



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES  
IZTACALA

RETENCIÓN DE SEMILLAS EN LOS FRUTOS DE TRES  
ESPECIES SECUNDARIAS EN EL PARQUE ECOLÓGICO  
DE LA CIUDAD DE MÉXICO

T E S I S  
PARA OBTENER EL TÍTULO DE  
B I Ó L O G A  
P R E S E N T A

**Tania Citlali Euan-Serrano**



Facultad de Estudios Superiores  
**IZTACALA**

DIRECTORA DE TESIS

M. EN C. IRENE PISANTY BARUCH

LOS REYES IZTACALA, TLALNEPANTLA ESTADO DE  
MÉXICO, 2024.



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

# AGRADECIMIENTOS

## Institucionales

A mi asesora M. en C. Irene Pisanty Baruch quien me acogió y guío durante todo este proceso de titulación, gracias por ampliar mi visión, conocimientos e interés sobre la ecología, Agradezco que me acompañaras al “Cerro” a ver nuestras bolsitas, por invitarme a esa gran experiencia “Cuatro Ciénegas” y aquellas tendidas charlas de amigas.

Al comité tutorial, Ma. en C. Luisa Alejandra Granados Hernández, Dra. María Félix Ramos Ordoñez, Dr. Héctor Octavio Godínez Álvarez y Dra. Ana María Contreras González, por las revisiones y sus valiosas aportaciones para realizar este trabajo.

A la Dra. Mariana Hernández Apolinar por todo su apoyo y compañía en cada salida al Ajusco y en el laboratorio, por su tiempo, conocimientos, revisiones y charlas para hacer más amena las actividades.

Al Dr. Exequiel Ezcurra por compartir su extenso conocimiento, por su asesoría y apoyo para una mejor comprensión y realización de este trabajo.

Al Dr. Pedro Eloy Mendoza Hernández por su apoyo en las salidas de campo, por compartir su conocimiento del PECM y su apoyo técnico.

Al Grupo de Ecología de Poblaciones del Departamento de Ecología y Recursos Naturales en la Facultad de Ciencias por todo el apoyo que he recibido de su parte.

A la beca de Titulación-Egresados Alto Rendimiento por el apoyo monetario para el desarrollo y finalización de este trabajo de titulación.

A la Facultad de Estudios Superiores Iztacala y la Universidad Nacional Autónoma de México por ser mi segunda casa al darme el lugar, las herramientas y las oportunidades para realizar mis estudios de licenciatura. A mis profesoras y profesores que me impartieron clase durante mi estancia en la licenciatura, con cuyos conocimientos y vocación me permitieron forjar las bases para comprender un poco más sobre el estudio de la vida.

## Personales

Agradezco a mis papás, Esperanza y Francisco, por todo su amor, motivación y por creer en mí a lo largo de mi vida. Gracias mami por estar para mí, por apoyarme durante mi carrera y todas mis prácticas de campo. Te agradezco papá por esperarme cada noche en el Rosario para regresar juntos a casa. Este logro no sólo es mío sino también de ustedes. Gracias Bro, por tu compañía durante esas noches de desvelo haciendo tareas, por aceptar ir conmigo a conocer sobre gracias por ser mi hermano, te quiero, aunque luego nos llevemos y no nos aguantemos. Gracias Vaquita por también acompañarme durante las noches y darme mucho cariño.

Hugo, quiero agradecerte por todo el apoyo que me has brindado a lo largo de este camino, pero sobre todo de esta etapa, gracias, amor por escucharme, echarme porras y poco a poquito salir adelante, por estar incondicionalmente para mí pero sobre todo por permitirme compartir un poco del quehacer de una bióloga.

Valeria gracias por acompañarme en muchas salidas de campo al Ajusco, ayudándome a revisar y colocar más bolsas en el suelo, haciendo etiquetas y platicando de todo, todo el tiempo. Gracias a mis tíos Ale y Meche (tus papás) por apoyarme de igual manera.

A la M. en C. Luisa Alejandra Granados Hernández, Luisa por el apoyo que me brindó para entender mucho mejor los conceptos, por acompañarme al PECM, las asesorías y revisiones para que este trabajo llegara a término.

Agradezco a Asai Gutiérrez porque sino te hubiera conocido en Universum, mi investigación contaría otra historia. Gracias a Adrián y Julia por ayudarme a marcar los primeros individuos en el PECM. Agradezco al Grupo de Ecología de Poblaciones del Departamento de Ecología y Recursos Naturales por abrirme las puertas del laboratorio y admitirme como una más de los suyos.

Agradezco a mis amigas de la FES, Asby, Fer y Olga por cada plática, apoyo y experiencias durante la carrera, gracias por estar ahí cuando las necesito. Gracias a Ruth, Esteban, Paula y Arte las y los admiro totalmente, me han enseñado mucho.

Finalmente, gracias a mí yo por cada vez que pensaba que iba a rendirse y que Biología no era lo suyo, se levantó y continuaba para cumplir el sueño de la niña Tania...¡Lo logramos!

Sin todas y todos esto no hubiera sido posible, gracias.

# Índice

Resumen .....	3
<b>I. Introducción</b> .....	4
Germinación, bancos de semillas y serotinia .....	4
Antecedentes .....	8
Bet-hedging o evasión y distribución del riesgo .....	9
<b>II. Objetivos</b> .....	12
General.....	12
Particulares.....	12
<b>III. Hipótesis</b> .....	13
<b>IV. Materiales y métodos</b> .....	13
<b>Sitio de estudio</b> .....	13
<b>Especies de estudio</b> .....	16
<i>Castilleja tenuiflora</i> Benth (Orobanchaceae).....	16
<i>Bouvardia ternifolia</i> (Cav.) Schlecht (Rubiaceae) .....	18
<i>Penstemon roseus</i> G. Don (Plantaginaceae).....	20
<b>Métodos de campo</b> .....	22
Reconocimiento del sitio y las especies de estudio .....	22
Determinación del número de semillas por fruto .....	22
Selección y marcado de individuos .....	23
Determinación del tiempo de liberación de semillas y respuesta germinativa in situ .....	25
Determinación de la respuesta germinativa.....	26
<b>Análisis de datos</b> .....	26
Cálculo de la fecha media de liberación y su dispersión en el tiempo (datos originales) .....	26
Determinación de la fecha de liberación y su dispersión en el tiempo usando modelos lineales generalizados.....	28
Porcentaje de germinación in situ.....	30
<b>V. Resultados</b> .....	31
Determinación del número de semillas por fruto .....	31
Determinación del tiempo de liberación de semillas.....	31
Determinación de la proporción de semillas retenidas.....	38
Determinación preliminar de la respuesta germinativa in situ de las semillas liberadas.....	39
Respuesta germinativa.....	42
<b>VI. Discusión</b> .....	44

**VII. Conclusiones .....52**  
**VIII. Literatura citada .....53**

## Resumen

La serotinia es un proceso de *bet-hedging* o distribución de riesgos, frecuente en ambientes impredecibles, que impide la germinación de semillas cuando las condiciones no son adecuadas para el establecimiento y el desarrollo de las plántulas. La serotinia fue reportada inicialmente en ambientes piréticos, sin embargo, se ha descubierto que no es exclusiva de ellos. En este trabajo se determinó si *Castilleja tenuiflora*, *Bouvardia ternifolia* y *Penstemon roseus* forman un banco aéreo de semillas como una estrategia de distribución de riesgos, en un campo perturbado en el Parque Ecológico de la Ciudad de México (PECM), el cual se caracteriza por lluvias primaverales impredecibles antes de que inicie la temporada de lluvias de verano.

En un matorral secundario con sustrato basáltico se colocaron 766 bolsas de organza sobre infrutescencias de 45 individuos de *C. tenuiflora*, 31 de *B. ternifolia* y 30 de *P. roseus* que fueron revisadas semanalmente a fin de determinar el tiempo de liberación de semillas; estas fueron colocadas en sus bolsas en el suelo y se revisaron semanalmente para conocer su respuesta germinativa, y los frutos volvieron a ser cubiertos con bolsas nuevas. Al final del periodo de estudio se retiraron y revisaron las bolsas que aún tenían infrutescencias y se contaron las semillas aún retenidas. Se colectaron 600 semillas directamente de los frutos de otros individuos de las tres especies y se pusieron a germinar en una cámara con fotoperiodo de 12 horas luz y 12 de oscuridad, a 25 °C. Las curvas de liberación de las tres especies fueron asimétricas en diferente grado. *B. ternifolia* presentó la mayor asimetría con un periodo de liberación de 11 meses y, por el contrario *P. roseus* presentó un máximo de liberación después de dos meses, con una mínima liberación posterior. *C. tenuiflora* presentó una estrategia intermedia mixta con un pico temprano de liberación y un período progresivo de cuando menos siete meses más. *C. tenuiflora* liberó la mayor cantidad de semillas (11424) y *B. ternifolia* la menor (6660). Al retirar los frutos de *C. tenuiflora* se encontraron en su interior 1214 semillas (10.62% del total producidas por los frutos considerados), 277 (4.15%) de *B. ternifolia* y dos (0.02%) de *P. roseus*. Los porcentajes de germinación en el suelo fueron más bajos que los obtenidos en cámaras de ambientes controlados (*C. tenuiflora*, 0.80% y 35%; *P. roseus* 2.63% y 47.5%; *B. ternifolia* 4.97% y 63% respectivamente). Se concluye que *C. tenuiflora* y *B. ternifolia* presentan una serotinia suave, formando un banco de semillas aéreo que persiste cuando menos hasta el inicio de la formación de la siguiente cohorte, mientras que *P. roseus* retiene semillas más efímeramente que *C. tenuiflora* y *B. ternifolia*, predominando la formación de un banco de semillas de suelo.

Palabras clave: banco de semillas, retención de semillas, serotinia, bet-hedging, *C. tenuiflora*, *B. ternifolia*, *P. roseus*.

## **I. Introducción**

### *Germinación, bancos de semillas y serotinia*

La semilla es una estructura reproductiva de origen sexual, así como una estructura de dispersión que permite el establecimiento de individuos en sitios más o menos distantes de aquel en el que fueron producidas (Leck *et al.*, 1989; Bewley, 1997; Baskin y Baskin, 1998).

Se considera que una semilla ha germinado una vez que hay protrusión de la radícula (Baskin y Baskin, 1998). Para que esto suceda es necesario que el embrión madure y que las condiciones ambientales sean las adecuadas en lo que a la cantidad y calidad de luz, temperatura y disponibilidad de agua se refiere. Una vez que la radícula se ha formado y ha salido de la semilla, se desarrolla una plántula, que primero se nutrirá de las reservas presentes en los cotiledones y después será capaz de producir hojas fotosintéticas, para finalmente convertirse en una planta adulta. Todo ello comprende una serie de procesos metabólicos y morfogenéticos, cuyo resultado final es el reclutamiento de un nuevo individuo y su incorporación a una población en un sitio dado (Bewley, 1997; Baskin y Baskin, 1998; González-Zertuche *et al.*, 2000; Doria, 2010).

Las semillas pueden o no germinar inmediatamente al llegar al suelo, dependiendo de las condiciones del ambiente. Cuando hay estocasticidad ambiental, la supervivencia, el crecimiento, la reproducción y el reclutamiento de nuevos miembros de una población se ven afectados por estas variaciones impredecibles, que tienen consecuencias muy importantes en la dinámica de las poblaciones a las que pertenecen, así como en las comunidades y en los ecosistemas (Gotelli, 2018).

Por otra parte, muchas especies presentan latencia, es decir, las semillas entran en un estado de reposo porque la germinación se encuentra física o metabólicamente impedida, aun cuando las condiciones ambientales sean adecuadas para la germinación o para el establecimiento y el desarrollo de las plántulas (Márquez-Guzmán *et al.*, 2013). La latencia puede deberse a la inmadurez del embrión, que requiere de un tiempo para madurar después de la dispersión de la semilla, o bien puede ser inducida por las condiciones ambientales. (Baskin y Baskin, 1998).



La germinación de muchas semillas se posterga también por la quiescencia, que se define como el estado de reposo superficial de la semilla hasta que las condiciones ambientales, en particular las hídricas, sean adecuadas. Las semillas quiescentes germinan en cuanto estas condiciones son favorables, y gracias a que el embrión está maduro (Márquez-Guzmán *et al.*, 2013).

Tanto la quiescencia como la latencia han sido identificadas, junto con la dispersión de las semillas, como mecanismos que impiden la germinación en un sitio y en un momento en los que las condiciones de establecimiento no son adecuadas para la germinación ni para el desarrollo de la plántula, es decir, son mecanismos de *bet-hedging*, o evasión y distribución del riesgo en el tiempo y, en el caso de la dispersión de las semillas, en el espacio (Filner y Shmida, 1981; Klinkhamer, *et al.* 1987; Bewley *et al.*, 1997; Martínez-Villegas *et al.*, 2012; Baskin y Baskin, 1998; Martínez-Berdeja *et al.*, 2015; Gianella *et al.*, 2021; Jiménez-Sierra *et al.*, 2022; Ladd *et al.*, 2022).

En un sentido estricto, el *bet hedging* se define como una estrategia en la que la adecuación promedio (aritmética) disminuye, favoreciendo el decremento en la variación de la adecuación a largo plazo (geométrica) (Cohen, 1966,1976; Slatkin, 1974; Gianella *et al.*, 2021). La distribución del riesgo en el tiempo por medio de la latencia tiene como contraparte la evasión del mismo en el espacio, por medio de la dispersión de las semillas.

Las semillas liberadas por los frutos llegan al suelo de diferentes maneras, pero no siempre germinan inmediatamente después de caer, lo que frecuentemente conlleva a la formación de un banco de semillas de suelo (Baskin y Baskin, 1998; Leck *et al.*, 1989). Los bancos de semillas han sido clasificados por Thompson *et al.* (1997) a partir de las propuestas de Bakker (1989) y Bakker *et al.* (1991). Estos autores identificaron tres grandes categorías con base en la funcionalidad de cada uno de ellos: (i) bancos transitorios, para las especies cuyos bancos de semillas persisten en el suelo menos de un año, (ii) bancos persistentes de corta duración, para las especies cuyas semillas se mantienen en el suelo más de un año, pero menos de cinco; y (iii) bancos persistentes de larga duración, para definir aquellos bancos de semillas que pueden persistir en el suelo más de cinco años (Ferrandis, 2019).

