



Polibotánica

ISSN: 2395-9525

polibotanica@gmail.com

Instituto Politécnico Nacional

México

<http://www.polibotanica.mx>

LATENCIA SECUNDARIA EN ESPECIES DE LA TRIBU CACTEAE (CACTACEAE)

SECONDARY DORMANCY IN TRIBE CACTEAE (CACTACEAE) SPECIES

Rojas-Aréchiga, M., y M.C. Mandujano-Sánchez

LATENCIA SECUNDARIA EN ESPECIES DE LA TRIBU CACTEAE (CACTACEAE)

SECONDARY DORMANCY IN TRIBE CACTEAE (CACTACEAE) SPECIES

LATENCIA SECUNDARIA EN ESPECIES DE LA TRIBU CACTEAE (CACTACEAE)

SECONDARY DORMANCY IN TRIBE CACTEAE (CACTACEAE) SPECIES

Rojas-Aréchiga, M.,
y M.C. Mandujano-Sánchez

LATENCIA SECUNDARIA
EN ESPECIES DE LA TRIBU
CACTEAE (CACTACEAE)

SECONDARY DORMANCY
IN TRIBE CACTEAE
(CACTACEAE) SPECIES

POLIBOTÁNICA

Instituto Politécnico Nacional

Núm. 44: 137-145. Julio 2017

DOI:
10.18387/polibotanica.44.10

M. Rojas-Aréchiga/mrojas@ecologia.unam.mx
M.C. Mandujano-Sánchez

*Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México,
Circuito Exterior, Ciudad Universitaria, 04510 Ciudad de México, México.*

RESUMEN: En ambientes impredecibles como los de las zonas áridas, los mecanismos de latencia que presentan las semillas de algunas de las especies que habitan en estos ambientes son importantes para el mantenimiento de las poblaciones. Las semillas de muchas especies tienen requerimientos de luz para poder germinar y se ha asociado tanto al fotoblastismo como a la latencia con la formación de bancos de semillas en el suelo. En las zonas áridas el agua es un factor que limita la germinación y el establecimiento de las plantas por lo que la formación de un banco de semillas es una estrategia que puede incrementar las posibilidades de que las semillas viables coincidan con un evento de precipitación. En este trabajo, se determinó la respuesta fotoblástica y el posible desarrollo de latencia secundaria en semillas de cinco especies de la tribu Cactaeae: *Echinocactus platyacanthus*, *Ferocactus peninsulae*, *Mammillaria compressa*, *Strombocactus disciformis* y *Turbincarpus gielsdorffianus*. Las semillas de las cinco especies estudiadas presentaron fotoblastismo positivo y dos de ellas (*Mammillaria compressa* y *Turbincarpus gielsdorffianus*) presentaron eskot-latencia, después de haber estado incubadas en la oscuridad durante un mes. Se discute la importancia del desarrollo de este tipo de latencia y su posible relación con el banco de semillas en el suelo.

Palabras clave: cactáceas, banco de semillas, fotoblastismo, germinación.

ABSTRACT: Under unpredictable environments, such as arid regions, seed dormancy mechanisms are important for plant populations perpetuation. Many plant species have light requirements to germinate, then photoblastism and dormancy mechanisms have been associated with seed banks. In arid regions, water is a limiting factor for seed germination and seedling establishment. Therefore, the existence of a soil seed bank may increase the chance of a seed to coincide with a precipitation event. We studied the photoblastic response and the possible development of a secondary dormancy in seeds of five species from tribe Cactaeae: *Echinocactus platyacanthus*, *Ferocactus peninsulae*, *Mammillaria compressa*, *Strombocactus disciformis* and *Turbincarpus gielsdorffianus*. We found that these species are positive photoblastic and two of them (*Mammillaria compressa* and *Turbincarpus gielsdorffianus*) developed skotodormancy, after darkness incubation during one month. We discussed the importance of this kind of secondary dormancy and its possible role on the seed bank establishment.

Key words: cactus, germination, photoblastism, seed bank.

