



**UADY**

POSGRADO  
INSTITUCIONAL  
EN CIENCIAS  
AGROPECUARIAS Y  
MANEJO DE RECURSOS  
NATURALES TROPICALES

**MICROAMBIENTE, BANCO DE SEMILLAS Y  
ESTRATO HERBÁCEO ASOCIADOS A  
*Pithecellobium keyense* EN CHUBURNÁ YUCATÁN**

TESIS

PRESENTADA COMO REQUISITO  
PARA OBTENER EL GRADO

**MAESTRA EN CIENCIAS EN MANEJO DE  
RECURSOS NATURALES TROPICALES**

POR

**LICENCIADA EN BIOLOGÍA VANESSA BEATRIZ  
HERNÁNDEZ MENDOZA**

**DIRECTORES:**

**DR. JORGE LEANDRO LEIRANA ALCOCER  
DR. JORGE AUGUSTO NAVARRO ALBERTO**

MÉRIDA, YUC., MÉXICO, OCTUBRE DEL 2017



POSGRADO INSTITUCIONAL  
CIENCIAS AGROPECUARIAS Y MANEJO  
DE RECURSOS NATURALES TROPICALES





**UADY**

POSGRADO  
INSTITUCIONAL  
EN CIENCIAS  
AGROPECUARIAS Y  
MANEJO DE RECURSOS  
NATURALES TROPICALES

**POSGRADO INSTITUCIONAL EN CIENCIAS AGROPECUARIAS Y  
MANEJO DE RECURSOS NATURALES TROPICALES**

**ALUMNA: LICENCIADA EN BIOLOGÍA  
VANESSA BEATRIZ HERNÁNDEZ MENDOZA**

**SÍNODO DEL EXAMEN DE TESIS DE GRADO**

**DR. VÍCTOR PARRA TABLA  
CCBA-UADY**

\_\_\_\_\_

**DR. LUIS ABDALA ROBERTS  
CCBA-UADY**

\_\_\_\_\_

**DR. ARTURO CAAMAL MALDONADO  
CCBA-UADY**

\_\_\_\_\_

**DR. JUAN JAVIER ORTÍZ DÍAZ  
CCBA-UADY**

\_\_\_\_\_

**DRA. PATRICIA MONTAÑEZ ESCALANTE  
CCBA-UADY**

\_\_\_\_\_

**MÉRIDA, YUCATÁN, OCTUBRE DEL 2017**



## **DECLARATORIA**

El presente trabajo no ha sido aceptado o empleado para el otorgamiento de título o grado diferente o adicional al actual. La tesis es el resultado de las investigaciones del autor, excepto donde se indican las fuentes de información consultadas. El autor otorga su consentimiento a la UADY para la reproducción del documento con el fin de intercambio bibliotecario siempre y cuando se indique la fuente.

## **DEDICATORIA**

*A toda mi familia, sobre todo a mis padres Rita Mendoza y Ramón Hernández, y mis  
sobrinas y sobrinos.*

*Gracias por sus consejos, amor, apoyo y enseñanza de vida. Los amo mucho.*

*A la familia que uno escoge: Vero y Marta.*

## **AGRADECIMIENTOS**

A mis asesores, el Dr. Jorge Leirana-Alcocer y el Dr. Jorge Navarro Alberto por todas sus observaciones, correcciones y consejos. Sin su guía y experiencia esto no hubiese sido posible.

A mi comité tutorial, Dr. Víctor Parra-Tabla, Dr. Luis Abdala Roberts, Dra. Patricia Montañes, Dr. Juan Javier Ortíz y Dr. Arturo Caamal cuyas observaciones y correcciones enriquecieron este trabajo.

Al Dr. Carlos Cervera por su asesoramiento en las mediciones microambientales en fisiología de semillas.

Al Professor Gerhard Leubner y al equipo del Seed biology place especialmente a Dra. Kazumi Nakabayashi, Dra. Tina Steinbrecher, Dr. Michael Ignatz y Dra. Safina Khan por su ayuda, asesoramiento, comentarios y entrenamiento en el manejo de semillas.

A los Dr. María Pulido y Dr. Sigfredo Escalante del Banco de Germoplasma del CICY por permitirme el acceso a las instalaciones del banco.

A Dr. Marta Pérez Suarez, Thomas Holloway, Veronica Cupul y Constantino Albert por su sincera amistad, cariño y sobre todo por todo el apoyo emocional.

A Callum Martin por su ayuda en la revisión del manuscrito en inglés.

A Alonso Panti y Carlos Arisqueta que además de brindarme su amistad me apoyaron en campo.

A mis compañeros y amigos de la Facultad (licenciatura, maestría y departamento de ecología) por los momentos que compartimos.

## RESUMEN

Las dunas costeras tropicales se caracterizan por baja precipitación, alta demanda evaporativa, y temperatura y radiación elevadas, además son consideradas ambientes extremos. En estos sistemas, los arbustos juegan un papel muy importante ya que reducen los extremos ambientales. Estos factores microambientales favorables pueden afectar la dinámica del banco de semillas y el comportamiento de plántulas. El presente trabajo determinó los cambios ejercidos por la cobertura de *Pithecellobium keyense* sobre el microambiente y su relación con el banco de semillas y el estrato herbáceo en la duna costera de Chuburná, Yucatán. *P. keyense* es la especie vegetal dominante del sitio de estudio. Se midieron variables microambientales bajo las plantas durante las estaciones de lluvias y seca. Se registró la composición del banco de semillas y del estrato herbáceo bajo 30 individuos adultos de *P. keyense* con cobertura contrastante (Chica = 5 m<sup>2</sup>-10 m<sup>2</sup> y Grande =15.1m<sup>2</sup>-30 m<sup>2</sup>), y en tres diferentes posiciones (Abierto, Borde, Centro). Las variables más importantes para explicar las diferencias en microambiente fueron luz, y temperaturas nocturna mínima y diurna máxima. La posición bajo la copa es importante para explicar las diferencias en microambiente. Para todo el estudio, el banco de semillas tuvo una densidad de 11,411 semillas/m<sup>2</sup> y fue mayor durante la seca. Sólo 17.16% de las semillas fueron viables. Durante la estación lluviosa, la probabilidad de viabilidad de semillas fue mayor en la posición de borde y durante la estación seca disminuye con el incremento en la luz. La posición bajo la copa de *P. keyense* ejerce efecto sobre el microambiente y la probabilidad de la viabilidad de semillas en Chuburná.

**Palabras clave:** arbusto; aridez; copa; estacionalidad; luz; México; temperatura; viabilidad de semillas.

## SUMMARY

Tropical coastal dunes are characterized by low precipitation, high evaporative demand, high temperature and high radiation and are considered extreme environments for vegetation development. In these systems, shrubs play an important role since they improve microclimate by cushioning extreme environmental factors. These favourable microclimatic factors can affect seed bank dynamics and seedling behavior. *Pithecellobium keyense* is the most dominant species in the study site. To determine the association of *P. keyense* cover on microclimate and its relation to the seed bank and herbaceous layer in Chuburná, Yucatán, we measured microclimate variables under the plants during the rainy and dry seasons. Seed bank composition and herbaceous layer cover were recorded under 30 *P. keyense* adult plants with contrasting covers (Small= 5 m<sup>2</sup>-10 m<sup>2</sup> and Large=15.1m<sup>2</sup>-30 m<sup>2</sup>), and in three different positions (Open, Border and Centre). The most important variables to explain differences in microclimate were PPFD, minimum nighttime temperature and maximum daytime temperature. Position under the canopy was important to explain differences in microclimate. For the whole study, soil seed bank size had a density of 11,411 seed/m<sup>2</sup> and it was larger during the dry season. Only 17.16% of the seeds were viable. During the rainy season, seed viability was higher in the Border position, and during the dry season, decreases with increasing PPFD. The environmental distribution for some species in this study matched their environmental requirements. Position under the canopy of *P. keyense* had effect on microclimate and probability of seed viability in Chuburná.

**Keywords:** aridity; canopy; light; Mexico; seasonality; seed viability; shrub; temperature.

## ÍNDICE GENERAL

<b>DECLARATORIA</b> .....	i
<b>DEDICATORIA</b> .....	ii
<b>AGRADECIMIENTOS</b> .....	iii
<b>RESUMEN</b> .....	iv
<b>SUMMARY</b> .....	v
<b>ÍNDICE DE FIGURAS</b> .....	viii
<b>ÍNDICE DE CUADROS</b> .....	ix
<b>1. INTRODUCCIÓN</b> .....	1
<b>2. MARCO TEÓRICO</b> .....	4
<b>2.1 Dunas costeras</b> .....	4
<b>2.2 Papel de los arbustos en los ecosistemas áridos y semiáridos</b> .....	5
<b>2.3 Microambiente</b> .....	6
<b>2.3.1 Luz</b> .....	7
<b>2.3.2 Temperatura</b> .....	9
<b>2.3.3 Agua</b> .....	9
<b>2.4 Bancos de semillas</b> .....	10
<b>2.4.1 Dinámica del banco de semillas</b> .....	10
<b>2.5 Germinación y latencia de semillas</b> .....	11
<b>2.6 Factores que afectan la persistencia y la supervivencia de las semillas en el suelo</b> .....	12
<b>2.7 Establecimiento de plántulas bajo arbustos</b> .....	14
<b>3. HIPÓTESIS</b> .....	16
<b>5. OBJETIVOS ESPECÍFICOS</b> .....	17
<b>6. REFERENCIAS</b> .....	18
<b>7. ARTÍCULO CIENTÍFICO</b> .....	28
<b>ABSTRACT</b> .....	29
<b>METHODS</b> .....	33
<b>STUDY SITE</b> .....	33
<b>FOCAL SPECIES</b> .....	34



DATA COLLECTION.....	34
MICROCLIMATE CHARACTERIZATION.....	36
DATA ANALYSIS .....	41
<b>RESULTS .....</b>	<b>42</b>
SEED BANK AND HERBACEOUS LAYER COMPOSITION .....	42
SEED BANK AND HERBACEOUS LAYER RELATION TO MICROCLIMATE..	43
<b>DISCUSSION .....</b>	<b>45</b>
MICROCLIMATE .....	45
SEED BANK AND HERBACEOUS LAYER COMPOSITION .....	46
SEED BANK AND HERBACEOUS LAYER RELATION TO MICROCLIMATE..	48
<b>CONCLUDING REMARKS .....</b>	<b>51</b>
<b>ACKNOWLEDGEMENTS .....</b>	<b>52</b>
<b>LITERATURE CITED .....</b>	<b>52</b>
<b>SUPPORTING INFORMATION .....</b>	<b>63</b>

## ÍNDICE DE FIGURAS

<b>FIGURA 1.</b> Localización del sitio de estudio/ <b>FIGURE 1.</b> Location of the study site..	33
<b>FIGURA 2.</b> Diagrama del protocolo de muestreo/ <b>FIGURE 2.</b> Diagram of sampling protocol.....	36
<b>FIGURA 3.</b> Gráfico del análisis de componentes principales (PCA) analizando las variables microambientales luz, temperatura nocturna y temperatura de mediodía dadas por <i>P. keyense</i> , donde S = cobertura pequeña y L = grande y donde C = Posición Centro (a 5 cm del tallo de la planta), B = Posición Borde (parte externa de la copa) y O = Posición abierta (a 1 m de la parte externa de la copa)/ <b>FIGURE 3.</b> Ordination plots produced by principal component analysis (PCA) applied to three Microclimatic variables (Table 1) measured in the neighbourhood of <i>P. keyense</i> individuals. Two classes of canopy cover of <i>P. keyense</i> were considered: S = small and L= large. Microclimatic variables were sampled in three positions: C= Centre (5 cm from plant stems), B= border (outer boundary of canopy) and O= open (1 m from the outer boundary of the canopy).....	38
<b>FIGURA 4.</b> Gráfica de microambiente DFFF, temperatura máxima del día y temperatura mínima nocturna dada por tres diferente posición asociadas a <i>P. keyense</i> durante las estaciones de lluvias y seca. Donde C= posición centro, B= posición borde y O= posición abierta. / <b>FIGURE 4.</b> Graphic of PPF, maximum daily temperature, and minimum nighttime temperature given by the three different positions associated to <i>P. keyense</i> during the rainy and the dry season. Where C= centre position (5 cm from plant stems), B= border position (outer boundary of canopy), and O= open positions (1 m from the outer boundary of canopy).....	39
<b>FIGURA 5.</b> Gráfica de la probabilidad de la viabilidad de acuerdo con luz (DFFF, densidad de flujo de fotones para fotosíntesis) donde C = Posición Centro (a 5 cm del tallo de la planta), B = Posición Borde (parte externa de la copa) y O = Posición abierta (a 1 m de la parte externa de la copa). <b>A</b> = Estación lluviosa, y <b>B</b> = Estación seca/ <b>FIGURE 5.</b> Observed and fitted (by Logistic regression) probabilities of viability of the	

seed bank associated to *P. keyense* as a function of light (PPFD=Photosynthetic photon flux density). Sampling positions: C= centre position (5 cm from plant stems), B= border position (outer boundary of canopy), and O= open positions (1 m from the outer boundary of canopy). A= Rainy season, and B= Dry season.....44

## ÍNDICE DE CUADROS

**CUADRO 1.** Variables microambientales principales dado por el análisis PCA y su correlación con la diemnsión 1 (dim1) de las coordenadas del PCA con sus P-valores para las estaciones lluviosa y seca/ **TABLE 1.** The main microclimatic variables produced by PCA analysis and their correlation with the dimension 1 (Dim 1) of the PCA coordinates, with their P-values for the rainy and dry seasons.....38

## 1. INTRODUCCIÓN

Las dunas costeras tropicales son regiones con un marcado déficit de agua, cuya precipitación y humedad atmosférica se encuentran por debajo del promedio mundial anual (Maun, 2009; Rzedowski, 1968). Además hay una alta radiación solar, elevadas temperaturas, baja disponibilidad de nutrientes, estacionalidad muy marcada de lluvia, vientos fuertes y una distribución de la vegetación a manera de parches aislados (Fernández-Gálvez, 2010; González, 2012).

Las dunas costeras del golfo de México se desarrollan en sistemas arenosos en los que la vegetación se distribuye en parches con diferentes condiciones físicas y bióticas (Castillo y Moreno-Casasola, 1996). Las dunas costeras son sistemas complejos para las plantas, debido a los efectos de los cambios de los gradientes ambientales (de la costa hacia la tierra) o cambios entre distintos microambientes (presencia de arbustos), que dan como resultado diferentes niveles de salinidad, nutrientes y humedad del suelo (Castillo *et al.*, 1991; Martínez *et al.*, 1992; Castillo y Moreno-Casasola, 1996). Las características anteriores hacen de estas comunidades vegetales, sitios con condiciones ambientales extremas para el desarrollo de vegetación (Brooker *et al.*, 2008).

En estos sistemas semiáridos, los arbustos juegan un papel determinante sobre el microambiente de otras especies formando “islas de fertilidad” o parches de hábitat ricos en humedad y nutrientes rodeados por suelos de baja fertilidad (Gutiérrez y Squeo, 2004). Además, estos arbustos amortiguan las condiciones extremas del medio, a través de la sombra generada por la copa, lo que disminuye la radiación solar que llega al suelo y por ende también la temperatura del suelo y del aire bajo la copa (Jones, 2014). Estas condiciones microambientales favorables promueven la germinación de semillas y el establecimiento de plántulas (Franco y Nobel, 1988, Cervera *et al.* 2006), afectando a su vez a la dinámica de los bancos de semillas (Bewley, 1997; Baskin y Baskin, 2004; Ma *et al.*, 2006; Graeber *et al.*, 2014).

Los bancos de semillas son reservorios de semillas viables en el suelo, producidas recientemente o en años previos (Hyatt y Casper, 2000). Están regidos por dinámicas

espaciales y temporales, como son la entrada y salida de individuos al sistema (Simpson *et al.*, 1989). Entre las entradas se incluye la dispersión de semillas de fuentes locales y la inmigración de fuentes distantes. Las salidas son el resultado de pérdidas de semillas ya sea por germinación, depredación, muerte por acumulación de radicales de oxígeno y muerte por patógenos (Simpson *et al.*, 1989; Maun, 2009). Los patrones de distribución, composición y densidad de los bancos de semillas están directamente afectados por los cambios en la composición y cobertura de la vegetación, a través de cambios microambientales (Ma *et al.*, 2006; Bewley *et al.*, 2013) debido a que la variabilidad microambiental afecta los procesos de latencia, germinación y supervivencia de las semillas (Bewley, 1997; Baskin y Baskin, 2004; Graeber *et al.*, 2014).