Los bancos del suelo pueden tener semillas de distintas edades, es decir, pueden estar conformados por muchas cohortes diferentes (Ferrandis, 2019). En el banco de semillas puede haber algunas producidas localmente y otras que se han dispersado desde sitios que pueden incluso

ser muy distantes. Al existir semillas de diferentes cohortes, el banco de semillas conserva la diversidad genética de diferentes generaciones, contribuyendo a la permanencia de las poblaciones y a la preservación de diferentes genotipos producidos a lo largo del tiempo y en diferentes condiciones. Esto resulta en una mayor probabilidad de reclutamiento cuando las condiciones de germinación y establecimiento son adecuadas. El éxito de una estrategia de este tipo depende de la longevidad de las semillas y de su tasa de supervivencia (Baskin y Baskin, 1998; Belmont *et al.*, 2018; Lamont *et al.*, 2020; Ladd *et al.*, 2022; Rehmani *et al.*, 2023).

En algunos casos, los frutos maduran, pero las semillas no son liberadas, sino que son retenidas en la planta, conformando un banco aéreo. Las semillas se acumulan en diferentes partes, que incluyen estructuras reproductivas de larga permanencia, como conos y, cápsulas lignificadas (Lamont *et al.*, 2020), y tejidos como la epidermis apical o basal, como en algunas cactáceas (Peters *et al.*, 2011; Martínez-Berdeja *et al.*, 2015; Rodríguez-Ortega *et al.*, 2006; Ezcurra *et al.*, 2020; Jiménez-Sierra *et al.*, 2022). La retención prolongada de semillas en la planta materna, conocida como serotinia, es uno de los diferentes mecanismos que incrementan el éxito de germinación de las semillas bajo ciertas condiciones ambientales (Lamont *et al.* 1991b; Rodríguez-Ortega *et al.*, 2006; Ladd *et al.*, 2022), definen a la serotinia como “el almacenamiento de semillas en la copa, por el que una fracción de las semillas de un año es retenida hasta que las semillas de la siguiente generación han madurado”.

Los bancos aéreos promueven una mayor sobrevivencia de las semillas gracias a que las estructuras en las que permanecen las protegen de los riesgos que corren en el suelo (Lamont *et al.*, 2020; Ezcurra *et al.*, 2022). Los bancos aéreos proporcionan a las semillas varias ventajas que incluyen la protección contra los granívoros antes y después de la dispersión, los cambios drásticos de temperatura y humedad en el suelo y las fluctuaciones ambientales impredecibles (por ejemplo, la precipitación en ecosistemas áridos o los incendios en diversos ambientes propensos al fuego). Además, impiden la germinación como respuesta a indicadores ambientales fallidos, como precipitaciones discontinuas que pueden permitir la germinación, pero no el establecimiento exitoso de nuevos individuos (Lamont *et al.*, 2020; Ladd *et al.*, 2022).

El banco aéreo puede implicar una liberación masiva de semillas en un solo evento, por ejemplo, la salida de semillas de conos que sólo se abren cuando la temperatura es muy elevada. Esto sucede en zonas afectadas frecuentemente por incendios, como se ha observado en especies

de *Banksia* ubicadas en bosques de coníferas y en *Callitris preissii*, al suroeste de Australia (Lamont *et al.*, 2020; Ladd *et al.*, 2022). Las semillas de estas especies se liberan después de los incendios y encuentran condiciones favorables para su germinación y para el desarrollo y establecimiento de las plántulas. La serotinia también puede implicar una dispersión gradual de las semillas a lo largo de intervalos de tiempo más cortos (Philippi, 1993). La lluvia de semillas se va dando gradualmente y puede coincidir con que haya condiciones favorables para la germinación y el establecimiento exitoso de plántulas, que incluyen la temperatura, las condiciones lumínicas y la disponibilidad de agua (Gutterman, 1994; Baskin y Baskin, 1998; Shabana, 2019; Lamont *et al.*, 1991a). El éxito de las semillas retenidas dependerá, por supuesto, de cuánto tiempo puedan permanecer viables, por lo que en muchas especies serótinas la latencia juega un papel muy relevante, sobre todo si el periodo de retención es prolongado (Philippi, 1993).

Para especies de distribución amplia, la serotinia puede variar a lo largo de diferentes periodos de tiempo, que pueden ser desde un año hasta varias décadas, e ir de débil a fuerte (Ladd *et al.*, 2022). El espectro de la respuesta serótina a menudo se asocia con gradientes ambientales, particularmente en relación con las precipitaciones y con el régimen de incendios (Lamont *et al.*, 2020; Ladd *et al.*, 2022), aunque la importancia de los depredadores y los parásitos se ha ido reconociendo cada vez más (Gianella *et al.*, 2021). De hecho, inicialmente el término serotinia se refería únicamente a la retención de las semillas en especies de ecosistemas caracterizados por incendios recurrentes, y se identificó como un mecanismo de espera para las condiciones ambientales que se generan durante y después de los incendios (Lamont *et al.*, 1991a; Enright *et al.*, 1998). Posteriormente se ha identificado en otros tipos de ambientes, incluyendo las zonas áridas, así como para diferentes familias de plantas (Leck *et al.*, 1989; Rodríguez-Ortega *et al.*, 2006; Peters *et al.*, 2009; Santini y Martorell, 2013; Martínez-Berdeja *et al.*, 2015; Lamont *et al.*, 2020; Jiménez-Sierra *et al.*, 2022). Esto permite distribuir en el tiempo el riesgo de la transición de la semilla-plántula, que ha sido identificada como una de las etapas más riesgosas en el ciclo de vida de una planta (Harper, 1977; Jurado *et al.*, 1992; Baskin y Baskin, 1998).

## *Antecedentes*

Se tiene registro de la retención de semillas en frutos lignificados de algunas coníferas y en algunas cactáceas, pero no en plantas herbáceas como *Castilleja tenuiflora*, *Bouvardia ternifolia* y *Penstemon roseus*. Entre los estudios que mencionan la serotinia en cactáceas está el de Santini y Martorell (2013), quienes evaluaron si en *Mammillaria hernandezii* los efectos positivos de la serotinia y acondicionamiento pueden ayudar a la supervivencia de las plántulas, expulsando las semillas maduras al momento que empieza la temporada de lluvias. Estos autores encontraron que las semillas retenidas en los frutos germinan un 4% más en comparación con las que llegaron al suelo y se mantuvieron enterradas durante 1 año.

Martínez-Berdeja *et al.* (2015) realizaron una revisión bibliográfica de la flora del Gran Desierto y Río Colorado del suroeste de Estados Unidos y noroeste de México. Con base en su investigación clasificaron a las plantas de estas zonas en dos categorías de serotinia: fuerte y suave. Las primeras tienen estructuras duras que permanecen cerradas por largos períodos y permiten una retención prolongada de semillas (por ejemplo, algunas cactáceas *Mammillaria dioica*), mientras que las segundas muestran estructuras que se abren más fácilmente y tienen menor capacidad de retención, en el tiempo, como algunas cápsulas. Estos autores identificaron 21 especies fuertemente serótinas y 9 débilmente serótinas. Además del nivel de serotinia, los autores identificaron seis estrategias de retención de semillas: 1) plantas efímeras a nivel de suelo, 2) plantas persistentes con frutos lignificados, 3) cápsulas de apertura gradual, 4) dimorfismo reproductivo (anficarpia), 5) esquizocarpos con heteromericarpos y 6) frutos persistentes. Estos autores concluyeron que los pulsos impredecibles de disponibilidad de agua juegan un papel importante en la evolución de las plantas serótinas del desierto, dado que la retención de semillas puede ser ventajosa para las plantas que dependen de estos pulsos de agua erráticos para su supervivencia.

La serotinia ha sido observada principalmente en coníferas debido al fenómeno del fuego en algunos de los ecosistemas en los que habitan. Lamont *et al.* (2020) revisaron cómo y por qué evolucionó la serotinia y documentaron 1345 especies serótinas en regiones de Australia, Sudáfrica, la Cuenca del Mediterráneo, América del Norte y Asia. Estos autores también reconocieron que hay especies con serotinia débil (persistencia de pocos años) y otras con fuerte (>10 años), y encontraron que las especies poco serótinas muestran un reclutamiento anual, lo que representa una respuesta a la variación de la precipitación y sequía entre años. También resaltaron

la interacción entre el reclutamiento de plántulas después del fuego y entre incendios, i.e., en los periodos sin fuego y, por último, concluyeron que la retención de semillas en las plantas es controlada genéticamente, aunque el grado de herencia es diferente en las distintas especies.

Otro ejemplo de estudio de serotinia determinada por el fuego y el clima es de Ladd *et al.* (2022), quienes estudiaron a *Callitris preissii*, perteneciente a la familia Cupressaceae. Estos autores utilizaron 32 rodales (de 30 a 200 individuos por parcela), en cinco regiones en el suroeste de Australia y determinaron la distribución de tamaños de la población y el reclutamiento de plántulas, así como la intensidad de la lluvia de semillas durante dos años en rodales maduros. Determinaron el nivel de serotinia en los rodales seleccionados a lo largo de un gradiente climático con base en la cohorte más antigua de conos cerrados en cada árbol vivo y maduro. Los niveles de serotinia abarcaron de ausente (los conos se abren cada año al madurar), débil (los conos permanecen cerrados sólo uno o dos años) y moderado (conos cerrados de dos a seis años). Confirmaron su hipótesis acerca del nivel variable de serotinia de *C. preissi*, y determinaron que aumenta con el incremento de acontecimientos de condiciones climáticas extremas y la presencia de incendios resultante. Los autores concluyeron que donde los incendios son poco frecuentes la serotinia es débil o nula, pero cuando hay incendios aún una serotinia débil puede ser bastante ventajosa para asegurar un reclutamiento masivo posterior al fuego debido a la gran cantidad de semillas liberadas después de éste.

#### *Bet-hedging o evasión y distribución del riesgo*

Las estrategias de *bet-hedging* se han definido como una disminución de la adecuación aritmética (individual) en aras de un incremento de la adecuación geométrica que conlleva una disminución de la varianza de la misma en el tiempo, y se ha asociado a ambientes cambiantes e impredecibles (Cohen, 1976; Slatkin, 1974; Seger y Brockman, 1987). Esta estrategia resulta en un decremento de la variación de la adecuación a largo plazo (geométrica) a expensas de la adecuación promedio (aritmética) bajo condiciones en las que la plasticidad fenotípica no es suficiente para responder a la estocasticidad ambiental (Childs *et al.*, 2010). En un sentido más laxo, es posible referirse al *bet-hedging* simplemente como una estrategia de evasión de riesgos sin considerar una evaluación cuantitativa estricta de la adecuación. Aun cuando la comparación de las medias aritmética y geométrica sea lo más deseable (Bulmer, 1985; Philippi, 1993; Rees *et al.*, 2010; Ripa *et al.*, 2010), no siempre se cuenta con suficientes datos cuantitativos necesarios para hacer la comparación tanto

a largo como a corto plazo, de modo que el concepto con frecuencia se utiliza en su acepción más laxa de evasión y distribución de riesgos (Lamont y Enright, 2000; Clarke *et al.*, 2013; El-Keblawy y Bhatt A., 2015).

La latencia, es un mecanismo presente en muchas semillas que impide su germinación cuando las condiciones del ambiente o de la propia semilla no son favorables (Márquez-Guzmán *et al.*, 2013). El banco de semillas ya sea en suelo o aéreo, puede promover la maduración y reducir la exposición de las semillas a una amplia gama de riesgos (Baskin y Baskin, 1998).

Las semillas no germinan simultáneamente, sino que lo hacen a lo largo de intervalos de tiempo variables, aún si pertenecen a una misma cohorte (Bewley *et al.*, 1997; Baskin y Baskin, 1998). La germinación temprana permite el acceso a los recursos que empiezan a estar disponibles sin enfrentar competencia, pero, por el contrario, incrementa el riesgo de una muerte precipitada causada por la inestabilidad ambiental del inicio de su época de germinación, establecimiento y crecimiento, o por depredación (Silvertown, 1999; ten Brink *et al.*, 2020).

El carácter monocárpico de algunas plantas perennes de vida larga, como el bambú y los agaves, también se ha interpretado como una estrategia de *bet-hedging*, debido a que en estas plantas se observan periodos prolongados de crecimiento vegetativo, que pueden alcanzar varias décadas, durante los cuales se almacena una cantidad considerable de biomasa y de energía, que es invertida en su totalidad en un único evento de reproducción masiva (Stearns, 1998).

En todos estos casos, la estrategia de *bet-hedging* ha sido interpretada como una forma de evadir el riesgo asociado a ambientes cambiantes e impredecibles (Klinkhamer *et al.*, 1987; Martínez-Berdeja, 2015; Lamont *et al.*, 2020; Ladd *et al.*, 2022), distribuyéndolo en el tiempo y en el espacio. Más recientemente se han incorporado otros procesos, como la epigénesis y algunos procesos fisiológicos, al catálogo de tipos de *bet-hedging* que permiten a los organismos sobrevivir y a las poblaciones persistir en ambientes cambiantes poco predecibles (Gianella *et al.*, 2021).

Se reconocen dos tipos de *bet-hedging* (Haaland *et al.*, 2020). El primero se conoce como *bet-hedging* conservador, en el cual la varianza entre individuos de un genotipo (provenientes de una misma planta progenitora) disminuye. Un ejemplo es en el que alguna característica fenotípica resulta ventajosa en cualquier entorno y propicia un éxito moderado en una variedad de condiciones. Por el contrario, el *bet-hedging* diversificador refleja una disminución en la variación

de la adecuación, a cambio de una mayor diferencia entre organismos relacionados. Se considera que el *bet-hedging* conservador y el diversificador son extremos de un continuo (Haaland *et al.*, 2020).

La latencia y la dispersión de las semillas son procesos que han recibido atención durante mucho tiempo. Por su parte, la serotinia empezó a ser estudiada más recientemente, en un inicio asociada a los ecosistemas en los que los incendios reiterados juegan un papel relevante. El espectro de la respuesta serótina a menudo se asocia con gradientes ambientales, particularmente en relación con los patrones de precipitación y con el régimen de incendios (Enright *et al.*, 1998; Lamont *et al.*, 2020; Ladd *et al.*, 2022), aunque la importancia de los efectos de los depredadores y los parásitos en la retención de las semillas en los frutos se ha ido reconociendo cada vez más (Gianella *et al.*, 2021).

