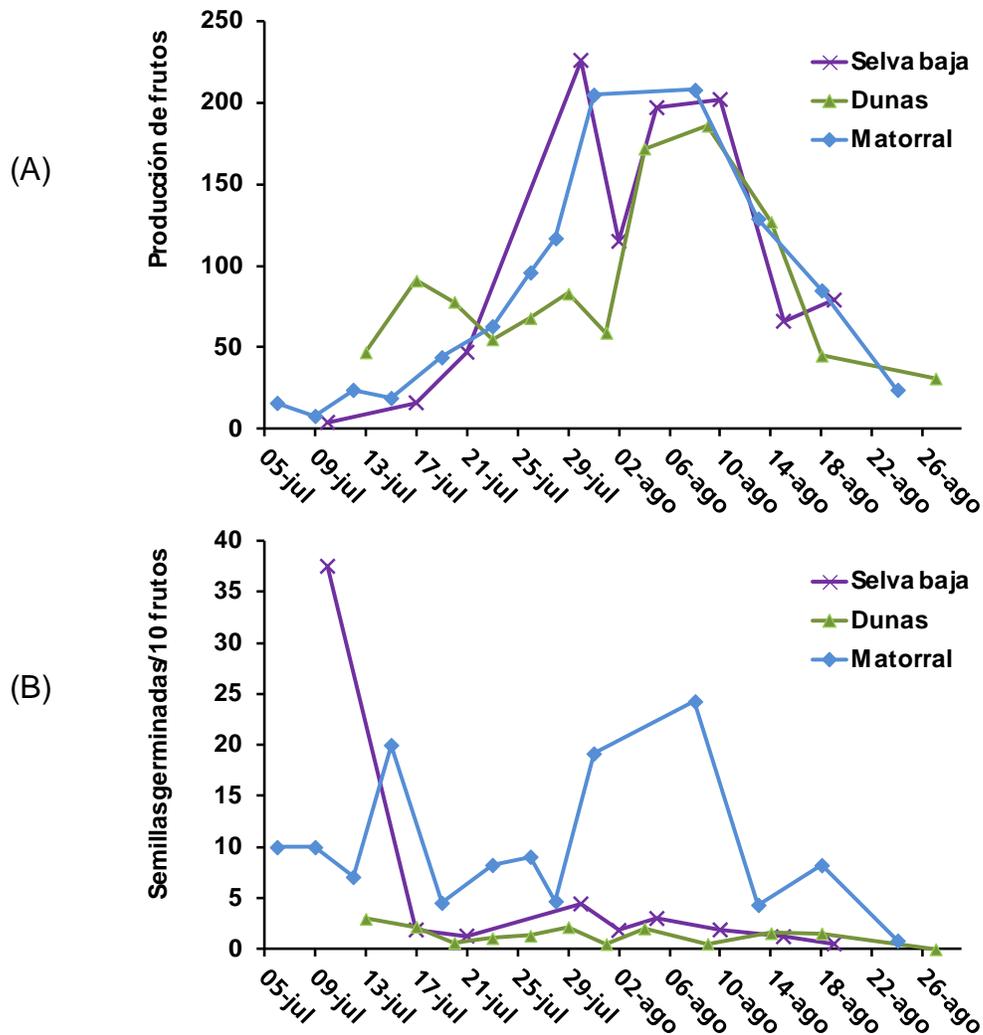


Figura 5. Dinámica de producción de frutos (A) y de producción de semillas germinadas dentro de los frutos (B) durante el periodo de colecta, en zonas ecológicas del norte de Sinaloa en el año 2010.

La producción de semillas germinadas fue muy baja y más o menos constante en la zona de dunas (Figura 5 B), con máximo de tres por 10 frutos el primer día de colecta (13 de julio de 2010) y menor en colectas posteriores. En el matorral espinoso la germinación vivípara fue mayor y más variable, con una producción máxima de 19 a 24 plántulas el 15, 31 de julio y 8 de agosto; en fechas subsecuentes se produjeron de cuatro a 10 plántulas y en la última colecta el 24 de agosto se registró menos de una por

10 frutos. En la selva baja, la producción más alta (37.5 plántulas por 10 frutos) se registró en la primera fecha de colecta el 10 de julio, varió de una a cuatro en fechas siguientes y disminuyó a menos de una plántula en la colecta final el 19 de agosto.

Los datos climáticos de las estaciones cercanas a las zonas de estudio (Figura 6) nos muestran que hay diferencias importantes en las temperaturas y algunas coincidencias a considerar cuando se trata de relacionar el clima con la germinación vivípara.

Las temperaturas mínimas mensuales en la zona de matorral son semejantes a las de selva baja, en especial durante los meses de fructificación. En la zona de dunas, las temperaturas son más cálidas durante todo el año (Figura 6 A). Por el contrario, las temperaturas máximas son más bajas en la zona de dunas (Figura 6 C) y alcanzan su mayor nivel (39.5°C) en el mes de julio; en este mes el matorral alcanza los 40.3°C y mantiene temperaturas > 39°C en los meses de junio a septiembre.

De hecho, el matorral se ve expuesto a temperaturas máximas mensuales mayores que las zonas de dunas y de selva baja durante los meses de julio y agosto, situación que coincide con la mayor producción de viviparidad en el matorral. Otra coincidencia interesante es la temperatura máxima de junio en la zona de selva baja (41.6°C), la mayor de todas las temperaturas registradas en cualquier mes de las tres zonas y quizá un antecedente relacionado con la producción máxima de plántulas vivíparas el 10 de julio, como se aprecia en la Figura 5 B. En esa fecha las plantas de la selva baja superaron en viviparidad a las de dunas y matorral, y la Figura 6 C nos muestra que estuvieron expuestas a temperaturas mayores durante todos los meses previos a la maduración. Después de junio y hasta el final del periodo de fructificación, las

temperaturas en el matorral de Tosalibampo son mayores que en las otras zonas, esto también se refleja en las temperaturas medias mensuales (Figura 6 B).

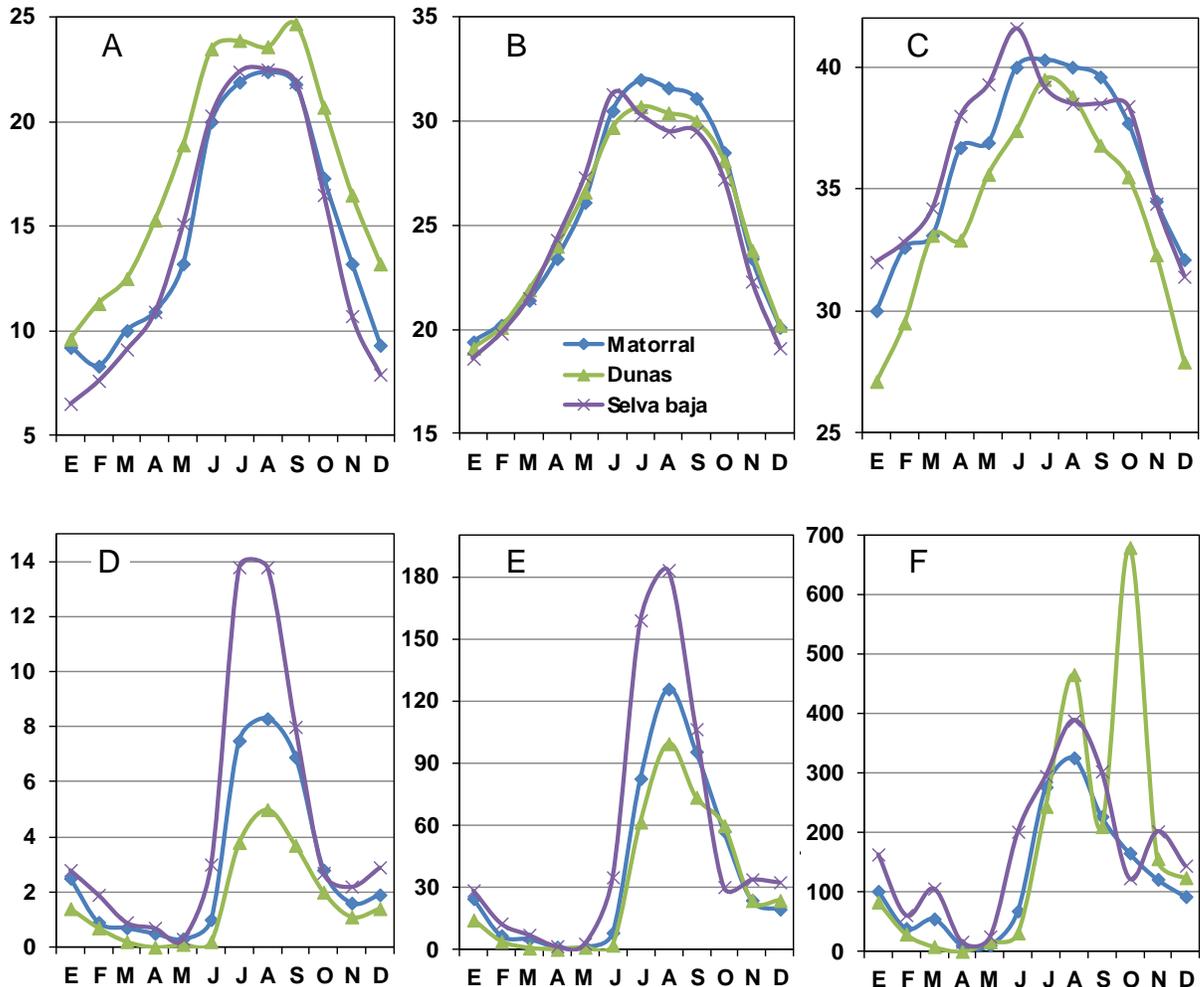


Figura 6. Normales climáticas de 30 años (1971-2000) en zonas ecológicas del norte de Sinaloa: dunas costeras, matorral espinoso y selva baja caducifolia. En A, B y C se muestran las temperaturas mínimas, medias y máximas mensuales; en D, E y F se muestra el número de días con lluvia, la precipitación media mensual (mm) y la precipitación máxima mensual (mm).

Los patrones de precipitación muestran diferencias importantes en las tres zonas. En primer lugar, mayor número de días con lluvia en la selva baja, seguida por el matorral espinoso y las dunas costeras (Figura 6 D). La precipitación media mensual varía en el mismo orden (Figura 6 E), mientras que la precipitación máxima mensual es más

errática en dunas debido a las tormentas y ciclones eventuales que azotan la región costera de Sinaloa (Figura 6 F). Las diferencias en precipitación media mensual son más acentuadas entre la zona de selva baja y la zona de matorral, que entre esta última y la zona de dunas. Se puede apreciar claramente que los picos de mayor precipitación promedio y de mayor número de días con lluvia coinciden con el descenso relativo de las temperaturas de verano y también con el descenso estrepitoso de la viviparidad en la selva baja. Por el contrario, las temperaturas máximas mensuales en el matorral espinoso son mayores de 40°C aún en la estación lluviosa.

Dehiscencia de frutos y viviparidad

La madurez de los frutos de *Stenocereus thurberi* fue heterogénea durante la colecta; por lo tanto, hay interés en analizar si esta variable tiene algún efecto en los índices de viviparidad. Con tal propósito, se agruparon los frutos en dos categorías de acuerdo al tiempo de cosecha, antes de la dehiscencia (PRED) o después de la dehiscencia (POSD). El supuesto es que algunos frutos del grupo heterogéneo PRED son inmaduros y esto podría bajar los niveles de viviparidad.

Para este análisis se contó con una muestra de 3,019 frutos, incluidas aquellas plantas que produjeron menos de 10 frutos. De estos, 32.6% (985) se cosecharon abiertos y 67.4% (2,034) se colectaron cerrados. Los porcentajes de frutos que mostraron semillas vivíparas variaron de 5.2% en el grupo POSD a 18% en el grupo heterogéneo PRED, lo cual fue significativo ($\chi^2 = 92.09$, $P < 0.0001$) (Cuadro 5).

Cuadro 5. Relación entre el número de frutos de *S. thurberi* con germinación vivípara y madurez (datos de las tres zonas). Los frutos cosechados antes de la dehiscencia (PRED) mostraron mayor viviparidad (18%) que los frutos cosechados después de la dehiscencia (POSD) (5.2%).

	PRED		POSD		Total
	Vivíparos	No vivíparos	Vivíparos	No vivíparos	
Observados	367.0	1667.0	51.0	934.0	3019
Esperados	281.6	1752.4	136.4	848.6	3019
χ^2	25.9	4.2	53.4	8.6	92.1
Pct / fenotipos	18.0	82.0	5.2	94.8	100.0
Pct / estados	87.8	64.1	12.2	35.9	100.0

Las frecuencias observadas en campo y las esperadas bajo independencia difieren con $\chi^2 = 92.1$ ($P < 0.0001$). Los porcentajes (Pct) se refieren a los fenotipos (no vivíparos y vivíparos) y a madurez de los frutos.