Los bancos de semilla en las dunas de arena, particularmente en las costeras, son fuertemente influenciados por la variación estacional, la variabilidad microambiental, y por factores como erosión, reordenación o enterramiento por arena, acción de la marea, salinidad y viento (Maun, 2009). En este sentido, los arbustos de la vegetación de la duna costera promueven la formación de bancos de semillas al reducir el potencial erosivo del viento y la precipitación, y porque proporcionan refugio contra depredadores (Espinoza *et al.*, 1988; Gutiérrez, 2004), lo que reduce la pérdida de semillas del sistema. La presencia de arbustos en estos sistemas también puede promover la salida de semillas del banco de semillas en los sistemas áridos y semiáridos ya que aumentan la germinación de semillas. Por ejemplo, en la duna costera yucateca se encontró que la sombra provista por la copa de *Bravaisia berlandieriana* afecta positivamente la germinación y el establecimiento del cactus endémico *Mammillaria gaumeri* en comparación con sitios abiertos, principalmente durante la estación lluviosa (Cervera *et al.*, 2006).

Este trabajo se desarrolló en el matorral de duna costera de Chuburná, Yucatán (México), donde *Pithecellobium keyense*, especie arbustiva de la familia Fabaceae, es una especie dominante en este tipo de vegetación de la Península de Yucatán (Espejel, 1984; Flores, 1994; Chan *et al.*, 2002). Este arbusto tiene una fenología de floración que va de febrero a junio, y puede crecer en suelos pobres en nutrientes (Flores y Espejel, 1994; Chan *et al.* 2002). Se ha encontrado que la cobertura de *P. keyense* está relacionada como la

calidad del suelo (Leirana-Alcocer y Bautista, 2014). Los individuos de *Pithecellobium keyense* podrían actuar como plantas nodriza para semillas y plántulas ya que proveen nutrientes (Leirana-Alcocer y Bautista, 2014), sombra y reducen los extremos de temperatura y evaporación que mejoran las condiciones de las semillas para germinar y establecerse (Bewley *et al.*, 2013).

Como un primer acercamiento para estudiar la relación entre el microambiente, el banco de semillas y el estrato herbáceo asociado a *Pithecellobium keyense*, el presente trabajo se enfocó en caracterizar los cambios en el microambiente en diferentes posiciones bajo la copa de plantas adultas de *Pithecellobium keyense* especie dominante del matorral costero de Chuburná, Yucatán y describir cómo estos cambios afectan al banco de semillas, y al estrato herbáceo durante las estaciones de lluvias y seca. Para lograr esto, durante las estaciones de lluvias y seca se realizaron muestreos del banco de semillas asociado a tres diferentes posiciones bajo la copa de individuos de *P. keyense* con diferente tamaño de cobertura. En Yucatán, el ecosistema de duna costera se encuentra seriamente amenazado por la creciente urbanización y la alta contaminación las cuales ocasionan la pérdida de hábitats naturales (Durán, 2012). En la actualidad, la mayoría de los estudios sobre bancos de semillas están enfocados en generar información que pueda ser utilizada para proponer planes de manejo y así amortiguar la pérdida de biodiversidad (Wang *et al.*, 2009), por lo que el presente trabajo ayudará a generar información básica de la historia natural del banco de semillas en el matorral, y su asociación con una planta dominante, lo cual podría servir para estudios posteriores de conservación.

## 2. MARCO TEÓRICO

### 2.1 Dunas costeras

Las dunas costeras del golfo de México se caracterizan por desarrollarse en sistemas arenosos, con un sustrato pobre en nutrientes y partículas silíceas con cantidades variables de arena calcárea; en donde la vegetación se distribuye a manera de parches formando así sistemas muy dinámicos que comprende una amplia variedad de hábitats con diferentes condiciones físicas y bióticas (Castillo y Moreno-Casasola, 1996). Las dunas costeras son sistemas complejos para las plantas, debido a los efectos de los cambios de los gradientes ambientales (de la costa hacia la tierra) o cambios entre distintos microambientes (presencia/ausencia de arbustos), que dan como resultado diferentes niveles de salinidad, nutrientes y humedad (Castillo *et al.*, 1991; Martínez *et al.*, 1992; Castillo y Moreno-Casasola, 1996). En estos ecosistemas, se sabe que de la costa hacia la tierra la salinidad, la influencia del viento y el reordenamiento de la arena disminuyen; mientras la disponibilidad de agua y nutrientes aumenta (Leirana-Alcocer, 2010). En Yucatán este tipo de vegetación se distribuye en un 60% del litoral, presentándose como un mosaico de comunidades en diferentes estados de desarrollo, debido a su deterioro y fragmentación resultado de actividades humanas (Torres *et al.*, 2001).

Estas zonas de vegetación exhiben un alto déficit de agua, ya que la precipitación y humedad atmosférica suelen ofrecer valores muy por debajo del promedio mundial anual Rzedowsky (1968). Además, existe una enorme descompensación entre la cantidad de agua que potencialmente puede pasar a la atmósfera por evapotranspiración y la cantidad de agua de lluvia que realmente reciben estas zonas (González, 2012). Además, los suelos en las dunas costeras tienden a ser deficientes en importantes macro y micronutrientes debido en parte a la baja tasa de descomposición por el bajo contenido de humedad (Leirana-Alcocer, 2010). En lo que concierne a la vegetación, las plantas de estas zonas se han adaptado a estas condiciones extremas por medio de hábitos xerófitos, es decir, se han adaptado a sobrevivir en condiciones ambientales de altas temperaturas y baja disponibilidad de agua gracias a la modificación de sus requerimientos (Arora *et al.*, 2009). Algunas de las

adaptaciones de las plantas a estas condiciones pueden ser el escape a la aridez y/o la resistencia a la misma mediante una variedad de modificaciones de sus características morfológicas y fisiológicas (Pagano y Araujo, 2011). Entre algunas de estas modificaciones tenemos el desarrollo de raíces más grandes, cutícula más gruesa, estomas localizados en hendiduras y desprendimiento de las hojas en épocas secas (Rzedowsky, 1968).

Debido a la limitación del recurso agua y las altas radiaciones, la interacción luz-agua son dos factores que influyen directamente sobre el desarrollo y supervivencia de las propágulos e individuos adultos, por tanto las respuestas de las plantas a la luz van a estar muy afectadas por la disponibilidad hídrica (Valladares *et al.*, 1997). Sin embargo, estas respuestas son muy marcadas en las primeras etapas de vida de las plantas (Jong y Klinkhamer, 1988), por lo que se ha encontrado que muchas especies de estos ecosistemas necesitan de germinar y establecerse bajo plantas nodrizas que crean microambientes favorables de mayor disponibilidad de humedad, menor temperatura y mayor cantidad de nitrógeno (Franco y Nobel, 1988). En el matorral costero yucateco se ha descrito como algunas plantas, como *Bravaisia berlandieriana*, modifican algunos factores microambientales que favorecen la germinación y el establecimiento de la cactácea *Mammillaria gaumeri* (Leirana-Alcocer y Parra-Tabla, 1999; Cervera *et al.*, 2006).

## **2.2 Papel de los arbustos en los ecosistemas áridos y semiáridos**

En las zonas áridas la materia orgánica del suelo y los nutrientes (particularmente N y P) ocurren en gran medida en la superficie de la capa del suelo debajo de los arbustos que en áreas abiertas y en capas profundas, produciendo lo que se conoce como el fenómeno “islas de fertilidad”(Smith y Monson, 1997). En términos más claros una “isla de fertilidad” se define como arbustos o fragmentos de hábitat ricos en humedad y nutrientes rodeados por suelos de baja fertilidad donde la cobertura vegetal es escasa (Gutiérrez y Squeo, 2004). Las islas de fertilidad, y particularmente la hojarasca bajo cobertura vegetal, funcionan como almacén temporal en la superficie del suelo de recursos como agua, carbono y nutrientes (Álvarez-Sánchez y Harmon, 2003). Además, el follaje y la hojarasca reducen el potencial erosivo del viento y la precipitación (Gutiérrez y Squeo, 2004).



También reducen la salida de nutrientes ya que el tronco y las raíces disminuyen la capacidad de distintos agentes climáticos de arrastrar partículas (Espinoza *et al.*, 1988; Shachak *et al.*, 1998).

Algunas especies de arbustos que forman islas de fertilidad son importantes porque pueden actuar como especie nodrizas, ya que proveen sombra y reducen la temperatura, que a su vez ejercen efectos en el mejoramiento en las relaciones hídricas para las semillas y las plántulas que se encuentren debajo de ellos (Cervera *et al.* 2006; Padilla y Pugnaire, 2006). También son importantes por la acumulación de restos orgánicos que enriquecen los suelos (Gutiérrez *et al.*, 1993). Adicionalmente, proporcionan un refugio frente a la acción de depredadores (Gutiérrez y Squeo, 2004) y determinan la distribución de otras especies, entre ellas, las herbáceas, epífitas y otras especies de arbustos menos resistentes a los microhábitats abiertos (Leirana-Alcocer y Bautista, 2014).

Un concepto ligado al desarrollo entre las plantas que habitan ambientes severos, tal como son las zonas áridas, zonas alpinas, sistemas de tundra o pantanos salinos, es la facilitación (Brooker *et al.*, 2008). La facilitación ocurre cuando la probabilidad de establecimiento de una planta se incrementa por el amortiguamiento de los extremos ambientales provisto por las plantas establecidas previamente (Glenn-Lewin y van der Maarel, 1992). Se ha comprobado que en los ecosistemas extremos existe una amplia y marcada heterogeneidad microambiental en comparación con ecosistemas más estables o menos severos (Putman y Weatten, 1984). Además, debido a los frecuentes eventos de perturbación en forma de deposición de arena y a los extremos ambientales (sequía, baja fertilidad, extremos de temperatura y radiación solar alta) experimentados por las plantas de la duna, se espera que estas interacciones ocurran en esta comunidad (Cervera *et al.* 2006).

### **2.3 Microambiente**

El microambiente se refiere a las condiciones de las variables del clima que se pueden medir en localizadas áreas cercanas a la superficie de la tierra (Jones, 2014). Se diferencia del macroambiente, en el que este prevalece sobre el microambiente a unos

cuantos metros sobre el suelo (Bewley *et al.*, 2013). Se puede decir que características locales y a escala muy detallada de topografía, sombra, exposición, declive, en un clima general de la región pueden traducirse a marcadas diferencias microambientales, tan importantes que afectan la vida de los organismos (Putman y Weatten, 1984). Entre las variables ambientales que conforman el microambiente se incluye la temperatura, la luz, la velocidad del viento y la humedad (Chen *et al.*, 1999). Estas variables ambientales cambian a escales espaciales y temporales, y por factores como elevación o por la cobertura de la vegetación (Bewley *et al.*, 2013). Por ejemplo, la temperatura y humedad cambian drásticamente tanto en el suelo como en el aire, con la ausencia de la vegetación debido al incremento del intercambio de energía cerca de la superficie del suelo causado por la elevada evaporación y condensación (Bewley y Black, 1994). También, condiciones microambientales del suelo, como aspecto, textura y color están influenciadas por la ausencia o prevalencia de vegetación debido a los cambios de energía solar que ocasionan (Maun, 2009). En las dunas costeras, además de la vegetación, la movilidad del suelo y la microtopografía generan una importante heterogeneidad ambiental, con unos sitios más favorables que otros para la germinación y establecimiento de plántulas (Lortie y Cushman, 2007). Por ejemplo, la heterogeneidad de estrategias de germinación que presentan las especies de los banco de semillas de un ecosistema, muchas veces son regidas por las condiciones ambientales y microambientales del sitio, como en el caso de las especies con latencia fisiológica (Baskin y Baskin, 2004). En el caso de las dunas costeras donde se conoce poco acerca del tamaño y el tipo de banco que se forma, se conoce mucho menos acerca del efecto de los factores ambientales sobre los bancos de semillas (Maun, 2009).

### **2.3.1 Luz**

Las zonas áridas presentan largos periodos sin nubosidad, por lo que las cargas solares son muy altas, y estas altas radiaciones se traducen en altas temperaturas tanto en el aire como en la superficie del suelo (Smith *et al.* 1997). Además, la radiación en condiciones naturales es variable, debido que cambia con la estación, con las horas del día, pero principalmente por el establecimiento de la vegetación (Jones, 2014). La respuesta de la germinación de las semillas bajo el dosel puede variar de acuerdo con la densidad de la

cobertura vegetal (Bewley *et al.*, 2013). Las semillas responden a la luz para prevenir la ocurrencia de la germinación en lugares y en tiempos no favorables para el establecimiento de las plántulas (Fenner y Thompson, 2005). Es decir, las semillas cuentan con la habilidad para detectar diferentes espectros de la luz ambiental, como cantidad y calidad, que les permite tener un control sobre donde y cuando germinar. Por ejemplo, el fitocromo es un compuesto por el que algunas semillas responden a la luz, este reacciona con la luz rojo-lejano para estimular la germinación; este tipo de luz generalmente está implicada con la germinación asociada a la colonización de claros de luz bajo el dosel de vegetación (Baskin y Baskin, 2001).

Por otro lado, en los bancos de semillas, la sensibilidad a la luz juega un papel importante en la germinación, ya que se ha encontrado que en especies que presentan patrones de enterramiento marcado, se inhibe la germinación en la oscuridad como una estrategia adaptativa de persistencia (Thompson y Grime, 1979; Thompson y Grime 1983). Las semillas pueden ser capaces de permanecer latentes durante largos períodos de tiempo y germinar posteriormente si se exponen incluso brevemente a la luz después de alguna perturbación del suelo, lo que podría ser ventajoso en la distribución de las especies a lo largo del tiempo (Jones, 2014).

La duna costera es un ecosistema con una muy alta incidencia de luz, ya que además de la luz directa que llega del sol, el albedo (reflejo) de la superficie de la arena aumenta la intensidad de la luz en las partes inferiores de las superficies de las hojas de las plantas, por lo que las semillas son expuestas a grandes cantidades de radiación (Maun, 2009). Entonces, en ecosistemas con alta radiación incidente, germinar en sitios expuestos sería perjudicial para el establecimiento de las plántulas (Nobel, 2005). En la duna costera de Ría Lagartos las semillas de la cactácea endémica *Mammillaria gaumeri* tienen mayor porcentaje de germinación y supervivencia de plántulas en microambientes donde sólo llega el 20% de la luz total ambiental (Cervera, *et al.*, 2006).

### 2.3.2 Temperatura

La temperatura es un factor fundamental ya que afecta directamente la tasa de actividad metabólica en las células y tejidos de plantas (Ehleringer, 1989; Nobel 2005). Se ha demostrado que temperaturas extremas suelen ser nocivas para las semillas. La temperatura es el principal factor abiótico que causa la muerte fisiológicas de las semillas en condiciones de almacenamiento no naturales así como en condiciones naturales como con los bancos de semillas (Baskin y Baskin, 2001).

Bewley y colaboradores (2013) mencionan que después del agua, el factor ambiental más importante para la germinación y ruptura de latencia en las semillas es la temperatura. En condiciones naturales la temperatura regula la germinación de tres maneras: a) determinando la capacidad y la tasa de germinación de semillas no latentes; b) removiendo la latencia primaria y/o secundaria; y c) induciendo latencia secundaria.

En ecosistemas naturales de dunas de arena, la temperatura es muy variable y dependerá del fotoperiodo, la presencia de vegetación y las estaciones (Cervera *et al.*, 2006). Franco y Nobel (1989), encontraron que debajo el dosel de las plantas nodrizas *Ambrosia deltoidea* y *Cercidium microphyllum* con coberturas de 0.87 m y 4.5 m respectivamente, la temperatura se redujo de 60 °C en un sitio expuesto a 47.4 °C bajo *A. deltoidea* y a 41.4 °C bajo *C. microphyllum* cerca de Ajo, Arizona, E.U.A.

### 2.3.3 Agua

La mayoría de las semillas pueden mantener su viabilidad con un bajo contenido de humedad, como en el caso de las semillas longevas conocidas como ortodoxas, en donde la longevidad puede incrementarse con la desecación; en contraste con las denominadas recalcitrantes que mantienen su viabilidad con altos niveles de humedad (Fenner y Thompson, 2005). Sin embargo, la germinación de la mayoría de las semillas siempre inicia con la toma de agua del ambiente. Las semillas toman el agua de sus alrededores, el medio del que la toman usualmente es el suelo, el potencial hídrico del suelo es el que determina el máximo potencial hídrico que las semillas pueden alcanzar (Bewley *et al.*, 2013).