El reclutamiento de nuevos individuos es muy importante en los procesos sucesionales, pues influye en el establecimiento, crecimiento y permanencia de las poblaciones que caracterizan las diferentes etapas serales. En la zona que hoy es el Parque Ecológico de la Ciudad de México (PECM) hace 1700 años hubo un intenso disturbio causado por el flujo de lava producido por la erupción del volcán Xitle. El paso de la lava generó la formación de un sustrato basáltico que lentamente fue colonizado hasta que se formó un matorral en el que la crasulácea *Pittocaulon* (antes *Sedum*) *oxypetalum* era dominante. La parte baja y media de este matorral sufrió un gran disturbio en los años ochenta del siglo XX, debido al intento de establecimiento de un fraccionamiento de alto nivel económico. Al suspenderse las obras y protegerse la zona, inició un lento proceso de germinación y establecimiento de diversas especies secundarias. La capacidad de recarga del acuífero de la Cuenca de México y la diversidad de ecosistemas y de especies hacen que esta zona sea de gran importancia para la Ciudad de México y para sus habitantes.

La cuenca del Valle de México presenta diversos tipos de vegetación asociados a los climas y suelos (Rzedowski y Rzedowski, 1985; Ezcurra *et al.*, 2006). Una particularidad de esta zona, y consecuentemente del PECM, es que tiene una marcada estacionalidad en lo que a la precipitación se refiere. La estación lluviosa es el verano, en el que se presentan precipitaciones casi diarias, que llegan a ser muy intensas. Ocasionalmente se presentan precipitaciones invernales debidas al efecto de vaguadas que llegan cargadas de humedad, mientras que en la primavera hay una marcada falta de precipitación. A pesar de que el estiaje es muy evidente, llegan a presentarse lluvias

primaverales impredecibles y aisladas, de gran importancia desde el punto de vista ecológico (Granados-Hernández, 2023; Ezcurra *et al.*, 2022).

Una vez protegida la zona, la parte perturbada ha sido colonizada progresivamente por diferentes especies vegetales. Actualmente se encuentra un matorral secundario, establecido en un suelo pobre en nutrientes y poca capacidad de retención de agua, en el que *C. tenuiflora*, *B. ternifolia* y *P. roseus* son abundantes. Dado que se trata de especies perennes, iteróparas y con infrutescencias compuestas por cápsulas duras. Este conocimiento es importante para entender la ecología de estas tres especies, sobre todo de los aspectos de colonización y permanencia en este ambiente, considerando especialmente que este conocimiento puede contribuir a las decisiones que se puedan tomar en torno al manejo del parque.

## II. Objetivos

### General

Determinar si existe la retención prolongada de semillas (serotinia) en los frutos de *Castilleja tenuiflora* Dent (Orobanchaceae), *Bouvardia ternifolia* Schelecht (Rubiaceae) y *Penstemon roseus* G. Don (Plantaginaceae) en un matorral en un campo de lava perturbado, en el Parque Ecológico de la Ciudad de México, con la finalidad de comprender mejor los mecanismos de evasión de riesgos que presentan las plantas en un sitio en el que las condiciones ambientales limitan la germinación y el reclutamiento de nuevos individuos.

### Particulares

- Conocer el número promedio de semillas por fruto de *C. tenuiflora*, *B. ternifolia* y *P. roseus*.
- Cuantificar el número de semillas que se liberan semanalmente de los frutos de *C. tenuiflora*, *B. ternifolia* y *P. roseus*.
- Determinar la proporción de semillas retenidas en los frutos considerados en cada una de las tres especies.
- Evaluar de forma preliminar la respuesta germinativa *in situ* de las semillas liberadas a lo largo del tiempo por las tres especies de estudio y compararla con la germinación en ambientes controlados de semillas colectadas de frutos de plantas diferentes a aquellas cuyos frutos fueron cubiertos.



### III. Hipótesis

Las estaciones seca y lluviosa se diferencian claramente a lo largo del año en la Cuenca de México; sin embargo, hay un periodo de transición durante el cual se pueden generar condiciones inestables con lluvias primaverales esporádicas, poco predecibles, que coinciden con el inicio del incremento de la temperatura que, a su vez, también puede ser cambiante. Considerando que este periodo de precipitaciones tempranas irregulares se presenta en el Parque Ecológico de la Ciudad de México y que la retención de semillas permite su preservación en un banco aéreo, esperamos que *Castilleja tenuiflora*, *Bouvardia ternifolia* y *Penstemon roseus* muestren algún grado de serotinia en las cápsulas lignificadas que forman.

### IV. Materiales y métodos

#### Sitio de estudio

El presente estudio se llevó a cabo en el Parque Ecológico de la Ciudad de México (PECM), que se localiza en la delegación Tlalpan al sur de la Ciudad de México, a 19°15'49.63'' N y 99°12'16.36'' O (Figura 1). El PECM cuenta con una superficie de 727 ha y forma parte del Pedregal del Xitle (Cano-Santana *et al.*, 2006). El clima de esta zona es templado con un régimen de lluvias de verano. La temperatura media anual es de 15.6°C, las temperaturas extremas alcanzan valores de -3.3-0.5°C durante el invierno, y 27.9-30.2°C en verano, de acuerdo con los registros de la estación meteorológica Ecoguardas, cercana al PECM (Cano-Santana 2006; Mendoza-Hernández, 2013). El tipo de clima que predomina en el PECM es Cb' (w2) (w) ig, es decir, templado subhúmedo con una temperatura media de 15°C y una precipitación anual de 1000 mm repartida en una temporada de lluvias (junio–octubre) y una de secas (noviembre–mayo), claramente diferenciadas (Figura 2) (González-Hidalgo *et al.*, 2001; Mendoza-Hernández *et al.*, 2013).

Los años que abarca este estudio (2022 y 2023) fueron atípicos en lo que a las condiciones climáticas se refiere. La temporada de lluvias en 2022 comenzó formalmente hasta la segunda semana de junio y terminó en el mes de octubre, sin embargo, como podemos ver en el Figura 2,

hubo presencia de lluvias prematuras durante el mes de abril y una precipitación superior al promedio en el mes de agosto. En el 2023, la temporada de lluvias comenzó a finales de mayo y principios de junio de 2023, como generalmente sucede, pero se detuvo entre la segunda y la tercera semana de ese mes, periodo en el cual se presentó una intensa ola de calor. De esta forma, podemos decir que en 2023 la temporada de lluvias inició realmente en la última semana de junio. Cabe destacar que la intensidad de las lluvias también fue menor que en el 2022 y, por el contrario, las temperaturas se intensificaron de un año a otro (CONABIO, 2016; Estaciones Ecoguardas, 2022 y 2023; Instituto de Ciencias de la Atmósfera y Cambio Climático, 2022 y 2023)

El sitio de estudio se caracteriza principalmente por un sustrato basáltico producto de la erupción del Volcán Xitle ocurrida hace casi 1700 años, pero hay otros suelos importantes como Andosol, Litosol y Feozem (Cano-Santana *et al.*, 2006).

En el PECM se encuentran diferentes tipos de comunidades vegetales, como bosques de encino (*Quercus spp.*), de pino-encino (*Pinus-Quercus*) y de abetos (*Abies religiosa*), así como el matorral xerófilo dominado por *Pittocaulon* (antes *Sedum*) *oxypetalum*. (Soberón *et al.*, 1991; Bonfil *et al.*, 2000; Cano-Santana *et al.*, 2006; Mendoza-Hernández *et al.*, 2013; CONABIO, 2022). Este matorral fue severamente perturbado a fines de la década de los años 80, y en su lugar se ha desarrollado un matorral en el que predominan especies como *Castilleja tenuiflora*, *Bouvardia ternifolia*, *Penstemon roseus*, *Lamourouxia dasyantha*, *Buddleja cordata*, *Wigandia urens*, *Agave salmiana*, *Loeselia mexicana* y *Eupatorium glabratum* (Cano-Santana *et al.*, 2006; Mendoza-Hernández *et al.*, 2013).



Figura 1. Parque Ecológico de la Ciudad de México ubicado al sur de la CDMX en la alcaldía Tlalpan.

Elaboración propia

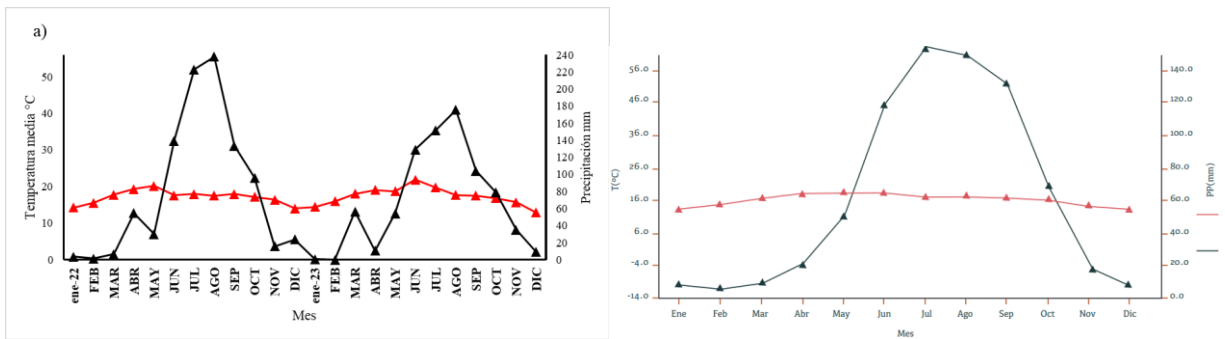


Figura 2. a) Climograma de la zona de estudio para el periodo 2022-2023. Fuente: construcción propia con datos de la estación meteorológica ECOGUARDAS y del Instituto de Ciencias de la Atmósfera y Cambio Climático, UNAM. b) Climograma promedio de la CDMX. Fuente: CONABIO, 2016). Precipitación:

línea negra; temperatura: línea roja.

## Especies de estudio

*Castilleja tenuiflora* Benth (Orobanchaceae) (Figura 3)

*Taxonomía*

**Reino:** Plantae

**Subclase:** Asteridae

**Subreino:** Tracheobionta

**Orden:** Lamiales

**Superdivisión:** Spermatophyta

**Familia:** Orobanchaceae

**División:** Magnoliophyta

**Género:** *Castilleja*

**Clase:** Magnoliopsida

**Especie:** *tenuiflora*



Figura 3. *Castilleja tenuiflora* en el Parque Ecológico de la Ciudad de México: **a)** Planta adulta en su hábitat, **b)** Inflorescencia con flores maduras, **c)** Infrutescencias con frutos inmaduros **d)** Frutos maduros abiertos y cerrados, **e)** Bolsa de organza con frutos maduros y abiertos, con semillas en su interior (flecha azul), **f)** Semillas vistas al microscopio. Fotografías: Tania Euan

### *Descripción y distribución*

*Castilleja tenuiflora* es una planta perenne, herbácea o subarborescente, produce flores y frutos a lo largo del año, y a finales de otoño tiene un pico de floración e inicia su temporada de fructificación; tiene tallos erectos, de 30 cm a 1 m de alto, muy ramificados, hojas sésiles y al menos levemente auriculadas en la base, de 1 a 4.5 cm de largo, inflorescencia racemosa, con numerosas flores, pedicelos de 3 a 5 y 10 mm de largo, brácteas lanceoladas, de 1.2 a 4 cm de largo, de ápice agudo, en ocasiones teñido de rojo, corola de 3 a 4.5 cm de largo, de color amarillo a ligeramente anaranjado; anteras de 2 a 3 mm de largo; estilo de 3 a 4 cm de largo, estigma bilobulado; cápsula ovoide de color café, de 9 a 14 mm de largo; semillas elipsoides de  $\pm 1.8$  mm de largo. *Castilleja tenuiflora* es una planta común y abundante, se le localiza en bosques de coníferas y de encino, en matorrales y pastizales, así como en bordes de cultivo y orillas de caminos (Rzedowski y Rzedowski 1985; Rosas, 2007 (Figura 4).

Es una hemiparásita de raíz, facultativa y generalista (Granados-Hernández *et al.*, 2023) Las semillas están reportadas como fotoblásticas (Belmont *et al.*, 2018).

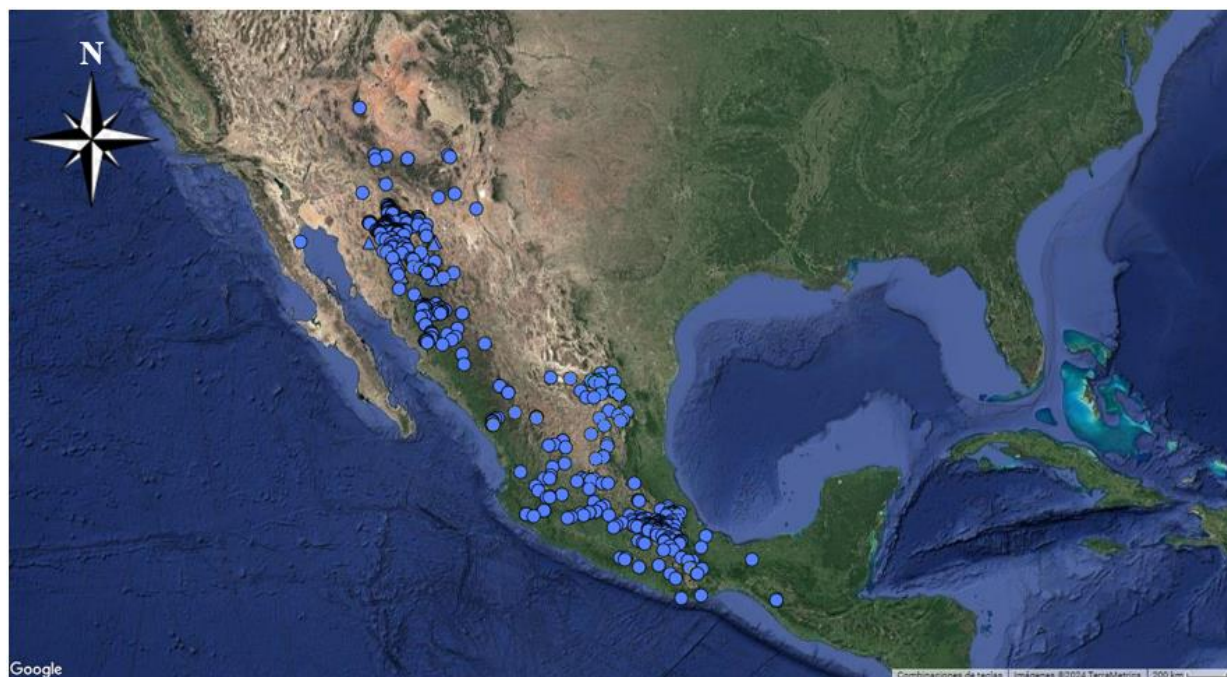


Figura 4. Distribución de *Castilleja tenuiflora* en México y Estado Unidos. Imagen tomada de SEINet. (<https://swbiodiversity.org/seinet/collections/map/googlemap.php?usethe=1&taxa=3050>)