En las pruebas parciales por zona (no mostradas) se confirmó que los niveles de viviparidad son consistentemente mayores en los frutos cerrados que en los frutos abiertos: 13.4 vs 4.7% en las dunas, 24.6 vs 7.1% en el matorral espinoso y 15.2 vs 4.2% en la selva baja caducifolia.

4.3. Germinación

La germinación de las semillas de *Stenocereus thurberi* muestra variación entre semillas con y sin antecedentes de viviparidad, la variación se presenta tanto en las semillas de tres semanas de cosechadas como en aquéllas que permanecieron almacenadas por 6.5 meses. Las semillas de progenitor vivíparo germinaron primero, mostraron mayor velocidad de germinación y mayor porcentaje de germinación que las semillas de plantas no vivíparas (Figura 7 A y B).

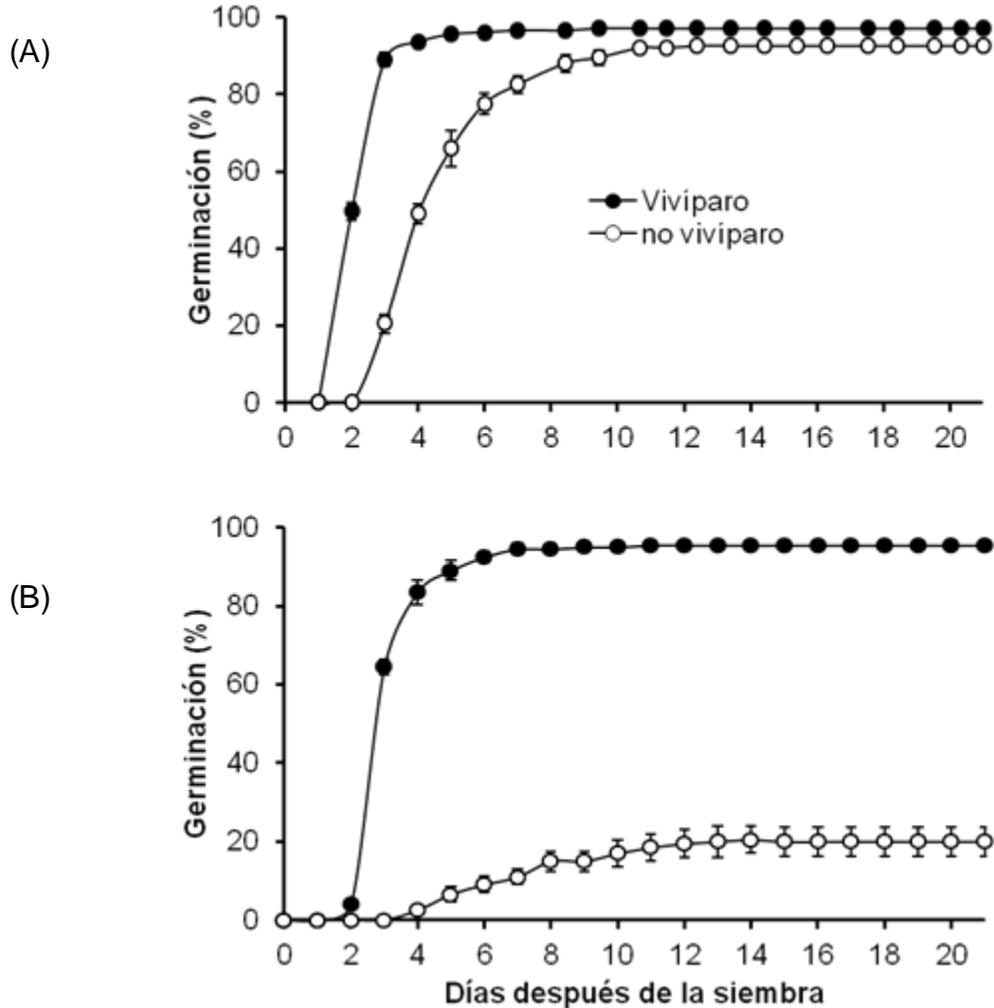


Figura 7. Germinación de semillas colectadas de *Stenocereus thurberi* provenientes de plantas identificadas como productoras de semillas vivíparas y de plantas que no tenían antecedentes de viviparidad: A) después de 0.7 meses de la cosecha y, B) después de 6.5 meses de almacenamiento (media \pm 1 error estándar).

Al cabo de tres semanas que duró el experimento, la germinación acumulada (PG) fue de 97% en las semillas de plantas vivíparas y 92% en las semillas de plantas no vivíparas (Figura 7 A). Las semillas frescas de la planta madre que había presentado eventos de viviparidad iniciaron la germinación 30 h después de la siembra (1.25 dds) y alcanzaron el 50% de PG a las 48 h. Las semillas de procedencia materna sin

antecedente de viviparidad iniciaron a las 50 h (2.08 dds) y alcanzaron 50% de PG a las 95 h (3.95 dds) (Cuadro 1). Las diferencias fueron significativas al 5% ($Z > 1.96$) para las tres variables señaladas.

Después de seis meses, la capacidad germinativa de semillas de plantas que antes habían presentado viviparidad disminuyó mostrando TIG de 43 h (1.79 dds), T_{50} de 62 h (2.58 dds) y PG de 95.5% (Figura 7 B). Sin embargo, las semillas de plantas que en ninguna ocasión han mostrado viviparidad se deterioraron de forma más severa, mostrando TIG de 89 h (3.70 dds), T_{50} de 150 h (6.25 dds) y PG final de 20 % (Cuadro 6 y Figura 7 B).

Cuadro 6. Respuesta germinativa de semillas de *S. thurberi*, de progenitores que han mostrado viviparidad y de progenitores sin antecedentes de viviparidad, al cabo de tres semanas.

Variable	Media \pm 1 error estándar		Estadístico Z	Pr > Z	
	No vivíparas	Vivíparas			
2010	TIG	50.8 \pm 0.42	31.0 \pm 1.00	2.23	0.0256
	T_{50}	95.3 \pm 3.17	48.1 \pm 1.09	2.17	0.0304
	PG	92.5 \pm 0.96	97.0 \pm 1.00	-1.97	0.0485
2011	TIG	89.0 \pm 3.79	43.3 \pm 1.53	2.20	0.0275
	T_{50}	149.7 \pm 10.49	62.1 \pm 0.91	2.16	0.0304
	PG	20.0 \pm 3.65	95.5 \pm 1.26	-2.18	0.0294

TIG - tiempo de inicio de la germinación, T_{50} - tiempo medio de germinación y PG - porcentaje final de germinación. Las respuestas difieren con $Z > |1.96|$, una aproximación a la distribución normal estándar de la Suma de Rangos de Wilcoxon; los valores de significancia corresponden a una prueba de dos colas.

4.4. Supervivencia

Supervivencia de plántulas recuperadas de frutos

Más de mil plántulas recuperadas de frutos fueron trasplantadas en charolas en el laboratorio y 43% (433 plántulas) sobrevivieron más de cinco semanas para realizar los experimentos de supervivencia en campo. Trasplantadas en el matorral espinoso, las plántulas mostraron baja capacidad de supervivencia en espacios abiertos y cerca de piedras, donde murieron a los 226 días del trasplante. En el dosel de *Olneya*, 7 % sobrevivieron más de 300 días, hasta la nueva estación lluviosa.

No obstante que las plántulas asociadas con piedras tuvieron mayor mortalidad en campo (datos no mostrados), las curvas de supervivencia ajustadas por el método actuarial indican que la tendencia es de mayor supervivencia en piedras (31% a los 270 días), en comparación con los otros micro-sitios (8 – 13%) (Figura 8). Esto fue debido al ajuste de las curvas con datos censurados, es decir, de plántulas que murieron por pisoteo de ganado y no se tomaron en cuenta. Sin embargo, el análisis estadístico no reveló diferencia significativa entre las curvas de supervivencia de los tres micro-sitios, después de los 458 días que duró el ensayo ($\chi^2 = 0.2068$, $P = 0.9017$, aproximación de la Prueba de Log-Rank) (Figura 8).

Un nuevo análisis de supervivencia, con datos agrupados de piedras y dosel de *O. tesota* versus espacio abierto, tampoco reveló diferencia entre los micro-sitios ($\chi^2 = 0.045$, $P = 0.832$).

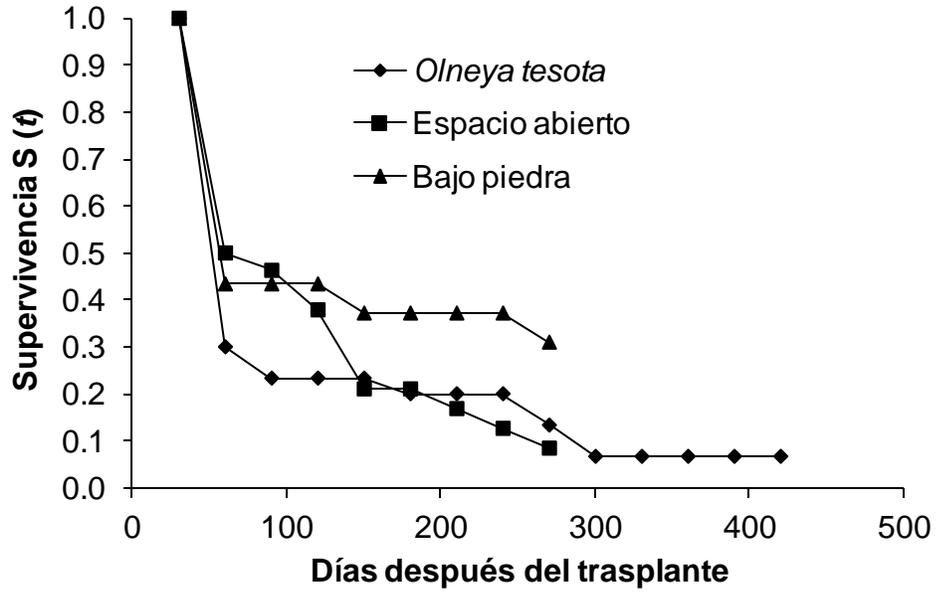


Figura 8. Supervivencia [$S(t)$: función de supervivencia] de plántulas recuperadas de frutos de *S. thurberi* ($n = 90$) en tres micro-sitios del matorral espinoso, Ejido Tosalibampo, Sinaloa.

Supervivencia en campo de plántulas germinadas en el laboratorio

Las plántulas germinadas en el laboratorio y trasplantadas en la zona de dunas, en particular las plántulas de semillas progenitoras vivíparas (PGV), mostraron un patrón de supervivencia de cuatro etapas independientemente de los micro-sitios (Figura 9):

- 1) Mortalidad alta uno-tres meses después del trasplante (mdt),
- 2) Mortalidad moderada por “endurecimiento” de las plántulas entre los cuatro y seis mdt,
- 3) Mortalidad alta relacionada con la canícula en los meses de junio-julio (siete-ocho mdt) y,
- 4) Estabilización de la supervivencia por la estación húmeda del año (> 10 mdt).

Las curvas ajustadas (Figura 9) muestran que las plántulas PGV tuvieron mayor tiempo de supervivencia independientemente de los micro-sitios ($\chi^2 = 49.3847$, $P = 0.0001$, aproximación de la Prueba de Log-Rank), 22% de estas plántulas (1.35 ± 0.037 cm de altura, promedio ± 1 error estándar) sobrevivieron más de 300 días y alcanzaron la nueva estación lluviosa, cuando todas las plántulas de progenitores no vivíparos (PGNV) habían muerto.

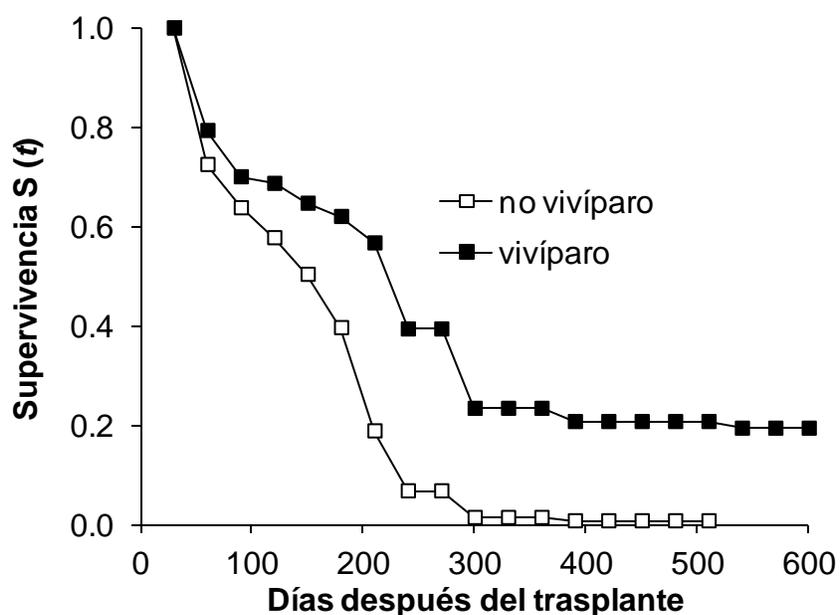


Figura 9. Supervivencia de plántulas de *S. thurberi* (datos agrupados de tres micro-sitios en dunas costeras, $n = 300$). Las plántulas, de progenitores vivíparos (PGV) y progenitores no vivíparos (PGNV), germinaron en el laboratorio y se llevaron al campo después de cinco semanas. La mortalidad disminuye con el tiempo y describe una curva tipo III. $S(t)$: función de supervivencia.