INTRODUCCIÓN

La latencia de semillas se considera como una estrategia adaptativa que comúnmente desarrollan las plantas que habitan en ambientes impredecibles, tales como las zonas áridas y semiáridas. La latencia es una propiedad de la semilla que define las condiciones ambientales en las cuales es capaz de germinar (Vleeshouwers *et al.*, 1995).

La latencia por el tiempo en el que se desarrolla se divide en dos tipos: primaria o innata y secundaria o inducida. La primaria o innata se presenta desde el momento en que las semillas son liberadas de la planta madre, y la latencia secundaria o inducida se desarrolla después de ésta cuando las semillas se exponen a condiciones adversas del medio y dicha latencia no concluye aun cuando se remueven estas condiciones (Márquez-Guzmán *et al.*, 2013). Algunas condiciones desfavorables para la germinación pueden ser, temperaturas no adecuadas, falta de oxígeno o luz, déficit de agua, etc. (Khan y Karssen, 1980).

Por lo tanto, la latencia secundaria puede ser de varios tipos según el factor que la induce, por ejemplo, la termolatenencia se refiere a la latencia secundaria inducida cuando las semillas se exponen a temperaturas desfavorables, usualmente a altas temperaturas. Así, en *Avena sativa* las semillas pueden volverse latentes con las altas temperaturas, mientras que las semillas de *Phacelia dubia* desarrollan latencia en temperaturas por debajo de la mínima para su germinación (Baskin y Baskin, 1973).

La latencia que se desarrolla cuando las semillas que requieren de luz para germinar se incuban a una temperatura óptima en la oscuridad por un periodo prolongado, se denomina eskotolatenencia (Gutterman, 2002). Es decir, se produce una reducción de la sensibilidad a la luz en las semillas que requieren de luz para germinar. En este tipo de latencia hay una reversión del pigmento fitocromo de su forma activa a su forma inactiva lo que inhibe la germinación (Khan y Karssen, 1980). Esta latencia ha sido reportada tanto en especies silvestres como en cultivadas, por ejemplo, en semillas de *Lactuca sativa* (Bewley, 1980; Thanos y Georghiou, 1988, Hsiao y Vidaver, 1989) y *L. serriola* (Small y Gutterman, 1992). El grado de eskotolatenencia puede incrementarse si se prolonga el periodo de incubación en la oscuridad (Baskin y Baskin, 1998, Hsiao y Vidaver, 1989). Las semillas que desarrollan latencia secundaria no germinarán cuando sean transferidas a condiciones en las que podrían germinar normalmente (Kępczyński y Bihun, 2002) y pueden requerir algún otro tratamiento como aplicaciones de etileno, giberelinas o citocininas o la acción del frío para romper la latencia. Bewley (1980) reporta que la eskotolatenencia en semillas de lechuga se elimina con una combinación de un tratamiento con luz roja y benciladenina. Realmente hay poca información sobre este proceso fisiológico ya que los mecanismos que inducen la latencia secundaria aún son muy poco explorados para muchas familias de plantas (Taiz y Zeiger, 1998).

En ambientes áridos y semiáridos, además de la disponibilidad de agua, la luz puede ser un importante regulador de la germinación cuando las semillas se encuentran a una profundidad óptima en el suelo (Gutterman, 2002). La respuesta de las semillas a la luz es importante para prevenir el proceso germinativo en el lugar y tiempo inadecuados para su posterior establecimiento. Desde un punto de vista ecológico, la importancia del requerimiento de luz para la germinación es: 1) la detección por la semilla de la profundidad del enterramiento con el consecuente efecto sobre su supervivencia y, 2) la detección de la presencia o ausencia de una cubierta vegetal.

Las semillas que se encuentran en la superficie del suelo están más expuestas a la luz, siendo este hecho de gran importancia para las especies que poseen semillas fotoblásticas positivas, ya que las plántulas pueden deshidratarse más rápidamente en la superficie del suelo. El requerimiento de luz maximiza la probabilidad de germinar a la profundidad más favorable en correlación con la disponibilidad de agua en el suelo (Gutterman, 2002). Tester y Morris (1987) indicaron que la cantidad de luz para efectos fisiológicos significativos rara vez penetra más de 4-5 mm de profundidad en el suelo y Bliss y Smith (1985) demostraron para algunas especies que, a una profundidad mayor de 4 mm en suelos arenosos, característico de zonas áridas, la germinación disminuye considerablemente.