***Bouvardia ternifolia* (Cav.) Schlecht (Rubiaceae) (Figura 5)**

Taxonomía

**Reino:** Plantae

**Subclase:** Asteridae

**Subreino:** Tracheobionta

**Orden:** Rubiales

**Superdivisión:** Spermatophyta

**Familia:** Rubiaceae

**División:** Magnoliophyta

**Género:** *Bouvardia*

**Clase:** Magnoliopsida

**Especie:** *ternifolia*

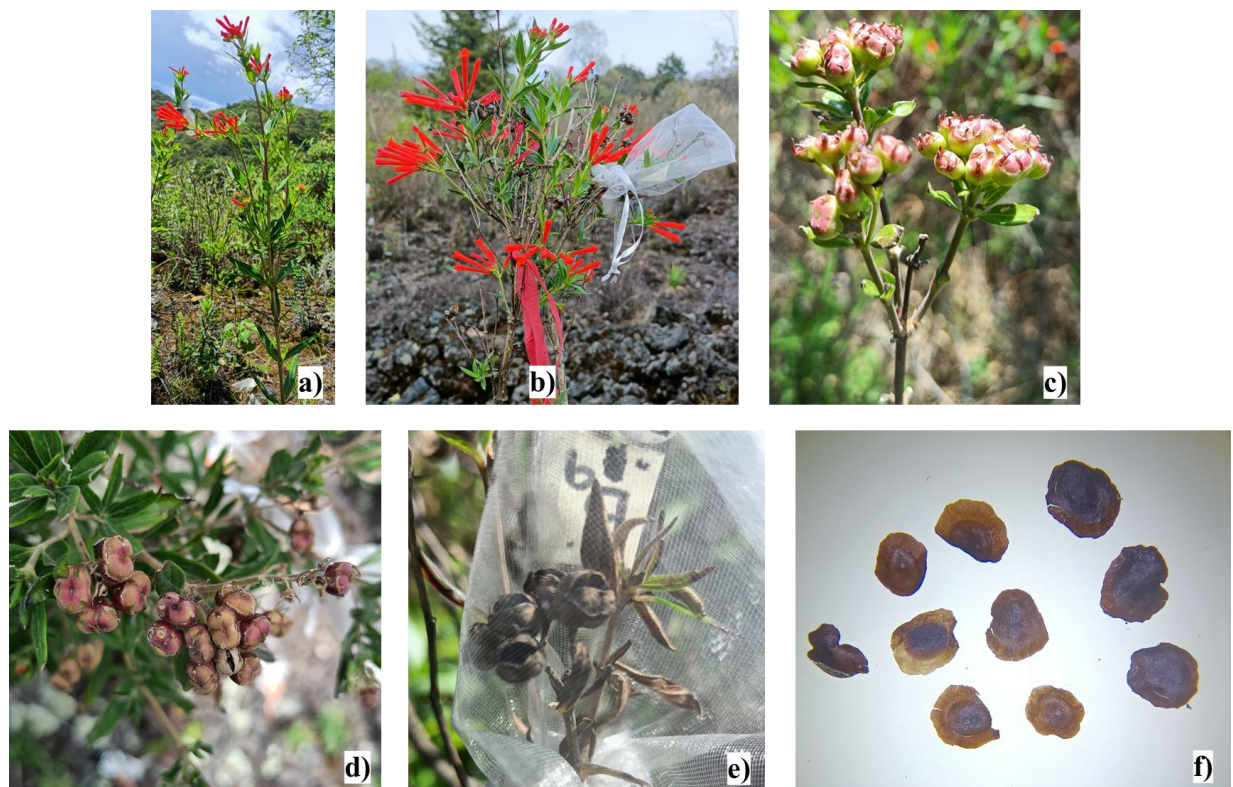


Figura 5. *Bouvardia ternifolia* en el Parque Ecológico de la Ciudad de México. **a)** Planta adulta en su hábitat, **b)** Inflorescencias con flores pre-antesis y post-antesis juveniles y maduras, con ejemplo de colocación de bolsa, **c)** Infrutescencias en etapa temprana, **d)** Infrutescencias en etapas intermedia y madura, **e)** Infrutescencias maduras dentro de una bolsa, **f)** Semillas vistas al microscopio. Fotografías:

Tania Euan

### *Descripción de la especie*

*Bouvardia ternifolia* es una planta arbustiva, subarbustiva o herbácea perenne, de 0.3 a 1.5 m de altura; ramas papiloso-hispíduladas, hojas por lo común verticiladas 3 a 4 por nodo, con mayor frecuencia elíptico-lanceoladas, de 1 a 10 cm de largo y 0.2 a 2.5 cm de ancho; inflorescencia generalmente en forma de cima terminal de 3 a 40 flores, corola tubular, de color salmón, rojo o naranja, excepcionalmente blanco, anteras de 2 a 4 mm de largo; cápsulas de 4.5 a 9 mm de largo y 5 a 10 mm de ancho; semillas de 2 a 3.5 mm de ancho. La floración y la fructificación se presentan de finales de verano a fines de otoño. *Bouvardia ternifolia* ampliamente distribuida en bosques, matorrales y pastizales, pero preferentemente en lugares perturbados. (Rzędowski y Rzędowski 1985; Vibrans, 2009) (Figura 6).



Figura 6. Distribución de *Bouvardia ternifolia* en México y Estado Unidos. Imagen tomada de SEINet. (<https://swbiodiversity.org/seinet/collections/map/googlemap.php?usetes=1&taxa=2654>)

***Penstemon roseus* G. Don (Plantaginaceae) (Figura 7)**

Taxonomía

**Reino:** Plantae

**Subreino:** Tracheobionta

**Superdivisión:** Spermatophyta

**División:** Magnoliophyta

**Clase:** Magnoliopsida

**Subclase:** Asteridae

**Orden:** Lamiales

**Familia:** Plantaginaceae

**Género:** *Penstemon*

**Especie:** *roseus*



Figura 7. *Penstemon roseus* en el Parque Ecológico de la Ciudad de México, **a)** Planta adulta en su hábitat, **b)** Inflorescencia, **c)** Inflorescencia con frutos inmaduros, **d)** Fruto maduro cerrado en bolsa, **e)** Inflorescencias maduras, **f)** Semillas de *P. roseus* vistas al microscopio. Fotografías: Tania Euan



### *Descripción de la especie*

*Penstemon roseus* es una planta herbácea con tallos erectos, de 40 cm a 1.2 m de alto, muy ramificados en ocasiones teñidos de color púrpura; hojas sésiles, lanceoladas a lineares, de 3 a 9 cm de largo, anchas en la base y en ocasiones abrazando al tallo; la inflorescencia es una panícula terminal, brácteas lanceoladas, de 0.5 a 1.2 cm de largo, corola tubular, a menudo angosta, de color rojo, púrpura o carmesí, de 2 a 3 cm de largo, labio superior generalmente erecto; anteras inclusas o exsertas, glabras, generalmente peltadas, de  $\pm 1$  mm de largo; estilo de  $\pm 2$  mm de largo, estigma más o menos capitado; fruto cápsula ovoide; semillas de color café de  $\pm 2$  mm de largo. La floración se presenta a fines de verano y principios de otoño, y la fructificación es característica de principios y mediados de otoño. Se distribuye en bosques de pino, de encino y de oyamel, bosque mesófilo, pastizal, zacatonal alpino y en zonas perturbadas (Rzedowski y Rzedowski, 1985; Rosas, 2007) (Figura 8).



Figura 8. Distribución de *Penstemon roseus* en México. Imagen tomada de SEINet.  
(<https://swbiodiversity.org/seinet/collections/map/googlemap.php?usethe=1&taxa=131974>)

## Métodos de campo

### *Reconocimiento del sitio y las especies de estudio*

Se realizó una primera visita al PECM en agosto de 2022, a fin de reconocer la distribución de las tres especies en la zona de estudio (Figura 9), para ubicar correctamente a las plantas y conocer con exactitud la etapa del ciclo reproductivo en el que se encontraban.



Figura 9. Ubicación de los sitios con los individuos cuyos frutos fueron cubiertos: *C. tenuiflora* (morado), *B. ternifolia* (verde) y *P. roseus* (rosa). Imagen obtenida de Google Earth Pro 7.3.6.9345.

### *Determinación del número de semillas por fruto*

A fin de contar con un dato de referencia sobre el número promedio de semillas por fruto en cada especie, se revisaron 30 frutos cerrados pero maduros (color café y duros al tacto). Estos frutos fueron elegidos al azar en 15 plantas por especie, que no formaron parte de los individuos seleccionados para cubrir sus frutos. Primero se colectaron frutos de *B. ternifolia* y *P. roseus* y se almacenaron en bolsas de papel a temperatura ambiente por 4 meses, hasta que *C. tenuiflora* fructificara y se pudiera contar con las semillas. Posteriormente los frutos maduros se abrieron manualmente ejerciendo una ligera presión sobre ellos, y se contaron las semillas con ayuda de una lupa. Al final se obtuvo el promedio de semillas por fruto y el error estándar correspondiente.

### *Selección y marcado de individuos*

Se seleccionaron individuos para cada especie de estudio de acuerdo con su distribución y con la condición de sus frutos, como se detalla más adelante. La selección de las tres especies se realizó con base en la disponibilidad de infrutescencias con frutos inmaduros, es decir, cerrados (color verde, ligeramente suaves).

Las infrutescencias de cada planta fueron seleccionadas al azar y cubiertas con ayuda de bolsas de organza de 9 cm x 7.5 cm cerradas con jaretas en la parte inferior, a fin de evitar que las semillas que eran liberadas por los frutos llegaran al suelo. De esta forma fue posible cuantificar la liberación de semillas. Sólo se cubrieron las infrutescencias con frutos cerrados a modo de tener la certeza de que no se hubieran liberado semillas previamente. En cada planta se pusieron cuando menos dos bolsas, considerando la posibilidad de que alguna se desprendiera o se rompiera. Las infrutescencias consideradas de cada una de las especies se cubrieron en una misma fecha y las restantes en la planta durante este proceso permanecieron intactas, tanto las que ya estaban presentes como las que se fueron formando posteriormente.

A fin de poder identificar y localizar a los individuos con certeza, aún si las partes aéreas se secaban y llegaban a desaparecer, se registró la distancia del punto inicial a todos los individuos por cada especie, se colocaron clavos en el suelo cerca del inicio del tallo, con una etiqueta de aluminio numerada y otra de color (*flagging*).

La primera especie cuyos frutos fueron cubiertos fue *B. ternifolia* (14 de septiembre de 2022). Después de la visita de reconocimiento del sitio, se realizó un muestreo dirigido en sitios donde se encontraban mayor número de individuos de esta especie, para ello se trazó un transecto de 42.1 m por 0.5 m de sureste a noroeste, con coordenadas 19°15'5.6'' N y 99°11'55.3'' O (Figura 10). Se cubrieron infrutescencias completas dada la imposibilidad de cubrir frutos individuales por su pequeño tamaño, de modo que el número de frutos por infrutescencia fue variable. Se cubrieron 364 frutos en total. Las infrutescencias cubiertas tenían de dos a 19 frutos inmaduros ( $6 \pm 0.41$ ), es decir, de color verde a verde-rojo, ligeramente más suaves al tacto que los que ya eran color café. Cuando había presencia de algunas flores en la parte inferior de la infrutescencia se dejaron dentro de la bolsa de organza. Se colocaron dos bolsas por individuo.

La selección de individuos de *P. roseus* se realizó el 14 de octubre de 2022, mediante un muestreo dirigido en los sitios donde se encontraba un mayor número de individuos de esta especie, siguiendo un transecto de 10 m por 0.5 m a cada lado, de norte a sur, con coordenadas 19°15'7.7'' N y 99°11'54.1'' O, dentro de una zona en la cual se encontraba una mayor cantidad de individuos de esta especie (Figura 10). Debido a lo pequeño que son los frutos, en cada individuo se colocaron dos bolsas y en esta especie se seleccionaron 30 individuos, cada una de estas bolsas cubría una infrutescencia completa con uno a siete frutos ( $2.88 \pm 0.17$ ). Las infrutescencias fueron numeradas de acuerdo con la planta que las produjo. Se cubrió un total de 170 frutos.

El 9 de diciembre de 2022 fueron seleccionados los individuos de *C. tenuiflora*, que fue la especie que más tarde presentó frutos suficientes para cubrirlos. Los individuos de esta especie, que se distribuye más ampliamente en la zona considerada, fueron marcados en tres secciones diferentes debido al bajo número de individuos con frutos en una sola área. Además, para esta especie fue necesario considerar un mayor número de individuos (45) para contar con un número suficiente de frutos. En primer lugar, se realizó un transecto de 8.20 m por 0.5 m a cada lado, de sur a norte (Figura 10), en el cual se marcaron los primeros 8 individuos, en las que se colocaron de una a cuatro bolsas de organza por individuo debido a la poca disponibilidad de infrutescencias con más de un fruto ( $2.15 \pm 0.10$ ). En el segundo lugar, en una zona a 5.15 m de norte a sur del primer individuo de *B. ternifolia* con coordenadas 19°15'5.9'' N y 99°11'53.9'' O (Figura 10), se seleccionaron los individuos numerados del nueve al 33, en los que se colocaron de una a cinco bolsas de organza. La última selección se realizó a una distancia de 1.75 m de sur a norte del individuo 31 de *B. ternifolia* en esta parte fueron marcados los individuos 34 al 45 en los cuales se colocaron de una a siete bolsas de organza por individuo (promedio y error). Para esta especie, se cubrieron 108 infrutescencias, con un total de 232 frutos.