La supervivencia de plántulas de PGV en espacio abierto, fue mayor que la de plántulas de PGNV ($\chi^2 = 5.3022$, $P = 0.0213$, aproximación de Prueba de Log-Rank) (Figura 10), lo cual sugiere mayor resistencia al estrés por sequía y radiación en las primeras. Sin embargo, ninguna plántula sobrevivió 250 días después del trasplante,

al iniciar la estación lluviosa. Las plántulas de ambos grupos tuvieron una alta mortalidad (80%) en los 90 días posteriores al trasplante y una mortalidad moderada en los tres meses siguientes, donde murieron las demás plántulas. La última sobreviviente del grupo PGNV (una plántula) llegó al día 141 después del trasplante, y la del grupo PGV llegó (una plántula) a los 177 días.

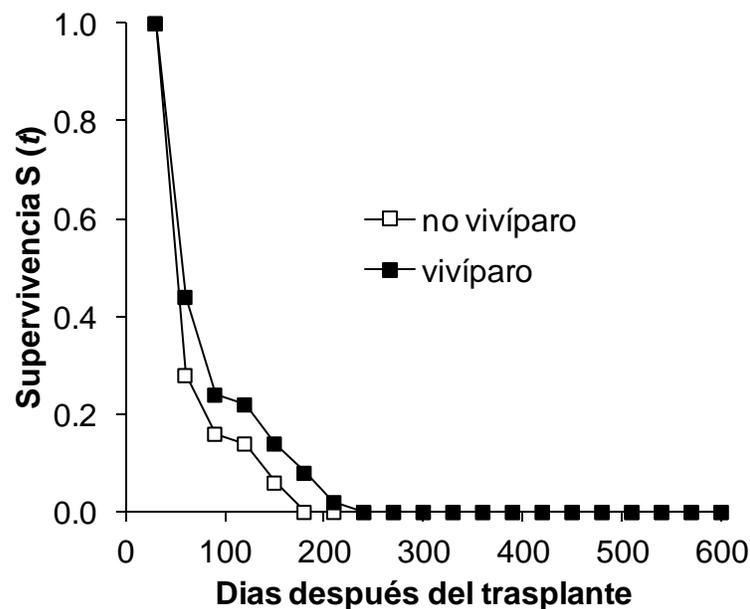


Figura 10. Supervivencia de plántulas (n = 100) de semillas procedentes de progenitores vivíparos y no-vivíparos de *Stenocereus thurberi*, trasplantadas en espacios abiertos de la zona de dunas. S (t): función de supervivencia.

Las plántulas de PGV sobrevivieron 56% bajo dosel de *Fouquieria* (Figura 11), al 15 de julio, 250 días después del trasplante, mientras que las plántulas PGNV sobrevivieron 8% en el mismo periodo ($\chi^2 = 34.20$, $P = 0.0001$, aproximación de Prueba de Log-Rank). En días posteriores al inicio del periodo de lluvias, algunas plántulas fueron desarraigadas (separadas del suelo) y murieron, por lo que al terminar la estación lluviosa sólo sobrevivieron 18% de las plántulas (9 plántulas) de PGV.

La supervivencia de plántulas de PGV bajo dosel de *S. thurberi* (Figura 12), fue de 62% al inicio del periodo de lluvias (250 ddt), lo cual contrastó con el 12% de supervivencia en plántulas de PGNV ($\chi^2 = 47.3668$, $P = 0.0001$, aproximación de la Prueba de Log-Rank). La mortalidad durante la estación húmeda fue menor que en dosel de *Fouquieria*. Al finalizar las lluvias (365 ddt) aún sobrevivían 2% de plántulas PGNV (una plántula) y 46% de plántulas PGV (23 plántulas).

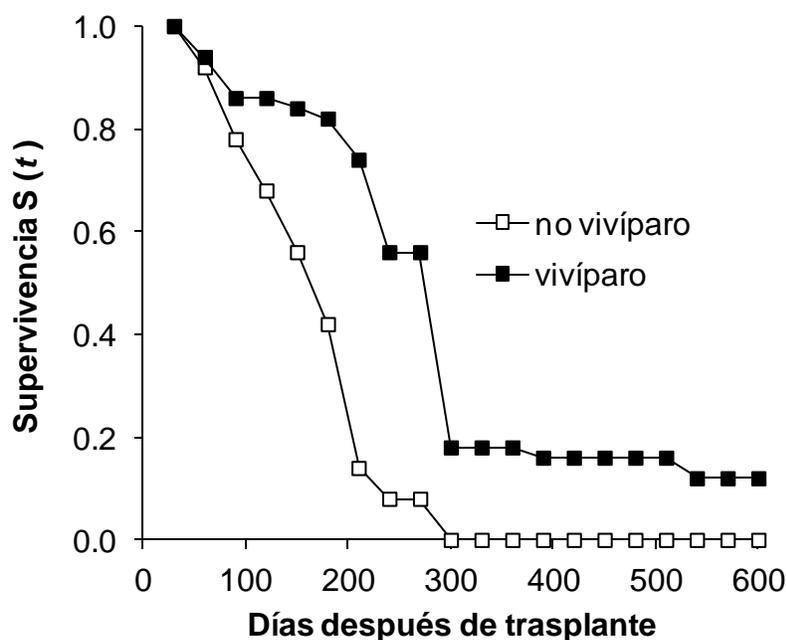


Figura 11. Supervivencia de plántulas (n = 100) de progenitores vivíparos y no-vivíparos de *Stenocereus thurberi*, trasplantadas bajo el dosel de *Fouquieria macdougalii* en la zona de dunas. S (t): función de supervivencia.

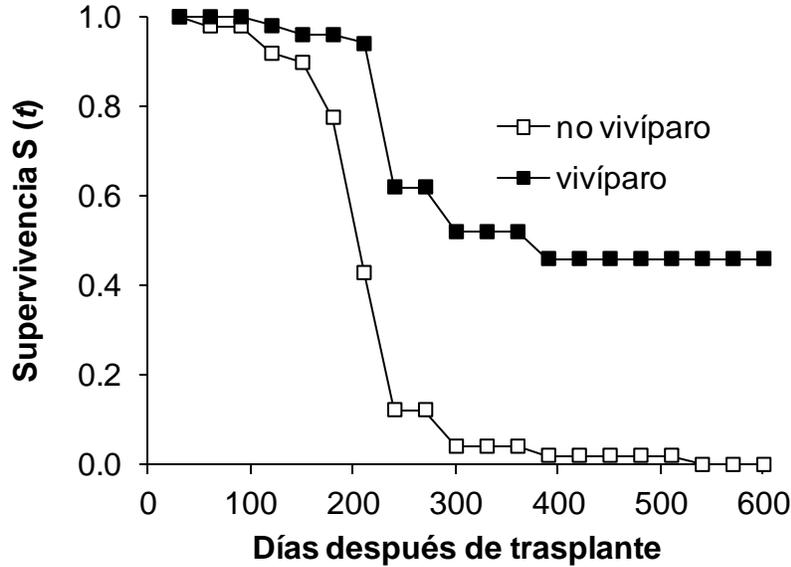


Figura 12. Supervivencia de plántulas ($n = 100$) de progenitores vivíparos y no-vivíparos de *Stenocereus thurberi*, trasplantadas bajo el dosel de adultos de la misma especie en la zona de dunas. $S(t)$: función de supervivencia.

Densidad de flujo de fotones fotosintéticos y temperaturas del suelo

La densidad de flujo de fotones fotosintéticos (DFFF) en espacio abierto, varió de 1680 ± 101 a $1924 \pm 74 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ en el horario de máxima radiación, entre las 12:00 y 15:00 horas (Figura 13 A); en dosel de *F. macdougallii* y de *S. thurberi* se alcanzó el máximo a las 12:00, con densidades del flujo de fotones fotosintético de 666 ± 364 y de $830 \pm 397 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, respectivamente.

Las temperaturas del suelo (Figura 13 B) variaron de 14 ± 0.7 hasta 50.2 ± 3.5 °C en espacio abierto, 14.8 ± 0.8 a 31.1 ± 1.6 °C en dosel de *F. macdougallii*, y 16 ± 0.7 a 31.2 ± 1.9 °C en dosel de *S. thurberi*; en todos los casos las temperaturas extremas ocurrieron a las 7:00 y a las 14:00 horas.

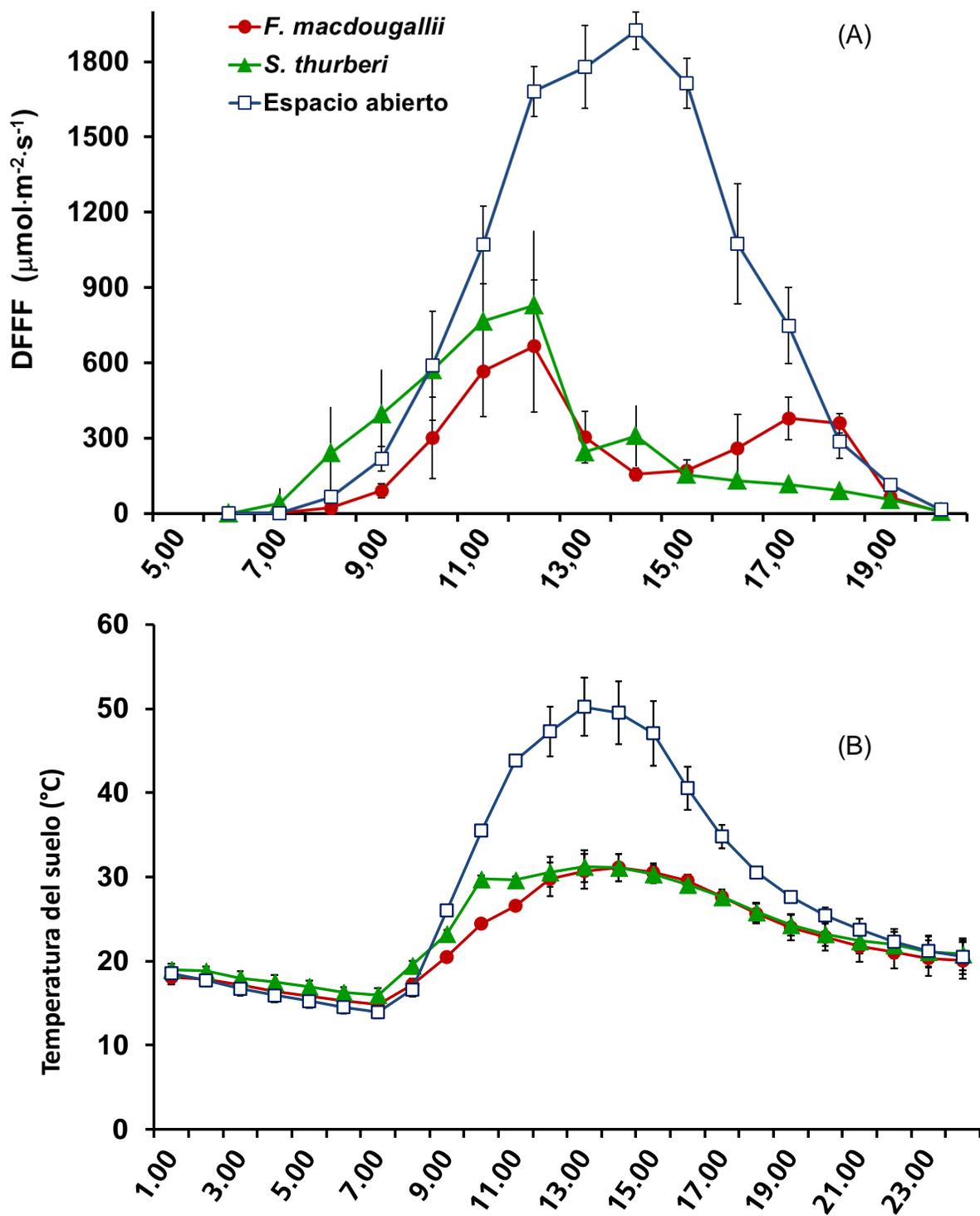


Figura 13. Comportamiento de la densidad de flujo de fotones fotosintéticos (A) y de la temperatura del suelo (B) en micro-sitios de dunas costeras, agosto de 2010 ($\mu \pm 1$ error estándar). Con datos promedios de tres y cinco días.

