



Germinación diferencial asociada con viviparidad facultativa en *Stenocereus thurberi* (Cactaceae): correlaciones climáticas en poblaciones marginales de Sinaloa, México

Differential germination associated with facultative vivipary in *Stenocereus thurberi* (Cactaceae): climatic correlations in marginal populations in Sinaloa, Mexico

Pedro Casillas-Álvarez¹ , Álvaro Reyes-Olivas^{1,3} , Bardo Heleodoro Sánchez-Soto¹ , Edmundo García-Moya² , Gabriel Antonio Lugo-García¹ , Ramón Marcos Soto-Hernández²

RESUMEN:

- 1 Universidad Autónoma de Sinaloa, Colegio de Ciencias Agropecuarias, Facultad de Agricultura del Valle del Fuerte, Calle 16 y Avenida Japaraquí, 8110 Juan José Ríos, Ahome, Sinaloa, México.
2 Colegio de Postgraduados, Montecillo, Texcoco, Estado de México, México.
3 Autor para la correspondencia: alreo.uas@gmail.com

Antecedentes y Objetivos: La germinación precoz (vivípara) de semillas en frutos de *Stenocereus thurberi* se ha correlacionado con mayor velocidad de germinación de las semillas remanentes. Esta investigación compara la germinación de cinco poblaciones de Sinaloa, México, para determinar: 1) si existe un patrón asociado con la germinación precoz de las semillas y 2) cuánto contribuye el fenómeno vivíparo a la germinación, dada la variación entre frutos, individuos y poblaciones de esta especie.

Métodos: Se revisó el nivel de viviparidad de 194 plantas y se separaron las semillas en cuatro probables fuentes de varianza: poblaciones, categorías reproductivas (VV: vivíparas y NV: no vivíparas), plantas dentro de categorías y frutos dentro de plantas. Las respuestas de germinación final (PGF), tiempo medio (TMG), velocidad (VG) y sincronía de germinación (SG) se evaluaron en bloques al azar con tres repeticiones, en unidades experimentales de 25 semillas. Los datos se analizaron con ANOVA's jerárquicos bajo un modelo lineal mixto.

Resultados clave: Las categorías reproductivas explicaron 5-11% de la varianza y mostraron diferencias significativas a favor de las vivíparas, con PGF de 35 vs 19% y 91 vs 72%, VG de 1.5 vs 0.5 y 7.9 vs 5.4 semillas/día, y SG de 0.3 vs 0.1, 0.7 vs 0.5 y 0.8 vs 0.6. Las poblaciones de Buenavista y Tosalibampo tuvieron mayor porcentaje, velocidad y sincronía de germinación (prueba t de Student, $P < 0.05$) que las otras poblaciones.

Conclusiones: Existe un patrón de germinación asociado con viviparidad en *S. thurberi*. La varianza asociada con esta condición depende del ambiente de maduración y germinación de las semillas. Los fenotipos vivíparos germinaron con mayor vigor que los no vivíparos, mostrando potencial para apoyar la incorporación de individuos y el crecimiento de la población en condiciones de estrés hídrico y salino.

Palabras clave: análisis anidado, efectos maternos, germinación precoz, gradiente climático.

Citar como:

Casillas-Álvarez, P., Á. Reyes-Olivas, B. H. Sánchez-Soto, E. García-Moya, G. A. Lugo-García y R. M. Soto-Hernández. 2018. Germinación diferencial asociada con viviparidad facultativa en *Stenocereus thurberi* (Cactaceae): correlaciones climáticas en poblaciones marginales de Sinaloa, México. Acta Botanica Mexicana 123: 51-66. DOI: <http://dx.doi.org/10.21829/abm123.2018.1250>

Recibido: 29 de mayo de 2017.
Revisado: 30 de agosto de 2017.
Aceptado: 26 de octubre de 2017.
Primero en línea: 6 de febrero de 2018.
Publicado: 1 de abril de 2018.

DOI:
<http://dx.doi.org/10.21829/abm123.2018.1250>

ABSTRACT:

Background and Aims: Precocious (viviparous) seed germination in fruits of *Stenocereus thurberi* has been correlated with higher germination rate of the remaining seeds. This study compares the germination of five populations from Sinaloa, Mexico, to determine: 1) whether there is a pattern associated with precocious seed germination and, 2) how much the viviparous phenomenon accounts for germination compared to variation between fruits, individuals and populations of the cactus.

Methods: The incidence of vivipary was recorded in 194 plants, and seeds were separated into four putative sources of variance: populations, reproductive categories (VV: viviparous, NV: non-viviparous), individuals within categories and fruits within individuals. The seed germination response in percentage (PGF), mean time (TMG), rate (VG), and synchrony of germination (SG) was evaluated under a randomized complete blocks scheme with three replicates, in experimental units of 25 seeds. Data were analyzed with hierarchical ANOVAs for a linear mixed model.

Key results: Reproductive categories accounted for 5-11% of variance and showed significant differences in favor of viviparous phenotypes, with PGF of 35 vs 19% and 91 vs 72%, VG of 1.5 vs 0.5 and 7.9 vs 5.4 seeds/day, and SG of 0.3 vs 0.1, 0.7 vs 0.5 and 0.8 vs 0.6. Buenavista and Tosalibampo populations showed higher percentage, rate and synchrony of germination than the other populations ($P < 0.05$, Student t-test).

Conclusions: There is a seed germination pattern associated to vivipary in *S. thurberi*. The variance accounted by this condition depends on the environment in which seed maturation and germination occur. The seeds from viviparous phenotypes showed higher germination vigor than seeds from non-viviparous plants, revealing potential for seedling recruitment and population growth under drought and salinity stress.

Key words: climatic gradient, maternal effect, nested analysis, precocious germination.

INTRODUCCIÓN

La latencia es una adaptación que impide la germinación en condiciones ambientales favorables, contribuyendo así a la dispersión de las semillas y el establecimiento de las plántulas lejos de los progenitores (Hilhorst, 2011). En contraste, la germinación precoz (vivípara) implica que la semilla carece de latencia, ya que el embrión crece sin interrupción y emerge a través de la testa antes de la abscisión del fruto; esta situación limitaría la dispersión y favorecería el nodricismo coespecífico, una forma de protección materna de las plántulas después de su liberación (Elmqvist y Cox, 1996; Cota-Sánchez y Abreu, 2007).

Stenocereus thurberi (Engelm.) Buxb., una cactácea del Desierto Sonorense con distribución marginal en los matorrales costeros y bosques secos de Sinaloa, México, tiene semillas bifuncionales. Una pequeña proporción, usualmente menor de 10% de las 1500-1900 semillas de cada fruto, germina precozmente sin perforar el pericarpio (son criptovivíparas). Las semillas restantes permanecen intactas y germinan después de que son liberadas. Esta característica se ha documentado en más de 50 especies de cactus, pero no se ha estudiado suficientemente su importancia en la germinación e incorporación de nuevos individuos (Cota-Sánchez y Abreu, 2007; Cota-Sánchez et al., 2007; Cota-Sánchez et al., 2011; Pérez-González et al., 2015).

La “pitaya dulce”, como se conoce localmente a *S. thurberi*, es una de las cactáceas en las cuáles se ha estudiado repetidamente la germinación, mostrando cierta variación en los resultados experimentales (McDonough, 1964; Dubrovsky, 1996; Nolasco et al., 1997; Yang et al., 2003; Sánchez-Soto et al., 2010; Pérez-González et al., 2015). Los porcentajes varían entre 66 y 97%, y los t_{50} (tiempos medios de germinación) entre dos y seis días, a una temperatura de 25-30 °C y fotoperiodo de 12 h con luz fluorescente. Numerosos factores podrían contribuir en esta variación, probablemente el ambiente local y la edad de la planta madre, el tiempo de colecta, o el tiempo de almacenamiento previo a los experimentos; un factor adicional sería el nivel de viviparidad, advertido por Co-

ta-Sánchez et al. (2007) en las poblaciones del norte de Sinaloa, México.

El ambiente de la planta madre, junto con el genotipo o conjunto de genes heredados, son los factores más importantes que controlan la variación en la germinación de la progenie (Baskin y Baskin, 2014). Los efectos ambientales directos y maternos durante el desarrollo de las semillas se han documentado en un gran número de angiospermas (Fenner y Thompson, 2005). La contribución materna es por transferencia de organelos celulares y tejidos como el endospermo y la testa de la semilla (Baskin y Baskin, 2014). La temperatura, uno de los factores maternos más estudiados, es percibida directamente por el cigoto o a través de la planta madre; en este último caso, las señales térmicas son “memorizadas” en la fase vegetativa o reproductiva, y luego transmitidas a la progenie durante la maduración de las semillas (Penfield y MacGregor, 2016).