Particularmente para la familia Cactaceae se han reportado semillas fotoblásticas positivas e indiferentes (Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yanes, 2000; Rojas-Aréchiga *et al.*, 2013). El requeri-

miento de luz para germinar puede ser una desventaja en ambientes desérticos si pensamos que las semillas con este tipo de fotoblastismo sólo pueden germinar al encontrarse sobre la superficie del suelo donde están más expuestas a una rápida deshidratación y a una mayor depredación. Por el contrario, las semillas indiferentes a la luz que se entierran a poca profundidad pueden ser capaces de germinar a pocos milímetros de la superficie del suelo donde se mantiene la humedad por un periodo más prolongado lo que también les confiere una mayor protección frente a las altas temperaturas y de los depredadores (Rojas-Aréchiga y Batis, 2001). Pero, ¿qué sucede en aquellas semillas que permanecen enterradas por un periodo prolongado donde ya no penetra la luz? El destino de estas semillas es variable, algunas de estas semillas pueden envejecer, por ejemplo, *Mammillaria huitzilopochtli* (Flores-Martínez *et al.* 2008), o perderse por la acción de depredadores y patógenos en el suelo, pero también pueden desarrollar algún tipo de latencia y/o permanecer en un banco de semillas.

Las semillas en un banco, pueden experimentar ciclos en diferentes grados de latencia por periodos variables. Generalmente, los niveles de latencia cambian durante el curso de meses (Hilhorst, 1998). Bajo cualquier grado de latencia las semillas continuamente están entrando y saliendo de ese estado produciendo cambios metabólicos reversibles en las semillas. La latencia secundaria puede perderse y volver a desarrollarse repetidamente hasta que las condiciones requeridas para la germinación sean adecuadas, lo cual ha sido observado en *Lolium multiflorum* por Schafer y Chilcote (1970). Se ha demostrado que la eskotlatencia puede ser inducida durante el enterramiento de semillas (Wesson y Wareing, 1969) y se ha asociado principalmente con el banco de semillas (Hilhorst, 1998). Este tipo de latencia se ha reportado en varias especies de Cactaceae (Flores *et al.* 2006) y *Mammillaria parkinsonii* (G. Jiménez, comunicación personal).

Se estudió el proceso germinativo de cinco especies de la tribu Cactaeae con el objetivo de determinar si las semillas de cactáceas desarrollan este tipo de latencia. Se evaluó su capacidad germinativa bajo condiciones de luz controlada y oscuridad y después de haber estado incubadas en la oscuridad durante un mes, simulando su enterramiento en el suelo.