5. DISCUSIÓN

5.1. Morfología y desarrollo de las plántulas vivíparas

Las semillas de Cactaceae tienen diferentes tipos de germinación, pero el más común es la emergencia por el opérculo (Bregman y Bauman, 1983). De este modo, la testa se rompe alrededor de la circunferencia de la semilla y libera la región hilo-micropilar, que es retirada por el embrión mientras emerge. La ruptura en *S. thurberi*, igual que en otros cactus ocurre en los hundimientos de la testa cerca de la tasa del hilo (Flores y Engleman, 1976). Sin embargo, en las semillas vivíparas, por razones aún no claras, el opérculo no cede y el embrión emerge de modo distinto, por rupturas irregulares en diferentes partes de la testa (83%). La radícula en consecuencia no es el primer órgano que emerge. La estructura de la testa, que debe cumplir funciones de protección del embrión, aparece reducida o defectuosa, como se ha visto en las semillas vivíparas de algunos cereales cultivados (cebada, trigo y arroz, entre otros) (Gordon, 1970). La germinación precoz en *Brassica rapa* subesp. *pekinensis*, se ha relacionado con una alteración de la estructura de la testa, donde los materiales de la pared secundaria son poco o nada depositados en las paredes radiales y basales de las células de empalizada sobre la cola adaxial de la testa, lo cual resultaría en una débil resistencia para contener al embrión (Ren y Bewley, 1998). Se desconocen las características anatómicas de la testa en *S. thurberi* y cómo se relacionan con la germinación vivípara.

La emergencia del embrión por el micrópilo es un evento que sucede regularmente en etapas tempranas de la embriogénesis de mangles vivíparos (Juncosa *et al.*, 1982; Ismail *et al.*, 2010).

En tales casos, el embrión es forzado a salir por el micrópilo, como resultado de un crecimiento intrusivo del endosperma, más que por el crecimiento del embrión. El endospermo en las cactáceas sólo se encuentra en etapas tempranas del desarrollo de la semilla; posteriormente es digerido por el embrión mientras se incrementa el tamaño del hipocótilo (Flores y Englemman, 1976); el embrión ocupa la mayor parte de la semilla y emerge como consecuencia del crecimiento del hipocótilo y no de la división celular del embrión. El proceso de germinación micropilar observada en la progenie vivípara de *S. thurberi* también ha sido mencionado en semillas ortodoxas de *S. griseus* (González-Cruz, 2006).

La actividad meristemática de la raíz primaria en las semillas ortodoxas de *S. thurberi* inicia un tiempo después de la germinación o emergencia de la radícula y le sigue un periodo de tres-cinco ciclos de división celular programada antes de desarrollar raíces laterales (Dubrovsky, 1997; Dubrovsky y Gómez-Lomelí, 2003). Esta característica del meristemo apical, su actividad posterior a la germinación, se mantiene en las plántulas vivíparas de los mangles criptovivíparos obligados, ya que el crecimiento de la radícula y el desarrollo de la raíz usualmente tienen lugar después de la dispersión.

La dehiscencia de los frutos en las poblaciones locales de *S. thurberi* inició a principios de julio (antes del periodo lluvioso), lo cual concuerda, en general, con el tiempo de 40 días que requiere la maduración de frutos en poblaciones del Desierto Sonorense (Fleming, 2006). La germinación vivípara no mostró correlación positiva con la dehiscencia de los frutos, como podría suponerse al entrar la semilla en contacto con el oxígeno, el agua y la luz, requeridos para la germinación. Al

contrario, la proporción de frutos con semillas germinadas fue 3.5 veces mayor en los frutos cosechados antes de la dehiscencia, lo cual podría estar relacionado con una demora de la maduración por baja concentración o inhibición del ácido abscísico. Existen varios trabajos (Jia *et al.*, 2011 y mencionados) donde se informa que la maduración de frutos no climatéricos está regulada positivamente por el ABA. Consecuentemente, la enzima NCED (9-cis-epoxycarotenoide dioxigenasa), una enzima clave en la biosíntesis del ABA, está implicada en la maduración de frutos de *Persea americana* Mill., *Citrus x sinensis* (L.) Osbeck (pro. sp.), *Vitis vinifera* L., *Prunus persica* (L.) Batsch y *Solanum lycopersicum* L. Algunas sustancias exógenas como el fluridone son utilizadas para inhibir la biosíntesis del ABA mediante el bloqueo de carotenoides precursores (Mei *et al.*, 2009); otras interfieren con la enzima NCED, tales como el naproxen (Wan y Li, 2006), la abamina (Han *et al.*, 2004) y el NDGA (ácido nordihidroguaiarético) (Mei *et al.*, 2009).

Las plántulas vivíparas de *S. thurberi* son muy pequeñas (1.75 ± 0.056 mm) y en su mayoría no se han liberado completamente de la testa, por ello es probable que la germinación vivípara inicie desde una semana antes de la dehiscencia del fruto (ca. 35 días después de la antesis), cuando las semillas aún no están completamente maduras. Sin embargo, no existe información sobre la dinámica del desarrollo de las semillas de *S. thurberi*. En este aspecto, además de conocer la evolución del peso y contenido de agua de la semilla durante el desarrollo, sería útil correlacionar esa información con la incidencia de viviparidad y la respuesta germinativa. Así mismo, las características morfo-anatómicas de semillas en desarrollo, poco estudiadas en

cactáceas y aún desconocidas en *Stenocereus*, podrían ayudar a comprender la relación (causa o efecto) entre la testa y la germinación prematura de la semilla.

Esta investigación reconoce que la germinación vivípara no compromete la viabilidad del embrión, ya que la progenie puede crecer y completar su desarrollo en condiciones de laboratorio. La progenie vivípara de *S. thurberi* consta de plántulas de desarrollo incipiente comparado con el de plántulas vivíparas de *Epiphyllum phyllanthus*, las cuales crecen hasta 3 cm de largo y están completamente formadas con radícula, hojas cotiledonares, hipocótilo y tejido fotosintético (Cota-Sánchez y Abreu, 2007). También se ha observado mayor desarrollo en plántulas de otros cactus vivíparos, como el híbrido *Epiphyllum x Fern la Borde*, *Lepismium ianthothele* (Monv.) Barthlott, *Lepismium monacanthum* (Griseb.) Barthlott, *Ripsalis micrantha* (Kunth) DC forma *micrantha*, *Ferocactus herrerae* J. G. Ortega, entre otros (Cota-Sánchez, 2004; Cota-Sánchez *et al.*, 2007).

5.2. Incidencia de viviparidad

Hace falta un criterio cuantitativo para definir cuándo una planta que tiene viviparidad facultativa puede considerarse vivípara, lo cual ayudaría a comprender sus correlaciones con factores ecológicos. Las proporciones de plantas con viviparidad en *S. thurberi* son semejantes entre zonas ecológicas (88 a 96%) si se toma el umbral $SGP \geq 1$ (una semilla germinada por planta) como criterio para separarlas de plantas sin viviparidad. Sin embargo, hay otros indicadores como el porcentaje total de frutos vivíparos, que permiten detectar diferencias entre las poblaciones, en concordancia con las diferencias climáticas y edáficas de los sitios bajo estudio.

Un criterio más estricto basado en el número de semillas germinadas por planta y por fruto ($SGPF \geq 0.3$) separó a plantas vivíparas con resultados más interpretables desde el punto de vista ecológico: el matorral espinoso tiene mayor incidencia de viviparidad (50% de plantas) comparada con las dunas (8.0%) y la selva baja (30%). Esta interpretación es semejante a la proporción de frutos vivíparos de cada zona, donde los tamaños de muestra son más grandes y confiables. La incidencia en frutos (19.5%) en el matorral de Tosalibampo, es casi el doble en comparación con las dunas costeras (10.8%) y la selva baja caducifolia (10.7%), pero es semejante entre estas últimas. El dato del matorral concuerda con Cota-Sánchez *et al.* (2007) quienes estiman una incidencia de 22% para otras zonas de vegetación semejante (no inundables) del norte de Sinaloa. Se asemejan, en general, con los porcentajes de 20.2 vs 14.3 y 7.9 registrados previamente en las mismas zonas ecológicas por Pérez-González (2009).

En esta investigación se analizaron 74 plantas de *S. thurberi* y las dos con mayor incidencia tuvieron un promedio de siete y 33 semillas germinadas por fruto; de estas, los frutos con mayor incidencia tuvieron 193 (13%) y 352 (24%) semillas germinadas. Fuera de estos casos extraordinarios, los porcentajes de viviparidad en frutos son usualmente muy bajos, en promedio <1% de las semillas. El número de plántulas vivíparas que podría liberar una planta es mínimo comparado con la producción total de semillas y, por lo tanto, la germinación vivípara como tal, contribuye poco en la reproducción de esta cactácea. La escasa viviparidad de esta especie contrasta con la de otra cactácea (*Epiphyllum phyllanthus*) en la cual se ha

encontrado una alta proporción (97-99%) de semillas germinadas por fruto (Cota-Sánchez y Abreu, 2007).

Las frecuencias de germinación vivípara en *S. thurberi* difieren del patrón general de distribución de angiospermas vivíparas, asociado con ambientes húmedos tropicales y medios salinos costeros (Joshi, 1933; Farnsworth, 2000; Tweddle *et al.*, 2003). La distribución también difiere de otros cactus (*Stenocereus alamosensis* y *Ferocactus herrerae*), que han mostrado mayor viviparidad en ambientes salinos de humedales costeros (Aragón-Gastélum, 2009; Pérez-González, 2009).

Aunque no se tienen suficientes datos para correlacionarse estadísticamente con las variables climáticas. Esta investigación encuentra coincidencias entre la incidencia de viviparidad con el comportamiento de las temperaturas mensuales. *S. thurberi* comienza a florecer en abril y alcanza la máxima floración el 16-30 de junio, mientras que la maduración de los frutos inicia en junio y alcanza el máximo entre el 30 de julio y el 10 de agosto (Figura 5 A). El periodo de reproducción traslapa con un periodo extremadamente seco y cálido, en el cual las temperaturas máximas diarias rebasan frecuentemente los 40°C. Con excepción de la población de dunas, los frutos tempranos (que maduraron antes del inicio de las lluvias), mostraron mayor viviparidad que los tardíos (Figura 5 B), lo cual concuerda con temperaturas máximas diarias altas en junio ($t_{maxd} > 40^{\circ}\text{C}$). Los datos históricos de 30 años (SMN, 2012) suman para este mes un promedio de 21 días con $t_{maxd} > 40^{\circ}\text{C}$ en selva baja, 7 días en matorral y 0.7 días en dunas costeras. Este nivel térmico se mantiene 13 días más en matorral y siete días más en selva baja durante los meses de julio-

agosto. Por lo tanto, una hipótesis probable para explicar estas coincidencias es que la viviparidad en *S. thurberi* es inducida por estrés térmico.

El umbral de 40°C es un indicador que permite resaltar las diferencias de estrés por sobrecalentamiento entre zonas. De acuerdo con Zinn *et al.* (2010), la reproducción puede ser sensible a temperaturas menores o mayores, en función del genotipo; los efectos son variados y complejos porque las temperaturas interactúan con otros factores extrínsecos (fotoperiodo, estrés hídrico y nutrimental, etc.), e intrínsecos (hormonas, proteínas, osmolitos), de manera que la respuesta final es específica para una combinación de señales ambientales, biofísicas y hormonales.

Las respuestas al estrés por calor son variadas, entre ellas la germinación precoz. Durante el periodo reproductivo es común que las temperaturas altas apresuren la floración, ocasionen aborto de flores, aceleren la maduración de frutos, causen malformaciones y reduzcan el peso y vigor de las semillas (Hampton *et al.*, 2013). Durante el llenado del grano, una etapa crítica del desarrollo de la semilla, las temperaturas altas reducen la latencia e incrementan la germinación (Baskin y Baskin, 1998; Gutterman, 2000; Egli *et al.*, 2005). Las temperaturas supra-óptimas en esta etapa, han correlacionado positivamente con la germinación precoz en cultivares de trigo *Triticum aestivum* L. (Barnard y Smith, 2009) y explican más del 70% de la varianza en la germinación pre-cosecha de la cebada *Hordeum vulgare* L. (Rodríguez *et al.*, 2001).

Varias fitohormonas están vinculadas con la señalización de calor en diferentes especies vegetales, entre ellas el ácido abscísico (ABA), el ácido salicílico (SA) y el

etileno (Kotak *et al.*, 2007). Estas hormonas, particularmente el ABA y el etileno, se han vinculado también con la germinación vivípara (Fountain y Outred, 1990). Estas pueden controlar la movilidad del agua más que afectar directamente el crecimiento. El etileno es un poderoso antagonista del ABA, capaz de inducir germinación precoz *in vitro* o *in vivo* a concentraciones de 0.5 a 1000 ppm (Fountain y Outred, 1990; Finch-Savage y Leubner-Metzger, 2006; Matilla y Matilla-Vázquez, 2008).