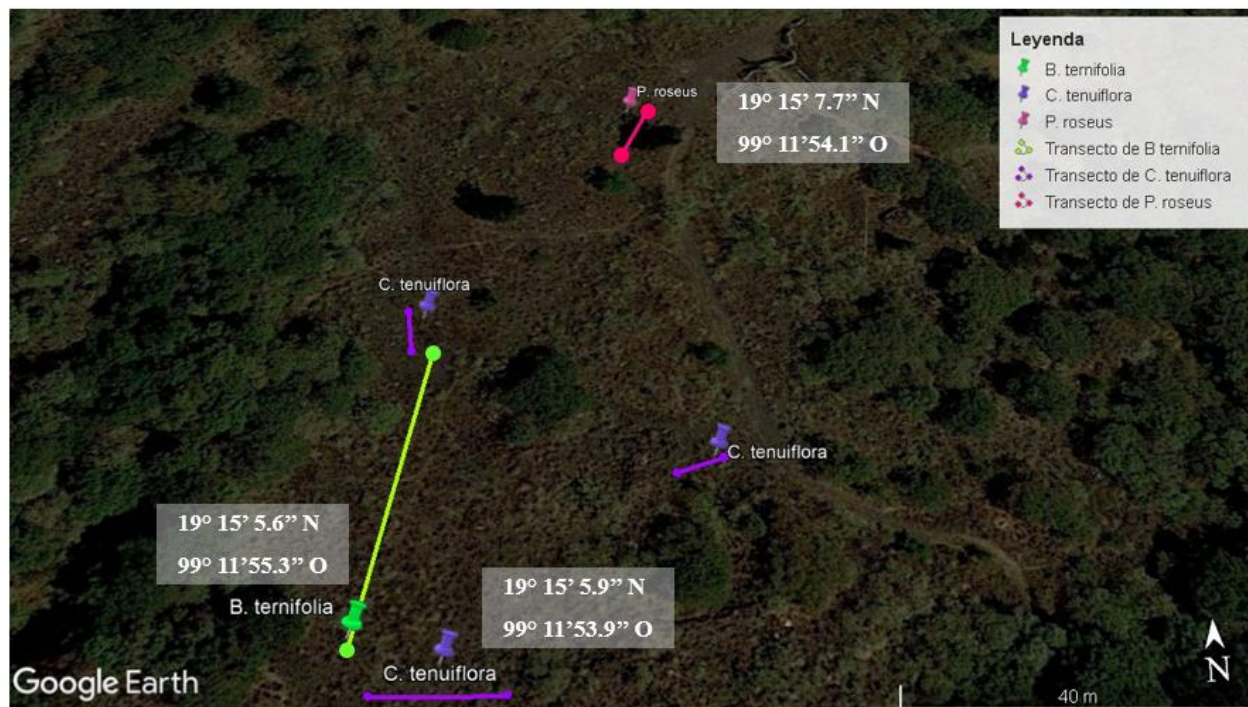


Figura 10. Ubicación de las zonas de muestreo. Las líneas señalan los transectos y coordenadas de cada especie: *C. tenuiflora* (morado), *B. ternifolia* (verde) y *P. roseus* (rosa). Imagen obtenida de Google Earth Pro 7.3.6.9345.

#### *Determinación del tiempo de liberación de semillas y respuesta germinativa in situ*

Las bolsas colocadas sobre los frutos fueron revisadas semanalmente. En caso de tener semillas liberadas por alguno de los frutos, las bolsas fueron retiradas cuidadosamente y sustituidas por una bolsa nueva, con las mismas características y con la misma numeración. Una vez contadas las semillas en su interior (sin sacarlas), las bolsas fueron colocadas aleatoria e individualmente en el suelo, cerca de la planta progenitora. De esta forma, se simula la caída asincrónica de semillas en el suelo, así como la evasión del riesgo que esto implica. Las bolsas se etiquetaron debidamente con el número de la planta y de la infrutescencia para ser identificadas, también se marcó fecha de colocación en el suelo. Las bolsas fueron ligeramente cubiertas con suelo del sitio en el que se colocaron (Belmont *et al.*, 2018), evitando que se superpusieran, y fueron revisadas semanalmente a fin de determinar si había germinación. No se utilizó ningún tratamiento pregerminativo para estas semillas, que permanecieron en condiciones naturales y eran visibles a simple vista. Este procedimiento se siguió a partir de la fecha en la que cada especie se cubrió y hasta el 28 de julio

de 2023, fecha en la que fueron retiradas las bolsas que cubrían a los frutos de cada individuo, debido a que ya había dado comienzo la temporada de lluvias de 2023 y las plantas ya se encontraban floreciendo en su mayoría e incluso algunas fructificando, es decir, ya iniciaba la siguiente cohorte de descendientes de las tres especies. Todas las bolsas se retiraron al mismo tiempo, aun cuando no se habían colocado simultáneamente. Una vez retiradas las bolsas se contó el número de semillas que se encontraban en los frutos y bolsas (libres), correspondientes a la última recolección de semillas liberadas, que ya no fue puesta en el suelo.

#### *Determinación de la respuesta germinativa*

Para la determinación preliminar del tiempo y del porcentaje de germinación de *C. tenuiflora*, *B. ternifolia* y *P. roseus* en condiciones estables de temperatura y humedad, se colectaron frutos cerrados maduros (secos y duros) con semillas dentro de las tres especies al inicio de febrero de 2023. Se seleccionaron al azar 200 semillas de cada especie para colocarlas en cajas Petri con agar bacteriológico al 1%. En cada caja se colocaron 20 semillas por cada especie, posteriormente se sellaron con una película de plástico delgado. Las 10 cajas por especie se pusieron en una cámara de germinación con fotoperíodo 12/12 de luz y oscuridad a una temperatura de 25°C, por un periodo de 30 días, durante los cuales la germinación se registró diariamente (González-Zertuche *et al.*, 1999; Martínez-Villegas *et al.*, 2012; Belmont *et al.*, 2018).

#### **Análisis de datos**

##### *Cálculo de la fecha media de liberación y su dispersión en el tiempo (datos originales)*

Para obtener las fechas donde hubo una máxima liberación de semillas de las tres especies se construyó una serie de tiempo con las fechas de observación (una vez por semana) y la cantidad de semillas liberadas durante cada semana. Las fechas fueron transformadas a días consecutivos, tomando como día cero para *B. ternifolia* el 16 de septiembre de 2022, el 21 de octubre de 2022 para *P. roseus* y el 9 de diciembre de 2022 para *C. tenuiflora*. Las observaciones semanales se realizaron entre el inicio del equinoccio de otoño en 2022 (21 de septiembre), cuando la temporada de lluvias se da formalmente por finalizada (aunque puede continuar por algunas semanas más) e

inicia el periodo de sequía, que coincidió con el momento cuando los frutos seleccionados comenzaron a liberar sus semillas.

Los datos de cada especie fueron analizados, de acuerdo con lo propuesto por Ezcurra y Rodrigues (1986), como una serie de frecuencias, en la que la cantidad de semillas representa la frecuencia semanal ( $f$ ) y el día representa la variable descriptora ( $x$ ). La fecha media de liberación fue calculada como la media de la serie (Fórmula 1):

$$\bar{x} = \frac{\sum f_i x_i}{\sum f_i} \quad \text{Fórmula 1}$$

La varianza se calculó con la Fórmula 2:

$$\sigma^2 = \frac{\sum f_i x_i^2 - \frac{(\sum f_i x_i)^2}{\sum f_i}}{\sum f_i - 1} \quad \text{Fórmula 2}$$

Se calculó la moda ( $M_o$ ) de la serie, correspondiente al día de mayor liberación de semillas, a partir de los parámetros de la distribución gamma (Fórmula 3):

$$M_o = \bar{x}(1 - cv^2) \quad \text{Fórmula 3}$$

Donde  $cv$  es el coeficiente de variación ( $cv = \sigma/\bar{x}$ ).

Si el coeficiente de variación es pequeño comparado con la media, entonces  $M_o \approx \bar{x}$  y la distribución de los datos es simétrica (Ezcurra y Rodrigues, 1986).

El inicio de liberación de semillas ( $d_{5\%}$ ) se definió como el día en el que había caído el 5% del total de semillas liberadas para cada especie (aunque la liberación de semillas comenzó antes) y como fecha de finalización ( $d_{95\%}$ ) se consideró el día en que ya que había sido liberado el 95% del total de semillas acumuladas durante el periodo de observación (pero la liberación continuó por un tiempo más).

La asimetría ( $g$ ) de la distribución de la liberación de semillas se estimó a partir de las diferencias en el periodo desde el inicio de la liberación ( $d_{5\%}$ ) hasta el momento de máxima liberación ( $M_o$ ), y el momento de máxima liberación ( $M_o$ ) hasta el final de la liberación ( $d_{95\%}$ ), es

decir,  $g$  permite evaluar el largo del brazo derecho y del brazo izquierdo de la distribución respecto de la moda, de acuerdo con la Fórmula 4 (Ezcurra y Rodrigues, 1986).

$$g = \frac{d_{95\%} - Mo}{Mo - d_{5\%}} - 1 \quad \text{Fórmula 4}$$

*Determinación de la fecha de liberación y su dispersión en el tiempo usando modelos lineales generalizados*

De igual forma que en el cálculo sobre los datos brutos, se utilizó para cada especie la misma serie de tiempo con la fecha de la observación semanal y la cantidad de semillas liberadas durante esa semana, con las fechas expresadas como días julianos (consecutivos), contados a partir de las diferentes fechas de inicio para *C. tenuiflora*, *B. ternifolia* y *P. roseus*. Los datos fueron analizados estadísticamente con un modelo log-lineal.

El modelo log-lineal nulo puede escribirse como una función cuadrática (Fórmula 5) tipo:

$$\hat{y} = e^{a+bx-cx^2} \quad \text{Fórmula 5}$$

Donde:

- |  |  |
|--|--|
| $(\hat{y})$ = frecuencia de semillas liberadas en el día | $a$ = Número de semillas liberadas en el día 0 |
| $x$ = Día juliano (consecutivo)                          | $b$ = Número de semillas liberadas en $x$      |
| $e$ = Base del logaritmo natural (2.718)                 | $c$ = Número de semillas liberadas en $x^2$    |

Para cada especie, se ajustó este modelo a los datos usando el algoritmo GLM (Modelos Lineales Generalizados) en el paquete estadístico R. Si el ajuste resultó significativo (como efectivamente ocurrió en todas las especies), calculamos el punto de máxima liberación de semillas (la media) buscando analíticamente el valor de  $x$  en el que las frecuencias de semillas liberadas ( $\hat{y}$ ) llega al valor máximo, es decir, el punto en que  $\frac{d\hat{y}}{dx} = 0$ , y el valor resulta  $\underline{x} = Mo = b/2c$ , mientras que la varianza es igual a  $\sigma^2 = 1/c$ .



En el caso de un modelo log-lineal, para determinar la posible asimetría en los datos (*i.e* si una de las colas de la distribución es significativamente más elongada que la otra), se introdujo un término cúbico, y puede escribirse de la siguiente manera (Fórmula 6):

$$\hat{y} = e^{a+bx-cx^2+dx^3} \quad \text{Fórmula 6}$$

$(\hat{y})$ = frecuencia de semillas liberadas en el día	$b$ = Número de semillas liberadas en $x$
$x$ = Día juliano (consecutivo)	$c$ = Número de semillas liberadas en $x^2$
$e$ = Base del logaritmo natural (2.718)	$d$ = asimetría en el tiempo de liberación de semillas
$a$ = Número de semillas liberadas en el día 0	

El término  $d$  representa la asimetría en el tiempo de liberación de semillas; si el valor de  $d$  es positivo, la curva ajustada tiene una cola más larga hacia la derecha, lo que en este caso implica que el periodo de liberación de semillas después del pico de otoño-invierno se extiende prolongadamente hacia la primavera. Por el contrario, si  $d$  es negativo, la curva ajustada tiene una cola más larga a la izquierda, es decir, el periodo de semillas liberadas se incrementa lentamente hasta alcanzar el pico invernal, para decaer rápidamente en primavera.

Si el coeficiente  $d$  no difiere significativamente de cero, entonces la liberación de semillas es simétrica y el modelo cuadrático alcanza para describirla. Así mismo, como con los datos originales, se calcularon las fechas de inicio y de finalización del periodo de liberación de semillas sobre la función acumulada.

La asimetría ( $g$ ) de los datos no transformados se calculó con la Fórmula 7 a partir de las diferencias en el periodo desde el inicio de la liberación ( $d_{5\%}$ ) y hasta el momento de máxima liberación ( $Mo$ ), y el momento de máxima liberación ( $Mo$ ) hasta el final de la liberación ( $d_{95\%}$ ). Así,  $g$  evalúa el largo del brazo derecho y del brazo izquierdo de la distribución, respecto de la moda:

$$g = \frac{d_{95\%} - Mo}{Mo - d_{5\%}} - 1 \quad \text{Fórmula 7}$$

Los parámetros de los modelos utilizados para determinar la asimetría de la curva de liberación de semillas se resumen en la Tabla 1.

Tabla 1. Parámetros del modelo original y cúbico para determinar la asimetría de la curva de liberación de las semillas.

Parámetro	Significado
$f$	Cantidad de semillas (frecuencia semanal)
$x$	Día juliano (variable descriptora)
Mo	Moda (momento de máxima liberación)
$cv$	Coefficiente de variación
$d_{5\%}$	Día en el que liberó 5% del total de semillas
$d_{95\%}$	Día en el que liberó 95% del total de semillas
$\hat{y}$	Frecuencia de semillas liberadas en el día
$e$	2.718 (base del logaritmo natural)
$a$	Número de semillas liberadas en el 0
$b$	Número de semillas liberadas en $x$
$c$	Número de semillas liberadas $x^2$
$d$	Asimetría del tiempo de liberación de semillas con los datos transformados
$g$	Asimetría del tiempo de liberación de semillas con los datos originales

#### *Porcentaje de germinación in situ*

Con los datos obtenidos se calculó el porcentaje final de germinación (número final de semillas que germinaron/número total de semillas colocadas) para cada especie se sumó el número de semillas que germinaron en cada una de las fechas en las que se observó protrusión de radículas *in situ*, y se dividió entre el total de semillas que se liberaron durante los meses de observación. De igual manera se obtuvieron los porcentajes de germinación de cada especie por fecha, con base en el número de semillas que germinaron registradas en cada ocasión.