MATERIAL Y MÉTODOS

Para la realización de los experimentos de germinación, en 2014 se colectaron frutos en la República Mexicana de al menos 10 individuos diferentes en una población por especie. La colecta se hizo en las localidades indicadas a continuación: *Echinocactus platyacanthus* (Jardín Botánico de Zapotitlán de las Salinas, Puebla), *Ferocactus peninsulæ* (Loreto, Baja California Sur), *Turbincarpus gielsdorfianus* (Río Verde, San Luis Potosí), *Mammillaria compressa* y *Strombocactus disciformis* (Cadereyta de Montes, Querétaro). Las semillas se extrajeron de los frutos, se contaron y se guardaron en bolsas de papel a temperatura ambiente ($20^{\circ}\text{C} \pm 2^{\circ}\text{C}$) hasta el momento de llevar a cabo los ensayos de germinación. Para dos especies (*Mammillaria compressa* y *Turbincarpus gielsdorfianus*) se determinó el tamaño de las semillas siguiendo el protocolo utilizado por Rojas-Aréchiga *et al.* (2013) y para las otras tres especies se tomó el dato de la cita anterior. Aproximadamente un mes después de la colecta, se sembraron para cada tratamiento 10 réplicas con 20 semillas para *E. platyacanthus*, *F. peninsulæ* y *S. disciformis*, 5 réplicas con 20 semillas para *M. compressa* y 10 réplicas de 10 semillas para *Turbincarpus gielsdorfianus*. Lo anterior de acuerdo a la disponibilidad del número de semillas para cada especie. Todas las semillas se sembraron en cajas de Petri con agar al 1% y se incubaron en una cámara de germinación (Lab-Line 844L) a una temperatura constante de 25°C . Las semillas en el tratamiento de luz se incubaron bajo un fotoperiodo de 12 h luz: 12 h oscuridad, y para el tratamiento en oscuridad las cajas de Petri se envolvieron en una doble capa de papel aluminio y se mantuvieron así hasta el final del experimento. Se consideró una semilla germinada al emerger la radícula. El registro de la germinación se realizó cada dos días durante 30 días para los experimentos de luz y para los de oscuridad sólo se hizo un registro al final del experimento. Las semillas no germinadas en la oscuridad, se pasaron a la luz a una temperatura constante de

25°C y con un fotoperiodo de 12 h y se registró su germinación cada dos días durante otros 30 días.

El tratamiento bajo luz simula las semillas que quedan en la superficie del suelo, el tratamiento en la oscuridad simula las semillas enterradas y el tratamiento de oscuridad-luz simula las semillas que estuvieron enterradas por un lapso de tiempo corto y que salen a la superficie del suelo por acción de la erosión por el viento, arrastre del agua o por remoción del suelo por animales.

Para determinar la existencia de diferencias estadísticamente significativas en la germinación entre tratamientos para cada especie se realizó un análisis de varianza (ANOVA) de una vía y una prueba *post hoc* de Tukey. Antes de realizar el ANOVA (Sokal y Rohlf, 1995) a los porcentajes de germinación obtenidos se le aplicó una transformación arcoseno para su normalización.

RESULTADOS

En el cuadro 1 se muestran los valores medios del número de semillas por fruto y del tamaño de las semillas de las cinco especies estudiadas.

Cuadro 1. Número de semillas por fruto y tamaño de semillas de las especies estudiadas. Categoría de tamaño asignada de acuerdo a Barthlott y Hunt (2000).

Especie	Número de semillas/fruto Media \pm D.E.	Tamaño de semilla
<i>Echinocactus platyacanthus</i>	676.28 \pm 314.37 N=14	Grande (Rojas-Aréchiga <i>et al.</i> , 2013)
<i>Ferocactus peninsulæ</i>	779.86 \pm 460.65 N=23	Mediano (Rojas-Aréchiga <i>et al.</i> , 2013)
<i>Mammillaria compressa</i>	125.47 \pm 51.06 N=17	Pequeño
<i>Strombocactus disciformis</i>	820.90 \pm 209.48 N=10	Muy pequeño (Rojas-Aréchiga <i>et al.</i> , 2013)
<i>Turbincarpus gielsdorfianus</i>	47.12 \pm 9.15 N= 8	Mediano

Las semillas de las cinco especies estudiadas son fotoblásticas positivas (*i.e.*, no germinaron en la oscuridad). Todas las semillas incubadas bajo luz germinaron por encima del 55% (fig. 1).

Tres de las cinco especies estudiadas (*E. platyacanthus*, *S. disciformis* y *F. peninsulæ*) alcanzaron una germinación similar en la luz y cuando fueron transferidas de la oscuridad a la luz, y dos de ellas (*M. compressa* y *T. gielsdorfianus*) mostraron una mayor germinación bajo condiciones de luz que cuando fueron transferidas de la oscuridad a la luz (fig. 1), lo que indica que una fracción de las semillas de *M. compressa* y *T. gielsdorfianus* desarrollaron eskot-latencia cuando se incubaron en la oscuridad.