Se ha sugerido que la viviparidad puede ser más frecuente en la periferia del hábitat de una especie (Batygina, 2000), es decir, en condiciones sub o supraóptimas dentro de su área de distribución. *S. thurberi* se distribuye en la región centro-sur del estado de Arizona (EE.UU.), todo el estado de Sonora, la mitad sur de la península de Baja California y escasamente se extiende en los estados de Chihuahua y Sinaloa. El desierto se considera un hábitat marginal para esta especie, mientras que en el matorral costero del sureste de Sonora, en la reserva conocida como El Pitayal, se ha identificado uno de los bosques naturales de mayor densidad (Yetman, 2005). En Sinaloa representaría el límite meridional del área de distribución de *S. thurberi* y a la vez el límite supraóptimo de algunos factores ecológicos que estarían contribuyendo en la incidencia de viviparidad de la cactácea.

5.3. Germinación

El comportamiento de las semillas ortodoxas de *S. thurberi* coincide, en general, con lo que han informado otros estudios. La germinación en presencia de luz varía desde 65% (McDonough, 1964; Yang *et al.*, 2003) hasta 97% (McDonough, 1964; Nolasco *et al.*, 1997; Sánchez-Soto *et al.*, 2010), dependiendo de las temperaturas. En pre-
siembra, las temperaturas extremas de 60°C por 11 días no afectan

significativamente la germinación (Sánchez-Soto *et al.*, 2010), pero las temperaturas de germinación a 40°C la reducen a 23% (McDonough, 1964). Se puede generalizar que la germinación de *S. thurberi* ocurre entre los 15 y 40°C (McDonough, 1964), con valores máximos de germinación entre los 25-35°C, como es el caso del presente informe, donde las semillas ortodoxas germinaron 92.5% a temperatura de 25°C.

Existe poca información del comportamiento de las semillas en plantas vivíparas facultativas, solo se respalda que tienen alta capacidad de germinación. Las semillas de *Inga saltensis* Burkart (Fabaceae), una especie sudamericana (de Bolivia y Argentina), germina 90% dentro de los frutos y 95% en las semillas remanentes (semillas que no germinaron dentro del fruto) (López-Spahr *et al.*, 2011). Otra leguminosa sudamericana, *Inga vera* Willd. subesp. *affinis* (DC.) T.D. Penn., germina 95% en semilla recién cosechada y pierde la viabilidad totalmente después de un mes, cuando la humedad de las semillas se reduce a 35% (Faria, 2006). Las semillas con antecedentes de viviparidad en *Echinocactus platyacanthus* Link & Otto, germinan 42-72% y los ortodoxos 14-51% (Aragón-Gastélum, 2011), pero la superioridad de la germinación de las semillas de plantas vivíparas no es consistente de una localidad a otra y no se sabe si difieren en la velocidad de germinación. En *S. thurberi* (este informe), las semillas frescas de plantas vivíparas germinaron más que las semillas ortodoxas (97% vs 92.5%), pero la diferencia más notable no fueron los porcentajes sino los tiempos de germinación.

El tiempo medio de germinación (TMG) es el tiempo transcurrido desde la siembra hasta el 50% de la germinación total. Comparativamente, la germinación de semillas ortodoxas y semillas con antecedente de viviparidad en *S. thurberi*, las semillas con

antecedentes de viviparidad requieren menos tiempo (cerca de la mitad) del que requieren aquellas para iniciar la germinación (30 vs 50 horas) o para alcanzar el 50% de la germinación final (48 vs 95 horas). Por lo tanto, la germinación es más rápida en las semillas que provienen de plantas vivíparas y esta característica puede incrementar la probabilidad de un rápido establecimiento de plántulas en medios con precipitación intermitente (Dubrovsky, 1996, 1998; Yang *et al.*, 2003).

Las semillas de *S. thurberi*, igual que las de otros cactus columnarios, maduran y son liberadas del fruto desde principios del verano, antes de iniciar la estación lluviosa (Dubrovsky, 1996; Pimienta-Barrios y Nobel, 1998; Flores y Briones, 2001). En este contexto, la progenie vivípara y las semillas hermanas no germinadas dentro de los frutos, tendrían la oportunidad de germinar y crecer desde el principio de la estación y acumular recursos que aseguren la supervivencia durante la estación seca. Esta ventaja podría explicar por qué diferentes regiones secas del mundo mantienen una cierta proporción de especies con semillas recalcitrantes o intolerantes a la desecación, que tienen la cualidad de germinar inmediatamente después de ser liberadas (Pritchard *et al.*, 2004).

Otra ventaja probable de las semillas remanentes de frutos que han presentado viviparidad es que tienen mayor germinación bajo déficit hídrico que las semillas ortodoxas. Sin embargo, esta característica sólo se ha demostrado en *Echinocactus platyacanthus*, que muestra una germinación cuatro veces mayor en comparación con las semillas sin afectación de viviparidad (47% vs 12%), bajo un potencial osmótico de -0.4 MPa (Aragón-Gastélum, 2011).

La germinación de semillas después de seis meses de almacenamiento demuestra que las semillas de padres con antecedente de viviparidad pueden tolerar el almacenamiento. De esta manera, las semillas de cactáceas con afectación de viviparidad poseen dos atributos que usualmente son excluyentes en taxones recalcitrantes y vivíparas obligadas, como son la germinación inmediata después de la dispersión y alta tolerancia del embrión a la desecación de tejidos. Un grupo de 28 especies (20 de Amaranthaceae) caracterizadas por tener germinación rápida (< 24 horas), comparten estos dos atributos y otras semejanzas con las semillas de Cactaceae (Parsons, 2012). Unas cinco especies tienen semillas dimórficas, latentes y no-latentes de germinación rápida. En su mayoría, las especies carecen de endospermo, tienen testas delgadas y se distribuyen en ambientes áridos, salinos e inundables, ahí aprovechan rápidamente las condiciones favorables para la germinación. Curiosamente, una de las especies, *Sarcobatus vermiculatus* (Hook.) Torr. [Sarcobataceae, orden Caryophyllales], es evidentemente vivípara pero no se había clasificado como tal. Muchas semillas (24%) tienen la radícula expuesta (la testa no es continua alrededor del embrión) y puede formar una plántula en una hora (Eddleman, 1979); el resto de las semillas requieren un proceso de posmaduración de uno-dos meses para germinar.

De momento no se tiene información para explicar por qué las semillas sin antecedente de viviparidad disminuyeron su germinación a 20% después de almacenarse por seis meses. Sin embargo, este comportamiento no está generalizado en las semillas ortodoxas de *S. thurberi*, ya que otros autores han registrado 66% de germinación en semillas de uno-dos meses (Yang *et al.*, 2003) y

85-93% en semillas de cinco meses (Sánchez-Soto *et al.*, 2010). No obstante, los tiempos medios de germinación en las semillas ortodoxas (cuatro – seis días) son comparables con los informes previos.

Las semillas de *S. thurberi* ameritan mayor investigación porque tienen amplia variación en sus características morfo-fisiológicas, posiblemente asociada con otros factores, independientemente de la condición vivípara/ no vivípara. Por ejemplo, no se sabe qué implicaciones tendría el tiempo en el cual ocurre la maduración y liberación de las semillas. Usualmente, las semillas de *S. thurberi* son fotoblásticas, pero esto no se ha probado en vivíparos. Además, las temperaturas altas en la etapa de llenado del grano generalmente están asociadas con el requerimiento de temperaturas altas en la germinación (Baskin y Baskin, 1998; Gutterman, 2000).

Es necesario comprender las relaciones entre las temperaturas de maduración y el comportamiento de la semilla, en especial, de las especies vivíparas facultativas, ya que no se han estudiado estas correlaciones. La respuesta a este factor ayudarían a dilucidar cómo influye la temperatura en la germinación dentro de los frutos, ya que esta varía con la posición en la planta madre y con la orientación de los frutos en el vástago (Roach y Wulff, 1987; Gutterman, 2000).

5.4. Supervivencia

Los estadios iniciales de desarrollo son los más vulnerables del ciclo de vida de las plantas, mayormente en ecosistemas secos. Esta vulnerabilidad, se debe a que tienen mayor riesgo de muerte por alta incidencia de radiación solar, temperaturas

extremas (altas o bajas) letales, déficit hídrico y depredación. Por lo tanto, la germinación e incorporación de nuevos individuos de cactáceas es recurrente en micro-sitios protegidos debajo del dosel vegetal de arbustos, en cavidades rocosas, piedras y otros objetos sobresalientes del terreno que pueden proyectar sombra, acumular recursos o brindar refugio contra los depredadores (García-Moya y McKell, 1970; Reyes-Olivas *et al.*, 2002; Godínez-Álvarez *et al.*, 2003; Munguía-Rosas y Sosa, 2008; Peters *et al.*, 2008; Miquelajauregui y Valverde, 2010).

Los experimentos de supervivencia son una herramienta valiosa para conocer el tiempo de muerte de las plántulas y los factores que contribuyen en la mortalidad. Los tiempos de supervivencia de la progenie vivípara en *S. thurberi* constatan que no difieren entre los micro-sitios del matorral espinoso. El comportamiento de *S. thurberi* es semejante al de *Epiphyllum phyllanthus*, un cacto epifito en el cual la progenie vivípara sobrevive igual en diferentes sustratos y condiciones ambientales (Cota-Sánchez y Abreu, 2007).

Las semillas ortodoxas de *E. phyllanthus* germinan bien a 25°C y alcanzan el 50% de la germinación en 2.1 días (Simao *et al.*, 2007), lo cual puede apoyar un rápido desarrollo y establecimiento de las plántulas. Sin embargo, la velocidad de germinación es restringida por condiciones subóptimas de luz y temperatura. Por lo tanto, el gran desarrollo de la radícula y los cotiledones en la progenie vivípara de *E. phyllanthus* supone mayores oportunidades de establecimiento, independientemente de las condiciones cambiantes de humedad, luz y temperatura que caracterizan su hábitat natural (Cota-Sánchez y Abreu, 2007).

A diferencia de *E. phyllanthus*, la progenie vivípara de *S. thurberi* está poco desarrollada, carece de tejido fotosintético y no ha brotado la radícula; sin embargo, las plántulas son completamente funcionales y crecen normalmente después del trasplante. En el laboratorio sobrevivieron 43% (435 plántulas) al término de 50 días cuando fueron trasplantadas al campo, mientras que las plántulas de *E. phyllanthus* sobrevivieron 55% (16 plántulas) después de una semana (Cota-Sánchez y Abreu, 2007). Además, las semillas recuperadas de progenitores vivíparos, puestas a germinar en el laboratorio, produjeron plántulas que tienen mayor capacidad de supervivencia que las plántulas de progenitores ortodoxos. Esta cualidad, que no se había vinculado previamente con viviparidad en angiospermas (particularmente en cactáceas), representa otra ventaja para la supervivencia e incorporación de progenies de plantas vivíparas facultativas.

La evidencia general en angiospermas, apoya una germinación más rápida de las semillas pequeñas, independientemente de las diferencias específicas y filogenéticas (Norden *et al.*, 2009). En cactáceas se ha informado que las semillas grandes germinan más rápido y desarrollan plántulas de mayor tamaño y mayor supervivencia (Bowers y Pierson, 2001; Loza-Cornejo *et al.*, 2008). Las semillas grandes de *Stenocereus beneckeii*, germinan 84% y las más pequeñas germinan 11%, pero este patrón varía de acuerdo con la edad de las semillas (Ayala-Cordero *et al.*, 2004). En contraste, las semillas con antecedente de viviparidad en *Stenocereus alamosensis*, producen semillas más pequeñas que germinan más rápido que las ortodoxas de mayor tamaño (Reyes-Olivas, observación personal). Por lo tanto, hay variación en las respuestas de las semillas, asociadas o no con su tamaño, por lo cual se requiere

mayor investigación para comprender su papel y en qué circunstancias esta variación puede apoyar la demografía vegetal.

Los resultados de esta investigación demuestran que la viviparidad en frutos de *S. thurberi* está asociada con algunas ventajas de las semillas remanentes. Los progenitores vivíparos de *S. thurberi*, por lo general, producen plántulas más grandes que los ortodoxos, lo cual está ligado también con semillas más grandes y más rápidas para germinar. Las plántulas tienen así mayor tiempo (y velocidad) de crecimiento, y acumulan más reservas en comparación con las semillas sin viviparidad. Sin embargo, hay alguna variación en morfometría de semillas de las plantas vivíparas que no fue evaluada en esta investigación y que debe ser caracterizada para precisar en qué medida estos atributos están asociados con viviparidad.