## V. Resultados

### *Determinación del número de semillas por fruto*

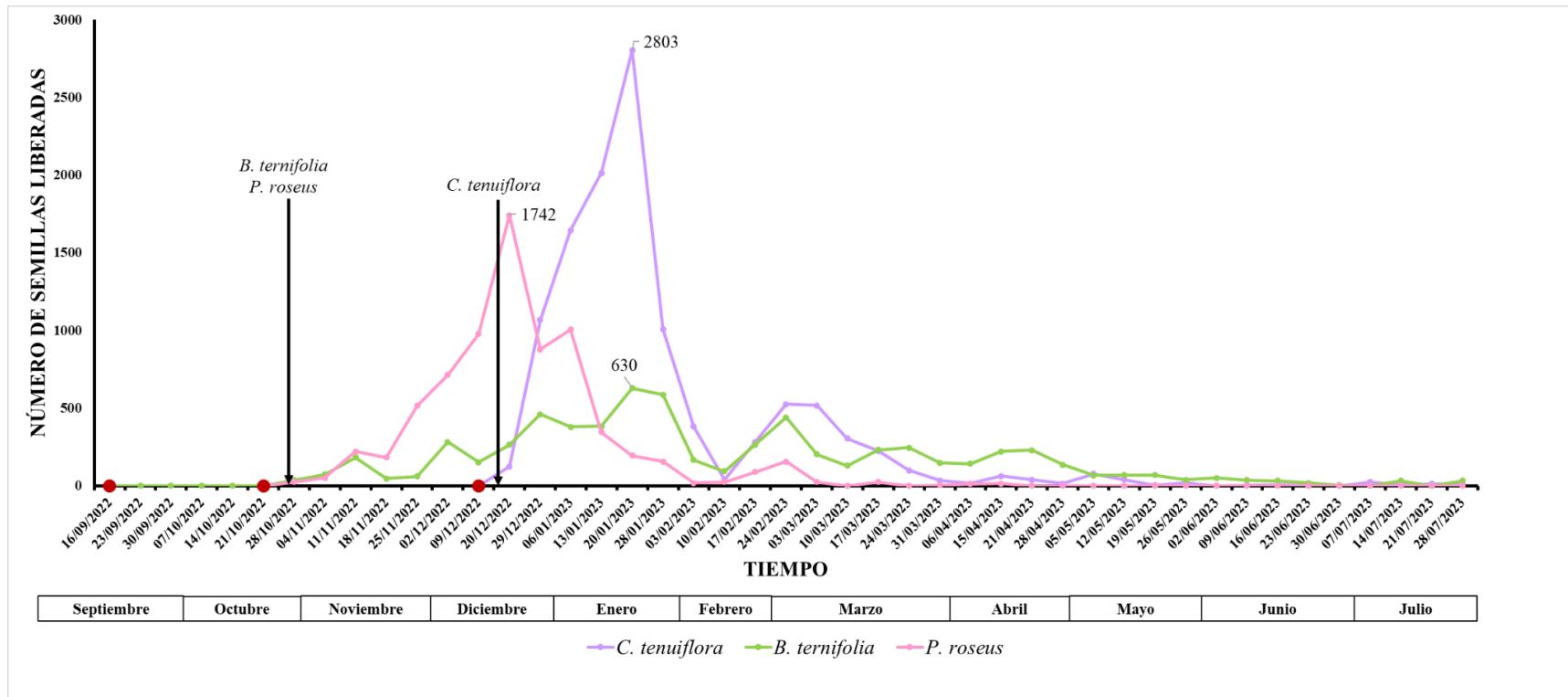
El número promedio de semillas por fruto de *C. tenuiflora* fue el más alto ( $69 \pm 12.59$ ), seguido de *P. roseus* ( $39 \pm 7.12$ ) y finalmente, por *B. ternifolia*, que mostró el menor número promedio de semillas por fruto ( $25 \pm 4.56$ ).

### *Determinación del tiempo de liberación de semillas*

La liberación de semillas de *C. tenuiflora* (Figura 11a) inició el 20 de diciembre de 2022, es decir, 11 días después de aparecer los primeros frutos maduros. Cuatro semanas después del inicio de la liberación se alcanzó el número máximo de semillas liberadas, que fue de un total de 2803. Ocho semanas después hubo nuevamente un pico de liberación, aunque de mucho menor magnitud (526 semillas). De este punto hasta el 28 de julio de 2023 la liberación de semillas fue baja pero constante. La liberación continua de semillas y el elevado número de éstas en los frutos hizo que esta especie fuera la que más semillas hubiera aportado al banco de semillas del suelo, con un total de 11409 (Figura 11b). El tiempo de liberación de semillas que se registró fue de siete meses, aunque quizá se hubiera prolongado un tiempo adicional de no haber sido necesario retirar las bolsas.

Por su parte, *B. ternifolia*, fue la primera en liberar semillas (28 de octubre de 2022), alcanzó el número máximo de semillas liberadas (630 semillas) 11 semanas después de la primera liberación, coincidiendo con la misma fecha que *C. tenuiflora*. En la Figura 11b se puede observar que la curva de liberación es relativamente continua en esta especie, sin que haya valores muy variables. Los valores máximos de liberación se alcanzaron entre noviembre de 2022 y abril de 2023. Después, la liberación fue más baja y continuó siendo constante, aunque no todos los frutos aportaron semillas siempre. De las tres especies estudiadas, *B. ternifolia* fue la que menos semillas liberó en total (6627) (Figura 11b). También fue la que retuvo las semillas en los frutos por más tiempo antes de liberarlas, y la que las liberó en un periodo más prolongado y más continuamente (Figura 11a), ya que el tiempo de liberación de semillas registrado para esta especie fue de 11 meses.

Por último, los frutos de *Penstemon roseus* fueron cubiertos el 14 de octubre de 2022, y la liberación de semillas dio inicio casi inmediatamente, de modo que se registraron las primeras sólo una semana después (28 de octubre de 2022) de que se colocaron las bolsas, coincidiendo con el inicio de la liberación de semillas de *C. tenuiflora*. *Penstemon roseus* es la que más rápidamente inició la liberación de las semillas de las tres especies. El máximo de liberación fue el 20 de diciembre de 2022 (siete semanas después de iniciar la liberación), cuando se liberaron 1742 semillas, y también se observó un segundo pico, mucho menor, el 6 de enero de 2023, dos semanas después de este primer máximo. A partir de esta fecha la liberación de semillas de *P. roseus* fue muy baja y esporádica, y se detuvo totalmente el 15 de abril de 2023 (Figura 11a). *Penstemon roseus* liberó 7388 semillas en total, que es un valor intermedio al alcanzado por las otras dos especies (Figura 11b). Las semillas de esta especie fueron liberadas durante seis meses, aunque los últimos cuatro de este período la liberación de semillas fue muy baja, es decir, la incorporación de casi todas las semillas de *P. roseus* al banco del suelo se da en un período breve.



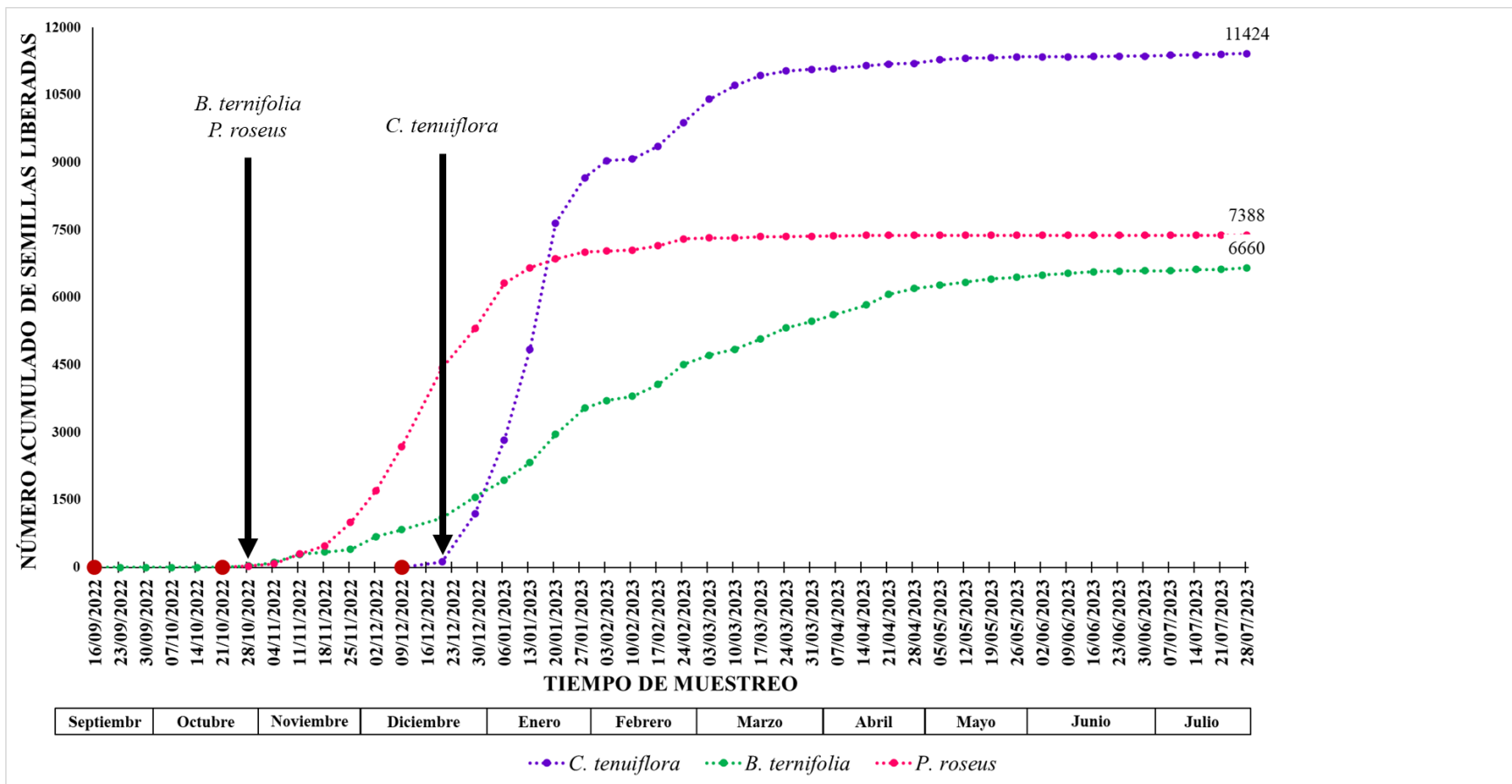


Figura 11. a) Número de semillas liberadas semanalmente b) liberación acumulada y número total de semillas de los frutos de *C. tenuiflora* (línea punteada morada), *B. ternifolia* (línea punteada verde) y *P. roseus* (línea punteada rosa) en el PECM. El punto rojo indica la fecha en la que se cubrieron los frutos de cada especie y las flechas negras el inicio de la liberación de las semillas.

El análisis de los resultados descritos anteriormente se realizó utilizando un modelo log-lineal, dado que los datos obtenidos tienen una distribución gaussiana. Con un ajuste cúbico se mostró que estas campanas son asimétricas, con sesgos diferentes hacia la parte derecha de la curva. El componente cúbico es significativo (Tabla 2b) en las tres especies con un sesgo  $>0$  (*i. e.* sesgada a la derecha) en todos los casos (Figura 12).

Con el modelo log-lineal, la distribución en forma de campana de los datos muestra que *C. tenuiflora* alcanzó el 5% de liberación el 14 de diciembre (Tabla 2a) después de aproximadamente 5 días (datos originales no transformados) de haber sido cubiertos sus frutos, aunque estas semillas fueron registradas en la observación del 20 de diciembre. La media se alcanzó en la semana del 26 de enero, un poco más de cuatro semanas después del inicio de la liberación y se alcanzó el 95% de la liberación de semillas en la semana del 12 de marzo, tres meses después de que los frutos fueron cubiertos. El periodo entre el 5% y el 95% de semillas liberadas fue de tres meses. En el caso de *C. tenuiflora* este periodo de liberación podría haberse prolongado, por lo que esta especie fue la que presentó una mayor asimetría a la derecha (0.7) (Tabla 2a).

La liberación de semillas de *B. ternifolia*, alcanzó el 5% del total en la semana del 17 de noviembre después de 4 semanas de comenzar la liberación (datos originales no transformados) de haber sido cubiertos los frutos, y su media correspondió al día 146 (14 semanas del inicio de liberación) (Tabla 2a). La liberación del 95% de las semillas de esta especie fue durante la semana del 12 de mayo (siete meses después). Las semillas salieron de los frutos durante 9 meses (entre el 5% y el 95%). La curva muestra una asimetría de 0.56.

Por último, *P. roseus* alcanzó el 5% de la liberación total después de aproximadamente un mes (estadísticas de datos originales) en la semana del 13 de noviembre, su media al día 70 (22 de diciembre) y el 95% ocho o nueve semanas después del comienzo de la liberación; transcurrieron dos meses entre el intervalo de 5% y el de 95%. Tuvo el menor valor de asimetría de las tres especies (-0.05) (Tabla 2a).

Por otro lado, de acuerdo con el modelo cúbico utilizado, *C. tenuiflora* también tiene un comportamiento intermedio con respecto a las otras dos especies (Figura 12a), es decir, su curva es más pronunciada que la de *B. ternifolia*, pero menos que la de *P. roseus*. La liberación de las semillas de *C. tenuiflora* alcanza el 95% del total en marzo (en ambos modelos), después de tres

meses a partir de que los frutos fueron cubiertos (Tabla 2b), pero a pesar de ello continúa liberando semillas hasta julio, y su curva muestra una asimetría de 0.4 (Tabla 2b). Así mismo, podemos observar que no hay mucha diferencia entre las fechas de los parámetros considerados si comparamos los estadísticos del modelo cúbico y del log-lineal descritos unas líneas arriba (Tabla 2a). Esta especie muestra una primera liberación de numerosas semillas en un tiempo corto, que se ve sucedida por un periodo prolongado de liberación progresiva de las mismas.

Por el contrario, *B. ternifolia* (Figura 12b) alcanza el 5% del total de semillas liberadas la semana del 21 de noviembre, después de un poco más de 2 meses (Tabla 2a), y presenta una curva poco pronunciada, llegando al máximo en febrero de 2023, con una media después de cuatro meses y medio (7 de febrero). La liberación de semillas alcanza el 95% del total (Tabla 2b) en la semana del 3 mayo, casi 7 meses después de que los frutos fueron cubiertos, pero la liberación continúa aún después de esta fecha, lo que se ve reflejado en el valor de 0.44 de la asimetría de la curva correspondiente (Tabla 2b). En esta especie no se observa ningún período de liberación masiva.