Bradford (1990) encontró que el proceso de germinación de las semillas inicia con la imbibición. En ambientes secos, las semillas de los bancos de semillas pueden persistir primariamente en estado seco, luego se imbiben rápidamente y consiguen germinar cuando el agua está disponible después de la temporada de precipitaciones (Bewley *et al.*, 2013).

## **2.4 Bancos de semillas**

En la mayoría de los ecosistemas, el suelo contiene reservorios de semillas viables pero sin germinar, producidas en períodos recientes o en años previos, que se les conoce como bancos de semillas (Hyatt y Casper, 2000; Baskin y Baskin, 2001). Estas semillas se presentan sobre el suelo en formas de camas de semillas, enterradas en el suelo o asociadas a la hojarasca (Simpson *et al.*, 1989; Baskin y Baskin, 2001).

Las semillas viables en el suelo juegan un papel importante en los ecosistemas; ayudan a dispersar las especies vegetales (Thompson, 1986) y constituyen una reserva de semillas capaces de reemplazar las pérdidas de la vegetación madura (Thompson, 1978), por lo que se mantiene y regeneran las comunidades vegetales (Baldwin, 1996; Ma *et al.*, 2006). Se ha encontrado que los datos de riqueza y abundancia de especies de semillas en los bancos proveen información sobre el potencial de regeneración de estas comunidades (Grombone-Guaratini y Rebeiro-Rodrigues, 2002). De acuerdo con las especies que se regeneren con mayor éxito, el banco de semillas va a cambiar de un año a otro en función de la variación del clima y de factores como tiempo, distribución, forma y gravedad de la perturbación de la vegetación (Thompson y Grime, 1979).

### **2.4.1 Dinámica del banco de semillas**

Los bancos de semillas se rigen por dimensiones espaciales y temporales conocida como dinámica (Simpson *et al.*, 1989). La dinámica de los bancos es establecida por la entrada y salida de semillas al mismo (Maun, 2009). Entre las entradas se incluye la dispersión de semillas de fuentes locales y por inmigración de fuentes distantes, tanto que las salidas son el resultado de pérdidas de semillas ya sean por germinación, depredación, muerte, entre otras causas (Harper, 1977). La principal entrada de semillas a los bancos está

determinada por la lluvia de semillas, ya que la dispersión local es la que predomina en una comunidad. Sin embargo, la entrada de semillas a distancia también puede ocurrir, y contribuye al mantenimiento de la diversidad genética (Simpson *et al.*, 1989). La dispersión local puede ser pasiva, por medio de expulsión mecánica de las semillas desde el fruto, por fuego, viento, agua y animales, estos últimos tres agentes son importantes también para la dispersión a larga distancia (Baskin y Baskin, 2001). La principal pérdida de semillas del banco se da por germinación (Maun, 2009). Esta salida de semillas de los bancos resulta de respuestas fisiológicas controladas genéticamente a las señales ambientales, que incluyen luz, temperatura, agua, oxígeno y estimulantes químicos que llevan a las semillas a germinar, lo que determina cuantas semillas se acumulan en el suelo (Bewley *et al.*, 2013). Estas entradas y salidas controlan directamente la densidad de semillas, la composición de especies y las reservas genéticas; y son los cambios en la importancia relativa de estos procesos sobre el tiempo los que gobiernan las dinámicas de los bancos de semillas (Olano *et al.*, 2012).

## **2.5 Germinación y latencia de semillas**

La germinación comienza con la imbibición de la semilla seca, donde el agua activa las células del protoplasma causando un aumento drástico de la respiración, la cual vuelve accesible los recursos alimenticios que proveen de la energía para que la radícula atraviese las estructuras circundantes (Raven *et al.*, 1992). Esto se debe a que la imbibición tiene como fin reestablecer el metabolismo celular de las semillas secas, para restituir la integridad química y estructural de las células (Nonogaki *et al.*, 2010).

Un proceso importante y necesario para comprender la longevidad y la germinabilidad de las semillas en los bancos es el de latencia (Fenner y Thompson, 2005). Ecológicamente, el proceso de latencia es una adaptación de las semillas para poder controlar su distribución en términos de espacio (ej. selección del hábitat) y tiempo (ej. en respuesta a cambios estacionales de temperatura) (Bewley, 1997; Graeber *et al.*, 2014). Baskin y Baskin (2004) definen latencia de semillas como la incapacidad que tienen estas para germinar en un específico periodo de tiempo bajo cualquier combinación de factores

ambientales (ej. condiciones de luz, niveles de temperatura y potencial hídrico del suelo). La latencia es el proceso característico de las semillas que define cuáles son las condiciones requeridas para la germinación, entonces cualquier factor ambiental que estimule la germinación puede ser definido como el factor que “libera” a las semillas de la latencia (Finch-Savage y Leubner-Metzger, 2006). La importancia de la evolución de la latencia puede explicarse en cuatro beneficios que esta brinda a las plantas: persistencia en entornos de riesgo como son los bancos de semillas, disminución de la competencia intraespecífica, la mejora de las oportunidades del establecimiento de las plántulas y el incremento en la adecuación (producción de semillas) de un individuo y de las especies en conjunto (Baskin y Baskin, 2004).

Sobre el proceso latencia-germinación influyen fuertemente las hormonas vegetales como el ácido abscísico (ABA) y la giberelina (GA), junto con señales ambientales (principalmente agua, luz y temperatura) (Bewley, 1997; Baskin y Baskin, 2004; Graeber *et al.*, 2014). La temperatura puede influir tanto sobre la latencia y la germinación como se ha mencionado con anterioridad, mientras que la luz estimula la germinación a través de los fitocromos (Finch-Savage y Leubner-Metzger, 2006). Las semillas son sensibles a estas señales dependiendo de las características de su testa y la entrada de agua por imbibición (Voegelé *et al.*, 2012).

## **2.6 Factores que afectan la persistencia y la supervivencia de las semillas en el suelo**

Si una semilla no germina, la energía contenida dentro de las semillas eventualmente se pierde durante el tiempo en que estas residan en el suelo (Chen y Maun, 1999). Diversos estudios apuntan que el tamaño y forma de las semillas puede predecir su persistencia en el suelo, y ha concluido que las semillas pequeñas tienden a tener mayor persistencia en el suelo que las semillas grandes (Thompson y Grime, 1979; Thompson *et al.*, 1993). Sin embargo, la mayoría de estos estudios fueron realizados en Europa, especialmente en Gran Bretaña, donde los factores ambientales pueden influir sobre esta premisa (Moles *et al.*, 2003; Thompson y Grime, 1979; Thompson *et al.*, 1993). En estos estudios se concluyó que la persistencia de las semillas pequeñas en el suelo puede deberse

a los mecanismos de enterramiento, ya que las semillas pequeñas tienden a enterrarse más que las grandes y las semillas no persisten por largos periodos de tiempo sobre la superficie del suelo (Thompson *et al.*, 1993).

En contraste, se ha visto que las semillas de las zonas áridas pueden comportarse de una manera diferente, demostrándose que no existe relación alguna o existe una relación positiva entre el tamaño de las semillas y la supervivencia de estas en el suelo (Moles *et al.*, 2003; Volis y Bohner, 2013). La relación positiva del tamaño de las semillas con la persistencia en el suelo puede deberse a que estas especies necesitan grandes reservas de energía para poder sobrevivir algún tiempo bajo condiciones estresantes; y además de esto también necesitan poder sostener la germinación (Chen y Maun, 1999; Moles *et al.*, 2003). Volis y Bohner (2013) analizaron la adecuación de las poblaciones de semillas en términos de supervivencia, en un gradiente de aridez y con la ayuda de un modelo matemático con proyección a 9000 y 10000 años, y encontraron que las condiciones ambientales hostiles selecciona el incremento en el tamaño de semillas. En este estudio se encontró que cuando las condiciones ambientales son extremas, la latencia aumenta y las semillas grandes tienen una pequeña ventaja sobre las pequeñas, pero cuando se incrementa la favorabilidad del ambiente en términos humedad, las semillas pequeñas tienden a adecuarse más. Sin embargo, aunque ambos tamaños presentan ventajas selectivas, las semillas pequeñas tienen la ventaja de ser producidas en mayores cantidades, lo que a la larga podría ser más ventajoso para las poblaciones vegetales, (Moles *et al.*, 2003; Volis y Bohner, 2013).

Por otro lado, se sabe también de algunos factores abióticos que pueden influir sobre la mortalidad de las semillas, como son el exceso de humedad (mayor probabilidad de infestación por patógenos), el envejecimiento y el enterramiento (Chambers y MacMahon, 1994). En ambientes estresantes como el de las dunas costeras, se ha encontrado una relación negativa entre la supervivencia de las semillas y la profundidad de enterramiento, aunque no se sabe porque ocurre esta relación, esta podría estar asociada a la presencia de hongos patógenos y bajo niveles de concentración de oxígeno (Chen y Maun, 1999). Del mismo modo, también podemos encontrar algunos factores bióticos que afectan la supervivencia de las semillas en el suelo, como son la infestación por hongos y bacterias



patógenas, y la depredación (Chambers y MacMahon, 1994). Un ejemplo de esto lo podemos encontrar en las zonas áridas, donde se ha observado una gran depredación de semillas, debido a que en estas zonas el alimento es escaso y las semillas son consumidas a gran escala por aves, roedores, insectos y otros animales (Gutterman, 2000). No obstante, en algunos ambientes como el de dunas costeras, el enterramiento de las semillas puede conferir la ventaja de escapar de la depredación (Maun, 1994).

Chambers y MacMahon (1994), mencionan que de manera general las características ambientales a la que están expuestas las semillas en los bancos de semillas, determinan los regímenes de humedad y temperatura a la que están expuestas las semillas y por lo tanto van a determinar la influencia respiratoria (viabilidad) y la edad. Estos autores también mencionan la persistencia y longevidad de las semillas es promovida bajo condiciones extremas de frío o sequedad, y la viabilidad de estas se pierden cuando se incrementan las condiciones de calor y humedad.

## **2.7 Establecimiento de plántulas bajo arbustos**

Es importante separar el reclutamiento de nuevos individuos por germinación y por el establecimiento de plántulas, ya que muchas semillas pueden llegar a germinar pero esto no implica que lleguen a formar parte del sistema (van der Valk, 1993). Esto se debe a que la transición de semillas germinadas a plántulas representa la fase más vulnerable en toda la vida de las plantas (Kitajima y Fenner, 2000; Gómez-Aparicio *et al.*, 2005; Kitajima, 2007). Grime (2001), menciona que las etapas juveniles en las plantas son las que determinan la distribución de la vegetación.

En los sistemas naturales existen diversos factores que afectan la supervivencia de las plántulas, como son el enterramiento, la erosión, la infestación por patógenos, la depredación, la competencia con la vegetación la establecida, la falta o el exceso de agua, las altas temperatura, la alta radiación solar, la falta de nutrientes y la salinidad (Fenner y Thompson 2005; Bewley *et al.*, 2013). Sin embargo, en algunos ecosistemas sobre todo en los ecosistemas áridos, la vegetación ya establecida puede facilitar el establecimiento de las plántulas (Gutiérrez y Squeo, 2004). La facilitación es la influencia positiva de una o varias

especies que permiten el establecimiento de otras especies, debido a los cambios ambientales favorables para la supervivencia como puede ser la fijación de nitrógeno por parte de leguminosas (Glenn-Lewin y van der Maarel, 1992; Walker y Moral, 2003). Entre los beneficios de la vegetación establecida con la emergencia y supervivencia de plántulas tenemos: la reducción de la radiación solar y de la desecación del suelo, la producción de hojarasca (que disminuye la pérdida de agua y aporta nutrientes), la reducción de compactación del suelo y el almacenamiento de agua (Gómez-Aparicio *et al.*, 2005). De hecho se sabe que una de las estrategias de las plántulas de dunas costeras es crecer asociadas a plantas nodrizas, en donde la sombra crea hábitats más favorables disminuyendo las temperaturas, lo que mejora la relación planta-suelo-agua-nutrientes y donde se puede encontrar una perturbación física menor (Maun, 1994). Un ejemplo de esto lo podemos encontrar en un estudio realizado por De Jong y Klinkhamer (1988), donde se encontró que la supervivencia y el establecimiento de plántulas de las especies de dunas costeras *Cirsium vulgare* y *Cynoglossum officinale* tuvieron una correlación positiva con la cobertura de otros arbustos y árboles del sistema, así como con la estación de lluvias del sitio.

Asimismo, en otros sistemas como son los áridos también se ha encontrado resultados similares, como es el caso de las plántulas de *Agave rigida* fueron encontradas sólo bajo el dosel de *Hilaria rigida*, debido a que debajo de esta planta nodriza las temperaturas reducían un 68% (Franco y Nobel, 1988). García (2001) también encontró una mayor supervivencia de plántulas de anuales en asociación con arbustos cuando se excluía a los herbívoros, esta supervivencia fue asociada a una menor radiación solar; además también se observó una alta mortalidad durante la temporada de secas.

### 3. HIPÓTESIS

Se espera tener una mayor probabilidad de encontrar más semillas viables y mayores coberturas de estrato herbáceo asociadas a condiciones microambientales menos extremas (en puntos más sombreados o protegidos) bajo de individuos de *Pithecellobium keyense* que en sitios abiertos. También se espera que estas respuestas sean mayores en lluvias debido a la disponibilidad del recurso agua (mayor asignación a reproducción y crecimiento). Los arbustos en ambientes semiáridos amortiguan las condiciones extremas del medio modificando el microambiente. Los cambios microambientales afectan las entradas, las salidas y la permanencia (lluvias de semillas, germinación, muerte, sobrevivencia etc.) de las semillas en el suelo, y también afectan el crecimiento de la vegetación circundante.

#### **4. OBJETIVO GENERAL**

Caracterizar los cambios en el microambiente en diferentes posiciones bajo la copa de plantas adultas de *Pithecellobium keyense* especie dominante del matorral costero de Chuburná, Yucatán y describir cómo estos cambios afectan al banco de semillas, y al estrato herbáceo durante las estaciones de lluvias y seca.

#### **5. OBJETIVOS ESPECÍFICOS**

- Estimar el tamaño del banco de semillas asociado a tres puntos bajo la copa de individuos de *P. keyense* con coberturas de diferente tamaño durante dos estaciones (lluvias y seca).
- Estimar la cobertura del estrato herbáceo especies asociado a tres puntos bajo la copa de individuos de *P. keyense* con coberturas de diferente tamaño, durante dos estaciones (lluvias y seca).
- Asociar las variables microambientales con la probabilidad de viabilidad de semillas y la cobertura del estrato herbáceo asociados a tres puntos bajo la copa de individuos de *P. keyense* con coberturas de diferentes tamaños, durante dos estaciones (lluvias y seca).

## 6. REFERENCIAS

- Aguilera, N. 1989. Tratado de edafología de México, tomo I. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 222 pp.
- Álvarez-Sánchez, J. y M. Harmon. 2003. Descomposición de hojarasca: Hojas y madera. Pp. 108-122. En: Álvarez-Sánchez, J. y E. Naranjo (Eds.). Ecología del suelo en la selva tropical húmeda de México. Instituto de Ecología A.C. Facultad de Ciencias e Instituto de Biología, UNAM. México.
- Arias, A. 2001. Suelos Tropicales. Editorial Universidad Estatal a Distancia. Costa Rica. 166 pp.
- Baldwin, A., McKee, K. y I. Mendelsohn. 1996. The influence of vegetation, salinity, and inundation on seed Banks of oligohaline coastal marshes. *American Journal of Botany*, 83: 470-479.
- Barber, A., Tun J. y M.B. Crespo. 2001. A new approach on the bioclimatology and potential vegetation of the Yucatan Peninsula (Mexico). *Phytocoenologia* 31: 1-31.
- Barret, M. A. y P. Stiling. 2007. Relationships among Key deer, insect herbivores, and plant quality. *Ecol Res*, 22: 268-273.
- Baskin, C. y J. Baskin. 2001. Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination. Academic Press. Estados Unidos de Norteamérica.
- Baskin, J. y Baskin, C. 2004. A classification system for seed dormancy. *Seed science research*, 14: 1-16.
- Bautista, F., Palma-López, D. y W. Huchin. 2005. Actualización de la clasificación de los suelos del Estado de Yucatán. Pp. 105-122. En: F. Bautista y A. G.Palacio (Eds.). Caracterización y manejo de los suelos de la península de Yucatán: implicaciones agropecuarias, forestales y ambientales. México.