La capacidad de establecimiento de las plántulas vivíparas de cactáceas aún está por investigarse en muchas (60) especies que exhiben viviparidad. Además, los frutos de cactáceas son parte esencial de la dieta de aves, insectos y murciélagos (Wolf y Martínez del Río, 2003) y las plántulas vivíparas podrían ser consumidas antes de su dispersión. Por lo tanto, se requiere hacer un seguimiento de la progenie vivípara desde la abscisión de los frutos hasta el establecimiento para dimensionar la importancia del viviparismo.

Cota-Sánchez y Abreu (2007) sugieren que la viviparidad está asociada con termorregulación, cuidado materno, nodricismo coespecífico y rápido establecimiento de plántulas. En esta investigación no se evaluó la supervivencia de progenie

vivípara de *S. thurberi* en dosel coespecífico, es probable que la mortalidad sea independiente como lo fueron en los micro-sitios bajo el dosel de *Olneya*, piedras y espacio abierto. Estas plántulas tienen requerimientos ecológicos semejantes a los de las plántulas de semillas ortodoxas, pero se adaptan fácilmente a las condiciones ambientales por su rápido crecimiento y almacenamiento de agua, además desarrollan sus tejidos fotosintéticos más rápido, mientras aprovechan las condiciones micro-ambientales que ofrecen las nodrizas.

6. CONCLUSIONES

6.1. Morfología y desarrollo de plántulas vivíparas

Las plántulas emergidas de los frutos pre y pos dehiscentes tienen primordios poco desarrollados. Las plántulas vivíparas de *Stenocereus thurberi* tienen germinación micropilar, también dorsal, apical y lateral. Las plántulas vivíparas son funcionales de rápido desarrollo e inician a crecer en los primeros tres días después del trasplante en laboratorio, y después de 45 días del trasplante, las plántulas presentaron: radícula, hipocótilo, cotiledones y epicótilo.

6.2. Viviparidad

El criterio de dos semillas germinadas por cada diez frutos ($SGPF \geq 0.2$), para evaluar la incidencia de viviparidad y su relación con las zonas ecológicas, así como los porcentajes de frutos con viviparidad, fueron las variables que resultaron positivos e informaron que las zonas ecológicas están relacionadas con la incidencia de germinación vivípara en frutos de *S. thurberi*.

La producción de semillas vivíparas se presentó antes del inicio de las lluvias y a temperaturas de 40 °C en la selva baja y el matorral. Además se encontró que la viviparidad se presenta con mayor proporción en frutos predehiscentes.

6.3. Germinación

La germinación de semillas de *Stenocereus thurberi* muestran variación entre semillas con tres semanas de cosechadas como en semillas que permanecieron almacenadas durante seis meses.

Las semillas procedentes de padres con antecedente de viviparidad son más aptas para germinar y no perdieron viabilidad, mientras que las semillas de padres sin antecedente de viviparidad disminuyeron su porcentaje de germinación hasta 80%, después de un periodo de almacenamiento de seis meses. Está claro que las semillas con antecedentes de viviparidad presentan ventajas en la germinación sobre las semillas sin antecedentes de viviparidad. Este proceso, en condiciones naturales, puede favorecer el rápido establecimiento de plántulas de *S. thurberi* en los desiertos costeros.

6.4. Supervivencia

Las plántulas vivíparas en el matorral de Tosalibampo no tienen preferencia a ningún micro-sitio definido para su establecimiento. Por otro lado, las plántulas procedentes de semillas con antecedentes de viviparidad fueron las que sobrevivieron más tiempo bajo dosel de *Fouquieria macdogallii* y *Stenocereus thurberi*, mientras que las plántulas sin antecedentes de viviparidad poseen menor tolerancia al estrés por calor, sequía y frío. Las plántulas procedentes de semillas con antecedente de viviparidad tienen buena capacidad para el establecimiento, inmediatamente después de las primeras lluvias de verano, en dunas costeras de Sinaloa y posiblemente para otras regiones similares.

7. LITERATURA CITADA

- Álvarez, R., H. Godínez-Álvarez, U. Guzmán y P. Dávila. 2004. Aspectos ecológicos de dos cactáceas mexicanas amenazadas: implicaciones para su conservación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 75: 7-16.
- Álvarez-Aguirre, M. G. y C. Montaña. 1997. Germinación y supervivencia de cinco especies de cactáceas del valle de Tehuacán: implicaciones para su conservación. *Acta Botánica Mexicana*, 40: 43-58.
- Anderson, E. F. 2001. *The cactus family*. Oregon, USA: Timber Press, 776 pp.
- Aragón-Gastélum, J. L. 2009. Germinación precoz de *Ferocactus herrerae* J.G. Ortega (Cactaceae) en jardines experimentales. Tesis de licenciatura. Universidad Autónoma de Sinaloa, Escuela Superior de Agricultura del Valle del Fuerte. Juan José Ríos, Ahome, Sinaloa. 58 pp.
- Aragón-Gastélum, J. L. 2011. Viviparidad en *Echinocactus platyacanthus* en el Altiplano Potosino y su posible beneficio para las etapas iniciales de desarrollo. Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica. Tesis de Maestría. 79 pp.
- Arias, S. y T. Terrazas. 2004. Seed morphology and variation in the genus *Pachycereus* (Cactaceae). *Journal of Plant Research*, 117: 277-89.
- Arias, S. y T. Terrazas. 2008. *xPachebergia* (Cactaceae), a nothogenus from western Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 79(1): 23-28.
- Arriaga, L., Y. Maya, S. Díaz y J. Cancino, 1993. Association between cacti and nurse perennials in a heterogeneous tropical dry forest in northwestern Mexico. *Journal of Vegetation Science*, 4: 349-356.
- Arroyo-Cosultchi, G., T. Terrazas, S. Arias y H. J. Arreola-Nava. 2006. The systematic significance of seed morphology in *Stenonocereus* (Cactaceae). *Taxon*, 55(4): 983-992.
- 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 beneckei*. *Interciencia*, 29: 692-697.
- Barnard, A. y M. F. Smith. 2009. The effect of rainfall and temperature on the preharvest sprouting tolerance of winter wheat in the dryland production areas of the Free State Province. *Field Crops Research*, 112: 158-164.
- Baskin, C. C. y Baskin, J. M. 1998. *Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*. Academic Press, San Diego, USA, CA. 1-666 pp.

- Batygina, T. B. 2000. Embryological base of plasticity and adaptative potentials of reproductive systems in flowering plants. 411-422pp. *In*: Yunus M., N. Singh y L. J. de Kok (eds.). Environmental Stress: indication, mitigation and eco-conservation. Kluwer Academic Publishers. USA. 464 pp.
- Batygina, T. B. 2005. Sexual and asexual processes in reproductive systems of flowering plants. *Acta Biologica Cracoviensia Series Botanica*, 47: 51-60.
- Becerra, R. 2000. Las cactáceas, plantas amenazadas por su belleza. *Biodiversitas*, 6(32): 1-5.
- Bewley, J. D. 1997. Seed germination and dormancy. *The Plant Cell*, 9: 1055-1066.
- Bowers, J. E. y E. A. Pierson. 2001. Implications of seed size for seedling survival in *Carnegiea gigantea* and *Ferocactus wislizeni* (Cactaceae). *The Southwestern Naturalist*, 46: 272-281.
- Bravo-Hollis, H. y Sánchez-Mejorada. 1978. Las cactáceas de México. Universidad Nacional Autónoma de México. Vol. 1. México. 755 pp.
- Bregman, R. y F. Bouman. 1983. Seed germination in Cactaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 86: 357-374.
- Bustamante, E. y A. Búrquez. 2008. Effects of plant size and weather on the flowering phenology of the organ pipe cactus (*Stenocereus thurberi*). *Annals of Botany*, 102: 1019-1030.
- Bustamante, E., A. Casas y A. Búrquez. 2010. Geographic variation in reproductive success of *Stenocereus thurberi* (Cactaceae): effects of pollination timing and pollinator guild. *American Journal of Botany*, 97: 2020-2030.
- Caldwell, M. M. y J. H. Richards. 1989. Hydraulic Lift: water efflux from upper roots improves effectiveness of water uptake by deep roots. *Oecologia*, 79(1): 1-5.
- Caldwell, M. M., T. E. Dawson y J. H. Richards. 1998. Hydraulic Lift: consequences of water efflux from the roots of plants. *Oecologia*, 113(2): 151-161.
- Callaway, R. M. y F. I. Pugnaire. 2007. Facilitation in plant communities. *In*: F.I. Pugnaire y F. Valladares. *Functional Plant Ecology*. Second Edition. CRC Press, Taylor & Francis Group, LLC. NW. 435-450 pp.
- Carrillo-Garcia, A., Y. Bashan y G. J. Bethlenfalvay. 2000. Resource-island soils and the survival of the giant cactus, cardon, of Baja California Sur. *Plant and Soil*, 218: 207-214.
- Castro-Cepero, V., R. Eyzaguirre-Pérez y A. Ceroni-Stuva. 2006. Survival of *Melocactus peruvianus* Vaupel and *Haageocereus pseudomelanostele* subsp. *aureispinus* (Rauh & Backeberg) Ostalaza. Plants at Umarcata Hill, Chillón River Valley, Lima. *Ecología Aplicada*, 5(2): 61-66.

- Cody, M. L. 1993. Do cholla cacti (*Opuntia* spp., Subgenus *Cylindropuntia*) use or need nurse plants in the Mojave Desert? *Journal of Arid Environments*, 24: 139-154.
- Conde, F. L. 1975. Vivipary in *Epiphyllum*. *Cactus and Succulent Journal (U. S.)*, 47: 38-39.
- Cota-Sánchez, J. H. 2004. Vivipary in the Cactaceae: Its taxonomic occurrence and biological significance. *Flora*, 199: 481-490.
- Cota-Sánchez, J. H. y D. D. Abreu. 2007. Vivipary and offspring survival in the epiphytic cactus *Epiphyllum phyllanthus* (Cactaceae). *Journal of Experimental Botany*, 58(14): 3865-3873.
- Cota-Sánchez, J. H., A. Reyes-Olivas y B. Sánchez-Soto. 2007. Vivipary in coastal cacti: a potential reproductive strategy in halophytic environments. *American Journal of Botany*, 94: 1577-1581.
- Cota-Sánchez, J. H. y M. C. Bomfim-Patricio. 2010. Seed morphology, polyploidy and the evolutionary history of the epiphytic cactus *Rhipsalis baccifera* (Cactaceae). *Polibotanica*, 29: 107-129.
- Cota-Sánchez, J. H., A. Reyes-Olivas, D. D. Abreu. 2011. Vivipary in the cactus family: a reply to Ortega-Baes et al. evaluation of 25 species from northwestern Argentina. *Journal of Arid Environments*, 30: 1-3.
- Díaz, R. y M. de Viana. 2011. Germinación y supervivencia de semillas de distinto tamaño de *Trichocereus atacamensis* (Phil.) Backeb (Cactaceae). *Huayllu-Bios*, 5: 63-64.
- Dos Santos, D., y M. Yamaguchi. 1979. Seed-sprouting in tomato fruits. *Scientia Horticulturae*, 11: 131-139.
- Drezner, T. D. 2010. Nurse tree canopy shape, the subcanopy distribution of cacti, and facilitation in the Sonoran Desert. *The Journal of the Torrey Botanical Society*, 137(2): 277-286.
- Dubey, A., S. Gupta y T. Singh. 2011. Induced vivipary in *Sesamum indicum* L. by seed borne infection of *Phytophthora parasitica* var. *sesame*. *Indian Journal of Fundamental and Applied Life Sciences*, 1: 185-188.
- Dubrovsky, J. G. 1996. Seed hydration memory in Sonoran Desert cacti and its ecological implication. *American Journal of Botany*, 83: 624-632.
- Dubrovsky, J. G. 1997. Determinate primary-root growth in seedlings of Sonoran Desert Cactaceae; its organization, cellular basis, and ecological significance. *Planta*, 203: 85-92.