En *S. thurberi*, las semillas recuperadas de frutos con viviparidad han mostrado mayor rapidez de germinación y establecimiento; sin embargo, existe amplia variación en la respuesta, posiblemente asociada con factores ecológicos diferentes de los que causan precocidad en la germinación (Pérez-González et al., 2015). Se desconoce si la rapidez de germinación es recurrente en otras poblaciones y qué factores pueden contribuir en su predicción.

El objetivo de esta investigación es comparar la germinación entre y dentro de varias poblaciones de *S. thurberi* con diferentes niveles de viviparidad para determinar: 1) si existe un patrón de germinación asociado con la germinación precoz de las semillas y 2) en qué proporción contribuye el fenómeno vivíparo a la germinación de las semillas remanentes, comparada con la variación a nivel de las poblaciones, plantas y frutos de la cactácea. La hipótesis es que la viviparidad confiere ventajas a la progenie de *S. thurberi*, otorgándole capacidades diferentes en germinación y supervivencia, las cuales pueden manifestarse en condiciones ambientales que aún no se han precisado.



MATERIALES Y MÉTODOS

Colecta de semillas

Se seleccionaron y etiquetaron 194 plantas de cinco poblaciones de *S. thurberi* en el norte de Sinaloa (Fig. 1), distribuidas perpendicularmente a la costa en un gradiente climático de 213 km: 1) Plan de Guadalupe (PG), municipio Ahome (25°41'06"N, 109°50'19"O), precipitación media anual (PMA) de 313 mm, con matorral de dunas costeras; 2) Tosalibampo (TB), municipio Ahome (25°59'24.84"N, 109°7'00"O), PMA de 395 mm, con matorral espinoso; 3) Buenavista (BV), municipio El Fuerte (24°52'32"N, 107°39'17"O), PMA de 462 mm, con matorral espinoso; 4) San Felipe (SF), municipio El Fuerte (26°31'30.14"N, 108°27'16.13"O), PMA de 623 mm, con bosque caducifolio; 5) Las Cruces (LC), municipio Choix (26°14'00"N, 108°50'0.25"O), PMA de 825 mm, con bosque caducifolio. De mayo a septiembre de 2014 se colocaron registradores de precipitación y temperatura WatchDog 1000 Series (Spectrum Technologies, Aurora, EUA) en las cinco localidades, programados para almacenar datos cada hora.

Los frutos se colectaron mensualmente en cada población y se revisaron en el laboratorio para buscar evidencias de viviparidad. Las plantas se clasificaron en dos grupos, vivíparas (VV) y no vivíparas (NV), en función del hallazgo de embriones y plántulas parcial o totalmente visibles a través de la testa. Las semillas intactas, recuperadas de ambas categorías de plantas, se lavaron y conservaron embolsadas con sus datos de identidad (población, planta y fruto), hasta que fueron requeridas en el experimento de germinación.

Experimento de germinación

Para analizar los componentes de varianza se habilitaron como tratamientos experimentales seis individuos de dos categorías reproductivas (VV y NV) de cada población; los de la categoría VV fueron muy heterogéneos en viviparidad, con 3-100% de frutos vivíparos y éstos con 1-231 semillas germinadas precozmente. Los individuos se distribuyeron en bloques al azar con tres repeticiones

(frutos), en bandejas cristalinas VisualPack de 25 × 19 × 9 cm, en arena fina (350 g/caja) tamizada con una malla de 1 mm. Las semillas se sembraron después de dos semanas de cosechadas, 25 por cada unidad experimental, y se regaron cada 3-4 días a saturación (~30% de humedad).

Las condiciones del laboratorio se mantuvieron a temperatura de 25±3 °C y fotoperiodos de 12 h con lámparas fluorescentes de 22 W, controlados por un temporizador. La germinación se registró diariamente hasta que se estabilizó en un término de 10 días. Las variables de respuesta fueron: 1) porcentaje final de germinación (PGF); 2) tiempo medio de germinación (TMG), días transcurridos entre la siembra y 50% de la germinación registrada al final del experimento (Ellis y Roberts, 1980); 3) velocidad de germinación (VG) o número de semillas germinadas por día (Maguire, 1962); 4) sincronía de germinación (SG), de acuerdo con Ranal et al. (2009):

$$SG = \frac{\sum_{i=1}^k C_{ni,2}}{C_{\sum ni,2}}$$

Donde $C_{ni,2}$ es el número de combinaciones dos a dos de las semillas germinadas el i -ésimo día, y $C_{\sum ni,2}$ son las combinaciones dos a dos para el total de semillas germinadas al final del experimento. Estas variables son indicadoras de la energía o vigor de las semillas para germinar, por lo que serán consideradas con mejores indicadores o "mayor vigor" aquellas que poseen mayor PGF, VG y PGF, y menor TMG.

Análisis de datos

Los valores de las variables, excepto la SG, se transformaron para cumplir con el requisito de normalidad. El PGF se corrigió con raíz cuadrada y arco seno:

$$PGF' = \arcsen \left(\frac{PGF}{100} \right)^{0.5}$$

La VG y el TMG se corrigieron con la técnica de Box-Cox:

$$VG' = \frac{(VG^{0.75} - 1)}{0.75}$$

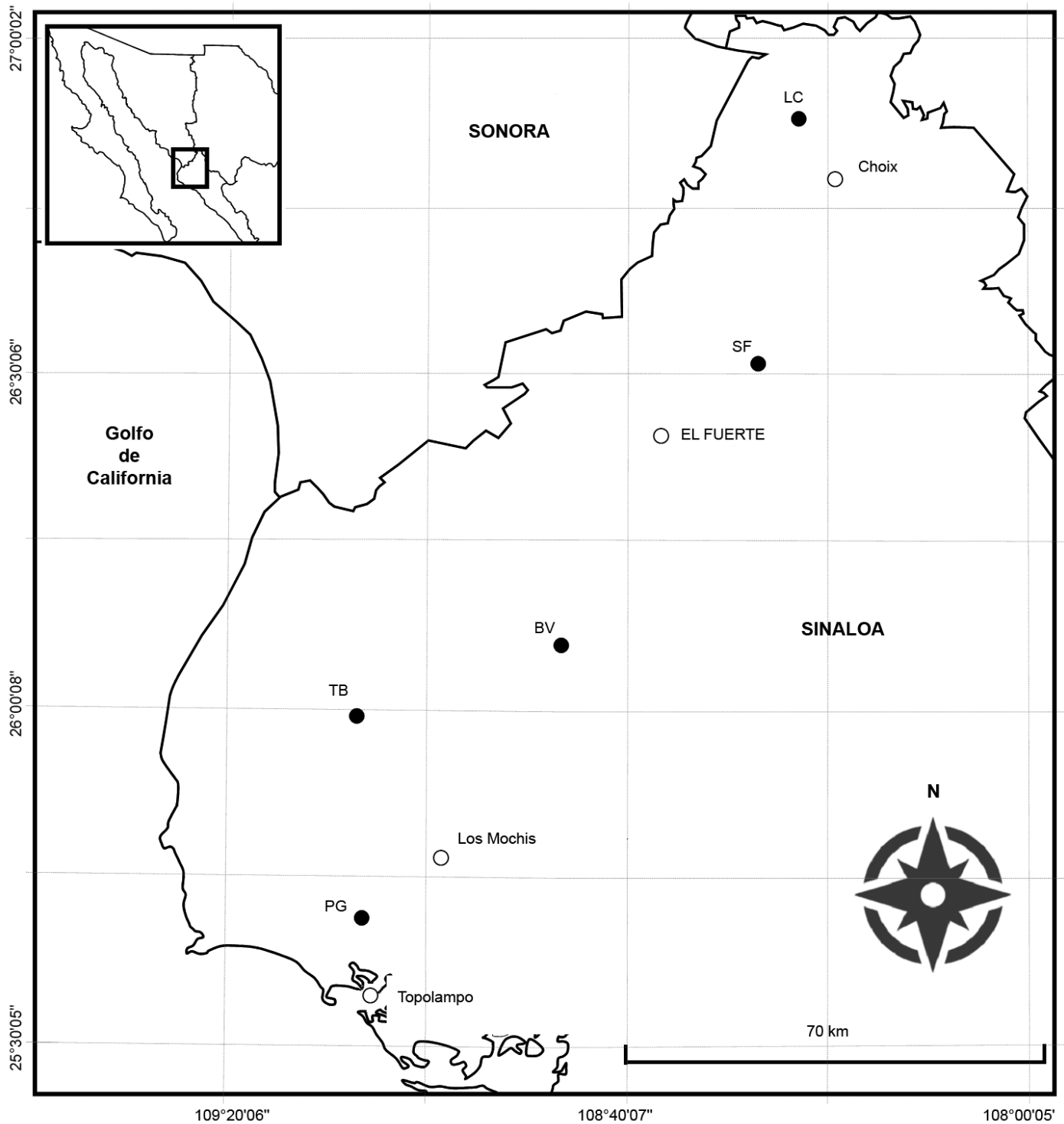


Figura 1: Localización de las poblaciones de estudio (●) y ciudades más próximas (○) en el norte de Sinaloa, México. PG. Plan de Guadalupe, Ahome; TB. Tosalibampo, Ahome; BV. Buenavista, El Fuerte; SF. San Felipe, El Fuerte; LC. Las Cruces, Choix.



$$TMG' = \frac{(TMG^{0.25} - 1)}{-0.25}$$

Los componentes de varianza se determinaron con un ANOVA jerárquico de tres niveles, en el cual se declararon fijos los efectos de poblaciones y categorías reproductivas, y aleatorios los efectos de individuos. El término de error (residual) del modelo describe la variabilidad entre los frutos de cada planta.