- Benech-Arnolda, R., Sa Âancheza, R., Forcellab,F., Kruka, B y C. Ghersaa. 2000. Environmental control of dormancy in weed seed banks in soil. *Field Crops Research* 67:105-122
- Bewley, D. y M. Black. 1994. *Seeds: Physiology of development and Germination*. 2°ed. Springer. EUA. 445 pp.
- Bewley, D. 1997. Seed Germination and Dormancy. *The plant Cell*, 9:1055-1066.
- Bewley, J., Bradford, K., Hilhorst, H. y H. Nonogaki. 2013. *Seeds: Physiology of development, germination and dormancy*. 3°ed. Springer. EUA. 392 pp.
- Binkley, D. y P. Vitousek. 1989. Soil nutrient availability. pp. 75-92. En.: Pearcy, R., Ehleringer, J., Mooner, H. y P. Rundel (Eds). *Plant Physiological Ecology, field methods and instrumentation*. Chapman & Hall. Londres.
- Bradford, K. 1990. A water Relations Analysis of Seed Germination Rates. *Plant Physiology*, 94: 840-849.
- Bradford, K. 1994. Water stress and the water relations of seeds development: A critical review. *Crop Science*, 34:1-11.
- Brooker, R. W., Maestre, F. T., Callaway, R. M., Lortie, C. L., Cavieres, L. A., Kunstler, G., Lancourt, P., Tielbörger, K., Travis, J. M., Anthelme, F., Armas, C., Coll, L., Corcket, E., Delzon, S., Forey, E., Kikvide, Z., Olofsson, J., Pugnaire, F., Quiroz, C., Saccone, P., Schiffers, K., Seifan, M., Touzard, B. y R. Michalet. 2008. Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *Journal of Ecology* 96: 18-34.
- Castillo, S. A. y P. Moreno-Casasola. 1996. Coastal sand dune vegetation: an extreme case of species invasión. *Journal of Coastal Conservation*, 2: 13-22.
- Castillo, S., Popma, J. y P. Moreno-Casasola. 1991. Coastal sand dune vegetation of Tabasco and Campeche, México. *Journal of Vegetation Science*, 2:73-88.

- Cervera, J., Andrade, J., Simá, J. y E. Graham. 2006. Microhabitats, germination, and establishment for *Mammillaria gaumeri* (cactaceae), a rare species from Yucatan. *International Journal of Plant Sciences*, 167:311–319.
- Chambers, J. C. y J. A. MacMahon. 1994. A day in the life of a seed: movements and fates of seeds and their implications for natural and managed systems. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 25: 263-292.
- Chen, H. y M. A. Maun. 1999. Effects of sand burial depth on seed germination and seedling emergence of *Cirsium pitcheri*. *Plant Ecology*, 140: 53-60.
- Chen, J., Saunders, S., Crow, T., Naiman, R., Brosofske, D., Mroz, G., Brookshire, B. y J. Franklin. 1999. Microclimate Forest Ecosystem and Landscape Ecology, Variations in local climate can be used to monitor and compare the effects of different management regimes. *BioScience*, 49: 288-297. Estados Unidos de Norteamérica. 328 pp.
- Dahal, P., Kim, N. K. Bradford. 1996. Respiration and germination rates of tomato seeds at suboptimal temperatures and reduced water potentials. *Journal of Experimental Botany*, 47: 941-947.
- De Jong, T. y P. 1988. Klinkhamer. Seedling Establishment of the Biennials *Cirsium vulgare* and *Cynoglossum officinale* in a Sand-Dune Area: The Importance of Water for Differential Survival and Growth. *The Journal of Ecology*, 76: 393-402.
- Durán, M. 2012. Efecto de la urbanización en la comunidad vegetal del matorral de duna costera en el estado de Yucatán, México. Universidad Autónoma de Yucatán.
- Ehleringer, J. 1989. Temperatures and energy budget. Pp. 117-134. En: Pearcy, R., Ehleringer, J., Mooney, H. y P. Rundel (Eds). *Plant Physiological Ecology, field methods and instrumentation*. Chapman & Hall. Londres.
- Espinoza, G., Fuentes, E. y J. Molina. 1988. La erosión: fenómenos naturales y acción del hombre. Pp. 53-64. En: Fuentes, E. y S. Prenafeta (Eds). *Ecología del Paisaje en Chile Central*. Ediciones Universidad Católica de Chile. Chile.

- Fenner, M. y K. Thompson. 2005. *The Ecology of Seeds*. Cambridge. Reino Unido. 250 pp.
- Fernández-Gálvez, J. 2010. El recurso suelo-agua en medios áridos y semiáridos. Pp. 143-149. En: González, J. y A. Chueca (Eds). *C4 y CAM, Características generales y uso en programas de desarrollo de tierras áridas y semiáridas*. CSIC. España.
- Finch- Savage, W. y Leubner- Metzger, G. 2006. Seed dormancy and the control of germination. *New Phytologist*, 171, 501-523.
- Flores, J. y I. Espejel. 1994. *Etnoflora yucatanense: Tipos de vegetación de la península de Yucatán*. Universidad Autónoma de Yucatán. México. 135 p.
- Franco A. y P. Nobel. 1988. Interactions Between Seedlings of Agave Deserti and Nurse Plant Hilaria. *Ecology*, 69: 1731-1740.
- Franco A. y P. Nobel. 1989. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology*, 77: 870-886.
- García, D. 2001. Effects of seed dispersal on *Juniperus communis* recruitment on a Mediterranean mountain. *Journal of Vegetation Science*, 12: 839-848.
- Geiger, R. 1965. *The climate near the Ground*. Harvard University Press. EUA. 611 p.
- Glenn-Lewin, D. C. y E. van der Maarel. 1992. Patterns and processes of vegetation dynamics, 11-59. *En: Glenn-Lewin, D. C., Peet, R. y T. Veblen eds. Plant Succession: theory and prediction*. Chapman & Hall. Reino Unido. 352 p.
- Gómez-Aparicio, L. Gómez, J. M. y R. Zamora. 2005. Microhabitats shift Rank in suitability for seedling establishment depending on hábitat type and climate. *Journal of Ecology*, 93: 1194-1202.
- González, F. 2012. *Zonas áridas y semiáridas de México y su vegetación*. SEMARNAT. México. 194 p.
- Gutiérrez, J., Meserve, P., Contreras, L., Vásquez, H. y F. Jaksic. 1993. Spatial distribution of soil nutrients and ephemeral plants underneath and outside the canopy of *Porlieria chilensis* shrubs (Zygophyllaceae) in arid coastal Chile. *Oecologia* 95: 347-352.



Gutiérrez, J. y F. Squeo. 2004. Importancia de los arbustos en los ecosistemas semiáridos de Chile. *Ecosistemas*, 13: 36-45.

Gutterman, Y. 2000. Environmental factors and survival strategies of annual plant species in the Negev Desert, Israel. *Plant Species Biology*, 15: 113-125.

Graeber, K., Linkies, A., Steinbrecher, T., Mummenhoff, K., Tarkowská, D., Turecková, V., Ignatz, M., Sperber, K., Voegelé, A., De Jong, H., Urmanová, T., Strnad, M. y G. Leubner-Metzger. 2014. DELAY OF GERMINATION 1 mediates a conserved coat dormancy mechanism for the temperature- and gibberellin-dependent control of seed germination. *Plant Biology*, 1: 3571–3580.

Grime, J. P. 2001. *Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties*. 2nd. ed. John Wiley & Sons, Chichester. Reino Unido. 456 p.

Grombone-Guaratini, M. y R. Ribeiro. 2002. Seed bank and seed rain in a seasonal semi-deciduous forest in south-eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 18:759–774.

Harper, J. L. 1977. *Population biology of plants*. London Academic Press. 892 p.

Helsen, K., Hermy, M. y O. Honnay. 2015. Changes in the species and functional trait composition of the seed bank during semi-natural grassland assembly: seed bank disassembly or ecological palimpsest?. *Journal of Vegetation Science*, 26: 58-67.

Hyatt, L. y B. Casper. 2000. Seed bank formation during early secondary succession in a temperate deciduous forest. *Journal of Ecology*. 88, 516-527.

Jones, H. 2014. *Plants and Microclimate*. 3<sup>o</sup>ed. Cambridge University Press. Reino Unido. 428 p.

Juárez-Sanz, M., Sánchez-Andreu, J y A. Sánchez-Sánchez. 2006. *Química del suelo y medio ambiente*. Publicaciones de la Universidad de Alicante. San Vicente del Raspeig, Alicante, España. 743 pp.

Kitajama, K. 2007. Seed and seedling ecology. Pp. 549-579. En: Pugnaire, F. y F. Valladares (Eds). *Functional Plant Ecology*. CRC Press Taylor & Francis Group. Estados Unidos de Norteamérica.

Kitajama, K. y M. Fenner. 2000. Ecology of Seedling Regeneration. *En*: Fenner, M (Ed). *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. 2°Ed. CABI Publishing. Reino Unido. 331-359.

Karssen, C. 1981. Patterns of change in dormancy during burial of seeds in soil. *Israel Journal Botany*, 29: 449-457.

Leirana-Alcocer, J. y V. Parra-Tabla. 1999. Factors affecting the distribution, abundance and seedling survival of *Mammillaria gaumeri* Orcutt, and endemic cactus of the coast of Yucatan, Mexico. *Journal of Arid Environments*, 141: 41-428.

Leirana-Alcocer, J. 2010. Relación Suelo- Vegetación en la costa de Yucatán, México. Tesis para obtener el Doctorado en Biodiversidad: Conservación y Gestión de las Especies y sus Hábitats. Universidad de Alicante España. 234 pp.

Leirana-Alcocer, J. y F. Bautista-Zuñiga. 2014. Patrones de asociación entre la cobertura vegetal y la calidad del suelo en el matorral costero de la reserva Ría Lagartos, Yucatán. *Bilología y Química*, 8: 44-53.

Li, Y., Bao, W. y N. Wu. 2011. Spatial patterns of the soil seed bank and extant vegetation across the dry Minjiang River valley in southwest China. *Journal of Arid Environments*. 75, 1083-1089.

Lortie, C. J. y J. H. Cushman. 2007. Effects of a directional abiotic gradient on plant community dynamics and invasión in a coastal dune system. *Journal of Ecology*, 95; 468-481.

Marín, J. 1997. Composición y estructura de la vegetación y sus relaciones con el banco de semillas en tres sitios de selva baja caducifolia de la Península de Yucatán. Tesis para obtener el grado de Maestra en ciencias en manejo de recursos naturales tropicales. Universidad Autónoma de Yucatán. México.

- Ma, J., Ren, J., Wang, G. y F. Chen. 2006. Influence of different microhabitats and stand age on viable soil seed banks of sand-stabilising species. *South African Journal of Botany*, 72: 46 – 50.
- Ma, M., Zhou, X. y G. Du. 2010. Role of soil seed bank along a disturbance gradient in an alpine meadow on the Tibet plateau. *Flora*, 205:128–134.
- Maun, M. A. 1994. Adaptations Enhancing Survival and Establishment of Seedlings on Coastal Dune Systems. *Vegetatio*, 1, 59-70.
- Maun, A. 2009. *The biology of coastal sand dunes*. Oxford University Press. Estados Unidos de Norteamérica.
- Martínez, L. 2003. Facilitation of seedling establishment by an endemic shrub in tropical coastal sand dunes. *Plant Ecology*, 168: 333-345
- Martínez, M. L., Valverde, T. y P. Moreno-Casasola. 1992. Germination response to temperature, salinity, light and depth of sowing of ten tropical dune species. *Oecologia*, 92: 343-353.
- Mignorance, D. 2010. El suelo, regulador fisicoquímico de elementos traza para las plantas. pp. 129-142. En: González, J. y A. Chueca (Eds). *C4 y CAM, Características generales y uso en programas de desarrollo de tierras áridas y semiáridas*. CSIC. España.
- Moles, A. T., Warton, D. I. y M. Westoby. 2003. Seed size and survival in the soil in Arid Australia. *Austral Ecology*, 28: 575-585.
- Moreno-Casasola P. y I. Espejel. 1986. Classification and ordination of coastal sand dune vegetation along the Gulf and Caribbean Sea of Mexico. *Vegetatio*, 66:147-182.
- Nobel, P. 1988. *Environmental Biology of Agaves and Cacti*. Cambridge University Press. Cambridge, Massachusetts, Estados Unidos de Norteamérica.
- Nobel, P. 2005. *Physicochemical and environmental plant physiology*. 3°. ELSEIVIER Academic Press. EUA. 567 p.

- Nonogakia, H., Basselb, G. y J. D. Bewley. 2010. Germination, Still a mystery. *Plant Science*, 179: 574–581.
- Olano, J. M., Caballero, I. y A. Escudero. 2012. Soil seed bank recovery occurs more rapidly than expected in semi-arid Mediterranean gypsum vegetation. *Annals of Botany*, 109: 299-307.
- Padilla, F. y F. Pugnaire. 2006. The role of nurse plants in the restoration of degraded environments. *Front. Ecol. Enviroments* 4: 196–202.
- Pagano, M. C. y F. S. Araújo. 2011. Semi-Arid Vegetation in Brazil: Biodiversity, Impacts and Managment. 99-114. *In* Degenovine, K, M. (ed). *Semi-Arid Environments: Agriculture, Water Supply and vegetation*. Nova Science Publisher, Inc. EUA.
- Pearcy, R. 1989. Radiation and light measurements. Pp. 97-113 *En*:. Pearcy, R., Ehleringer, J., Mooner, H. y P. Rundel (Eds). *Plant Physiological Ecology, field methods and instrumentation*. Chapman & Hall. Londres.
- Popay, A. y E. Roberts. 1970. Factors involved in the dormancy and germination of *Capsella bursa-pastoris* (L.) and *Senecio vulgaris* (L.). *Journal Ecology*, 58: 103-122.
- Putman R. J. y S. D. Weatten. 1984. *Principles of Ecology*. University of California Press. Gran Bretaña. 388 pp.
- Pugnaire, F. y R. Lázaro. 2000. Seed Bank and Understorey Species Composition in a Semi-arid Enronment: The Effect of Shrub age and Rainfall. *Annals of Botany*, 86: 807-813.
- Raven, P. H., Evert, R. F. y S. E. Eichhorn. 1992. *Biología de las plantas*. Reverte. 402 p.
- Rico-Gray, V. y G. García-Franco. 1992. Vegetation and soil bank of successional stages in tropical lowland deciduous forest. *Journal of Vegetation Science*. 3, 617-624.
- Roham, R., Akbari, N., Abdollahian, M., Elsvand, H. y M. Yaghubi. 2014. Spial relationship between seed bank and population in *Beta vulgaris*. *Journal of sugar beet*. 28, 171-187.

Rundel, P. y W. Jarrell. 1989. Water in the environment. Pp. 29-47. En: Pearcy, R., Ehleringer, J., Mooney, H. y P. Rundel (Eds). *Plant Physiological Ecology, field methods and instrumentation*. Chapman & Hall. Londres.

Rzedowski, J. 1968. Las principales zonas áridas de México y su vegetación. *Bios. Revista del Seminario de Estudios Biológicos* 1: 4-24.

Shachak, M., Sachs, M. y I. Moshe. 1998. Ecosystem management of desertified shrublands in Israel. *Ecosystems*, 1: 475-483.

Simpson R., Leck, M. y V. Parker. 1989. Seed banks: general concepts and methodological issues. Pp 3-9. En: Leck, M., Parker, V. y R. Simpson (Eds). *Ecology of soil seed bank*. Academic Press. EUA.

Smith, S. D., Monson, R. K. y J. E. Anderson. 1997. *Physiological Ecology of North American Desert Plants*. Springer. USA. 286 p.

Sotelo, A., Contreras, E. y S. Flores. 1995. Nutritional value and content of antinutritional compounds and toxics in ten wild legumes of Yucatan Peninsula. *Plant Foods for Human Nutrition*, 47: 115-123.

ten Harkel, M. y F. van der Meulen. 1995. Impact of grazing and atmospheric nitrogen deposition on the vegetation of dry coastal dune grasslands. *Journal of Vegetation Science*, 6: 445-452.

Thompson, K. 1978. The Occurrence of Buried Viable Seeds in Relation to Environmental Gradients. *Journal of Biogeography*, 5:425-430.