- Dubrovsky, J. G. 1998. Discontinuous hydration as a facultative requirement for seed germination in two cactus species of the Sonoran Desert. *Journal of the Torrey Botanical Society*, 125(1): 33-39.
- Dubrovsky, J. G. y L. F. Gómez-Lomelí. 2003. Water deficit accelerates determinate developmental program of the primary root and does not affect lateral root initiation in a Sonoran Desert cactus (*Pachycereus pringlei*, Cactaceae). *American Journal of Botany*, 90: 823-831.
- Eddleman, L. E. 1979. Germination in black greasewood *Sarcobatus vermiculatus* (Hook.) Torr. *Northwest Science*, 53: 289-294.
- Egli, D. B., D. M. TeKrony, J. J. Heitholt y J. Rupe. 2005. Air temperature during seed filling and soybean seed germination and vigor. *Crop Science Society of America*, 45(4): 1329-1335.
- Elmqvist, T. y Cox, P. A. 1996. The evolution of vivipary in flowering plants. *Oikos*, 77: 3-9.
- Faria, J. M. R. 2006. Desiccation tolerance and sensitivity in *Medicago trunculata* and *Inga vera* seeds. PhD thesis, Wageningen University.
- Farnsworth, E. J y J. M. Farrant. 1998. Reductions in abscisic acid are linked with viviparous reproduction in mangroves. *American Journal Botany*, 85: 760-769.
- Farnsworth, E. 2000. The ecology and physiology of viviparous and recalcitrant seeds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31: 107-138.
- Farnsworth, E. 2004. Hormones and shifting ecology throughout plant development. *Ecology*, 85(1): 5-15.
- Farwell, A. J., M. P. W. Farina y P. Channon. 1991. Soil acidity effects on premature germination in immature maize grain. *Developments in plant and soil sciences*, 45: 355-361.
- Felger, R. S. y M. B. Moser. 1974. Columnar cacti in Seri Indian culture. *The kiva*, 39: 257-275.
- Fenner, M. y K. Thompson. 2005. *The ecology of seeds*. Cambridge University press. New York, EU.1-250 pp.
- Finch-Savage, W. E. y G. Leubner-Metzger. 2006. Seed dormancy and the control of germination. *New Phytologist*, 171: 501-523.
- Fleming, T. H. 2006. Reproductive consequences of early flowering in organ pipe cactus, *Stenocereus thurberi*. *International Journal of Plant Sciences*, 167: 473-481.

- Flores, J. y O. Briones. 2001. Plant life-form and germination in a Mexican inter-tropical desert: effects of soil water potential and temperature. *Journal of Arid Environments*, 47: 485-497.
- Flores, J., O. Briones, A. Flores y S. Sánchez-Colón. 2004. Effect of predation and solar exposure on the emergence and survival of desert seedlings of contrasting life-forms. *Journal of Arid Environments*, 58: 1-18.
- Flores, E. M y E. M. Engleman. 1976. Apuntes sobre anatomía y morfología de las semillas de cactáceas. I. Desarrollo y estructura. *Revista de Biología Tropical*, 24(2): 199-227.
- Flores-Martínez A., G. I. Manzanero M., M. Rojas-Aréchiga, M. C. Mandujano, J. Golubov. 2008. Seed age germination responses and seedling survival of an endangered cactus that inhabits cliffs. *Natural Areas Journal*, 28(1): 51-57.
- Fountain, D. W. y H. A. Outred. 1990. Seed development in *Phaseolus vulgaris* L. cv seminole: II. Precocious germination in late maturation. *Plant Physiology*, 93: 1089-1093.
- Franchi, G. G., B. Piotto, M. Nepi, C. C. Baskin, J. M. Baskin y E. Pacini. 2011. *Journal of Experimental Botany*, 62: 5267-5281.
- Franco, A. C. y P. S. Nobel. 1989. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology*, 77(3): 870-886.
- Fuentes-Mayo, V. 2012. Atributos demográficos y biología reproductiva de *Coryphanta cornifera* y *Stenocactus anfractuosus* con fines de conservación. Tesis de doctorado. Colegio de Postgraduados, Texcoco, Estado de México, México. 105 pp.
- García-Moya, E. y C. M. McKell. 1970. Contribution of shrubs to the nitrogen economy of a desert-wash plant community. *Ecology*, 51(1): 81-88.
- Godínez-Álvarez, H., T. Valverde y P. Ortega-Báez. 2003. Demographic trends in the Cactaceae. *The Botanical Review*, 69: 173-203.
- González-Cruz, I. 2006. Desarrollo y aplicación de procesos tecnológicos para la elaboración de conservas a base de pitaya (*Stenocereus* spp.) de la region mixteca. Tesis de licenciatura. Universidad Tecnológica de la Mixteca, Oaxaca. 71 pp.
- Gordon, A. G. 1970. Premature germination in cereal grains. *Canadian Journal of Plant Science*, 50: 191-194.
- Gorenzel, W. P. y T. P. Salmon. 2008. Bird hazing manual. Techniques and strategies for dispersing birds from spill sites. Department of Wildlife, Fish, and Conservation Biology. University of California, Davis, 102 pp.

- Guimarães-Marchi, M. N. 2012. Micropropagação e concervação de *Discocactus zehntneri*, *Pilosocereus gounellei* e *Stephanocereus luetzelburgii*, cactos nativos da Chapada Diamantina, Bahia, Brasil. Dissertação Mestre em Recursos Genéticos Vegetais. Universidade estadual de Feira de Santana. Feira de Santana Brasil. 96 pp.
- Gutterman, Y. 2000. Maternal effects on seeds during development. In: M. Fenner (ed.), *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*, 2nd edition, pp. 59-84: CAB International.
- Guzmán, U., S. Arias y P. Dávila. 2007. Catálogo de autoridades taxonómicas de las cactáceas (Cactaceae: Magnoliopsida) de México. Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM. Base de datos SNIB-CONABIO, proyectos Q045 y AS021. México.
- Hampton, J. G., B. Boelt, M. P. Rolston, y T. G. Chastain. 2013. Effects of elevated CO₂ and temperature on seed quality. *Journal of Agricultural Science*, 151:154-162.
- Han, S.Y., N. Kitahata, K. Sekimata, T. Saito, M. Kobayashi, K. Nakashima, K. Yamaguchi-Shinozaki, K. Shinozaki, S. Yoshida y T. Asami. 2004. A novel inhibitor of 9-cis-epoxycarotenoid dioxygenase in abscisic acid biosynthesis in higher plants. *Plant Physiology*, 135:1574-1582.
- Hunt, D., N. Taylor, y G. Charles. 2006. *The new cactus lexicon*. DH Books, Milborne Port, U.K. 900 pp.
- Hunter, A. F. y L. W. Aarssen. 1988. Plants helping plants. *Bioscience*, 38: 34-40.
- Ismail, F. A., L. M. C. Nitsch, M. M. C. Wolters-Arts, C. Mariani y J. W. M. Derksen. 2010. Semi-viviparous embryo development and dehydrin expression in the mangrove *Rhizophora mucronata* Lam. *Sexual Plant Reproduction*, 23: 95-103.
- ISTA (International Seed Testing Association). 2003. *Seed Testing International Bulletin*, 126: 1-56.
- Jia, H. F., Y. M. Chai, C. L. Li, D. Lu, J. J. Luo, L. Qin y Y. Y. Shen. 2011. Abscisic acid plays an important role in the regulation of strawberry fruit ripening. *Plant Physiology*, 157: 188-199.
- Joshi, A. C. 1933. A suggested explication of the prevalence of vivipary on the sea-shore. *Journal of Ecology*, 21(1): 209-212.
- Juncosa, A. M. 1982. Developmental morphology of the embryo and seedling of *Rhizophora mangle* L. (Rhizophoraceae). *American Journal of Botany*, 69: 1599-1611.
- Kirkman, T. W. 1996. *Statistics to use*. <http://www.physics.csbsju.edu/stats>. (3 de diciembre 2012).

- Kotak, S., J. Larkindale, U. Lee, P. von Koskull-Döring, E. Vierling y K-D. Scharf. 2007. Complexity of the heat stress response in plants. *Current Opinion in Plant Biology*, 10: 310-316.
- Lambers, H., Stuart Chapin III, L. Pons. 2008. *Plant Physiological Ecology*. Second Edition. New York, USA. 604 pp.
- Lee, J. A. y R. Harper. 1980. Vivipary, a reproductive strategy in response to environmental stress? *Oikos*, 35: 254-265.
- Limberk, J. y M. Ulrychová. 1972. Vivipary in fruits of tomato plants infected with a mycoplasma disease-potato Witches'Broom. *Journal of Phytopathology*, 73: 227-234.
- Lira, F. 2006. Estado de conservación de las subpoblaciones de *Eriosyce aspillagae* (Sohrens.) Katt.. en su localidad tipo: un enfoque exploratorio. *Chloris Chilensis, Revista Chilena de Flora y Vegetación*. Año 9, No 1. URL: <http://www.chlorischile.cl>. Accesado 20 de Junio 2013.
- Lombardi, J. A. 1993. Vivipary in *Rhipsalis pilocarpa* Löfgren (Cactaceae). *Ciencia e Cultura*, 45: 407.
- López, B. R., Y. Bashan, M. Bacilio, y G. De la Cruz-Agüero. 2009. Rock-colonizing plant: abundance of the endemic cactus *Mammillaria fraileana* related to rock type in Southern Sonoran desert. *Plant Ecology*, 201: 575-588.
- López-Spahr, D., M. A. Zapater-Cano y P. Ortega-Baes. 2011. Viviparidad en *Inga saltensis* (Leguminosae). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica (Supl.)*, 46: 105.
- Loza-Cornejo S., L. López-Mata y T. Terrazas. 2008. Morphological seed traits and germination of six species of *Pachycereeeeae* (Cactaceae). *Journal of the Professional Association for Cactus Development*, 10: 71-84.
- Magnitskiy, S. V. y G. A. Plaza. 2007. Fisiología de semillas recalcitrantes de árboles tropicales. *Agronomía Colombiana*, 25: 96-103.
- Mandujano, M. C., A. Flores-Martínez, J. Golubov y E. Ezcurra. 2002. Spatial distribution of three globose cacti in relation to different nurse-plant canopies and bare areas. *The Southwestern Naturalist*, 47(2): 162-168.
- Marrush, M., M. Yamaguchi y M. E. Saltveit. 1998. Effect of potassium nutrition during Bell Pepper seed development on vivipary and endogenous levels of abscisic acid (ABA). *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 123: 925-930.
- Matilla, A. J., y M. A. Matilla-Vázquez. 2008. Involvement of ethylene in seed physiology. *Plant Science*, 175: 87-97.

- McDonough, W. T. 1964. Germination responses of *Carnegiea gigantea* and *Lemaireocereus thurberi*. *Ecology*, 45(1): 155-159.
- Mei, Z., Y. Bing y L. Ping. 2009. The role of ABA in triggering ethylene biosynthesis and ripening of tomato fruit. *Journal of Experimental Botany*, 60: 1579-1588.
- Méndez, M., A. Dorantes, G. Dzib, J. Argáez y R. Durán. 2006. Germinación y establecimiento de plántulas de *Pterocereus gaumeri*, una cactácea columnar, rara y endémica de Yucatán, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 79: 33-41.
- Miquelajauregui, Y. y T. Valverde. 2010. Survival and early growth of two congeneric cacti that differ in their level of rarity. *Journal of Arid Environments*, 74: 1624-1631.
- Mitich, L. W. 1964. North Dakota native cacti. *Cactus and Succulent Journal (U.S.)*, 36: 42-44.
- Morris, C. F. y G. M. Paulsen. 1985. Preharvest sprouting of hard winter wheat as affected by nitrogen nutrition. *Crop Science*, 25: 1028-1031.
- Munguía-Rosas, M. A. y V. J. Sosa. 2008. Nurse plants vs. nurse objects: effects of woody plants and rocky cavities on the reclitment of the *Pilosocereus leucocephalus* columnar cactus. *Annals of Botany*, 101: 175-185.
- Muro-Pérez G., E. Jurado, J. Flores, J. Sánchez-Salas, J. García-Pérez y E. Estrada. 2012. Positive effects of native shrubs on three specially protected cacti species in Durango, México. *Plant Species Biology*, 27: 53-58.
- Nobel, P. S. 1980. Morphology, surface temperatures, and northern limits of columnar cacti in the Sonoran Desert. *Ecology*, 61(1): 1-7.
- Nolasco, H; F. Vega-Villasante y A. Diaz-Rondero. 1997. Seed germination of *Stenocereus thurberi* (Cactaceae) under different solar irradiation levels. *Journal of Arid Environments*, 36: 123-132.
- Norden, N., M. I. Daws, C. Antoine, M. A. Gonzalez, N. C. Garwood y J. Chave. 2009. The relationship between seed mass and mean time to germination for 1037 tree species across five tropical forests. *Functional Ecology*, 23: 203-210.
- Ortega-Nieblas, M.; F. Molina-Freaner; M. del R. Robles-Burgueño y L. Vázquez-Moreno. 2001. Proximate composition, protein quality and oil composition in seeds of columnar cacti from the Sonoran Desert. *Journal of Food Composition and Analysis*, 14: 575-584.
- Parker, K. C. 1987a. Site-related demographic patterns of Organ Pipe Cactus populations in Southern Arizona. *Bulletin of The Torrey Botanical Club*, 142: 149-155.