Los resultados del análisis de varianza indican que no hubo diferencias significativas en *E. platyacanthus*, *S. disciformis* y *F. peninsulæ* que alcanzaron una germinación similar en luz con respecto a las semillas incubadas en luz después del periodo de oscuridad ($F_{(1,18)} = 0.715$; $p = 0.408$; $F_{(1,18)} = 0.101$; $p = 0.759$, $F_{(1,18)} = 7.64$; $p = 0.12$, respectivamente, lo cual indica que no desarrollaron una latencia secundaria. Por el contrario, para las otras dos especies *M. compressa* y *T. gielsdorfianus*, que obtuvieron una germinación mayor en luz con respecto a las

semillas incubadas a la luz después del periodo de oscuridad, sí se encontraron diferencias significativas: $F_{(1,8)} = 4.97$; $p = 0.056$ y $F_{(1,18)} = 8.615$; $p = 0.008$, respectivamente, lo cual sugiere el desarrollo de una latencia secundaria (eskotolatenia). Para estas últimas dos especies, el porcentaje de germinación obtenido en el tratamiento de luz resultó superior al 75%, mientras que el porcentaje obtenido cuando fueron transferidas de la oscuridad a la luz fue inferior al 60% (fig. 1).

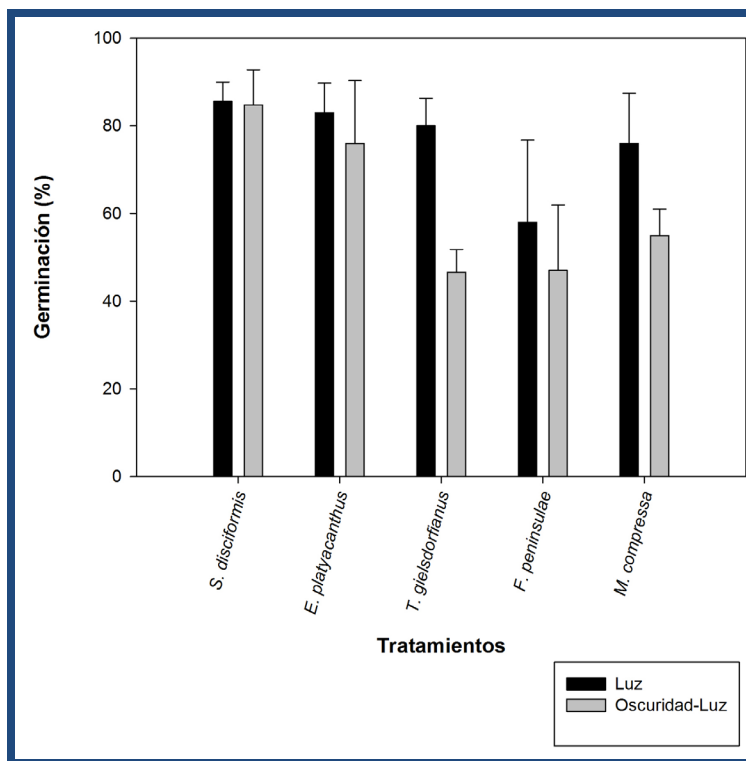


Fig. 1. Porcentaje de germinación obtenido para *Strombocactus disciformis*, *Echinocactus platyacanthus*, *Turbincarpus gielsdorffianus*, *Ferocactus peninsulæ* y *Mammillaria compressa* bajo los tratamientos utilizados. En el tratamiento de oscuridad no se obtuvo germinación para ninguna de las especies estudiadas. Media \pm D.E.

DISCUSIÓN

El fotoblastismo positivo obtenido para las cinco especies estudiadas coincide con el patrón de respuesta fotoblástica reportada para la tribu Cacteeae por Rojas-Aréchiga *et al.* (2013).