Thompson, K. y J. Grime. 1979. Seasonal Variation in the Seed Banks of Herbaceous Species in Ten Contrasting Habitats. *Journal of Ecology*, 67: 893-921.

Thompson, K y J. P. Grime. 1983. A Comparative Study of Germination Responses to Diurnally-Fluctuating Temperatures. *Journal of Applied Ecology*, 20:141-156.

Thompson, K. 1986. Small-Scale Heterogeneity in the Seed Bank of An Acidic Grassland. *Journal of Ecology*, 74: 733-738.

- Thompson, K., Band, S. y J. Hodgson. 1993. Seed Size and Shape Predict Persistence in Soil. *Functional Ecology*, 7: 236-241.
- Torres, W., Méndez, M., Dorantes, A. y R. Durán. 2001. Estructura y composición de la diversidad del matorral de duna costera en el litoral yucateco. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 86: 37-51.
- Tielbörger, K. y R. Kadmon. 2000. Temporal environment variation tips the balance between facilitation and interference in desert plants. *Ecology*, 81: 1544-1553.
- Valladares, F., Allen, F. y R. Pearcy. 1997. Photosynthetic response to dynamic light under field conditions in six tropical rainforest shrubs occurring along a light gradient. *Oecologia* 111: 505-514.
- Valladares, F. 2004. El ambiente lumínico de los sotobosques ibéricos. *Quercus* 215: 28-35
- Voegele, A., Graeber, K., Oracz, K., Tarkowská, D., Jacquemoud, D., Turecková, V., Urbanová, T., Strnad, M. y G. Leubner-Metzger. 2012. Embryo growth, testa permeability, and endosperm weakening are major targets for the environmentally regulated inhibition of *Lepidium sativum* seed germination by Myrigalone A. *Journal of Experimental Botany*, 14: 5337-5370.
- Volis, S. y G. Bohner. 2013. Joint evolution of seed traits along an aridity gradient: seed size and dormancy are not two substitutable evolutionary traits in temporally heterogeneous environment. *New Phytologist*, 197: 655-667.
- Walker, L. y R. Del Moral. 2003. *Primary Succession and Ecosystem Rehabilitation*. Cambridge. Reino Unido. 442 pp.
- Wang, Y., Jiang, D., Toshio, O. y Q. Zhou. 2009. Recent Advances in soil seed bank research. *Contemporary Problems of Ecology*. 6, 520-524.
- Warr, S., Martin K. y K. Thompson. 1994. Seed bank composition and variability in five woodlands in south-west England. *Journal of Biogeography*, 21: 151-168.

## 7. ARTÍCULO CIENTÍFICO

**Microclimate, seed bank, and herbaceous layer under *Pithecellobium keyense* (Fabaceae) in a coastal dune**

**Vanessa B. Hernández-Mendoza<sup>1,2</sup>, Jorge Leirana-Alcocer<sup>1</sup>, Jorge A. Navarro-Alberto<sup>1</sup> and Jose C. Cervera<sup>1</sup>**

<sup>1</sup>Departamento de Ecología Tropical, Campus de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad Autónoma de Yucatán. Km. 15.5, carretera Mérida-Xmatkuil, CP 97100, Mérida, Yucatán, México

<sup>1</sup>Corresponding author: [bea.custodio13@gmail.com](mailto:bea.custodio13@gmail.com)

\*Artículo elaborado acorde con las normas editoriales de la revista Biotropica

## ABSTRACT

Tropical coastal dunes are characterized by low precipitation, high evaporative demand, high temperature and high radiation and are considered extreme environments for vegetation development. Shrubs play an important role since they improve microclimate by cushioning extreme environmental factors and can affect seed bank dynamics and seedling establishment. In this study, we characterized the microclimate, seed bank, and herbaceous layer under *Pithecellobium keyense* shrubs and the association between the seed bank and herbaceous layer with the microclimate during the rainy and dry seasons. We collected soil samples and measured herbaceous layer cover under adult *P. keyense* plants with two different sizes. In addition, we also conducted measurements at three different positions (open, border and centre) under each individual. According to PCA, the most important variables to explain differences in microclimate were photosynthetic photon flux density (PPFD), minimum nighttime temperature and maximum daytime temperature. Also, the PCA showed that position under the canopy was important in explaining differences in microclimatic variables and size was not. For the whole study, soil seed bank size had a density of 11,411 seed/m<sup>2</sup> and it was larger during the dry season (9300 seed/m<sup>2</sup>) than in the rainy season (2111 seed/m<sup>2</sup>). During the rainy season, seed viability was higher in the Border position, and during the dry season, decreases with increasing PPFD. There was no association between herbaceous layer cover and microclimate. Position under the canopy of *P. keyense* had an effect on microclimate and the probability of seed viability in Chuburná.

*Key words:* aridity; canopy; light; Mexico; seasonality; seed viability; shrub; temperature.



TROPICAL COASTAL DUNES IN ARID AND SEMI-ARID REGIONS ARE CHARACTERIZED by high water deficit, where precipitation and atmospheric humidity are below the world annual mean (Rzedowski 1968, Maun 2009). In general, these zones present low precipitation and high evaporative demand, high light radiation, high temperatures, low nutrient availability, a very marked seasonality in rainfall, high wind velocity, and isolated patches of vegetation (González 2012, Fernández-Gálvez 2010). Furthermore, the marine influence affects soil salinity, making this a highly saline environment (Maun 2009).

These characteristics make arid and semi-arid systems harsh environments for vegetation development (Brooker *et al.* 2008). In these systems, shrubs play an important role forming “fertility islands” or habitat fragments that are rich in humidity and nutrients, surrounded by poor soils (Gutiérrez & Squeo 2004). Furthermore, these shrubs cushion the extreme environmental conditions through their own shade, since plant cover decreases the amount of radiation reaching the soil leading to a decrease in air and soil temperature (Jones 2014). These favourable microclimatic conditions can affect seed germination and seedling establishment in arid and semi-arid zones (Franco & Nobel 1988, 1989, Cervera *et al.* 2006). Since seed germination is a seed output from seed banks, higher germination under more favourable microclimatic conditions will affect soil seed bank dynamics (Ma *et al.* 2006, Baskin & Baskin 2001, Bewley 1997).

Seed banks are viable seed reserves in the soil (Hyatt & Casper 2000). They exhibit spatial and temporal dynamics, which are given through seed inputs and outputs from the system (Simpson *et al.* 1989). Biotic factors that affect seed inputs are seed dispersal, while biotic factors that determine outputs are seed loss through germination, predation, disease

or physiological death (Maun 2009, Simpson *et al.* 1989). Additionally, other biotic factors that affect spatial distribution patterns, species composition, and density of soil seed banks are plant diversity and species composition directly based on the species that flower and fruit at a given site as well as indirectly via changes in abiotic factors such as microclimatic conditions (Bewley *et al.* 2013, Ma *et al.* 2006). This microclimatic heterogeneity affects seed dormancy, germination, and survival (Baskin *et al.* 2000, Bewley *et al.* 2013, Graeber *et al.* 2014). Soil seed banks play a critical role in the dispersal, maintenance, and regeneration of vegetation communities (Vandvik *et al.* 2016, Wang *et al.* 2013).

As pointed out, shrubs affect seed banks since they can act as nurse plants and protect seed from seasonal variation in climate. The seed banks in sand dune systems, particularly in coastal dunes, are strongly influenced by seasonal variation, microclimatic heterogeneity, erosion, sand reordering, sea tide, salinity and high wind (Maun 2009). Therefore, the shrubs in coastal dunes promote seed bank formation, as they reduce wind and precipitation erosion potential, and provide refuge against predators (Espinoza *et al.* 1988, Gutiérrez & Squeo 2004), thus preventing seed loss in the system. Shrubs in coastal dunes, could act as nurse plants for seeds and seedlings since they provide shade that may decrease extreme temperatures, high radiation and high soil evaporation. These microclimatic changes enhance soil conditions for seed germination and seedling establishment (Bewley *et al.* 2013). For example, microclimatic changes provided by the shade of the shrub *Bravaisia berlandieriana* increased seed viability, seed germination and seedling establishment for the endemic cactus *Mammillaria gaumeri* when compared with open areas (Cervera *et al.* 2006). Similar results occurred under the canopy of the shrub

*Chamaecrista chamaecristoides* in a coastal dune in Gulf of Mexico (Martínez 2003). Many studies in arid and semi-arid zones showed similar microclimate cushioning under the canopy of several species (Franco & Nobel 1989; Moro *et al.* 1997; Tracol *et al.* 2011; Jankju 2013).

This work was conducted in the shrubland coastal dune in Chuburna, Yucatan (Mexico), where *Pithecellobium keyense* (Fabaceae) is the dominant species (Chan *et al.* 2002, Torres *et al.* 2010, Durán 2012). The aim of the study was to characterize the microclimate variables in different positions under adult plants of *Pithecellobium keyense* and to describe how these changes may affect soil seed bank and the herbaceous layer. To investigate this, we sampled the seed bank associated with three different positions (starting with the trunk and outwards) under the canopy of *P. keyense* adults belonging to two contrasting classes of canopy size.

In Yucatan, the coastal dune system is seriously threatened, due to growing urbanization, habitat loss, and high pollution (Durán 2012). And since most soil seed bank studies are focused on generating information for natural systems management and restoration for cushioning biodiversity loss (Helsen *et al.* 2015, Ma *et al.* 2010), this study may help to understand how soil seed bank in this system responds to microclimate heterogeneity given by the dominant shrub *P. keyense*, particularly if these shrubs are able to help maintain seed viability during extreme seasons, and to improve seed germination and seedling growth and establishment during the rainy season.

## METHODS

**STUDY SITE.** - The study site is located in the coastal dune scrubland in Chuburna (21°25'33.33" N, 89°81'66.67" W), at NW Yucatan Peninsula, in Mexico (Fig. 1). This site is semi-arid (Tropical Xeric) with a mean temperature of 26 °C, and a maximum of 45 °C (Thien *et al.* 1982). On average, it receives <600 mm annual rainfall. More than 80% of the rain falls during the rainy season (June-October), with some precipitation during the “nortes” season (November- February); and a marked dry season occurs from March to May (Cervera *et al.* 2006, Orellana 1999).

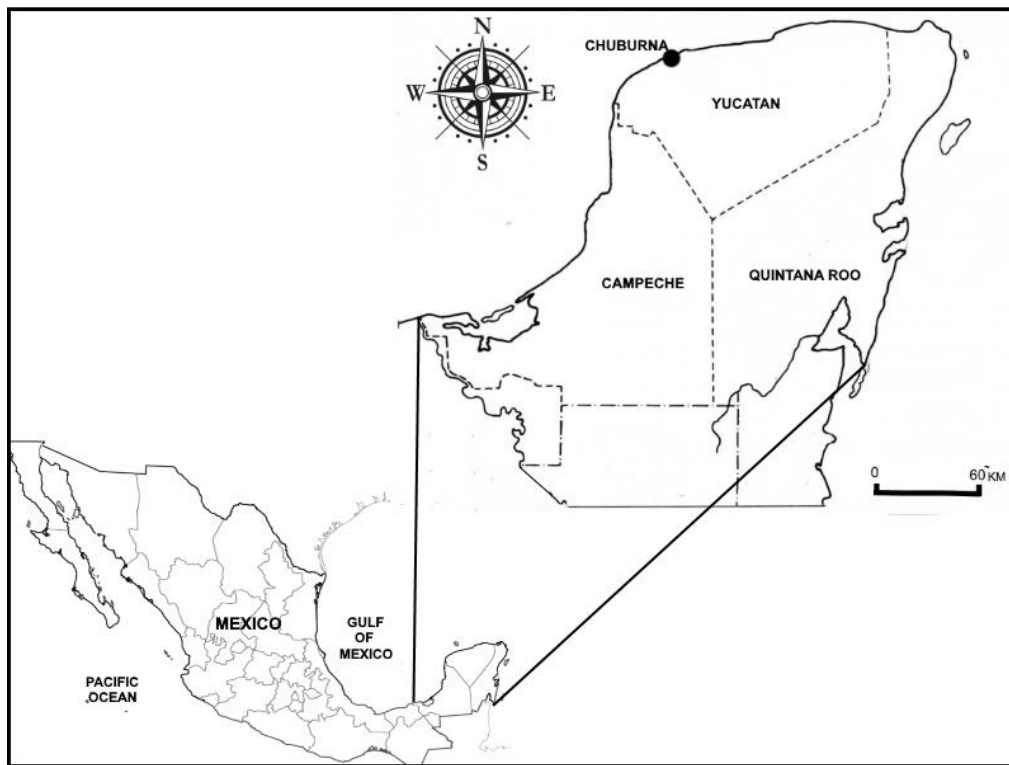


FIGURE 1. Location of the study site.

The coastal dune vegetation in Yucatan is divided into the pioneer zone and the scrub zone. The pioneer zone is located at the seashore, and includes the majority of herbaceous vegetation and some small shrubs. The scrub zone is located behind the pioneer zone, next to the main highway of Chuburna, and consists mainly of woody shrub species (Chan *et al.* 2002). The most dominant species in the Chuburna coastal scrubland are *Pithecellobium keyense*, *Caesalpinia vesicaria* and *Bravaisia berlandieriana* (Torres *et al.* 2010, Durán 2012).

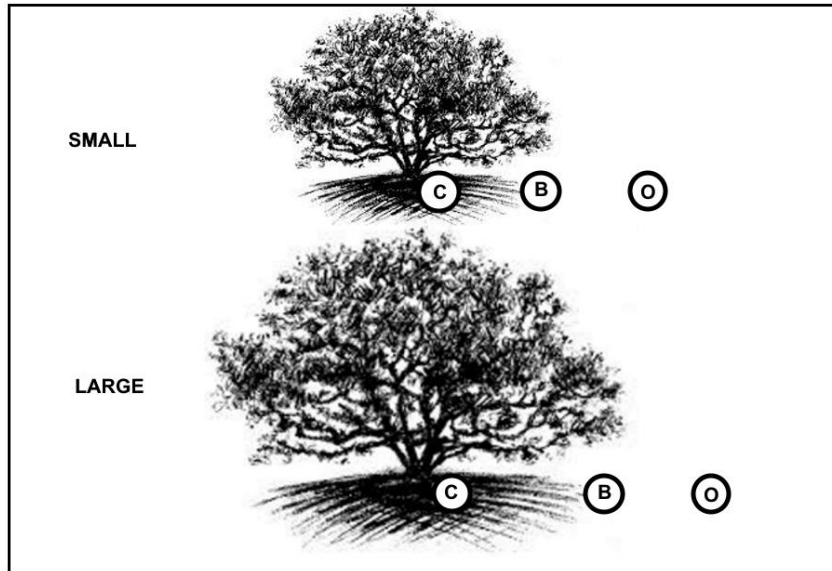
FOCAL SPECIES.- *Pithecellobium keyense* is a large shrub or small tree with an irregular crown, belonging to the Fabaceae family. In the coast of the Yucatan Peninsula is mainly distributed in disturbed sites. Flowering time occurs from February to June (Chan *et al.* 2002, Durán *et al.* 2011, Flores & Espejel 1994). Its trunks are short, from which arise many branches. The bark is grey with shallow fissures. Leaves are compound and leaflets are about two inches long. It typically measures 8 to 15 feet in height, and is often much broader than tall. It can grow in nutrient poor soils, but needs some organic matter content to thrive. It is common in sandy or limestone soils that are moist and well drained (Flores & Espejel 1994, Chan *et al.* 2002). *P. keyense* cover is correlated with soil quality (Leirana-Alcocer & Bautista-Zúñiga 2014), suggesting that *P. keyense* may be a soil quality enhancer. The distribution of this species in the study site is similar to “fertility islands” where shrubs are surrounded by bare soil.

DATA COLLECTION. -Thirty *Pithecellobium keyense* shrubs were randomly chosen in the scrubland coastal dune vegetation of Chuburna, Yucatan. The plants were divided into two classes according to canopy size: Small (5-10 m<sup>2</sup>) and Large (15-30 m<sup>2</sup>) (Fig. 2),

representing the two most frequent plant size categories of this species at the study site. Canopy cover was estimated by taking measures of the major canopy axis (D1) and the minor canopy axis (D2). Canopy area was estimated using the ellipse formula ( $C=\pi*D1*D2/4$ ).