Las diferencias entre poblaciones y entre categorías reproductivas se juzgaron mediante contrastes de medias de mínimos cuadrados a 5% de error tipo I, con pruebas t de Student. En ambos análisis, las plantas se consideraron anidadas dentro de tipos reproductivos y éstos dentro de poblaciones. Los datos se analizaron con los procedimientos VARCOMP (método REML) y MIXED del programa estadístico SAS (SAS, 2016).

Las condiciones térmicas de las poblaciones se compararon gráficamente por los grados día (Arnold, 1960) acumulados semanalmente durante el periodo de fructificación, donde:

$$GD = \frac{(T_{min} + T_{max})}{2} \cdot 15$$

Debido al desconocimiento de la temperatura base para el crecimiento y maduración de la semilla, se utilizó la temperatura de 15 °C como indicador para calcular los

GD, considerada crítica para la germinación de *S. thurberi* (McDonough, 1964).

RESULTADOS

Se registró viviparidad en 51.5% de las plantas (n=194) y en 24.6% de los frutos (n=994). La incidencia más baja se registró en Las Cruces con 12.9% de frutos vivíparos, y la más alta en Plan de Guadalupe con 35.7%. Tosalibampo, Buenavista y San Felipe tuvieron porcentajes cercanos al promedio con 20.3-20.8%. Dentro de los frutos vivíparos fue común encontrar una a cinco y excepcionalmente hasta un máximo de 231 semillas germinadas (Cuadro 1). Los frutos colectados maduros, con espinas caedizas al contacto con la pértiga, mostraron viviparidad independientemente del color de la pulpa (Figs. 2A-E).

La precipitación registrada durante el periodo fue de 356 mm en Plan de Guadalupe, 403 mm en Tosalibampo, 503 mm en Buenavista, 855 mm en San Felipe y 810 mm en Las Cruces. Las temperaturas medias diarias oscilaron entre 27 y 34 °C, muy semejantes entre poblaciones, en contraste con las temperaturas máximas, que alcanzaron más de 40 °C durante 15 días en Plan de Guadalupe, 75-90 días en Tosalibampo y Buenavista, y 45 días en San Felipe y Las Cruces. Consecuentemente, las curvas de calor (Fig. 3) mostraron diferentes patrones durante el periodo reproductivo de 2014, con valores más bajos en Plan de Guadalupe, intermedios en

Cuadro 1: Plantas y frutos de *Stenocereus thurberi* (Engelm.) Buxb. en Sinaloa, México, clasificados en dos categorías reproductivas (VV: vivíparos, NV: no-vivíparos). Cerca de la mitad de los individuos reproductivos (51.5%, n=194) tuvieron viviparidad. Los frutos de esta categoría variaron de 13% en Las Cruces hasta 40% en Plan de Guadalupe, generalmente con 1-5 y hasta un máximo de 231 semillas germinadas precozmente por fruto.

Población	Plantas VV/ Plantas NV	Plantas VV (%)	Frutos VV/ Frutos NV	Frutos VV (%)	Semillas precoces
Plan de Guadalupe	37/27	57.8	112/202	35.7	492
Tosalibampo	25/20	55.5	52/198	20.8	90
Las Cruces	8/23	25.8	12/81	12.9	19
San Felipe	11/4	73.3	25/95	20.8	43
Buenavista	19/20	48.7	44/173	20.3	89
Total	100/94	51.5	245/749	24.6	733

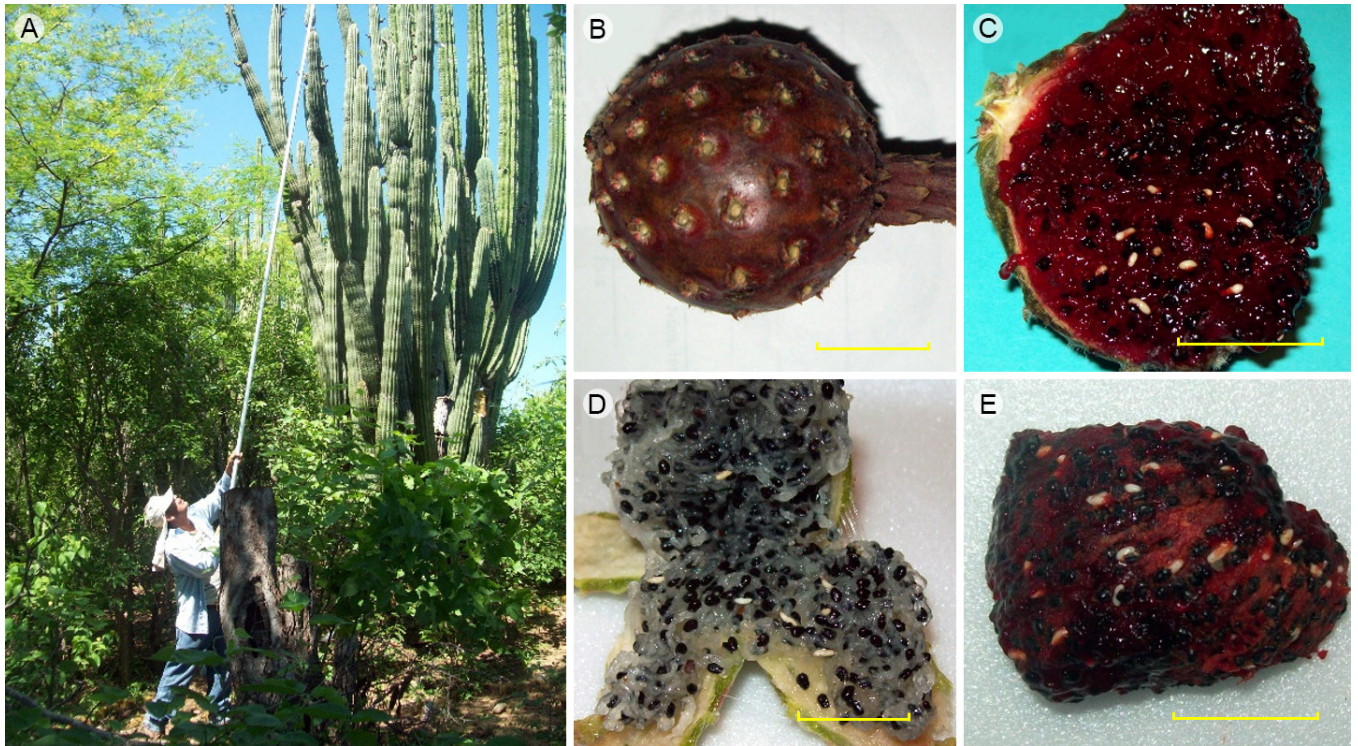


Figura 2: Germinación vivípara en la pitaya dulce, *Stenocereus thurberi* (Engelm.) Buxb. A. colecta de frutos en San Felipe, El Fuerte, Sinaloa; B. fruto sin espinas, como se observa en estado maduro; C-E. frutos de pulpa roja y blanca seccionados, con numerosas semillas germinadas precozmente. Escala en B-E: 2 cm.

San Felipe y Las Cruces y más altos en Tosalibampo y Buenavista.

Las diferencias entre categorías reproductivas y poblaciones contribuyeron de manera significativa en la varianza de las cuatro variables (Prueba F, $P \leq 0.03$; Cuadro 2); las diferencias entre plantas dentro de categorías contribuyeron en la varianza del tiempo medio ($P < 0.001$) y la velocidad de germinación ($P = 0.044$).