Finalmente, la liberación de semillas de *P. roseus* tiene una curva mucho más pronunciada (Figura 12c) que las otras dos especies, con una media de liberación de semillas en la semana del 21 de diciembre (dos meses después). Esta especie muestra el periodo de liberación más corto, alcanzando el 95% del total la semana del 27 de enero (tres meses y medio después de que los frutos fueron cubiertos) (Tabla 2b) con una asimetría de 0.24, la menor de las tres especies.

El intervalo de tiempo entre la liberación del 5% y el 95% de las semillas fue de tres, seis y dos meses y medio días en *C. tenuiflora*, *B. ternifolia* y *P. roseus* respectivamente, y la comparación de estos valores con los datos originales no transformados confirma que las curvas de liberación de cada especie presentan sesgos hacia la derecha, y que estos son diferentes entre si.



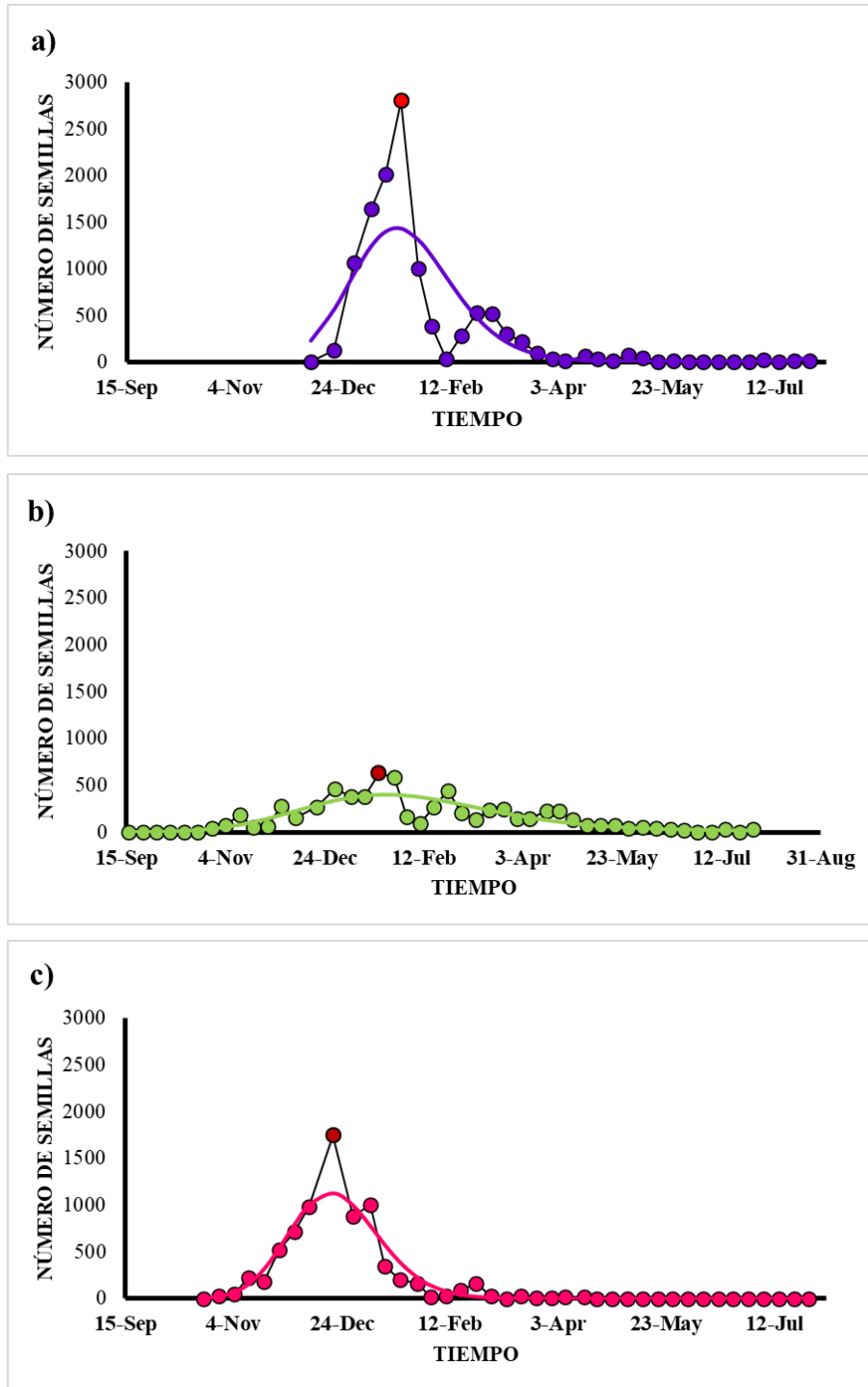


Figura 12. Liberación semanal de semillas, de a) *C. tenuiflora*, b) *B. ternifolia*, c) *P. roseus* en el PECM. La línea sin marcadores muestra la curva ajustada con el modelo cúbico. La línea con marcadores muestra el número de semillas liberadas por semana y el punto rojo indica la fecha con mayor número de semillas liberadas.

Como se puede ver en las Tablas 1 a) y b), los valores estadísticos de los parámetros de asimetría de los datos no transformados son mayores que cero para *C. tenuiflora* y *B. ternifolia*, pero no para *P. roseus*, lo que indica que en esta última especie no hay una retención significativa de semillas a lo largo del tiempo. Cuando se analiza la asimetría con base en el modelo con ajuste cúbico, todos los valores de asimetría son mayores a cero, pero se mantiene la tendencia a que la mayor asimetría esté en *B. tenuiflora* y la menor en *P. roseus*.

Tabla 2. Valores estadísticos de la liberación de semillas de *C. tenuiflora*, *B. ternifolia* y *P. roseus*. a) datos originales y b) modelo cúbico. Las fechas indican la semana en el que se alcanzaron la media y la moda de la liberación y las fechas inicial y final.

a) Datos originales										
	Fecha (semana)	Media	Fecha (semana)	Moda	Fecha (semana)	Inicio (5%) (# Semillas)	Fecha (semana)	Final (95%) (# Semillas)	Desviación Estándar	Asimetría
<i>C.tenuiflora</i>	26 de enero	127.5	13 de enero	114	14 de diciembre	84.9	12 de marzo	172.8	28.8	0.7
<i>B.ternifolia</i>	9 de febrero	141.4	20 de enero	121	17 de noviembre	57	12 de mayo	233.1	52.9	0.56
<i>Proseus</i>	22 de diciembre	92.2	23 de diciembre	93	13 de noviembre	53.8	29 de enero	130.3	23.7	-0.05

b) Modelo cúbico										
	Fecha (semana)	Media	Fecha (semana)	Moda	Fecha (semana)	Inicio (5%) (# Semillas)	Fecha (semana)	Final (95%) (# Semillas)	Desviación Estándar	Asimetría
<i>C.tenuiflora</i>	15 de enero	116.5	17 de enero	118.8	18 de diciembre	88	5 de marzo	165	50.5	0.4
<i>B.ternifolia</i>	7 de febrero	139.2	23 de enero	124.7	21 de noviembre	61	03 de mayo	224	76	0.44
<i>Proseus</i>	21 de diciembre	91.8	18 de diciembre	88.8	18 de noviembre	58	27 de enero	128	31.9	0.24

### *Determinación de la proporción de semillas retenidas*

El 28 de julio de 2023 concluyó el periodo en que los frutos estuvieron cubiertos. En esta fecha los individuos de *C. tenuiflora* considerados en este estudio aún contaban con algunas infrutescencias con frutos enteros, al igual que *B. ternifolia* y *P. roseus*, aunque en esta última estas estructuras eran muy escasas. Al revisar los frutos cubiertos ya no se encontraron frutos cerrados y se constató que *C. tenuiflora* y *B. ternifolia* aún podrían haber continuado liberando semillas más adelante. La retención de semillas en los frutos varió entre las tres especies, como se muestra en la Tabla 3.

Las bolsas retiradas de las plantas el 28 de julio fueron revisadas en el laboratorio. En las bolsas de *C. tenuiflora* se recuperaron 171 frutos de los 232 que se cubrieron originalmente, pertenecientes a 80 bolsas. En los frutos recuperados para esta especie se identificaron un total de 1214 semillas (Tabla 3). Para *B. ternifolia* se recuperaron 180 frutos pertenecientes a 41 bolsas y

se contaron 277 semillas (Tabla 3). Por último, en las bolsas retiradas de *P. roseus* se recuperaron 116 frutos de los 170 que en un inicio se cubrieron; sin embargo, sólo se encontraron dos semillas, pertenecientes a dos bolsas diferentes (Tabla 3). También se encontraron semillas sueltas en las bolsas de *C. tenuiflora* (11) y *B. ternifolia* (siete), provenientes de cuatro y seis bolsas respectivamente (Tabla 3).

Tabla 3. Datos de recuperación de semillas retenidas, frutos cubiertos y bolsas hasta el término del experimento de campo en el PECM.

Especie	Número inicial de frutos	Frutos al final del experimento (número)	Número de Frutos final (% del total inicial de frutos)	Número de semillas recuperadas de los frutos	Número promedio de semillas por fruto recuperado	Número de bolsas con frutos al concluir el experimento	Número de bolsas retiradas con semillas liberadas
<i>C. tenuiflora</i>	232	171	73.71%	1214	40.23	80	4
<i>B. ternifolia</i>	364	180	49.45%	277	6.76	41	6
<i>P. roseus</i>	170	116	68.24%	2	1	45	0

Adicionalmente, como se mencionó, se recuperaron bolsas con frutos deshechos, que sumaron 20 de *C. tenuiflora*, uno de *B. ternifolia* y tres de *P. roseus*, pero al revisar el contenido sólo se encontraron 29 semillas en las bolsas de *C. tenuiflora* y ninguna en las de las otras dos especies. Las semillas de *C. tenuiflora* encontradas en estas condiciones ya no se colocaron en el suelo en el PECM.

#### *Determinación preliminar de la respuesta germinativa in situ de las semillas liberadas*

Si se considera a las tres especies en conjunto, se registró germinación sólo en 167 bolsas, correspondientes al 21.8% del total de 766 bolsas con semillas liberadas que fueron colocadas en el suelo. Las bolsas con germinación de semillas de *C. tenuiflora* fueron 28 (16.7%), mientras que hubo 80 bolsas con germinación de semillas de *B. ternifolia* (47.9%) y 59 bolsas de *P. roseus* (35.32%).

La respuesta germinativa de las semillas liberadas en las bolsas que se colocaron en el suelo se muestra en la Tabla 4.

Tabla 4. Germinación en el PECM de semillas liberadas de *C. tenuiflora*, *B. ternifolia* y *P. roseus*. Sólo se muestran las fechas en las que hubo germinación. Los valores más altos para cada especie se indican con negritas. N= Total de semillas liberadas de la especie.

Especies	<i>C. tenuiflora</i> N=11,424		<i>B. ternifolia</i> N=6,660		<i>P. roseus</i> N=7,388	
FECHA	Germinación (Número de semillas)	Germinación (% N)	Germinación (Número de semillas)	Germinación (% N)	Germinación (Número de semillas)	Germinación (% N)
25/05/2023	3	0.03%	126	<b>1.89%</b>	19	0.26%
02/06/2023	3	0.03%	60	<b>0.90%</b>	28	0.38%
09/06/2023	47	<b>0.41%</b>	17	0.26%	0	0%
07/07/2023	0	0%	0	0%	14	0.19%
14/07/2023	8	0.07%	13	0.20%	31	<b>0.42%</b>
21/07/2023	26	<b>0.23%</b>	63	<b>0.95%</b>	25	0.34%
28/07/2023	4	0.04%	52	0.78%	77	<b>1.04%</b>
Total	91	0.80%	331	4.97%	194	2.63%

Se observó que no hubo germinación en otoño e invierno. La germinación se observó por primera vez el 25 de mayo en las tres especies. En esta fecha se observaron tres, 126 y 19 semillas ya germinando para *C. tenuiflora*, *B. ternifolia* y *P. roseus*, respectivamente. Las tres semillas de *C. tenuiflora* que germinaron corresponden al 0.03% del total de semillas liberadas en las bolsas. Las 126 semillas *B. ternifolia* que germinaron representaron el 1.89% del total de semillas liberadas en las bolsas, y este porcentaje fue el mayor de todas las fechas registradas; y finalmente las 19 semillas de *P. roseus* que germinaron corresponden al 0.26% del total de semillas liberadas (Tabla 4).

*Castilleja tenuiflora* alcanzó el mayor porcentaje de germinación *in situ* (0.41%), correspondiente a 47 semillas, el 9 de junio de 2023. Las bolsas que presentaron germinación

fueron 28 es decir, 15.81% del total de bolsas colocadas, de las cuales seis fueron colocadas el 6 de enero de 2023 (21.42%). Por su parte, *B. ternifolia*, alcanzó su máximo porcentaje de germinación (1.89%) el 25 de mayo, como se mencionó anteriormente. Se encontró germinación en 80 bolsas, que corresponden al 20.3% del total de bolsas colocadas en el suelo, de las cuales nueve (11.3% del total de esta especie) se colocaron el 20 de diciembre de 2022. La mayor cantidad de semillas germinadas (77) y el porcentaje más alto de germinación (1.04%) de *P. roseus* se observó hasta el 28 de julio de 2023. Las 59 bolsas de esta especie que tuvieron germinación corresponden al 30.25% del total de bolsas colocadas y 13 de ellas fueron colocadas al 6 de enero de 2023 (Tabla 4).

De esta forma se puede ver que, aunque la germinación inicia sincrónicamente en las tres especies, los valores máximos de germinación se alcanzan con una diferencia hasta de dos meses entre *B. ternifolia* y *C. tenuiflora*. Hasta el 28 de julio de 2023 sólo habían germinado 91 semillas de las 11,424 de *C. tenuiflora* colocadas en el suelo en sus respectivas bolsas, lo que corresponden al 0.80% (Tabla 4).

El porcentaje final de germinación más alto en el campo correspondió a *B. ternifolia*, con 1.89% alcanzado en el momento del primer registro de germinación, seguido por el 1% registrado el 28 de julio para *P. roseus* y, finalmente, por el 0.9% y 0.95% de *B. ternifolia* el 2 de junio y 21 de julio, respectivamente. En general, los porcentajes de germinación de las bolsas de *B. ternifolia* fueron los más altos y los de *C. tenuiflora* los más bajos. Hasta la fecha reportada aquí, *B. ternifolia* presentaba el mayor porcentaje de germinación (4.97%), seguido por *P. roseus* (2.63%) y finalmente de *C. tenuiflora* (0.80%) (Tabla 4).