To characterize the microclimate associated with *P. keyense*, 20 *P. keyense* shrubs were chosen randomly, ten Small and ten Large. For each of these shrubs, air temperature, air relative humidity, ambient light, and water potential were measured in three different locations 5 cm above the ground and beneath the shrubs: (1) in an Open area with no shrub cover (O); (2) Border position (B) or outer boundary of canopy; and (3) Centre position (C) or 5 cm from plant stems (Fig. 2). In these positions the air temperature and air relative humidity were measured with data recorders (Extech, SD800). Soil relative water content was determined gravimetrically; and to calculate soil water potential, soil relative water / soil water potential curves were developed with a dew point water potential meter (WP4, Decagon Devices, Pullman, Washington, USA). These curves were obtained from 100 g sand samples. For reference, total ambient light was measured with a quantum sensor (LI-190S, LI-COR, Lincoln, Nebraska, USA) 10 cm above the ground, temperature and air relative humidity were measured with a temperature and humidity probe (HPM45C-L Vaisala, Helsinki, Finland) that was placed 2 m above the ground and soil temperature was measured using a temperature probe (T-15, Dynamax) buried 10 cm in the soil. All these data were recorded every 2 s and data was stored as a 10 min average on a memory card (SM192, Campbell Scientific) connected to a datalogger (CR1000, Campbell Scientific).

Microclimate characterization was made during the rainy (September, 2015) and the dry seasons (May, 2016).



---

FIGURE 2. Diagram of sampling protocol, where Small= 5-10 m<sup>2</sup> cover canopy size, and Large= 15-30 m<sup>2</sup> cover canopy size. While, C= centre position (5 cm from plant stems), B= border position (outer boundary of canopy), and O= open positions (1 m from the outer boundary of canopy). Shrub image modified from: <https://s-media-cacheak0.pinimg.com/236x/4e/6d/27/4e6d27c7ba18fc7a0b429f5625f2ec3f.jpg>

---

MICROCLIMATE CHARACTERIZATION.- We measured several microclimatic variables (Daytime maximum temperature, nighttime minimum temperature, midday air relative humidity, midnight air relative humidity, predawn soil water potential and midday soil water potential). In order to know how which variable was the most important, we

performed a principal component analysis (PCA), using the R package FactoMiner (Le *et al.* 2008). Biplots of the PCA scores for each season were produced, highlighting confidence ellipses for the centroids of the groups determined by the different cover and position levels. These facilities are provided by the package FactoMiner, which allows the representation of supplementary categorical variables (in this case, cover and position) on PCA plots. In addition, FactoMiner produces one-way ANOVAs for each categorical variable, seeking to explain the scores of the sampling units by the categorical variable, on each component. Biplots of the PCA scores for the most important variables for each season (PPFD, minimum nighttime temperature and maximum daytime temperature) showed that position levels are important to explain differences in microclimate. In contrast, cover levels are not (Table 1, Fig. 3). It is important to mention that the results of all the microclimate variables showed a high collinearity between them, so the microclimatic variables are very statistically associated. The differences in microclimatic values were higher during the dry season. Then, to characterize the most important microclimatic variables for the position levels in accordance with the previous PCA analysis, a one-way ANOVA was used, with calculations carried out in R programming language (R Core Team 2017). Figure 4 summarizes these microclimatic variables for the rainy and dry seasons. For both seasons, PPFD, maximum daily temperature increased moving from the Centre position towards the Open position. The opposite trend was followed by minimum nighttime temperature; it increased moving from the Open position towards the Centre position. The differences in microclimatic values were higher during the dry season.



TABLE 1. The main microclimatic variables produced by PCA analysis and their correlation with the dimension 1 (Dim 1) of the PCA coordinates. P-values for the test of significance of correlations between variables and dim 1 are also given

Variable	Rainy season		Dry season	
	Dim 1 correlation	P-value	Dim 1 correlation	P-value
PPFD	0.993	<0.001	0.992	<0.001
Minimum nighttime temperature	-0.998	<0.001	-0.977	<0.001
Maximum daytime temperature	0.998	<0.001	0.980	<0.001

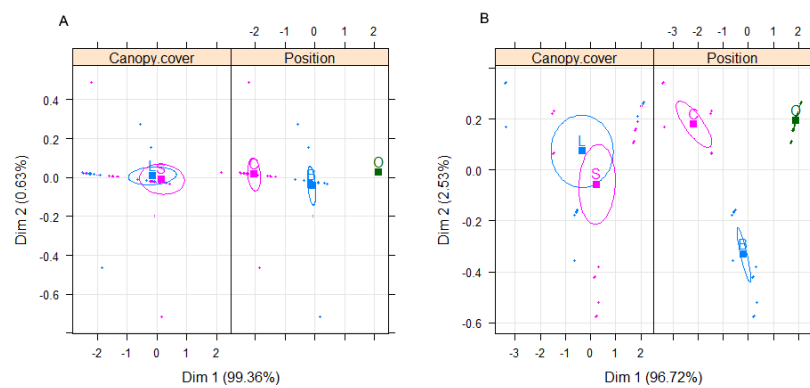


FIGURE 3. Ordination plots produced by principal component analysis (PCA) applied to three Microclimatic variables (Table 1) measured in the neighbourhood of *P. keyense* individuals. Two classes of canopy cover of *P. keyense* were considered: S = small and L= large. Microclimatic variables were sampled in three positions: C= Centre (5 cm from plant stems), B= border (outer boundary of canopy) and O= open (1 m from the outer boundary of the canopy).

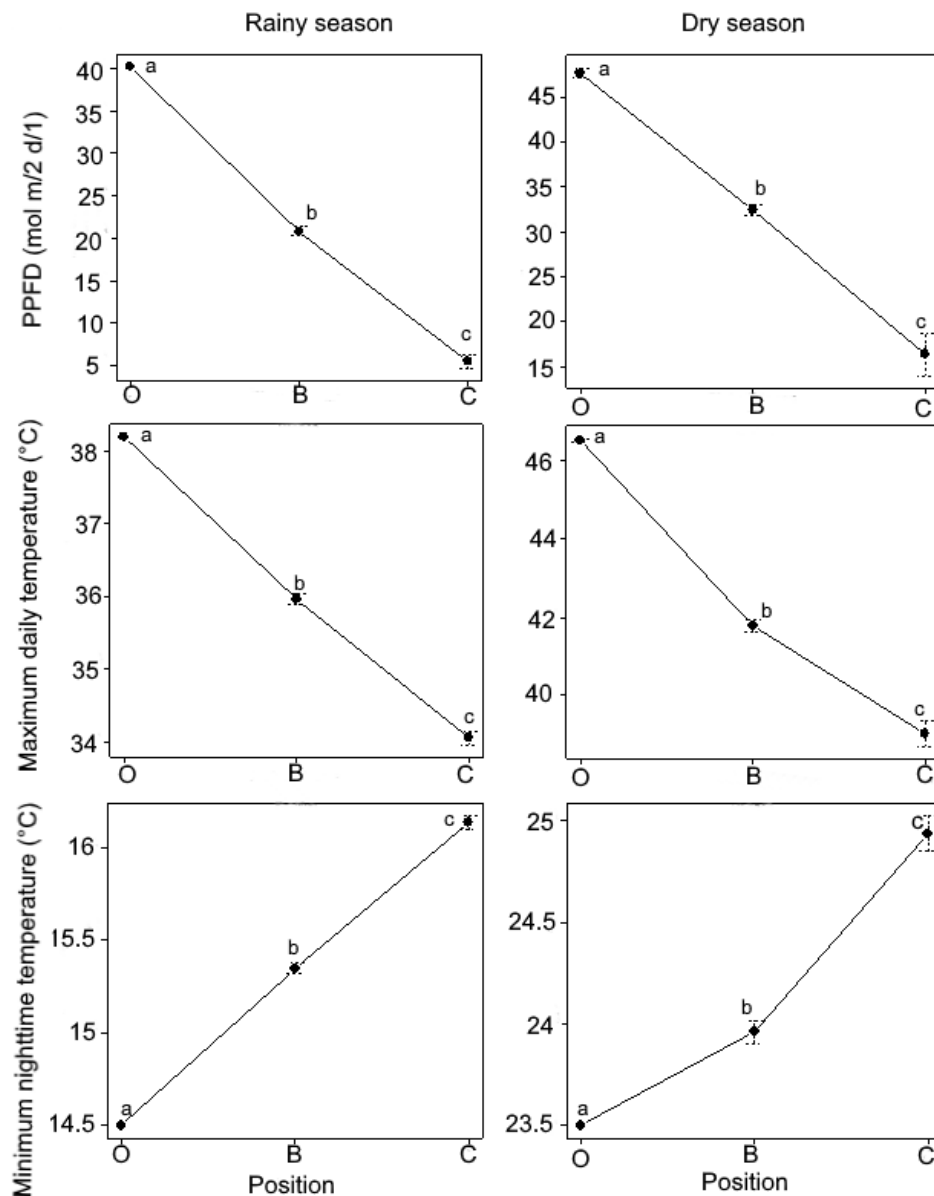


FIGURE 4. PPFD, maximum daily temperature, and minimum nighttime temperature given by the three different positions associated to *P. keyense* during the rainy and the dry season. C= centre position (5 cm from plant stems), B= border position (outer boundary of canopy), and O= open positions (1 m from the outer boundary of canopy).

SEED BANK AND HERBACEOUS LAYER.- To characterize soil seed bank composition associated with the 30 *P. keyense* shrubs, three soil samples were taken at three distances from the main stem (Open, Border and Centre). These samples were taken on the eastern side of the plant since wind direction at the study site is generally from NW to SE and wind direction affects the distribution of seeds under shrubs (Li *et al.* 2005). Samples were collected on the same dates of microclimate characterization (rainy season in September, 2015, and dry season in May 2016). Soil samples were taken with a soil core, with a depth of 10 cm and an area of 900 cm<sup>2</sup>. The core depth was large enough since most samples in coastal dunes most seeds are laying shallow sand forming seed beds (Maun 2009) and in arid and semi-arid systems the first 2cm accumulate most of the seed bank (Caballero *et al.*, 2008a, 2008b). For each sample, soil seed bank composition and size were estimated by the method of seed separation (Baskin & Baskin 2001). This method consists of the physical separation of the seeds from the soil substrate with different sieve sizes. In this study, 3 sieves of different aperture sizes were used (4, 2 and 0.84 mm) for each sample. Then, the seeds were washed, dried, and counted for their subsequent identification and storage in dry conditions. The seeds were identified comparing with fresh seeds from adult plants and with seed samples from Germplasm Bank of the Scientific Research Centre of Yucatan (CICY, Spanish acronym).

To determine seed viability, seeds were tested with tetrazolium salt (Wharton 1955). Tetrazolium testing is recognized by the International Seed Testing Association (ISTA 2015). The tetrazolium test was adapted from Wharton (1955); seeds were imbibed for 24 h for easy removal of seed covering layers, then seed covering layers were removed

carefully without damaging the embryo. Following this, the embryos were dispensed in phosphate buffer with 1% of 2,3,5-triphenyltetrazolium chloride (Sigma, Germany) solution and incubated in the dark at room temperature for 48h. The 2,3,5-triphenyltetrazolium chloride principle is reduced to the red coloured non-diffusable triphenyl formazan by the enzyme Dehydrogenase in respiring cells, which is indicative of cells being alive. However, seeds smaller than 84  $\mu\text{m}$  were germinated in their own sample sand substrate in rainy season conditions (30°C/20° temperature, water field capacity, 450  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  of light) for 2 weeks. Those seeds that germinated were deemed to be viable. It is important to mention that this last group of small seeds were catalogued as “Morphospecies 1”. Some of these seeds were germinated, but seedlings died before identification. Those seedlings exhibited grass-like characteristics. To characterize the herbaceous layer associated with *P. keyense*, (for all plants <30 cm high) we estimated species cover using a 0.25  $\text{m}^2$  quadrant. These data were taken for each position and cover of *P. keyense* shrubs.

DATA ANALYSIS. - To estimate the probability of viability explained by the microclimate, a logistic regression models were built for each season, using the R-package lmttest (Zeileis & Hothorn 2002) in R (R Core Team 2017). The response variable was viable seed proportion (viable seeds/total seeds), while the explanatory variables were position, light and their interaction. Canopy size could also be considered as an explanatory variable, but the PCA of the microclimatic variables (Figure 3) evidenced a poor performance of this variable in the ordination space. The light variable was chosen since there is a high correlation

between light quantity and other microclimatic variables such as temperature, evaporation, humidity, and water potential (Jones 2014).

To analyse the microclimate effect on the herbaceous cover layer, we fitted beta regression models separately for each season, with the herbaceous cover proportions (herbaceous layer cover recorded/total area of quadrat) as the dependent variable, and light and position as independent variables. Calculations were carried out with the R-package *betareg* (Cribari-Neto & Zeileis 2010).

## RESULTS

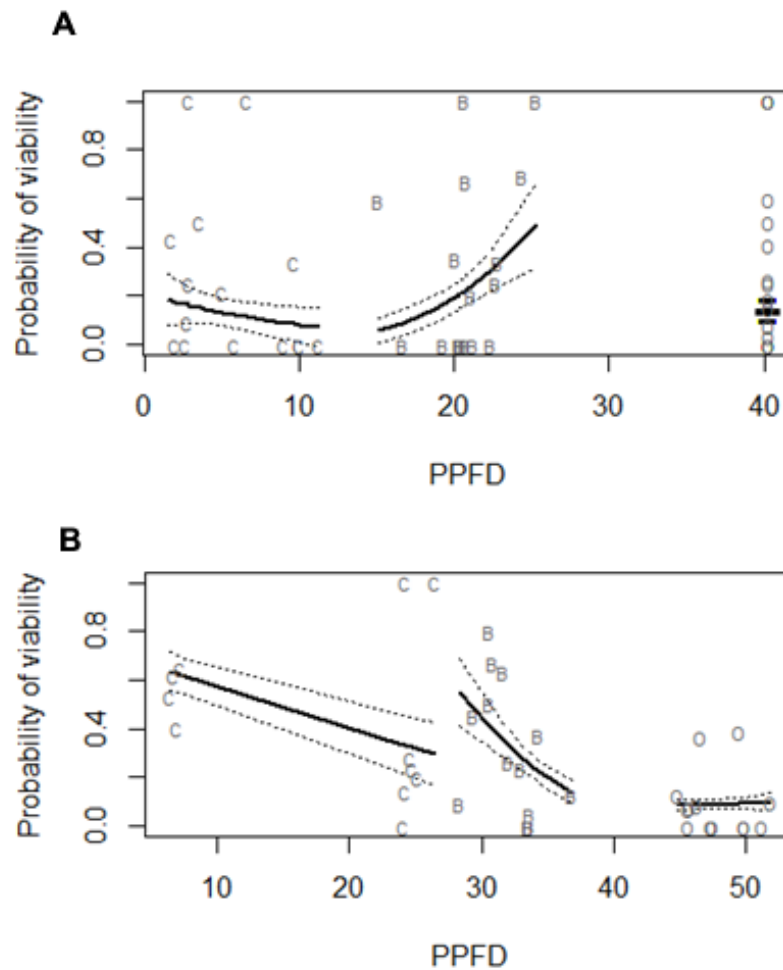
SEED BANK AND HERBACEOUS LAYER COMPOSITION.- During this study, we found seeds belonging to 14 species (one of them could not be identified), distributed in 9 taxonomic families associated to *P. keyense*. Additionally, we found seeds from a morphoespecies (Morphoespecies 1). The Fabaceae, and Cactaceae were the most common families with two species each (Table S1). Also, for both seasons, the soil seed bank size was of 1,027 viable seeds or a density of 11,411 seed/m<sup>2</sup>.

During the rainy season, the tetrazolium test showed that from 1,107 seeds only 190 (or a density of 2,111.11 seed/m<sup>2</sup>) were viable (17.16 %). The most abundant species with the most viable seeds were *Suriana maritima* (77), *Canavalia rosea* (52), and *Ipomoea pes-caprae* (30). Richness for this season was six species, and the border positions exhibited a higher diversity (Table 3). During the dry season, from 3,609 seeds only 837 (or a density of 9,300 seed/m<sup>2</sup>) were viable (23.19 %). The species with the most viable seeds were *S. maritima* (451), Morphospecies1 (257), and *Portulaca oleracea* (46).