Las semillas tuvieron respuestas de germinación diferentes entre categorías reproductivas en cuatro de las cinco poblaciones ($P \leq 0.05$, prueba t-Student), con márgenes de diferencia variables. En Plan de Guadalupe, las semillas del grupo VV germinaron 78% más que las NV (34.5 vs 19.4%, $P < 0.01$), y en San Felipe 26% más que las NV (91.4 vs 72.3, $P < 0.01$; Fig. 4A). El tiempo medio de germinación fue aproximadamente 27% (1.6 días) menor en el grupo VV de Plan de Guadalupe (5.9 vs 7.5, $P < 0.01$) y 18% (0.44 días) menor en

Buenavista (2.2 vs 2.6, $P < 0.05$) (Fig. 4B). La velocidad de germinación fue tres veces mayor en las vivíparas de Plan de Guadalupe (1.5 vs 0.5, $P < 0.01$) y 46% mayor en San Felipe (7.9 vs 5.4, $P < 0.01$; Fig. 4C). Las semillas del grupo VV germinaron con mayor sincronía que las NV, con márgenes de 300% en la población Plan de Guadalupe (0.28 vs 0.09, $P < 0.01$), 28% en Las Cruces (0.68 vs 0.53, $P < 0.05$) y 36% en Buenavista (0.76 vs 0.56, $P < 0.01$; Fig. 4D).

La población Plan de Guadalupe tuvo los valores más bajos de germinación (20.5%), velocidad (0.8 ± 1.2 semillas/día) y sincronía (0.19 ± 0.03), y también el TMG más alto (6.7 ± 1.03 días) que las demás poblaciones (Cuadro 3). Los valores más altos se registraron en Buenavista y Tosalibampo, con PGF de 99.1 ± 10.4 y $99.2 \pm 12.2\%$, VG de 10.5 ± 1.3 y 8.3 ± 1.3 semillas/día, y SG de 0.66 ± 0.04 y 0.86 ± 0.05 ; el TMG más bajo se presentó en Buenavista con 2.4 ± 1.03 días.

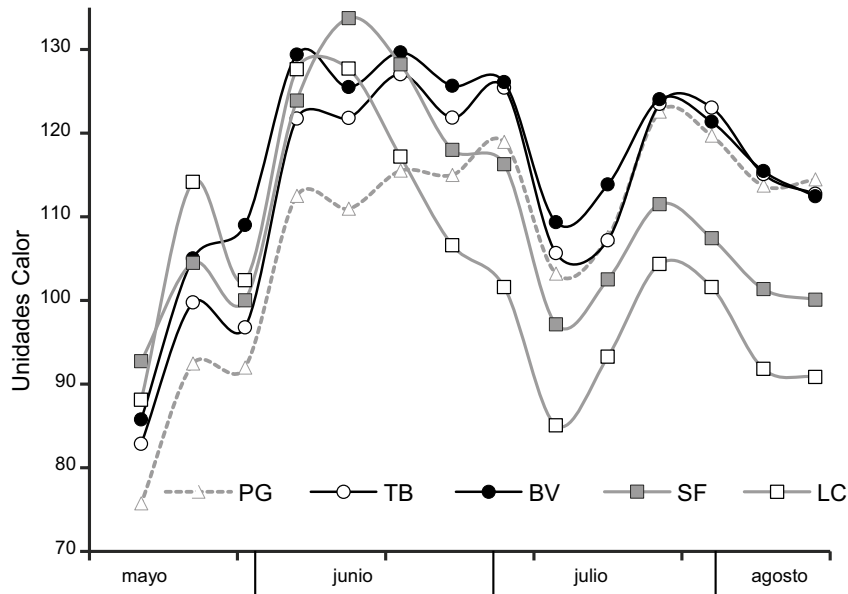


Figura 3: Distribución de unidades calor por semana en las poblaciones de colecta de las semillas usadas en los experimentos. PG. Plan de Guadalupe, TB. Tosalibampo, BV. Buenavista, SF. San Felipe, LC. Las Cruces. Los datos comprenden el periodo reproductivo del 8 de mayo al 13 de agosto de 2014. La temperatura base para el cálculo fue 15 °C.

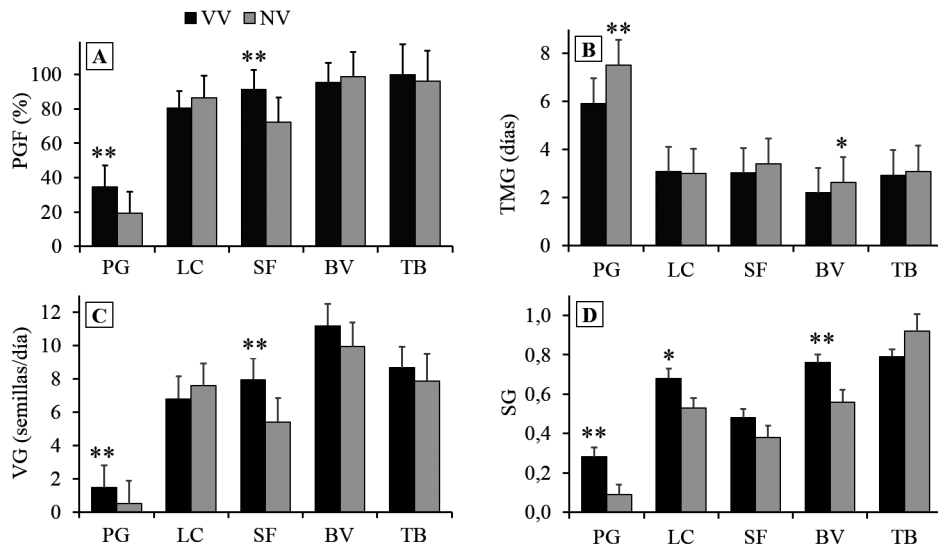


Figura 4: Medias de mínimos cuadrados (+1 error estándar) de las categorías reproductivas de *Stenocereus thurberi* (Engelm.) Buxb. (VV: vivíparas, NV: no-vivíparas), para cuatro variables de germinación: A. PGF: porcentaje de germinación final; B. TMG: tiempo medio de germinación; C. VG: velocidad de germinación; D. SG: sincronía de germinación. Se observan diferencias en las poblaciones Plan de Guadalupe (PG), San Felipe (SF), Buenavista (BV) y Las Cruces (LC), pero no en Tosalibampo (TB). Las diferencias son significativas con * $P < 0.05$ y ** $P < 0.01$ (prueba t-Student de una celda).

Cuadro 2: Resultado de ANOVA jerárquico de respuestas de germinación de la pitaya *Stenocereus thurberi* (Engelm.) Buxb. Categorías (P) son categorías reproductivas anidadas en poblaciones. Plantas (C*P) son plantas anidadas en categorías y poblaciones. P>F es la probabilidad de obtener una F mayor que la calculada; la contribución en la varianza es significativa si $P \leq 0.05$. Las poblaciones y categorías reproductivas contribuyeron significativamente en las cuatro variables; las plantas contribuyeron en la varianza del tiempo medio de germinación y en la velocidad de germinación.

Fuente de Variación	Grados de libertad	Cuadrados Medios	F-Fisher	P>F
Porcentaje de germinación				
Poblaciones	4	9698.63	112.22	<0.0001
Categorías (P)	5	461.85	5.34	0.0028
Plantas (C*P)	20	86.42	0.69	0.8244
Error	60	126.06		
Tiempo medio de germinación				
Poblaciones	4	1.320	92.69	<0.0001
Categorías (P)	5	0.045	3.16	0.0290
Plantas (C*P)	20	0.014	2.88	0.0008
Error	60	0.005		
Velocidad de germinación				
Poblaciones	4	106.599	103.70	<0.0001
Categorías (P)	5	3.529	3.43	0.0212
Plantas (C*P)	20	1.028	1.78	0.0444
Error	60	0.577		
Sincronía de germinación				
Poblaciones	4	1.004	45.82	<0.0001
Categorías (P)	5	0.102	4.66	0.0055
Plantas (C*P)	20	0.022	0.94	0.5383
Error	60	0.023		

Los contrastes de medias de mínimos cuadrados con las variables PGF, TMG y VG separaron las poblaciones en tres grupos (t de Student, $P \leq 0.05$; Cuadro 3). Buenavista y Tosalibampo germinaron 99.1 y 99.2%, Las Cruces y San Felipe 84.6 y 85.6%, y Plan de Guadalupe 20.5%. El TMG fue de 2.4 días en Buenavista, 3.0-3.2 días en el grupo Tosalibampo-Las Cruces-San Felipe (TB-LC-SF), y 6.7 días en Plan de Guadalupe. La VG separó los mismos grupos, con 10.5 semillas/día en Buenavista, 6.5-8.3 en el grupo SF-LC-TB y 0.8 en Plan de Guadalupe. La sincronía de germinación (SG) separó las poblaciones en cuatro gru-

pos: Tosalibampo 0.86, Las Cruces-Buenavista 0.61-0.66, San Felipe 0.43 y Plan de Guadalupe 0.19.