Una fracción de las semillas de *M. compressa* y *T. gielsdorffianus* desarrollaron eskotolatenia al estar incubadas durante un mes en la oscuridad a 25°C donde no se obtuvo germinación y después de ser transferidas a la luz. De la misma manera Small y Gutterman (1992) reportan que las semillas de *Lactuca serriola* desarrollaron eskotolatenia al estar incubadas en la oscuridad durante 12 días a 25°C. Para cactáceas este hecho ha sido reportado por Flores *et al.* (2006) para dos especies de *Mammillaria* y cuatro subespecies de *Turbincarpus* y también para *Mammillaria parkinsonii* por G. Jiménez (comunicación personal). Esto podría representar una estrategia adaptativa de las semillas ante un ambiente impredecible y podría jugar un papel importante en el mantenimiento de un banco de semillas ya sea de tipo transitorio o persistente

(Rojas-Aréchiga y Batis 2001; Finch-Savage y Leubner-Metzger, 2006; Flores-Martínez *et al.*, 2008).

Un requerimiento de luz para la germinación es una de las características que poseen las semillas para poder formar un banco de semillas y, además las semillas con eskotolancia pueden permanecer latentes aun cuando sean desenterradas y posiblemente puedan ir rompiendo su latencia con el tiempo y/o por la acción de otros factores como pueden ser fluctuaciones de temperatura, lo cual es común en zonas áridas. Asimismo, se ha demostrado que las variaciones en el contenido de humedad en el suelo bajo condiciones naturales pueden afectar el estado de latencia en los bancos de semillas (Batlla y Benech-Arnold, 2006).

También se ha demostrado que el tamaño de las semillas influye en su capacidad para formar un banco de semillas (Rojas-Aréchiga y Batis 2001). Las semillas redondeadas de las cinco especies estudiadas y de tamaño muy pequeño y pequeño (*Strombocactus disciformis* y *Mammillaria compressa*, respectivamente; cuadro 1) (Barthlott y Hunt, 2000), pudieran tener una mayor probabilidad de enterramiento dadas sus características morfológicas y esto, aunado al hecho de que presentan fotoblastismo positivo pudiera impedir la germinación bajo condiciones subóptimas.

Las cinco especies estudiadas son fotoblásticas positivas, pero no hay información sobre la existencia de bancos de semillas para estas especies. Se ha comprobado el banco de semillas aéreo para las semillas fotoblásticas positivas de *Echinocactus platyacanthus* (López-López, 2006) y para algunas especies de *Mammillaria* (*i.e.*, serotinia, Rodríguez-Ortega *et al.*, 2006). Otros trabajos reportan un banco de semillas en el suelo para algunas especies del género *Ferocactus* (Bowers 2000, 2005). Las semillas de una de las especies estudiadas (*M. compressa*) que desarrollaron eskotolancia son de tamaño pequeño (Barthlott y Hunt, 2000), lo que constituye también una característica importante para formar bancos de semillas (Rojas-Aréchiga y Batis, 2001). Esto coincide con otros trabajos en donde semillas pequeñas de cactáceas son las que forman bancos de semillas en el suelo, por ejemplo, *Trichocereus pasacana* (De Viana, 1999), *Myrtillocactus geometrizans* (Cano-Salgado *et al.*, 2013) y *Mammillaria grahamii* (Bowers, 2005). Sin embargo, la especie *Ferocactus wislizeni*, con semillas de tamaño grande (Rojas-Aréchiga *et al.*, 2103) también forma banco de semillas en el suelo (Bowers, 2005).

Los resultados obtenidos en este estudio y los reportados por Flores *et al.* (2006) y G. Jiménez (comunicación personal) sugieren que posiblemente hay géneros en la tribu Cactaceae (*Turbinicarpus* y *Mammillaria*) que pueden ser capaces de desarrollar eskotolancia como una estrategia adaptativa en ambientes xéricos cuando las condiciones no son las óptimas para germinar. Aunque hasta el momento el significado ecológico de la eskotolancia sigue sin entenderse (Koutsovoulou y Thanos, 2010).

La fracción de semillas que no germinan después de los tratamientos de oscuridad-luz, son semillas que pueden mantenerse en un banco de semillas. Se ha sugerido que la inducción de la eskotolancia es una de las estrategias de supervivencia bajo condiciones adversas y al mismo tiempo las semillas con este tipo de latencia son capaces de retener estados intermedios del fitocromo hasta que la latencia sea removida por factores ambientales (Hsiao y Vidaver, 1989). De acuerdo con Pons (1991) la eskotolancia previene la germinación de semillas en el suelo y ésta puede ser inducida con el enterramiento.