For the herbaceous layer, we recorded 17 species associated to *Pithecellobium keyense* shrubs. The main families were Cactaceae, Asteraceae and Poaceae. During the rainy season, the species with more cover were *Ambrosia hispida* (1.93 m<sup>2</sup>), *Remirea maritima* (0.927 m<sup>2</sup>) and *Lantana involucrata* (0.265 m<sup>2</sup>). During the dry season, the species in the herbaceous layer with more cover were *A. hispida* (1.18 m<sup>2</sup>), *Ernodea littoralis* (0.265 m<sup>2</sup>), and *Opuntia stricta* (0.250 m<sup>2</sup>).

SEED BANK AND HERBACEOUS LAYER RELATION TO MICROCLIMATE.- For the rainy season, position and light had effect on probability of seed viability ( $X^2 = 13.59$ ,  $P = 0.0002$ , df 1). The position – PPFD interaction explained differences in the Border and Centre positions (B-C = -3.47,  $P = 0.0005$ ). For the Open position there was no differences since PPFD had low variability. The probability to find viable seeds is higher in the Border than in the Centre position (Fig. 5).

For the dry season, position and light had effect on probability of seed viability ( $X^2 = 17.84$ ,  $P = 0.001$ , df 2). The position – PPFD interaction explained the effect of light and position showed differences for all three positions (B-O = -0.26,  $P < 0.001$ , C-O = -0.09,  $P = 0.034$ , C-B = -0.16,  $P = 0.001$ ). The probability to find viable seeds is higher moving towards the Centre position (Fig. 5).




---

FIGURE 5. Observed and fitted (by Logistic regression) probabilities of viability of the seed bank associated to *P. keyense* as a function of light (PPFD=Photosynthetic photon flux density). Sampling positions: C= centre position (5 cm from plant stems), B= border position (outer boundary of canopy), and O= open positions (1 m from the outer boundary of canopy). **A**= Rainy season, and **B**= Dry season

---

For the herbaceous layer cover, the beta analysis did not show significant differences for position or light during the rainy season ( $z = -0.233$ ,  $Pr > z = 0.816$ ), nor during the dry season ( $z = -0.673$ ,  $Pr > z = 0.501$ ).

## DISCUSSION

MICROCLIMATE.- *Pithecellobium keyense* reduced light in a greater magnitude under larger individuals. Such reductions were higher near the centre of the canopy and lower near the borders. Accordingly, the lowest values of daytime temperature occurred under larger individuals, particularly at the centre positions. Previous studies have shown that vegetation cover cushions the extreme environmental factors such as high light, high temperature and low relative humidity (D’Odorico *et al.* 2013, Balandier *et al.* 2009, Gómez-Aparicio *et al.* n.d., Hardwick *et al.* 2015, Padilla & Pugnaire 2006, Tracol *et al.* 2011). This was not different in our system. These results are similar to those previously reported in a coastal dune in the north of the Yucatan Peninsula, where it has been found that the canopy of the shrubs *Bravaisia berlandieriana* and *Dyphysa carthagensis* reduced the amount of light and air temperature near the soil. The denser was the canopy, the higher the reduction. Additionally, the difference in temperature between open and shaded microsites was higher during dry season than during the rainy season (Cervera *et al.* 2006). Similar results occurred under the canopy of the shrub *Chamaecrista chamaecristoides* in a coastal dune in Gulf of Mexico (Martínez 2003).

Air temperature reduction by the canopy is the result of light absorption, scattering and reflection by plant canopies, therefore reducing the amount of energy that penetrates through to the soil and below-canopy air (Hardwick *et al.* 2015). Despite the fact that we did not record soil temperature data, it has been demonstrated that a positive linear relationship between air temperatures and soil temperatures exists (Ooi *et al.* 2009). Cervera *et al.* (2006) found that, on average, soil temperature is 21.75 °C hotter than air



temperature in open sites, 8.75°C hotter in microsites receiving 50% of total ambient light and 6 °C in microsites receiving 20% of total ambient light. Similarly, in the Sonoran Desert, soil temperature under the canopy of the grass *Hilaria rigida* was 23 °C lower than in open areas (Franco & Nobel 1988). These results suggest that it is possible that soil temperatures in our study site were more extreme than under the canopy of *P. keyense*, therefore reducing seed viability, as reported by Ooi (2012).

Nighttime temperatures had a contrasting pattern compared with daytime temperatures. Nighttime air temperature was higher under large shrubs, with the highest air temperature in the centre, meaning that the more cushioned microsites, with less environmental extremes, occur under larger canopies. A similar pattern was reported by Baker *et al.* (2014), and He *et al.* (2010, 2011). Shrub canopies transform solar radiation into thermal energy that is stored in the soil during daytime. During the night, thermal energy is released from the soil, in the form of long wave radiation, resulting in a higher nighttime air temperature, and in a higher nighttime soil surface temperature (He *et al.* 2011) preventing seed mortality by extreme low temperatures.

SEED BANK AND HERBACEOUS LAYER COMPOSITION.- During the sampling seasons, our study site had a big seed bank size in comparison with other coastal dune ecosystems (Gul & Weber 2001, Sternberg *et al.* 2004, Maun 2009), although only 21.94 % were viable. Seed density during the whole study was 11,411 seed/m<sup>2</sup>: 2,111 seeds/m<sup>2</sup> during the rainy season and 9,300 seeds/m<sup>2</sup> during the dry season. Most seeds collected in the dry season were from “Morphospecies1”. Although seed bank size can vary within each coastal dune system, many have shown small seed bank sizes and low diversities (Gul & Weber 2001,

Franks 2003, Sternberg *et al.* 2004, Messina & Rajaniemi 2011, Marchante *et al.* 2011). A similar pattern was observed for the herbaceous layer cover. The causes of changes in composition are mainly explained by changes in microclimate.

Small seed bank size and low herbaceous layer cover are due to the harsh environment in the coastal dunes (Franks 2003, Messina & Rajaniemi 2011). In this study, we recorded a larger seed bank during the dry season than during the rainy season, contrary to our expectations and other studies where the density of viable seeds was greater during periods of higher rainfall (Del Cacho *et al.* 2012, Fenner & Thompson 2005, Ooi 2015). Seed production can determine seed bank size; thus precipitation changes during this process can limit the total seed input to the seed bank (Ooi 2015). Furthermore, in arid and semiarid systems water scarcity prevents seed production and seed arrival, and also prevents germination and seedling establishment (Zobel *et al.* 2000, Del Cacho *et al.* 2012). Therefore, very small seed banks during the rainy season may be due to seed output caused by germination (Baskin & Baskin 1998, Fenner & Thompson 2005). In arid zones, the smallest seed banks occur when seeds germinate (high output) and when in a new season seeds have not been dispersed (low input) (Yu *et al.* 2008). For example, Ooi *et al.* (2009), found that high temperature and rainfall events promoted the germination of *Hibiscus krichauffianus*, *Polycalyma stuarti* and *Portulaca oleracea* (high output). Other causes for low seed bank sizes are constant sand burial of seeds, erosion, short-lived seeds (seed longevity has a big energetic cost), seed predation, physiological death, nutrients and seed mortality by pathogens (Franks 2003, Maun 2009, Messina & Rajaniemi 2011). As a consequence of all of these adverse factors, most plants invest mainly on maintenance and vegetative reproduction, and only limited resources are allocated to seed production (Gulzar

& Khan 1994, Maun 2009).

Of particular importance is the occurrence of endemic species in our samples. The dryness and moisture gradient have given the coastal dunes from Yucatán a unique vegetation with many endemic species (Moreno-Casasola *et al.* 2014, Torres *et al.* 2010) and the conservation of these vegetation types may help protect endangered species with specific environmental requirements for survival and growth. For example, in this study, during the dry season we found the endemic and endangered cactus *Mammillaria gaumeri* (SEMARNAT 2010) in the soil seed bank (particularly under the centre position of *P. keyense*) and in the herbaceous layer cover.

SEED BANK AND HERBACEOUS LAYER RELATION TO MICROCLIMATE.- For both seasons, position and PPFD had effect on probability of seed viability. During the rainy season, seed viability was higher in the Border position than in Centre and Open positions. A common phenomena in the more shaded and humid microsites is the reduction in the probability of seed viability may be due death by pathogens (Baskin & Baskin 1998, Maun 2009, Messina & Rajaniemi 2011, Simpson *et al.* 1989). In this study, during the rainy season, we observed that most seeds of *Scaevola plumieri* in Centre positions had a pathogen fungal invasion (personal observation). Despite the fact that we found a great number of seeds in this position, the number of viable seeds was less when compared to the Border position.

Another possible seed output from the Centre position may be seed germination. Small seeds have a low light requirement (Westoby *et al.* 2002, Bracamonte *et al.* 2017) and for these seeds, germination is higher in shaded microsites due to higher water and nutrient availability under plant canopies (Baskin & Baskin 1998, Fenner & Thompson

2005, Bewley *et al.* 2013). Furthermore, nitrate levels can stimulate the germination of seeds of many species, and germination peaks have been associated with nitrate levels (Fenner & Thompson 2005). Also, seeds break dormancy with high levels of nitrate (Karssen 1981). Therefore, nitrate can play an ecological role in soil seed bank dynamics, since nitrate levels vary along the soil, resulting in differential seed germination (Bewley *et al.* 2013). Leirana-Alcocer & Bautista-Zúñiga (2014) found that the soil under larger *P. keyense* canopies has more organic matter and N. This suggests that *P. keyense* shrubs may improve soil nitrate levels and can influence seed output in the coastal dune.

The higher number of viable seeds in Border positions may be due to high water and nutrient availability: the density of viable seeds is higher during periods of rainfall, due to high water availability for seed production (Del Cacho *et al.* 2012, Fenner & Thompson 2005, Ooi 2015). Furthermore, the number of viable seeds in arid environments is positively correlated with annual rainfall (Pekas & Schupp 2013, Skoglund 1992). Plants surrounding *P. keyense* shrubs produce more seeds that may not germinate in the Border position since most seeds in arid environments have a high-light requirement for germination (Baskin & Baskin 1998, Westoby *et al.* 2002). Therefore, shading by *P. keyense* branches in the border, plus shading provided by clouds during rain events, avoids seed germination, resulting in the accumulation of viable seeds.

The reduction of the seed bank in the Open position during the rainy season may be due to seed output by germination (Harper 1977, Maun 2009, Simpson *et al.* 1989). Germination results from seed physiological responses to environmental clues such as light, temperature, water, oxygen, and nutrients (Bewley *et al.* 2013). In arid and semiarid dry

systems, rainfall events cause a high loss of seeds from the soil seed bank by germination (Ooi 2012), but these rainfall events need to be enough to avoid germination failure, that can rapidly cause depletion of the seed bank (Ooi 2015).

During the dry season, the probability of seed viability decreases with increasing PPFD. Additionally, extreme temperatures were highly correlated with PPFD. Protection and the reduction in environmental extremes provided by shading during the dry season may increase seed survival, resulting in the accumulation of seeds in the Centre position. A seed lying in the soil surface may experience unfavourably high temperatures, especially in open areas. It is known that high temperature dramatically decreases seed viability for some species, reducing seed bank size (Ooi *et al.* 2009, Ooi 2012). Thus, the higher amount of more viable seeds in the centre positions could be explained by deep shading. *Pithecellobium keyense* canopy shading decreased environmental extremes and seed burial, leading to increased seed viability (Franks 2003, Maestre & Cortina 2005). Also, during this season, the accumulation of seeds in Centre positions could be the result of seed dispersal by wind that remain viable because humidity is low preventing pathogen fungal attacks (Baskin & Baskin 1998, Maun 2009, Messina & Rajaniemi 2011, Simpson *et al.* 1989).

Additionally, sun plants have a light requirement for seed germination ((Díaz-Villa *et al.* 2003). Thus, another factor contributing to higher probability of seed viability in centre positions could be PPFD. Low light under shrubs prevents seed germination (Sternberg *et al.* 2004) and photoblastic seeds may stay viable for a longer period under vegetation shading (Díaz-Villa *et al.* 2003). Additionally, non-photoblastic seeds acquire

light response that has the effect of preventing germination of buried seeds or the growth of seedlings under deep shade to avoid seedling death, and is conducive to larger seed banks under shade (Fenner & Thompson 2005). Drought reduces germination by 40% due to lower water availability, (Del Cacho *et al.* 2012). Additionally, stressing conditions may enforce seed longevity (Espinosa *et al.* 2013) and for plants in arid systems, seed dormancy is prevalent (Guo *et al.* 1998). Moreover, in systems with salt spray like the coastal dunes, salt stress can also increase dormancy in halophyte seeds until the hypersaline condition is alleviated when water becomes available (Ungar 2001).

## **CONCLUDING REMARKS**

Our data suggest that seed viability is strongly associated to the microclimatic conditions provided by *Pithecellobium keyense*. On the other hand, the herbaceous layer did not show any significant differences neither for positions nor for any season. Position under *P. keyense* canopies has effect on the number of viable seeds in the soil seed bank. The most important microclimatic variables explaining differences in probability of viable seeds were PPFD, maximum daytime temperature and minimum nighttime temperature. During the rainy season, probability of seed viability changes in response to PPFD availability: increases towards the Border position (shaded), and is lower in Centre (deep shade) and in the Open (high light) positions. During the dry season, probability of seed viability decreases with increasing PPFD. Seed bank was higher during the dry season than during the rainy season, but diversity was higher during the rainy season. Our data suggest that in order to develop effective management and restoration plans, the functional consequences

of shrub conservation and removal must be accounted for since many shrub species have positive interactions with other species.

## **ACKNOWLEDGEMENTS**

We thank Alonso Panti and Carlos Arisqueta for field assistance. Seed Biology group from Royal Holloway, University of London led by Dr. Gerhard Leubner, especially Dr. Kazumi Nakabayashi, Dr. Tina Steinbrecher, and Dr. Michael Ignatz. Germplasm Bank of the Scientific Research Centre of Yucatan (CICY) led by Dr. Francisco Larqué, especially Dr. María Pulido, and Dr. Sigfredo Escalante. Callum Martin and Thomas Holloway who reviewed the English language. My master thesis evaluators Dr. Víctor Parra-Tabla, Dr. Luis Abdala Roberts, Dr. Patricia Montañes, Dr. Juan Javier Ortíz, and Dr. Arturo Caamal. And, The National Research Council of Science and Technology (CONACYT) of Mexico provided financial support for this study.

## **SUPPORTING INFORMATION**

TABLE S1. Registered species in Chuburna, Yucatán, México

## **LITERATURE CITED**

BAKER, T. P., G. J. JORDAN, E. A. STEEL, N. M. FOUNTAIN-JONES, T. J. WARDLAW, and S.

C. BAKER. 2014. Microclimate through space and time : Microclimatic variation at the edge of regeneration forests over daily, yearly and decadal time scales. *For. Ecol. Manage.* 334: 174–184. Available at: <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2014.09.008>.