Las diferencias entre poblaciones contribuyeron a la varianza de la germinación con 63-86% (Prueba F, $P < 0.0001$), los tipos reproductivos 4.8-11%, las plantas dentro de categorías 0-3.8% y los frutos 5.4-26% (Fig. 5). La sincronía (SG) y el porcentaje final de germinación (PGF) no mostraron variabilidad significativa entre plantas, pero tuvieron mayor variación entre frutos (26 y 17%) y entre categorías reproductivas (11 y 6.3%); estas variables también mostraron mayor variación entre poblacio-



Cuadro 3: Medias de mínimos cuadrados (\pm error estándar) de las poblaciones. Valores con la misma letra en una columna no difieren significativamente con $P > 0.05$, prueba t-Student. El porcentaje final (PGF), el tiempo medio (TMG) y la velocidad de germinación (VG) separan las poblaciones en tres grupos; la sincronía de germinación (SG) las separa en cuatro grupos.

Población	PGF (%)	TMG (días)	VG (semillas/día)	SG
Buenavista	99.1 \pm 10.4 c	2.4 \pm 1.03 a	10.5 \pm 1.3 d	0.66 \pm 0.04 c
Las Cruces	84.6 \pm 10.1 b	3.0 \pm 1.03 b	7.2 \pm 1.2 bc	0.61 \pm 0.03 c
Plan de Guadalupe	20.5 \pm 10.1 a	6.7 \pm 1.03 c	0.8 \pm 1.2 a	0.19 \pm 0.03 a
San Felipe	85.6 \pm 10.4 b	3.2 \pm 1.03 b	6.5 \pm 1.3 b	0.43 \pm 0.04 b
Tosalibampo	99.2 \pm 12.2 c	3.0 \pm 1.04 b	8.3 \pm 1.3 c	0.86 \pm 0.05 d

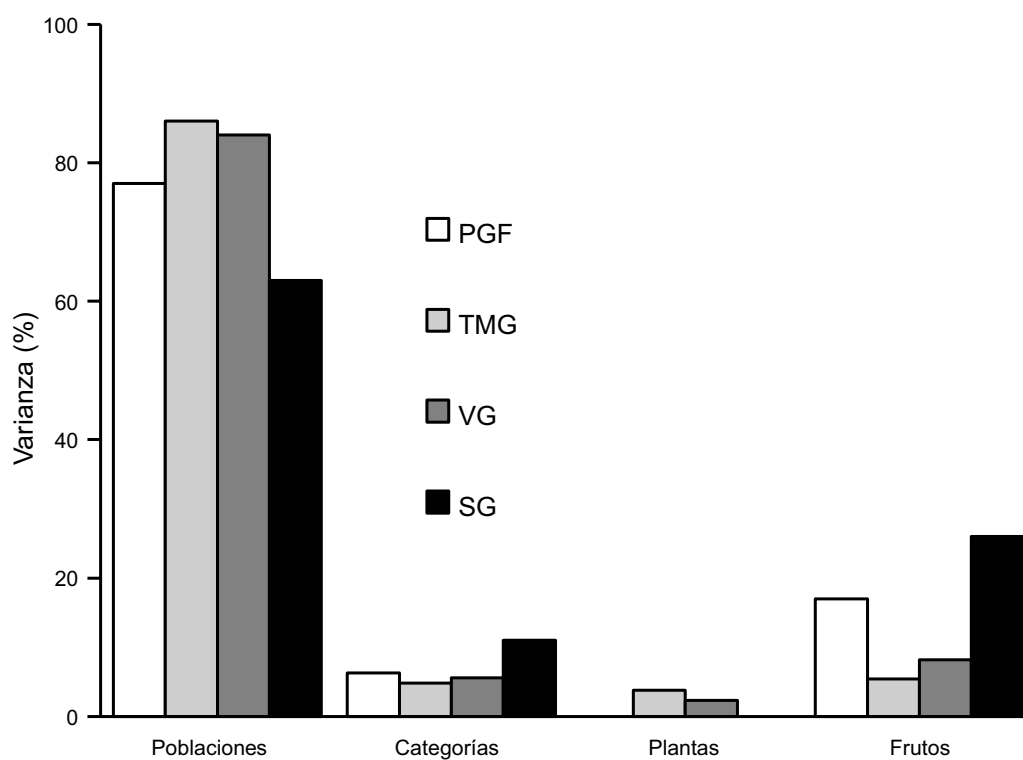


Figura 5: Componentes de varianza de la germinación en *Stenocereus thurberi* (Engelm.) Buxb. Las diferencias entre poblaciones contribuyeron con 63-86% de la varianza (Prueba F, $P < 0.0001$) y las categorías reproductivas 4.8-11% ($P < 0.001$). Las plantas explicaron 0-3.8% y los frutos 5.4-26%, significativas para el TMG y la VG ($P < 0.04$). PGF: porcentaje de germinación final, TMG: tiempo medio de germinación, VG: velocidad de germinación, SG: sincronía de germinación.

nes, en comparación con la velocidad y el tiempo medio de germinación (63 y 77% vs 84 y 86%).

DISCUSIÓN

La variación de la germinación a diferentes tiempos y niveles de organización (frutos, individuos, poblaciones,

etc.) puede afectar la dispersión de las semillas, el desempeño de las plántulas, la competencia, la depredación, y otras interacciones que determinan la supervivencia y distribución de una especie en mayor o menor amplitud de condiciones ambientales (Violle et al., 2009; Ortmans et al., 2016). La germinación vivípara en cactáceas, así

como la variación concomitante de las semillas remanentes, pueden contribuir en la supervivencia de estados juveniles, considerados los más importantes en el crecimiento de la población (Valiente-Banuet y Godínez-Álvarez, 2002).

Más de 60 especies tienen viviparidad facultativa, pero sólo se ha documentado germinación diferencial asociada con viviparidad en *Stenocereus thurberi* (Pérez-González et al., 2015) y *Echinocactus platyacanthus* Link & Otto (Aragón-Gastélum et al., 2017). La hipótesis de esta investigación, de que la viviparidad confiere ventajas de germinación y supervivencia a la progenie de semillas de *S. thurberi*, es apoyada por los datos de las poblaciones de Sinaloa. Se concuerda con Pérez-González et al. (2015) que las semillas de fenotipos vivíparos germinan con mayor rapidez. Además, tienen en general mayor vigor que los no vivíparos, dado que requieren menor tiempo para germinar y tienen mayor sincronía de germinación. Este patrón es consistente también en otra cactácea arborescente de Oaxaca, México, *Cephalocereus apicicephalum* E.Y. Dawson (Bárceñas-Argüello et al., 2013), donde se documentó circunstancialmente el fenómeno. Las semillas de la cactácea, extraídas de frutos que contenían algunas con la radícula expuesta, iniciaron a germinar al día siguiente de la siembra, a una velocidad de 5-24 semillas por día. De hecho, *C. apicicephalum* supera en rapidez a la mayoría de las cactáceas columnares, cuya germinación inicia a los 2-6 días después de la siembra (Loza-Cornejo et al., 2003; Ayala-Cordero et al., 2004; Loza-Cornejo et al., 2008; Sánchez-Soto et al., 2010).

Otras evidencias que muestran germinación diferencial asociada con viviparidad provienen de una revisión de Parsons (2012) y Parsons et al. (2014). Los autores citados identificaron 51 especies de ocho familias botánicas que germinan muy rápido (<24 h), la mayoría de Amaranthaceae (28) y Cactaceae (7), principalmente de ambientes secos y algunas de hábitat húmedos o inundables. En las cactáceas se menciona a *C. apicicephalum* (= *Cephalocereus nizandensis* (Bravo y T. MacDoug.) Buxb. = *Cephalocereus totolapensis* (Bravo y T. MacDoug.) Buxb. (ITIS, 2017)), *Cephalo-*

cerus columna-trajani (Karw.) K. Schum. (= *Cephalocereus hoppenstedtii* (Roez ex Rümpler) K. Schum. (ITIS, 2017)), *Ferocactus histrix* (DC.) G.E. Linds., *Hylocereus undatus* (Haw.) Britton y Rose y *Stenocereus pruinosus* (Otto ex Pfeiff.) Buxb. Con excepción de la primera especie, no se tienen registros de viviparidad en estas cactáceas, pero la probabilidad de que tengan es alta, de acuerdo con los resultados de esta investigación.