Es importante entender el comportamiento de semillas en el suelo que requieren luz para germinar que están continuamente sujetas a periodos de oscuridad ya sea en parcial o en total hidratación (Khan y Karssen, 1980), ya que este germoplasma contribuye a la dinámica de la población en un futuro a corto o largo plazo. Sería muy interesante determinar el desarrollo de eskotolancia con periodos de oscuridad de diferente duración con el objeto de determinar si se desarrollan diferentes grados de eskotolancia e investigar sobre los mecanismos para romper

este tipo de latencia bajo condiciones naturales y tratar de entender su significado ecológico. Contrario a la latencia primaria, los estudios en eskotolancia a la fecha son escasos.

CONCLUSIONES

Las semillas de las cinco especies estudiadas son fotoblásticas positivas y dos de ellas, *Mammillaria compressa* y *Turbincarpus geildorfianus* desarrollaron eskotolancia.

AGRADECIMIENTOS

Al proyecto CONACYT 221362 y presupuesto del Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) de MCM. Permiso de colecta SGPA/DGVS/01975/06. A Anabel Domínguez por el apoyo en el laboratorio.

LITERATURA CITADA

- Barthlott, W., y D. Hunt, 2000. *Seed diversity in the Cactaceae*. David Hunt, UK.
- Baskin J.M., y C.C. Baskin, 1973. "Delayed germination in seeds of *Phacelia dubia* var. *dubia*". *Canadian Journal of Botany*, **51**: 2481-2486.
- _____, 1998. *Seeds- Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*. Academic Press. USA. 665 pp.
- Batlla, D., y R. Benech-Arnold, 2006. "The role of fluctuations in soil water content on the regulation of dormancy changes in buried seeds of *Polygonum aviculare* L". *Seed Science Research*, **16**: 47-59.
- Bewley, J.D., 1980. "Secondary dormancy (skotodormancy) in seeds of lettuce (*Lactuca sativa* CV Grand Rapids) and its release by light, gibberellic acid and benzyladenin". *Physiologia Plantarum*, **49**: 277-280.
- Bliss, D., y H. Smith, 1985. "Penetration of light into soil and its role in the control of seed germination". *Plant, Cell and Environment*, **8**: 475-483.
- Bowers, J., 2000. "Does *Ferocactus wislizeni* (Cactaceae) have a between-year seed bank?". *Journal of Arid Environments*, **45**: 197-205.
- _____, 2005. "New evidence for persistent or transient seed banks in three Sonoran Desert cacti". *The Southwestern Naturalist*, **50**: 482-487.
- De Viana, M.L., 1999. "Seed production and seed bank of *Trichocereus pasacana* (Cactaceae) in northwestern Argentina". *Tropical Ecology*, **40**: 79-84.
- Flores, J.; E. Jurado, y A. Arredondo, 2006. "Effect of light on germination of seeds of Cactaceae from the Chihuahuan Desert, Mexico". *Seed Science Research*, **16**: 149-155.
- Flores-Martínez, A.; G. Manzanero, M. Rojas-Aréchiga, M.C. Mandujano, y J. Golubov, 2008. "Seed age germination responses and seedling survival of an endangered cactus that inhabits cliffs". *Natural Areas Journal*, **28**: 51-57.
- Guterman, Y., 2002. *Survival strategies of annual desert plants*. Springer-Verlag, Germany. 348 pp.
- Hilhorst, H.W.M., 1998. "The regulation of secondary dormancy. The membrane hypothesis revisited". *Seed Science Research*, **8**: 77-90.
- Hsiao, A.I., y W. Vidaver, 1989. "Effects of repetitive acid immersion, red light and gibberellin GA₃ treatments on phytochrome-mediated germination control in skotodormancy lettuce seeds". *Journal of Experimental Botany*, **40**: 23-31.
- López-López, J.V., 2006. "Banco de semillas de *Echinocactus platyacanthus* Link y Otto (Cactaceae) y especies asociadas en una región semiárida de la Reserva de la Biosfera 'Barranca de Metztitlán', Hidalgo". Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM.