- Parker, K. C. 1987b. Seedcrop characteristics and minimum reproductive size of organ pipe cactus (*Stenocereus thurberi*) in southern Arizona. *Madroño*, 34: 4294-4303.
- Parker, K. C. 1988a. Environmental relationships and vegetation associates of columnar cacti in the northern Sonoran Desert. *Plant Ecology*, 78: 125-140.
- Parker, K. C. 1988b. Growth rates of *Stenocereus thurberi* and *Lophocereus schottii* in Southern Arizona. *Botanical Gazette*, 149: 335-346.
- Parker, K. C. 1991. Topography, substrate, and vegetation patterns in the northern Sonoran Desert. *Journal of Biogeography*, 18: 151-163.
- Parker, K. C. 1993. Climatic effects on regeneration trends for two columnar cacti in the Northern Sonoran Desert. *Annals of the Association of American Geographers*, 83(3): 453-474.
- Parsons, R. F. 2012. Incidence and ecology of very fast germination. *Seed Science Research*, 22: 161-167.
- Pérez-González, S. B. 2009. Reproducción vivípara de *Stenocereus thurberi* y *Stenocereus alamosensis* (Cactaceae) en ambientes naturales del noroeste de México. Tesis de licenciatura. Universidad autónoma de Sinaloa, Escuela Superior de Agricultura del Valle del Fuerte. Juan José Ríos, Ahome Sinaloa 78pp.
- Peters, E. M., C. Martorell y E. Ezcurra. 2008. Nurse rocks are more important than nurse plants in determining the distribution and establishment of globose cacti (*Mammillaria*) in the Tehuacán Valley, Mexico. *Journal of Arid Environments*, 72: 593-601.
- Pimienta-Barrios E. y P. S. Nobel. 1994. Pitaya (*Stenocereus* spp., Cactaceae): an ancient and modern fruit crop of Mexico. *Economic Botany*, 48: 76-83.
- Pimienta-Barrios, E., y P. S. Nobel. 1998. Vegetative, reproductive, and physiological adaptations to aridity of pitayo (*Stenocereus queretaroensis*, Cactaceae). *Economic Botany*, 52: 401-411.
- Prieto, I., Padilla F. M., C. Armas y I. Pugnaire. 2011. The role of hydraulic lift on seedling establishment under a nurse plant species in a semi-arid environment. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 13: 181-187.
- Pritchard, H. W., M. I. Daws, B. J. Fletcher, C. S. Gaméné, H. P. Msanga y W. Omondi. 2004. Ecological correlates of seed desiccation tolerance in tropical African dryland trees. *American Journal of Botany*, 91: 863-870.
- Raghavan, V. 2002. Induction of vivipary in *Arabidopsis* by silique culture: implications for seed dormancy and germination. *American Journal of Botany*, 89(5): 766-776.

- Rebaza, G. 2010. Viviparidad en seis especies de cactáceas de la costa Peruana. Resumen. XIII Congreso Nacional de Botánica. 183 pp.
- Ren, C., y J. D. Bewley. 1998. Seed development, testa structure and precocious germination of Chinese cabbage (*Brassica rapa* subsp. *pekinensis*). *Seed Science Research*, 8: 385-398.
- Reyes-Olivas, A. 2001. Asociación de Cactáceas con arbustos en el desierto costero de Topolobampo, Sinaloa. Universidad de Occidente. Informe final SNIB-CONABIO proyecto No R217.
- Reyes-Olivas, A. 2002. Patrones espaciales de cactáceas en el desierto costero de Topolobampo. Tesis de doctorado. Colegio de Postgraduados, Montecillo, Estado de México, 184pp.
- Reyes-Olivas A., García-Moya E. y López-Mata L. 2002. Cacti-shrub interactions in the coastal desert of northern Sinaloa, Mexico. *Journal of Arid Environments*, 52: 431-445.
- Reyes-Olivas, A. 2006. Cactáceas protegidas por piedras en una isla del desierto costero de Topolobampo. *Multi-Ciencia*, 2: 16-26.
- Reyes-Olivas A., J. H. Cota-Sánchez, S. B. Pérez-González, B. H. Sánchez-Soto, J. R. Villegas-Cota y P. Casillas-Álvarez. 2010. Viviparidad de *Stenocereus alamosensis* (Cactaceae) en un gradiente hídrico-salino. *En: X Congreso Latinoamericano de Botánica*, 4-10 de Octubre. La Serena, Chile.
- Reyes-Olivas, A.; J. H. Cota-Sánchez, J. L. Aragón-Gastélum, B. Sánchez-Soto y P. Casillas-Álvarez. 2012. Germinación precoz de *Ferocactus herrerae* J.G. Ortega en jardines experimentales, pp. 31-36. *En: La investigación científica, tecnológica y social en la UAS (PROFAPI 2007)*. Editorial Pandora, Guadalajara Jalisco.
- Richards, J. H y M. M. Caldwell. 1987. Hydraulic Lift: substantial nocturnal water transport between soil layers by *Artemisia tridentata* roots. *Oecologia*, 73(4): 486-489.
- Roach, D. A. y R. D. Wulff. 1987. Maternal effects in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18: 209-235.
- Rodríguez, M. V., M. Margineda, J. F. Gonzalez-Martin, P. Insausti y R. L. Benech-Arnold. 2001. Predicting preharvest sprouting susceptibility in barley: a model based on temperature during grain filling. *Agronomy Journal*, 93: 1071-1079.
- Rojas-Aréchiga, M. y C. Vázquez-Yanes. 2000. Cactus seed germination: a review. *Journal of Arid Environments*, 44: 85-104
- Rojas-Aréchiga M. y Mandujano-Sánchez M. C. 2009. Nuevo registro de semillas vivíparas en dos especies de cactáceas. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*, 54(4): 123-127.

- Rojas-Sandoval J. y E. Melendez-Ackerman. 2012. Factors affecting establishment success of the endangered Caribbean cactus *Harrisia portoricensis* (Cactaceae). *Revista de Biología Tropical*, 60(2): 867-879.
- Sánchez-Salas J., J. Flores y E. Martínez-García. 2006. Efecto del tamaño de la semilla en la germinación de *Astrophytum myriostigma* Lemaire. (Cactaceae), especie amenazada de extinción. *Interciencia*, 31(5): 371-375.
- Sánchez-Soto, Bardo H.; Edmundo García-Moya, Teresa Terrazas y Álvaro Reyes-Olivas. 2005. Efecto de la hidratación discontinua sobre la germinación de tres cactáceas del desierto costero de Topolobampo, Ahome, Sinaloa. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*, 50: 4-14.
- Sánchez-Soto, B., Á. Reyes-Olivas, E. García-Moya y T. Terrazas. 2010. Germinación de tres cactáceas que habitan la región costera del Noroeste de México. *Interciencia*, 35(4): 299-305.
- SAS, Institute. 2002. Software Version 9.1 of the SAS System for Windows. SAS Institute Inc., Cary, NC., USA.
- Sautu, A., J. Baskin, C. Baskin, J. Deago y R. Condit. 2007. Classification and ecological relationships of seed dormancy in a seasonal moist tropical forest, Panama, Central America. *Seed Science Research*, 17: 127-140.
- Schauss, A. G. 2010. Emerging knowledge of the bioactivity of foods in the diets of indigenous North Americans, pp. 71-84. *En*: R. R. Watson y V. R. Preedy (eds.). *Bioactive foods in promoting health: fruits and vegetables*. Boston, Academic Press Elsevier, 760 pp.
- Shetty, A. A., M. K. Rana, S. P. Preetham. 2011. Cactus: a medicinal food. *Journal of Food Science and Technology*. 1-7.
- Simao, E., A. T. Nakamura y M. Takaki. 2010. The germination of seeds of *Epiphyllum phyllanthus* (L.) Haw. (Cactaceae) is controlled by phytochrome and by nonphytochrome related process. *Biota Neotrópica*, 10(1): 115-119.
- SMN, 2012. (Servicio Meteorológico Nacional Mexicano). Datos normales climatológicos por estación meteorológica. Servicio meteorológico nacional, SEMARNAT-CONAGUA (Consultado el 21 de noviembre 2012 en <http://smn.cna.gob.mx/>).
- Stokes, M. E., C. S. Davis y G. G. Koch. 2000. *Categorical Data Analysis Using the SAS System*, 2nd ed. SAS Institute, Cary, NC 626 p.
- Suzán H., Nabhan G., Patten D.T. 1994. Nurse plant and floral biology of a rare night blooming cereus, *Peniocereus striatus* (Brandege) F. Buxbaum. *Conservation Biology*, 8(2): 461-470.

- Suzán-Azpiri, H. y V. J. Sosa. 2006. Comparative performance of the giant cardon cactus (*Pachycereus pringlei*) seedlings under two leguminous nurse plant species. *Journal of Arid Environments*, 65: 351-362.
- Tweddle, J. C., Dickie, J. B., Baskin, C. C. y Baskin, J. M. 2003. Ecological aspects of seed desiccation sensitivity. *Journal of Ecology*, 91: 294-304.
- Valiente-Banuet A. y Ezcurra E. 1991. Shade as a cause of the Association between the Cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa Luisana* in the Tehuaca Valley, Mexico. *Journal of Ecology*, 79: 961-971.
- Valiente-Banuet, A. 2002. Vulnerabilidad de los sistemas de polinización de cactáceas columnares de México. *Revista Chilena de Historia Natural*, 75: 99-104.
- Vargas-Simón G., de la O-de la O K. y Pire R. 2004. Correlación entre las características morfológicas del fruto y las semillas del cuijinicuil (*Inga jinicuil* Schtdl. & Cham. Ex. G. Don). *Interamerican Society for Tropical Horticulture*, 48: 43-44.
- Vargas-Simón G., Pire R. y de la O-de la O K. 2009. Efecto de la longitud radicular al momento del trasplante sobre el crecimiento vegetativo de cuijinicuil (*Inga jinicuil* Schtdl, & Cham. Ex. Ge. Don) en invernadero. *Agrociencia*, 43(6): 603-608.
- Vázquez-Yanes, C. y A. Orozco-Segovia. 1984. Ecophysiology of seed germination in the tropical humid forests of the world: a review. *Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics* (eds E. Medina, H. A. Mooney y C. Vázquez-Yanes), pp. 37-50. Dr W. Junk Publishers, The Hague.
- Vázquez-Yanes, C., A. Orozco-Segovia y M. E. Sánchez-Coronado. 1999. Recalcitrance among the seeds of the woody plants growing at the northern limit of the tropical rain forest in the American continent. *IUFRO Seed Symposium 1998. Recalcitrant Seeds. Proceedings of the Conference* (eds. M. Marzalina, K. C. Khoo, N. Jayanthi, F. Y. Tsan y B. Krishnapillay), pp. 329-334. Forest Research Institute of Malaysia, Kuala Lumpur.
- Wan, X. R. y L. Li. 2006. Regulation of ABA level and water-stress tolerance of *Arabidopsis* by ectopic expression of a peanut 9-cis-epoxycarotenoid dioxygenase gene. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 347: 1030-1038.
- Wang, Y., Mooper S. y K. H. Hasenstein. 2001. Effects of salinity on endogenous ABA, IAA, JA, and SA in *Iris hexagona*. *Journal of Chemical Ecology*, 27(2): 327-342.
- Waser, N. M., L. A. Real. 1979. Effective mutualism between sequentially flowering plant species. *Nature*, 281: 670-672.

- Wied, A. y C. Galen. 1998. Plant parental care: conspecific nurse effects in *Frasera speciosa* and *Cirsium scopulorum*. *Ecology*, 79: 1657-1668.
- Wolf, B. O. y C. Martínez del Río. 2003. How important are columnar cacti as source of water and nutrients for desert consumers? A review. *Isotopes Environmental Health Studies*, 39: 53-67.
- Woodward, D. 2006. Research & Conservation Report. *Cactus and Succulent Journal*, 78(1): 4-5.
- Yang, X., H. W. Pritchard y H. Nolasco. 2003. Effects of temperature on seed germination in six species of Mexican Cactaceae. In: Smith, R. D., Dickie J. B., Linington S. H, Pritchard H. W y Probert R. J. (eds). *Seed Conservation: turning science into practice*. The Royal Botanical Gardens. 575-588 pp.
- Yeaton, R. I., E. Layendecker, K. S. Sly y R. Eckert. 1983. Microhabitat differences between *Opuntia parryi* and *O. littoralis* (Cactaceae) in the Mixed Chaparral-Inland Coastal sage Association. *The Southwestern Naturalist*, 28(2): 215-220.
- Yetman, D. 2005. Pitayas and the people who use them. The University of Arizona, Southwest Center (<http://uanews.org/story/>). Consultada 28/11/2012.
- Zinn, K. E., M. Tunc-Ozdemir and J. F. Harper. 2010. Temperature stress and plant sexual reproduction: uncovering the weakest links. *Journal of Experimental Botany*, 61(7): 1959-1968.
- Zúñiga, B., G. Malda y Suzán. 2005. Interacciones planta-nodrizo en *Lophophora diffusa* (Cactaceae) en un Desierto subtropical de México. *Biotropica*, 37(3): 351-356.