Las especies de germinación muy rápida presentan embriones muy desarrollados, algunos expuestos, con tejido fotosintético (Liu et al., 2013), entre otras características compartidas con las cactáceas criptovivíparas. La inclusión de las cactáceas en este grupo se había anticipado por Parsons (2012) considerando otras semejanzas con las semillas de la subfamilia Salsoloideae (Amaranthaceae), como son: semillas pequeñas (1-2 mm), sin endospermo, con embriones curvos o en espiral, sin latencia en un gran número de especies. Además de su rapidez para germinar, debe subrayarse que los embriones-plántulas de Salsoloideae pueden permanecer viables, quiescentes en un ambiente seco. Según Liu et al. (2013), esta es la mejor estrategia adaptativa para estas especies de ambientes desérticos.

La tolerancia a desecación fue demostrada también en los embriones de fenotipos vivíparos de *S. thurberi*, capaces de germinar después de almacenar las semillas por seis meses (Pérez-González et al., 2015). Asimismo, las semillas de progenitores vivíparos de la cactácea epífita *Epiphyllum phyllanthus* (L.) Haw. se mantienen viables después de 12 meses (Simão et al., 2010), y las plántulas vivíparas recuperadas de sus frutos sobreviven independientemente del sustrato y de las condiciones ambientales (Cota-Sánchez y Abreu, 2007). Esto último es comparable también con la “germinación” de los embriones-plántulas criptovivíparas de Salsoloideae, relativamente independientes de la temperatura (Liu et al., 2013). Por lo tanto, está indicado esclarecer cuáles son los factores genéticos y fisiológicos que intervienen en el control de este raro modo de reproducción (Cota-Sánchez y Abreu, 2007).

Las plántulas vivíparas de *S. thurberi* tienen capacidad para sobrevivir de una estación lluviosa a otra y



establecerse, lo mismo que las plántulas germinadas en el laboratorio a partir de semillas remanentes de frutos con viviparidad; estas últimas sobreviven mayor tiempo en comparación con las plántulas de progenitores no vivíparos (Pérez-González, sin publicar). Sus implicaciones demográficas son claramente positivas; sin embargo, hay vacíos de información sobre el tránsito de las plántulas y semillas de los frutos al suelo, hipotéticamente limitado por depredadores antes y después de la abscisión (Ortega-Baes et al., 2010). Esta información es fundamental para evaluar la contribución de la germinación precoz y de las semillas remanentes en la dinámica poblacional de la cactácea. La variabilidad de la germinación asociada a las categorías reproductivas (5-11%) es relativamente baja en *S. thurberi*, comparada con 63-86% explicado por las diferencias entre las poblaciones. Sus efectos demográficos pueden ser significativos en las poblaciones de Plan de Guadalupe, Buenavista y San Felipe, donde los fenotipos de germinación precoz mostraron mayor vigor que los no precoces. En este aspecto, es importante notar que la reproducción natural de la pitaya es por vía sexual y difiere considerablemente entre zonas ecológicas, de tal modo que las poblaciones de montaña (Las Cruces) y de valle (Buenavista) producen 24 y 41% de los frutos que producen las poblaciones de la costa (Plan de Guadalupe). La menor capacidad reproductiva de esas poblaciones se explica porque tienen menor número de tallos por planta, 40 y 55% de los que tiene la última, pero también supone procesos más intensos de competencia, depredación y aborto que causan el abatimiento de las estructuras reproductivas (Salomón-Montijo et al., 2016). Cabe resaltar que la población costera de Plan de Guadalupe presentó 35.7% de frutos con germinación precoz, lo que supondría un mayor impacto en la incorporación de nuevos individuos, comparado con 20.8% registrado en Tosali-bampo y San Felipe, 20.3% en Buenavista, y 12.9% en la población de montaña de Las Cruces.

Cota-Sánchez et al. (2011) sugieren que la germinación vivípara está asociada con nodricismo coespecífico y protección materna. Las plántulas de *S. thurberi*, como las de la mayoría de las cactáceas, son altamente

vulnerables a la radiación solar y a las altas temperaturas del suelo (Valiente-Banuet y Godínez-Álvarez, 2002). En medios secos o desérticos la radiación suele alcanzar 1683-2200 mmol m⁻² s⁻¹ y la temperatura hasta 70 °C (Nolasco et al., 1997; Nobel, 2002), de ahí la importancia fundamental del dosel de plantas nodriza y objetos que dan sombra para asegurar la germinación y el establecimiento. Un cambio de sombreo de 97 a 87% reduce la germinación de *S. thurberi* 30% y la nulifica bajo radiación directa (Nolasco et al., 1997). El nodricismo vegetal se ha documentado en *S. thurberi* por varios autores (Parker, 1987, 1989; Arriaga et al., 1993; Reyes-Olivas et al., 2002), tanto en matorrales interiores y costeros, como en bosque caducifolio. La superioridad de los fenotipos vivíparos y sus semillas es previsible porque dan lugar a plántulas de mayor tamaño y tienen mayor vigor para desarrollarse y establecerse. Sin embargo, aunque hay evidencia de nodricismo coespecífico en cactus (Zepeda et al., 2017), faltan datos de campo sobre su contribución en la incorporación de fenotipos criptovivíparos; esta es una evaluación necesaria debido a la dispersión limitada que implica la germinación precoz (Cota-Sánchez et al., 2007).

La ventaja esencial, ecológica, que tiene la germinación rápida es que el establecimiento depende del aprovechamiento rápido de condiciones favorables efímeras (Grime et al., 1981). La rapidez de captación de agua es crítica en medios secos porque los periodos de lluvia son de corta duración y las capas superiores del suelo tienen alta evaporación (Bregman y Graven, 1997). Además, un reducido número de semillas alcanza un sitio seguro para la germinación, debido a las altas tasas de depredación por aves, roedores y hormigas (Valiente-Banuet et al., 2002). Las pocas plántulas que emergen sufren episodios de alta mortalidad en el periodo de estiaje, cuando las temperaturas son extremas y tienen mayor riesgo de depredación. En consecuencia, otra ventaja de la germinación y crecimiento rápidos es el aprovechamiento más eficaz de la estación de crecimiento y la posibilidad de transitar en menor tiempo a estados de desarrollo menos vulnerables.

Las diferencias de germinación entre las poblaciones de *S. thurberi* contribuyeron con 63-86% de la varian-

za, semejante a la que se ha registrado en angiospermas no vivíparas (Markham, 2002; Narbona et al., 2006; Mendes-Rodrigues et al., 2010). Estos porcentajes son cinco a ocho veces mayores que las diferencias entre categorías reproductivas y 16-22 veces mayores que las diferencias entre individuos. Una parte de esa varianza puede estar relacionada con la diferenciación genética que han sufrido las poblaciones de pitaya en el sur de Sonora y Baja California, donde interactúan con diversos polinizadores de menor movilidad que los murciélagos (Hamrick et al., 2002; Bustamante et al., 2016). Otra parte, quizá de mayor cuantía, estaría determinada por efectos materno-ambientales, donde la precipitación y la temperatura parecen tener un papel importante. En 2014, las poblaciones de pitaya recibieron precipitaciones comparables a la normal de 40 años (SMN, 2010), excepto que San Felipe recibió 230 mm más que aquella. Las trayectorias de las curvas de calor difieren y forman tres patrones: 1) Plan de Guadalupe tiene niveles de calor bajos en mayo y junio y más altos en julio; 2) San Felipe y Las Cruces tienen mayor calor en la primera mitad de junio y menor en fechas posteriores, comparadas con las demás poblaciones; 3) Tosalibampo y Buenavista reciben ligeramente más calor que las otras poblaciones en la segunda mitad de junio y en julio. Los altos porcentajes de germinación, velocidad y sincronía de las semillas de pitaya en las poblaciones de Tosalibampo y Buenavista concuerdan con la tendencia general observada en otras angiospermas (Fenner y Thompson, 2005; Penfield y MacGregor, 2016), de mayor capacidad germinativa, asociada con ambientes maternos más cálidos y secos. La población de Plan de Guadalupe, aunque parece concordar en lo general con esta premisa, tuvo indicadores de germinación menos vigorosos, debido probablemente a las temperaturas más frescas y a la salinidad del suelo costero.