BALANDIER, P., H. FROCHOT, and A. SOURISSEAU. 2009. Improvement of direct tree

- seeding with cover crops in afforestation : Microclimate and resource availability induced by vegetation composition. *For. Ecol. Manage.* 257: 1716–1724.
- BASKIN, C., and J. BASKIN. 1998. *Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*. Academic Press, USA.
- BASKIN, C., and J. BASKIN. 2001. *Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*. Academic Press, USA.
- BASKIN, J. M., C. C. BASKIN, and X. LI. 2000. Taxonomy , anatomy and evolution of physical dormancy in seeds. *Plant Species Biol.* 15: 139–152.
- BEWLEY, J., K. BRADFORD, H. HILHORST, and H. NONOGAKI. 2013. *Seeds: Physiology of development, germination and dormancy 3<sup>o</sup>*. Springer, USA.
- BEWLEY, J. D. 1997. Seed Germination and Dormancy. *Am. Soc. Plant Physiol.* 9: 1055–1066.
- BRACAMONTE, J. A., C. TINOCO-OJANGUREN, M. E. SANCHEZ, and F. MOLINA-FREANER. 2017. Germination requirements and the influence of buffelgrass invasion on a population of *Mammillaria grahamii* in the Sonoran Desert. *J. Arid Environ.* 137: 50–59.
- BROOKER, R. W. ... R. MICHALET. 2008. Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *J. Ecol.* 96: 18–34.
- DEL CACHO, M., S. SAURA-MAS, M. ESTIARTE, J. PEÑUELAS, and F. LLORET. 2012. Effect of experimentally induced climate change on the seed bank of a Mediterranean



- shrubland. *J. Veg. Sci.* 23: 280–291.
- CERVERA, J. C., L. ANDRADE, J. L. SIMA, and E. A. GRAHAM. 2006. Microhabitats, germination, and establishment for *Mammillaria gaumeri* (Cactacea), a rare species from Yucatan. *Int. J. Plant Sci.* 167: 311–319.
- CHAN, C., V. RICO-GRAY, and S. FLORES. 2002. Guía Ilustrada de la flora costera representativa de la península de Yucatán. *Etnoflora yucatanenese*, fascículo 19 1–30.
- CRIBARI-NETO, F., and A. ZEILEIS. 2010. Beta Regression in R. *J. Stat. Softw.* 34: 1–24. Available at: <http://www.jstatsoft.org/v34/i02/>.
- D'ODORICO, P., Y. HE, S. COLLINS, S. F. J. DE WEKKER, V. ENGEL, and J. D. FUENTES. 2013. Vegetation-microclimate feedbacks in woodland-grassland ecotones. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 22: 364–379. Available at: <http://doi.wiley.com/10.1111/geb.12000>.
- DÍAZ-VILLA, M. D., T. MARAÑÓN, J. ARROYO, and B. GARRIDO. 2003. Soil Seed Bank and Floristic Diversity in a Forest-Grassland Mosaic in Southern Spain. *J. Veg. Sci.* 14: 701–709.
- DURÁN, M. 2012. Efecto de la urbanización en la comunidad vegetal del matorral de duna costera en el estado de Yucatán, México. Universidad Autónoma de Yucatán.
- DURÁN, R., W. TORRES, and I. ESPEJEL. 2011. Vegetación de dunas costeras. *Biodivers. y Desarro. Hum. en Yucatán* 1: 136–137.
- ESPINOSA, C. I., A. L. LUZURIAGA, M. DE LA CRUZ, M. MONTERO, and A. ESCUDERO. 2013. Co-occurring grazing and climate stressors have different effects on the total seed

- bank when compared to the persistent seed bank. *J. Veg. Sci.* 24: 1098–1107.
- ESPINOZA, G., E. FUENTES, and J. MOLINA. 1988. La erosión: fenómenos naturales y acción del hombre. *In* E. Fuentes and S. Prenafeta (Eds.) *Ecología del Paisaje en Chile Central*. pp. 53–64, Ediciones Universidad Católica de Chile, Chile.
- FENNER, M., and K. THOMPSON. 2005. *The ecology of seeds*. Cambridge University Press, United Kingdom.
- FERNÁNDEZ-GÁLVEZ, J. 2010. El recurso suelo-agua en medios áridos y semiáridos. *In* J. Gonzáles and A. Chueca (Eds.) *C4 y CAM: Características generales y uso en programas de desarrollo de tierras áridas y semiáridas*. pp. 143–149, España.
- FLORES, J., and I. ESPEJEL. 1994. *Etnoflora yucatanense: Tipos de vegetación de la península de Yucatán*. Universidad Autónoma de Yucatán. Universidad Autónoma de Yucatán, Mexico.
- FRANCO, A. C., and P. S. NOBEL. 1989. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *J. Ecol.* 77: 870–886.
- FRANCO, A., and P. NOBEL. 1988. Interactions between seedlings of *Agave deserti* and the nurse plant *Hilaria rigida*. *Ecology* 69: 1731–1740.
- FRANKS, S. J. 2003. Facilitation in multiple life-history stages : evidence for nucleated succession in coastal dunes. *Plant Ecol.* 168: 1–11.
- GÓMEZ-APARICIO, A. L., J. M. GÓMEZ, and R. ZAMORA. Microhabitats shift rank in suitability for seedling establishment depending on habitat type and Climate. *J. Ecol.*

93: 1194–1202.

GONZÁLEZ, F. 2012. Zonas áridas y semiáridas de México y su vegetación. SEMARNAT, Mexico.

GRAEBER, K., A. LINKIES, T. STEINBRECHER, K. MUMMENHOFF, D. TARKOWSKÁ, V. TURECKOVÁ, M. IGNATZ, K. SPERBER, A. VOEGELE, H. DE JONG, T. URBANOVÁ, M. STRNAD, and G. LEUBNER-METZGER. 2014. DELAY OF GERMINATION 1 mediates a conserved coat- dormancy mechanism for the temperature- and gibberellin- dependent control of seed germination. PNAS 1: 3571–3580.

GUL, B., and D. J. WEBER. 2001. Seed bank dynamics in a Great Basin salt playa. J. Arid Environ. 49: 785–794.

GULZAR, S., and M. A. KHAN. 1994. Seed banks of coastal shrub communities. Ecoprint 1: 1–6.

GUO, Q., P. W. RUNDEL, and D. W. GOODALL. 1998. Horizontal and vertical distribution of desert seed banks: patterns, causes, and implications. J. Arid Environ. 38: 465–478.

GUTIÉRREZ, J., and F. SQUEO. 2004. Importancia de los arbustos en los ecosistemas semiáridos de Chile. Ecosistemas 13: 36–45.

HARDWICK, S. R., R. TOUMI, M. PFEIFER, E. C. TURNER, R. NILUS, and R. M. EWERS. 2015. The relationship between leaf area index and microclimate in tropical forest and oil palm plantation : Forest disturbance drives changes in microclimate. Agric. For. Meteorol. 201: 187–195. Available at: <http://dx.doi.org/10.1016/j.agrformet.2014.11.010>.

- HARPER, J. L. 1977. Population biology of plants. Academic Press, United Kingdom.
- HE, Y., P. D'ODORICO, S. F. J. DE WEKKER, J. D. FUENTES, and M. LITVAK. 2010. On the impact of shrub encroachment on microclimate conditions in the northern Chihuahuan desert. *J. Geophys. Res.* 115: 1–10.
- HE, Y., S. F. J. DE WEKKER, J. D. FUENTES, and P. D'ODORICO. 2011. Coupled land-atmosphere modeling of the effects of shrub encroachment on nighttime temperatures. *Agric. For. Meteorol.* 151: 1690–1697. Available at: <http://dx.doi.org/10.1016/j.agrformet.2011.07.005>.
- HELSEN, K., M. HERMY, and O. HONNAY. 2015. Changes in the species and functional trait composition of the seed bank during semi-natural grassland assembly: seed bank disassembly or ecological palimpsest? *J. Veg. Sci.* 26: 58–67.
- HYATT, L. A., and B. B. CASPER. 2000. Seed bank formation during early secondary succession in a temperate deciduous forest. *J. Ecol.* 88: 516–527.
- ISTA. 2015. International Rules for Seed Testing. *Seed Sci. Technol.* 44: 2–40.
- JANKJU, M. 2013. Role of nurse shrubs in restoration of an arid rangeland : Effects of microclimate on grass establishment. *J. Arid Environ.* 89: 103–109. Available at: <http://dx.doi.org/10.1016/j.jaridenv.2012.09.008>.
- JONES, H. G. 2014. Plants and microclimate 3°. Cambridge University Press, U.
- KARSEN, C. M. 1981. Pattern of change in dormancy during burial of seeds in soil. *Isr. J. Bot.* 29: 45–64.

- LE, S., J. JOSSE, and F. HUSSON. 2008. FactoMineR: An R Package for Multivariate Analysis. *J. Stat. Softw.* 25: 1–18.
- LEIRANA-ALCOCER, J., and F. BAUTISTA-ZÚÑIGA. 2014. Patrones de asociación entre la cobertura vegetal y la calidad del suelo en el matorral costero de la reserva Ría Lagartos, Yucatán. *CienciaUAT* 8: 44–53.
- LI, F.-R., T. WANG, A.-S. ZHANG, L.-Y. ZHAO, L.-F. KANG, and W. CHEN. 2005. Wind-dispersed Seed Deposition Patterns and Seedling Recruitment of *Artemisia halodendron* in a Moving Sandy Land. *Ann. Bot.* 96: 69–80.
- MA, J., J. REN, G. WANG, and F. CHEN. 2006. Influence of different microhabitats and stand age on viable soil seed banks of sand-stabilising species. *South African J. Bot.* 72: 46–50.
- MA, M., X. ZHOU, and G. DU. 2010. Role of soil seed bank along a disturbance gradient in an alpine meadow on the Tibet plateau. *Flora* 205: 128–134. Available at: <http://dx.doi.org/10.1016/j.flora.2009.02.006>.
- MAESTRE, F. T., and J. CORTINA. 2005. Remnant shrubs in Mediterranean semi-arid steppes: effects of shrub size , abiotic factors and species identity on understorey richness and occurrence. *Acta Oecologica* 27: 161–169.
- MARCHANTE, H., H. FREITAS, and J. H. HOFFMANN. 2011. The potential role of seed banks in the recovery of dune ecosystems after removal of invasive plant species. *Appl. Veg. Sci.* 14: 107–119.
- MARTÍNEZ, M. L. 2003. Facilitation of seedling establishment by an endemic shrub in

- tropical coastal sand dunes. *Plant Ecol.* 168: 333–345.
- MAUN, M. A. 2009. *The biology of coastal sand dunes*. Oxford University press, USA  
Available at: <http://books.google.com/books?id=Z9XPa7-Je8YC&pgis=1>.
- MESSINA, D. S., and T. K. RAJANIEMI. 2011. Does the Seed Bank Reflect Plant Distributions in a Coastal Dune ? *Notheastern Nat.* 18: 107–114.
- MORENO-CASASOLA, P., D. INFANTA, I. ESPEJEL, O. JIMÉNEZ-OROCIO, M. L. MARTÍNEZ, N. RODRÍGUEZ-REVELO, and R. MONROY. 2014. Yucatán. *In* M. L. Martínez, P. Moreno-Casasola, I. Espejel, O. Jiménez-Orocio, D. Infante Mata, and N. Rodríguez-Revelo (Eds.) *Diagnóstico general de dunas costeras de México*. p. 350, CONAFOR.
- MORO, M. J., F. I. PUGNAIRE, P. HAASE, and J. PUIGDEFÁBREGAS. 1997. Effect of the canopy of *Retama Sphaerocarpa* on its understorey in a semiarid environment. *Funct. Ecol.* 11: 425–431.
- OOI, M. K. J. 2012. Seed bank persistence and climate change. *Seed Sci. Res.* 22: 53–60.  
Available at: <http://ro.uow.edu.au/scipapers/4390>.
- OOI, M. K. J. 2015. Seed bank dynamics and climate change in semi-arid ecosystems: a focus on physically dormant species. *Rev. Bras. Geogr. Física* 8: 651–659.
- OOI, M. K. J., T. D. AULD, and A. J. DENHAM. 2009. Climate change and bet-hedging: interactions between increased soil temperatures and seed bank persistence. *Glob. Chang. Biol.* 15: 2375–2386.
- ORELLANA, R. 1999. Evaluación climática. *In* Atlas de procesos territoriales de Yucatán.

pp. 163–183, Universidad Autónoma de Yucatán, Mexico.

PADILLA, F. M., and F. I. PUGNAIRE. 2006. The role of nurse plants in the restoration of degraded environments. *Front. Ecol. Environ.* 4: 196–202.

PEKAS, K. M., and E. W. SCHUPP. 2013. Influence of aboveground vegetation on seed bank composition and distribution in a Great Basin Desert sagebrush community. *J. Arid Environ.* 88: 113–120. Available at: <http://dx.doi.org/10.1016/j.jaridenv.2012.08.013>.

R CORE TEAM. 2017. R: A language and environment for statistical computing. Available at: <http://www.r-project.org/>.

RZEDOWSKI, J. 1968. Las principales zonas áridas de México y su vegetación. *Bios* 1: 4–24.

SIMPSON, R., M. LECK, and V. PARKER. 1989. Seed banks: general concepts and methodological issues. *In* M. Leck, V. Parker, and R. Simpson (Eds.) *Ecology of soil seed bank*. pp. 3–9, Academic Press, USA.

SKOGLUND, J. 1992. The role of seed banks in vegetation dynamics and restoration of dry tropical ecosystems. *J. Veg. Sci.* 3: 357–360.

STERNBERG, M., S. L. YU, and P. BAR. 2004. Soil seed banks, habitat heterogeneity, and regeneration strategies in a Mediterranean coastal sand dune. *Isr. J. Plant Sci.* 52: 213–221. Available at: <http://dx.doi.org/10.1560/HWL0-7CBQ-1DD0-YU0U>.

THIEN, L., A. BRADBURN, and A. WELDEN. 1982. The woody vegetation of Dzibilchaltun, a Maya archaeological site in northwest Yucatan, Mexico. *Middle American Research*

Institute, Tulane University, USA.

- TORRES, W., M. MÉNDEZ, A. DORANTES, and R. DURAN. 2010. Estructura, composición y diversidad del matorral de duna costera en el litoral yucateco. *Boletín la Soc. Botánica México* 86: 37–51.
- TRACOL, Y., J. R. GUTIÉRREZ, and F. A. SQUEO. 2011. Plant Area Index and microclimate underneath shrub species from a Chilean semiarid community. *J. Arid Environ.* 75: 1–6. Available at: <http://dx.doi.org/10.1016/j.jaridenv.2010.08.002>.
- UNGAR, I. A. 2001. Seed banks and seed population dynamics of halophytes. 9: 499–510.
- VANDVIK, V., K. KLANDERUD, E. MEINER, I. E. MÅREN, and J. TÖPPER. 2016. Seed banks are biodiversity reservoirs : species – area relationships above versus below ground. *Oikos* 125: 218–228.
- WANG, Y., D. JIANG, O. TOSHIO, and Q. ZHOU. 2013. Recent Advances in Soil Seed Bank Research. *Contemp. Probl. Ecol.* 6: 520–524.
- WESTOBY, M., D. S. FALSTER, A. T. MOLES, P. A. VESK, and I. J. WRIGHT. 2002. Plant Ecological Strategies: Some leading dimensions of variation Between species. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 33: 125–159.
- WHARTON, M. J. 1955. The use of tetrazolium test for determining the viability of seeds of the genus *Brassica*. *Proc. Int. Seed Test Assoc* 20: 81–88.
- YU, S., D. BELL, M. STERNBERG, and P. KUTIEL. 2008. The effect of microhabitats on vegetation and its relationships with seedlings and soil seed bank in a Mediterranean



coastal sand dune community. *J. Arid Environ.* 72: 2040–2053.

ZEILEIS, A., and T. HOTHORN. 2002. Diagnostic Checking in Regression Relationships. *R News* 2: 7–11. Available at: <https://cran.r-project.org/doc/Rnews/>.

ZOBEL, M., M. OTSUS, J. LURA, M. MOORA, and T. MÖLS. 2000. Is small-scale species richness limited by seed availability or microsite availability? *Ecology* 81: 3274–3282.

## SUPPORTING INFORMATION

TABLE S1. *Registered species in Chuburna, Yucatán, México; their family taxon, and their collection sites: SB (seed bank), and HL (herbaceous layer).*

<b>Species</b>	<b>Taxon family</b>	<b>Collection site</b>
<i>Acanthocereus tetragonus</i>	Cactaceae	HL
<i>Ambrosia hispida</i>	Asteraceae	SB, HL
<i>Caesalpinia vesicaria</i>	Fabaceae	SB
<i>Canavalia rosea</i>	Fabaceae	SB
<i>Cenchrus incertus</i>	Poaceae	HL
<i>Coccoloba uvifera</i>	Polygonaceae	SB
<i>Crossopetalum rhacoma</i>	Celastraceae	HL
<i>Cynodon dactylon</i>	Poaceae	HL
<i>Ernodea littoralis</i>	Rubiaceae	HL
“Morphospecies1”	-	SB
<i>Ipomoea pes-caprae</i>	Convolvulaceae	SB, HL
<i>Lantana involucrata</i>	Verbenaceae	HL
<i>Mammillaria gaumeri</i>	Cactaceae	SB
<i>Opuntia stricta</i>	Cactaceae	SB, HL
<i>Passiflora foetida</i>	Passifloraceae	HL
<i>Pithecellobium keyense</i>	Fabaceae	HL
<i>Porophyllum punctatum</i>	Asteraceae	HL
<i>Portulaca oleracea</i>	Portulacaceae	SB
<i>Remirea maritima</i>	Cyperaceae	HL
<i>Scaevola plumieri</i>	Goodeniaceae	SB
<i>Selenicereus donkelaarii</i>	Cactaceae	SB
<i>Sesuvium portulacastrum</i>	Aizoaceae	SB, HL
<i>Sporobolus virginicus</i>	Poaceae	HL
<i>Suriana maritima</i>	Surianaceae	SB, HL
<i>Tournefortia gnaphalodes</i>	Boraginaceae	SB
Unknown	-	SB
<i>Waltheria rotundifolia</i>	Malvaceae	HL