Recibido:
11/marzo/2016

Aceptado:
24/abril/2017

- Kępczyński, J., y M. Bihun, 2002. "Induction of secondary dormancy in *Amaranthus caudatus* seeds". *Plant Growth Regulation*, **38**: 135-140.
- Khan, A.A., y C.M. Kharssen, 1980. "Induction of secondary dormancy in *Chenopodium bonus-henricus* L. seeds by osmotic and light treatments and its prevention by light and growth regulators". *Plant Physiology*, **66**: 175-180.
- Koutsovoulou, K., y C.A. Thanos, 2010. Light requirement and skotodormancy in Campanulaceae an ecophysiological approach. *Proceedings of the Seed Ecology III Conference*, Pendleton R., S. Meyer y B. Schultz (eds.), Salt Lake City, Utah, EUA, p.p. 98-99.
- Finch-Savage, W.E., y G. Leubner-Metzger, 2006. "Seed dormancy and the control of germination". *New Phytologist*, **171**: 501-523.
- Márquez-Guzmán, J., M. Collazo-Ortega, M. Martínez-Gordillo, A. Orozco-Segovia, y S. Vázquez-Santana, 2013. *Biología de angiospermas*. Facultad de Ciencias, UNAM.
- Pons, T.L. 1991. "Induction of dark dormancy in seeds: its importance for the seed bank in soil". *Functional Ecology*, **5**: 669-675.
- Rodríguez-Ortega, C.; M. Franco, y María C. Mandujano. 2006. "Serotiny and seed germination in three threatened species of *Mammillaria* (Cactaceae)". *Basic and Applied Ecology*, **7**: 533-544.
- Rojas-Aréchiga, M., y A.I. Batis, 2001. "Las semillas de cactáceas, ¿forman bancos en el suelo?". *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*, **46**: 76-82.
- Rojas-Aréchiga, M.; M.C. Mandujano, y J. Golubov, 2013. "Seed size and photoblastism species belonging to tribe Cacteeae (Cactaceae)". *Journal of Plant Research*, **126**: 373-386.
- Rojas-Aréchiga, M., y C. Vázquez-Yanes, 2000. "Cactus seed germination: a review". *Journal of Arid Environments*, **44**: 85-104.
- Sokal, R.S., y F.J. Rohlf., 1995. *Biometry*. W.H. Freeman and Co. New York. 887 pp.
- Taiz, L., y E. Zeiger, 1998. *Plant Physiology*. 2a ed. Sunderland, USA. 792 pp.
- Tester, M., y C. Morris, 1987. "The penetration of light through soil". *Plant, Cell and Environment*, **8**: 475-483.
- Thanos, C.A., y K. Georghiou, 1988. "On the mechanism of skotodormancy induction in Grand Rapids lettuce (*Lactuca sativa* L.) seeds". *Journal of Plant Physiology*, **133**: 580-584.
- Schafer, D.E., y D.D. Chilcote, 1970. "Factors influencing persistence and depletion in buried seed populations. II. The effects of temperature and soil moisture". *Crop Science*, **10**: 342-345.
- Small, J.G.C., y Y. Gutterman, 1992. "A comparison of thermo and skotodormancy in seeds of *Lactuca serriola* in terms of induction, alleviation, respiration, ethylene and protein synthesis". *Plant Growth Regulation*, **11**: 301-310.
- Vleeshouwers, L.M.; H.J. Bouwmeester, y C.M. Karssen, 1995. "Redefining seed dormancy: an attempt to integrate physiology and ecology". *Journal of Ecology*, **83**: 1031-1037.
- Wesson, G., y P.F. Wareing, 1969. "The role of light in the germination of naturally occurring populations of buried weed seeds". *Journal of Experimental Botany*, **20**: 402-41.