La variabilidad entre individuos de *S. thurberi* anidados en categorías reproductivas y poblaciones sugiere una influencia significativa del genotipo de los individuos, particularmente en la velocidad y el tiempo medio de germinación. En cambio, la variación intra-planta puede estar asociada con efectos maternos. Este tipo de varia-

ción está bien documentada en unas 200 especies “heteromórficas”, llamadas así por tener semillas morfológica y funcionalmente diferenciadas dentro de un mismo individuo (Imbert, 2002). Algunas especies de este grupo pertenecen a la subfamilia Salsoloideae (Amaranthaceae) y tienen formas criptovivíparas (“semejantes a criptovivíparas”, según Liu et al., 2013). La heterogeneidad fisiológica sin diferenciación morfológica de las semillas, llamada “heteromorfismo encriptado”, se supone que es muy común en angiospermas, pero hay pocos estudios y no se había documentado previamente en cactáceas. Con fines de comparación, se citan datos del peso de semillas de *Pachycereus schottii* (Engelm.) D.R. Hunt (Holland et al., 2009) que muestran 21-23% de la varianza por diferencias individuales, mientras que las diferencias entre y dentro de frutos contribuyen con 76-77%. En *S. thurberi* las diferencias entre individuos explicaron 0-3.8%, y a nivel sub-individual 5.6-26%, lo que da proporciones comparables con las de *P. schottii* (ca. 1:6), también muy comunes en angiospermas (Herrera, 2009). Es posible que las diferencias intra-planta, seis veces mayores que las diferencias genéticas entre individuos de *S. thurberi*, se deban a efectos maternos ligados con la variación de recursos y la competencia entre tallos y frutos.

Por lo visto, la diferenciación de la germinación entre fenotipos vivíparas y no vivíparas de *S. thurberi* puede variar entre años, entre poblaciones y entre tratamientos experimentales. Los TMG de 2.2-5.9 días en la categoría VV y 2.6-7.6 en la categoría NV concuerdan en general con los dos y cuatro días registrados en una población de Tosalibampo por Pérez-González et al. (2015). Los tiempos son menores en los fenotipos vivíparas, pero sólo alcanzaron significancia estadística en las poblaciones de Plan de Guadalupe (5.9 vs 7.6) y Buenavista (2.2 vs 2.7). La ventaja de germinación de los fenotipos vivíparas está claramente asociada con estrés ambiental, y puede haber más de un factor involucrado. En la población de Plan de Guadalupe el factor más probable es la salinidad, y quizá los efectos osmóticos en la germinación sean más severos que los iónicos, como sucede en *Hylocereus undatus* (Ortiz et al., 2014). Sin embargo, su ventaja para germinar en ambiente



salino no afecta su respuesta en suelos no salinos, donde germina igual que los fenotipos no vivíparos. Asimismo, en *Echinocactus platyacanthus*, el estrés hídrico inducido con PEG 6000 reveló diferencias entre fenotipos que no eran visibles con $Y_w=0$ (Aragón-Gastélum et al., 2017).

La variación en las respuestas de las semillas de diferentes sitios de procedencia confirma también la necesidad ya señalada por otros autores (p. ej. Narbona et al., 2006), de analizar datos de varias poblaciones y años para entender la germinación de una especie. Las ventajas de la viviparidad y sus correlaciones ecológicas se apreciarán con más claridad al explorar diversas poblaciones y ambientes, y probar diversas variables en los experimentos de germinación.

CONCLUSIONES

El vigor germinativo de las semillas asociado con la viviparidad y confirmado en *Stenocereus thurberi* se presenta en numerosas especies de diferentes familias de hábitats muy cambiantes; en cactáceas existen evidencias crecientes de este fenómeno. La ventaja esencial de esta característica es el aprovechamiento rápido de condiciones favorables de corta duración que permiten a las plántulas alcanzar estados de desarrollo menos vulnerables en menor tiempo. El vigor de las semillas se incrementa hacia el extremo más seco y cálido del gradiente climático; sin embargo, la diferenciación de los fenotipos está asociada a condiciones de estrés como la salinidad y el déficit hídrico durante la germinación. Debido a su potencial para apoyar la supervivencia de estados juveniles y contribuir en la dinámica poblacional, es necesario ampliar las investigaciones para resolver interrogantes sobre la generalidad del fenómeno y su valor adaptativo, así como elucidar los factores genéticos y fisiológicos que controlan este raro tipo de reproducción.

CONTRIBUCIÓN DE AUTORES

PCA, ARO y GALG concibieron y diseñaron el estudio y realizaron el trabajo de campo. PCA, GALG, EGM, RMSH y BHSS, en colaboración con ARO, realizaron el análisis e interpretación de los datos. PCA redactó el

manuscrito con ayuda de ARO, GALG, EGM, RMSH y BHSS. Todos los autores contribuyeron con la discusión, revisión y aprobación del manuscrito final.

FINANCIAMIENTO

Este estudio fue apoyado por la Universidad Autónoma de Sinaloa, con fondos de PROMEP otorgados a uno de los autores (ARO) para el proyecto “Viviparidad facultativa en *Stenocereus thurberi* (Cactaceae), patrones de variación en las características de la progenie” y por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca de doctorado (302153) otorgada a PCA.

AGRADECIMIENTOS

El primer autor agradece al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología el apoyo para realizar estudios de Doctorado en el Colegio de Ciencias Agropecuarias de la Universidad Autónoma de Sinaloa. Se agradece también a Oscar Pérez López, Jesús Valenzuela Villegas y Miguel Ángel Valdez López, su valiosa colaboración en el trabajo de campo y de laboratorio. Nuestro sincero reconocimiento a dos revisores y el equipo editorial de Acta Botanica Mexicana que hicieron valiosas observaciones y contribuyeron a mejorar la calidad del artículo.

LITERATURA CITADA

- Aragón-Gastélum, J. L., J. Flores, L. Yáñez-Espinosa, Á. Reyes-Olivas, J. P. Rodas-Ortiz, E. Robles-Díaz y F. J. González. 2017. Advantages of vivipary in *Echinocactus platyacanthus*, an endemic and protected Mexican cactus species. *Journal of Arid Environments* 141: 56-59. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2017.01.012>
- Arnold, C. Y. 1960. Maximum-minimum temperatures as a basis for computing heat units. *American Society of Horticultural Science* 76: 682-692.
- 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.
- 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.
- Bárcenas-Argüello, M. L., L. López-Mata, T. Terrazas y E. García-Moya. 2013. Germinación de tres especies de *Cephalocereus* (Cactaceae) endémicas del Istmo de Tehuantepec, México. *Polibotánica* 36: 105-116.
- Baskin, C. C. y J. M. Baskin. 2014. *Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*. 2nd ed. Academic Press. San Diego, USA. 1586 pp.
- Bregman, R. y P. Graven. 1997. Subcuticular secretion by cactus seeds improves germination by means of rapid uptake and distribution of water. *Annals of Botany* 80(4): 525-531. DOI: <https://doi.org/10.1006/anbo.1997.0483>
- Bustamante, E., A. Búrquez, E. Scheinvar y L. E. Eguiarte. 2016. Population genetic structure of a widespread bat-pollinated columnar cactus. *PloS One* 11(3): e0152329. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0152329>
- 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. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/erm232>
- 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(9): 1577-1581. DOI: <https://doi.org/10.3732/ajb.94.9.1577>
- Cota-Sánchez, J. H., A. Reyes-Olivas y 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* 75(9): 878-880. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2011.04.015>
- Dubrovsky, J. G. 1996. Seed hydration memory in Sonoran Desert cacti and its ecological implication. *American Journal of Botany* 83(5): 624-632. DOI: <https://doi.org/10.2307/2445922>
- Ellis, R. H. y E. H. Roberts. 1980. Towards a rational basis for testing seed quality. In: Hebblethwaite, P. D. (ed.). *Seed Production*. Butterworths. London, UK. Pp. 605-635.
- Elmqvist, T. y P. A. Cox. 1996. The evolution of vivipary in flowering plants. *Oikos* 77(1): 3-9. DOI: <https://doi.org/10.2307/3545579>
- Fenner, M. y K. Thompson. 2005. *The ecology of seeds*. Cambridge University Press. Cambridge, UK. 250 pp. DOI: <https://doi.org/10.1017/CBO9780511614101>
- Grime, J. P., G. Mason, A. V. Curtis, J. Rodman y S. R. Band. 1981. A comparative study of germination characteristics in a local flora. *Journal of Ecology* 69(3): 1017-1059. DOI: <https://doi.org/10.2307/2259651>
- Hamrick, J. L., J. D. Nason, T. H. Fleming y J. M. Nassar. 2002. Chapter 6. Genetic diversity in columnar cacti. In: Fleming, T. H. y A. Valiente-Banuet (eds.). *Columnar cacti and their mutualists: evolution, ecology, and conservation*. University of Arizona Press. Tucson, USA. Pp. 122-133.
- Herrera, C. M. 2009. *Multiplicity in Unity: Plant Subindividual Variation and Interactions with Animals, Interspecific Interactions*. University of Chicago Press. Chicago, USA. 448 pp. DOI: <https://doi.org/10.7208/chicago/9780226327952.001.0001>
- Hilhorst, H. W. M. 2011. Standardizing seed dormancy research. In: Kermodé, A. R. (ed.). *Seed Dormancy*. Humana Press. Totowa, USA. Pp. 43-52. DOI: https://doi.org/10.1007/978-1-61779-231-1_3
- Holland, J. N., S. A. Chamberlain, A. M. Waguespack y A. S. Kinyo. 2009. Effects of pollen load and donor diversity on seed and fruit mass in the columnar cactus, *Pachycereus schottii* (Cactaceae). *International Journal of Plant Sciences* 170(4): 467-475. DOI: <https://doi.org/10.1086/597266>
- Imbert, E. 2002. Ecological consequences and ontogeny of seed heteromorphism. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 5(1): 13-36. DOI: <https://doi.org/10.1078/1433-8319-00021>
- ITIS. 2017. *Integrated Taxonomic Information System*. System on-line database, <http://www.itis.gov> (consultado septiembre de 2017).
- Liu, K., J. M. Baskin, C. C. Baskin y G. Du. 2013. Very fast-germinating seeds of desert species are cryptoviviparous-like. *Seed Science Research* 23(3): 163-167. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0960258513000135>
- Loza-Cornejo, S., L. López-Mata y T. Terrazas. 2008. Seed traits and germination of six species of Pachycereaceae



- (Cactoideae-Cactaceae). Journal of the Professional Association for Cactus Development 10: 71-84.
- Loza-Cornejo, S., T. Terrazas, L. López-Mata y C. Trejo. 2003. Características morfo-anatómicas y metabolismo fotosintético en plántulas de *Stenocereus queretaroensis* (Cactaceae): su significado adaptativo. Interciencia 28(2): 83-92.
- Maguire, J. D. 1962. Speed of germination. Aid in selection and evaluation for seedling emergence and vigor. Crop Science 2(2): 176-177. DOI: <https://doi.org/10.2135/cropsci1962.0011183x000200020033x>
- Markham, J. H. 2002. A hierarchical analysis of seed production by *Alnus rubra*. The American Midland Naturalist 148: 246-252. DOI: [https://doi.org/10.1674/0003-0031\(2002\)148%5B0246:ahaosp%5D2.0.co;2](https://doi.org/10.1674/0003-0031(2002)148%5B0246:ahaosp%5D2.0.co;2)
- McDonough, W. T. 1964. Germination responses of *Carnegiea gigantea* and *Lemaireocereus thurberi*. Ecology 45(1): 155-159. DOI: <https://doi.org/10.2307/1937116>
- Mendes-Rodrigues, C., F. P. de Araújo, C. Barbosa-Souza, V. Barbosa-Souza, M. A. Ranal, D. G. de Santana y P. E. Oliveira. 2010. Multiple dormancy and maternal effect on *Miconia ferruginata* (Melastomataceae) seed germination, Serra de Caldas Novas, Goiás, Brazil. Brazilian Journal of Botany 33(1): 92-105. DOI: <https://doi.org/10.1590/s0100-84042010000100009>
- Narbona, E., P. L. Ortiz y M. Arista. 2006. Germination variability and the effect of various pre-treatment on germination in the perennial spurge *Euphorbia nicaeensis* All. Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants 201(8): 633-641. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.flora.2006.02.004>
- Nobel, P. S. 2002. Physiological ecology of columnar cacti. In: Fleming, T. H. y A. Valiente-Banuet (eds.). Columnar cacti and their mutualists: evolution, ecology, and conservation. University of Arizona Press. Tucson, USA. Pp. 189-204.
- 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(1): 123-132. DOI: <https://doi.org/10.1006/jare.1996.0199>
- Ortega-Baes, P., M. Aparicio y G. Galíndez. 2010. Vivipary in the cactus family: An evaluation of 25 species from northwestern Argentina. Journal of Arid Environments 74(10): 1359-1361. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2010.05.004>
- Ortiz, T. A., G. R. Gómez, L. S. Assari Takahashi, M. Tagassi Urbano y E. Strapasson. 2014. Water and salt stress in germinating seeds of pitaya genotypes (*Hylocereus* spp.). African Journal of Agricultural Research 9(50): 3610-3619.
- Ortmans, W., G. Mahy y A. Monty. 2016. Effects of seed traits variation on seedling performance of the invasive weed, *Ambrosia artemisiifolia* L. Acta Oecologica 71: 39-46. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.actao.2016.01.008>
- Parker, K. C. 1987. Site-related demographic patterns of organ pipe cactus populations in Southern Arizona. Bulletin of the Torrey Botanical Club 114(2): 149-155. DOI: <https://doi.org/10.2307/2996124>
- Parker, K. C. 1989. Nurse plant relationships of columnar cacti in Arizona. Physical Geography 10(4): 322-335.
- Parsons, R. F. 2012. Incidence and ecology of very fast germination. Seed Science Research 22(3): 161-167. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0960258512000037>
- Parsons, R. F., F. Vandeloos y S. B. Janssens. 2014. Very fast germination: additional records and relationship to embryo size and phylogeny. Seed Science Research 24(2): 159-163. DOI: <https://doi.org/10.1017/S096025851400004X>
- Penfield, S. y D. R. MacGregor. 2016. Effects of environmental variation during seed production on seed dormancy and germination. Journal of Experimental Botany 68(4): 819-825. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/erw436>
- Pérez-González, S. B., A. Reyes-Olivas, E. García-Moya, A. Romero-Manzanares, J. R. García-Nava, G. A. Lugo-García y B. H. Sánchez-Soto. 2015. Almacenamiento de semillas y germinación de *Stenocereus thurberi*, una cactácea con viviparidad facultativa. Botanical Sciences 93(2): 1-10. DOI: <https://dx.doi.org/10.17129/botsci.227>
- Ranal, M. A., D. García de Santana, W. Resende Ferreira y C. Mendes-Rodrigues. 2009. Calculating germination measurements and organizing spreadsheets. Revista Brasileira de Botânica 32(4): 849-855. DOI: <https://dx.doi.org/10.1590/S0100-84042009000400022>

- Reyes-Olivas, A., E. García-Moya y L. López-Mata. 2002. Cacti-shrub interactions in the coastal desert of northern Sinaloa, Mexico. *Journal of Arid Environments* 52(4): 431-445. DOI: <https://doi.org/10.1006/jare.2002.1018>
- Salomón-Montijo, B., A. Reyes-Olivas y B. H. Sánchez-Soto. 2016. Fenología reproductiva de *Stenocereus thurberi* (Cactaceae) en una región de transición del norte de Sinaloa, México. *Gayana Botanica* 73(2): 381-390. DOI: <https://dx.doi.org/10.4067/S0717-66432016000200381>
- Sánchez-Soto, B., A. Reyes-Olivas, A., 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. 2016. SAS Institute Inc. SAS/STAT® 14.2 User's Guide. Cary NC., USA. 10150 pp.
- Simão, 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 Neotropica* 10(1): 115-119. DOI: <https://dx.doi.org/10.1590/S1676-06032010000100011>
- SMN. 2010. Normales climatológicas 1951-2010. Servicio Meteorológico Nacional, Comisión Nacional del Agua. México, D.F., México.
- Valiente-Banuet, A. y H. Godínez-Álvarez. 2002. Chapter 6. Population and community ecology. In: Nobel, P. S. (ed.). *Cacti: Biology and Uses*. University of California Press. Los Ángeles, USA. Pp. 91-108.
- Valiente-Banuet, A., M. del C. Arizmendi, A. Rojas-Martínez, A. Casas, H. Godínez-Álvarez y P. Dávila-Aranda. 2002. Chapter 11. Biotic interactions and population dynamics of columnar cacti. In: Fleming, T. H. y A. Valiente-Banuet (eds.). *Columnar cacti and their mutualists: evolution, ecology, and conservation*. University of Arizona Press. Arizona, USA. Pp. 225-240.
- Violle, C., H. Castro, J. Richarte y M. L. Navas. 2009. Intraspecific seed trait variations and competition: passive or adaptive response? *Functional Ecology* 23(3): 612-20. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2009.01539.x>
- 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., J. B. Dickie, S. H. Linington, H. W. Pritchard y R. J. Probert (eds.). *Seed Conservation: turning science into practice*. The Royal Botanical Gardens, Kew. Kew, UK. Pp. 575-588.
- Zepeda, V., J. Golubov y M. C. Mandujano. 2017. Distribución espacial, estructura de tamaños y reproducción de *Astrophytum ornatum* (Cactaceae). *Acta Botanica Mexicana* 119: 35-49. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm119.2017.1230>