### *Respuesta germinativa*

La respuesta germinativa de la muestra de semillas colectadas en el mes de enero directamente de los frutos de *C. tenuiflora*, *B. ternifolia* y *P. roseus* se muestran en la Figura 13. Las semillas de *C. tenuiflora* comenzaron a germinar al séptimo día después de haber sido colocadas en la cámara de germinación (siete semillas). La mayor germinación de semillas (21) con un 11% de germinación de las semillas 200 sembradas (Figura 13a) se presentó el 15 de marzo. Después de ese día el número de semillas que germinaron fue en descenso. En total germinaron 70 semillas de las 200 sembradas (35%).

Las semillas de *B. ternifolia* comenzaron a germinar el 3 de marzo (27 semillas) y tres días después del inicio de la germinación se alcanzó el máximo de germinación (87 semillas) con un 44% (Figura 13b). Después de esta fecha la germinación casi se detuvo y el número máximo de semillas que germinaron fue de dos. En total germinaron 126 semillas de las 200 sembradas (63%) (Figura 13b).

Por último, germinaron 95 semillas (47.5%) de *P. roseus* (Figura 13c). La germinación dio inicio el 6 de marzo, que fue el mismo día en el que más semillas germinaron (36) con un 18% y el menor número de semillas germinadas fue de dos; la germinación se detuvo el día 16 de marzo (Figura 13c).

En resumen, la germinación en condiciones controladas fue mayor que en las bolsas en condiciones de campo. Las semillas de *B. ternifolia* fueron las que germinaron más rápido (cuatro días) y con un número de semillas mayor que las otras dos especies, al contrario de *C. tenuiflora*, cuyas semillas germinaron en menor cantidad, aunque su velocidad de germinación (siete días) fue la misma que la de *P. roseus*. En las tres especies la germinación inicia rápidamente en condiciones adecuadas.

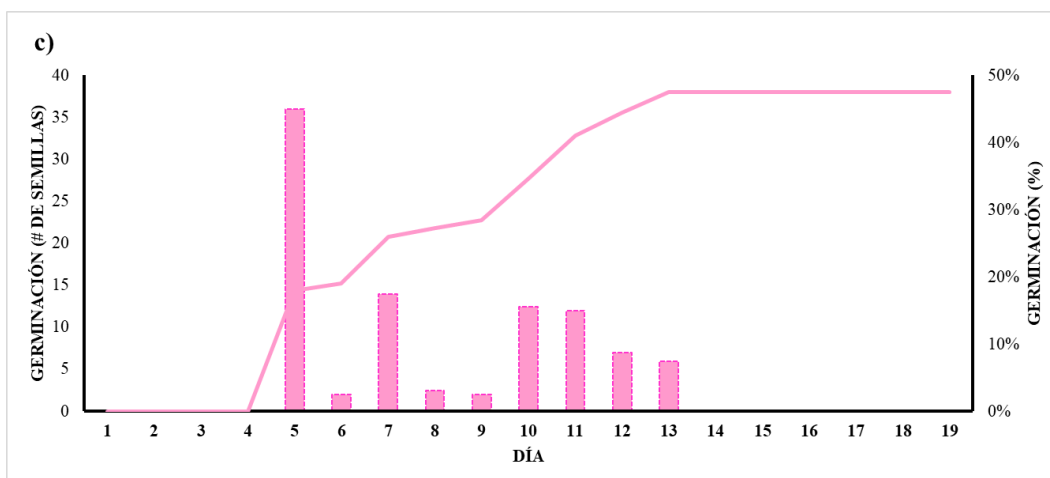
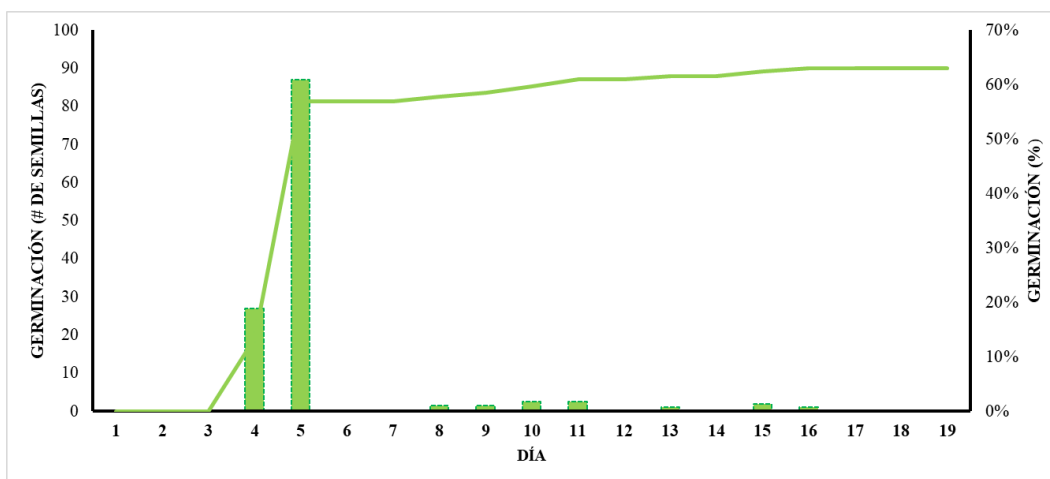
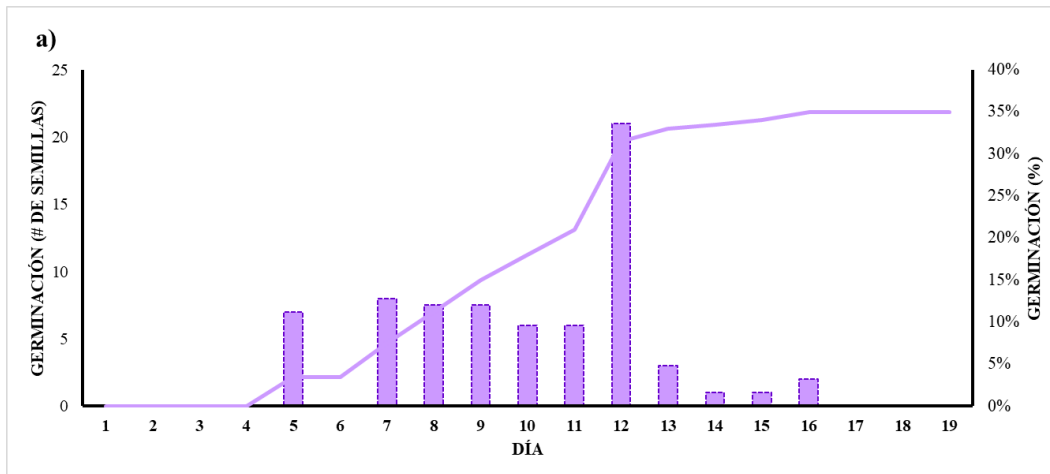


Figura 13. Respuesta germinativa en cámaras de germinación de las semillas colectadas directamente de frutos maduros. a) *Castilleja tenuiflora* b) *Bouvardia ternifolia* y c) *Penstemon roseus*. Barras: germinación por día; línea: porcentaje de germinación acumulado. Nótese la diferencia de escala en los ejes.

## VI. Discusión

Las precipitaciones esporádicas que se pueden presentar en la parte central de México en la primavera, antes del inicio formal de la época de lluvias (CONAGUA, 2023), pueden inducir la germinación de las semillas que se encuentran en el suelo cuando la disponibilidad de agua no es continua, llevando a la muerte a las plántulas recién formadas. Estas precipitaciones primaverales irregulares son parte de la heterogeneidad ambiental del PECM y se pueden asociar con la formación de bancos aéreos de semillas (Ezcurra, *et al.*, 2022). Estas lluvias pueden ser de frecuencia e intensidad muy variables, y son muy importantes en la Cuenca de México (Castillo *et al.*, 2016; Ezcurra *et al.*, 2023). Sus efectos se asocian con otras características del sitio de estudio, que incluyen la baja retención de agua por el sustrato basáltico irregular, el suelo escaso, somero y pobre, y un proceso sucesional en curso que representan presiones selectivas para la germinación y la supervivencia de las plántulas (Cano-Santana *et al.*, 2006).

Los efectos de las condiciones climáticas anómalas del periodo de estudio sobre la liberación de las semillas son difíciles de determinar pues no se cuenta con datos previos que permitan una comparación. Sin embargo, este tipo de escenarios probablemente será cada vez más recurrente dadas las variaciones de los patrones climáticos impuestas por el calentamiento global, e incrementará la importancia de los mecanismos de evasión de riesgo para las semillas. Así, los resultados del presente estudio representan una línea base para trabajos posteriores.

Las tres especies estudiadas en este trabajo presentaron sesgos hacia la derecha en sus curvas de liberación de semillas y, por ende, una liberación progresiva a lo largo de diferentes intervalos de tiempo, lo cual no ha sido reportado previamente. Hasta donde sabemos, no hay reportes de retención de semillas en las familias Orobanchaceae, Rubiaceae y Plantaginaceae, a las que pertenecen las especies de estudio, por lo que los datos presentados en este trabajo son una base para comprender este proceso y su papel en un ambiente cambiante e impredecible como en el que se desarrollan las poblaciones presentes en la zona que fue perturbada hace más de 30 años en el PECM.

De acuerdo con la clasificación de Martínez-Berdeja *et al.* (2015), *C. tenuiflora*, *P. roseus* y *B. ternifolia* pertenecen a la categoría de plantas con cápsulas que se abren gradualmente. Dado



que la liberación de las semillas se da en un tiempo relativamente corto, es posible considerar que presentan una serotinia suave (Martínez-Berdeja *et al.*, 2015; Ladd, 2020; Lamont *et al.*, 2020).

*Castilleja tenuiflora* tiene flores y frutos a lo largo de todo el año (Rzedowski y Rzedowski 1985; Granados-Hernández *et al.*, 2021). Aun así, en el PECM hay un claro periodo de mayor floración y fructificación, y los frutos lignificados permanecen en la planta durante periodos prolongados (Granados-Hernández *et al.*, 2021; Granados-Hernández *et al.*, 2023). En este trabajo se ha demostrado que los frutos retienen semillas viables en su interior. *Castilleja tenuiflora* alcanzó en poco tiempo un punto máximo de liberación de semillas, que se vio sucedido por un periodo prolongado, de más de siete meses, de liberación progresiva, que probablemente habría durado más, después de que fuera necesario retirar las bolsas.

Este tipo de liberación mixta por parte de *C. tenuiflora* ha sido reportada para otras especies, por ejemplo, *Mammillaria pectinifera* (Peters *et al.*, 2009), que puede retener semillas al menos por un intervalo de cuatro años, y *Ariocarpus kotschoubeyanus* (Jiménez-Sierra *et al.*, 2022), que lo hace hasta por 24 años. Estas dos especies de cactáceas liberan grupos relativamente grandes de semillas provenientes de frutos jóvenes cuando llueve, pero al mismo tiempo retienen otras en el tallo, desde donde se liberan pasivamente. Este patrón de liberación permite la posibilidad de ocupación de sitios seguros en el suelo por parte de semillas recién formadas cuando hay humedad, y también posibilita la protección de otra parte de la misma cohorte, resguardando en los frutos a las semillas y distribuyendo los riesgos en el tiempo, mientras vuelve a haber condiciones adecuadas para la germinación. De igual forma, la estrategia mixta de liberación de semillas también ha sido relacionada con poblaciones en las que el establecimiento y el reclutamiento son bajos (Cohen, 1976; Jiménez-Sierra *et al.*, 2022), como Granados-Hernández (2018) ha reportado para esta especie en esta zona. Esta estrategia de liberación, que se puede considerar como serotinia baja (Schmidberger y Ladd, 2020), permite la distribución del riesgo en el tiempo de dos formas, lo que junto con la quiescencia y la respuesta germinativa indiferente a la luz de *C. tenuiflora* (Belmont *et al.* 2018) y su capacidad de parasitar facultativamente la raíz de las especies vecinas (Granados-Hernández *et al.*, 2021), debe contribuir a explicar el éxito de esta especie en la colonización de una zona profundamente perturbada, con características edáficas muy limitantes, en la que su germinación ha sido reconocida como una estrategia evolutivamente estable (Granados-Hernández *et al.*, 2023).

En especies serótinas asociadas al fuego, la liberación mixta (rápida y prolongada en una misma cohorte) permite mantener periodos de reclutamiento entre los incendios, que no son periódicos ni predecibles (Schmidberger y Ladd, 2020; Ladd, 2022), determinando diferentes niveles de serotinia (por ejemplo, Hernández-Serrano *et al.*, 2013). Lo mismo sucede en periodos en los que las condiciones son impredecibles o extremas, como en el PECM, donde Santillán (2013) reportó temperaturas muy elevadas, de más de 40 °C en el suelo basáltico del matorral secundario. La retención de semillas en los frutos, que permite evadir algunos de los riesgos que enfrentan en el suelo, probablemente protegió a las semillas de las oscilaciones térmicas y de las altas temperaturas en el suelo causadas por las olas de calor y la sequía, ambas atípicas de 2022 y 2023. La retención de semillas en frutos de *C. tenuiflora* por tiempos prolongados conforma así un banco aéreo que persiste cuando menos entre un máximo de floración y el siguiente.

*Penstemon roseus* mostró una liberación muy rápida de semillas, en comparación con las otras dos especies. Las semillas empezaron a salir de los frutos durante la misma semana en la que éstos se formaron y fueron cubiertos con las bolsas y se alcanzó el punto máximo de liberación de semillas sólo 60 días después de que este proceso iniciara. Aunque las semillas liberadas después de este pico de liberación son muy escasas, la curva de liberación es asimétrica y el proceso se prolonga hasta seis meses, pero sin que haya una incorporación importante al banco del suelo. Este periodo de liberación es el más breve de las tres especies. Podríamos suponer que la pronta liberación de las semillas permite una rápida germinación en el suelo, cuando las condiciones son adecuadas. Sin embargo, en las bolsas colocadas en el suelo sólo se alcanzó un 2.63% de germinación, y no se observó germinación de las semillas durante el invierno ni la época de estiaje, coincidiendo con lo reportado por Belmont *et al.* (2018) y con lo observado por Herrera-Barrientos (en preparación). Los resultados indican que *P. roseus* forma rápidamente un banco de semillas en el suelo que permite a las semillas mantenerse a la espera del inicio de la precipitación, pero se requiere de estudios más detallados que nos permitan saber si las semillas son suficientemente longevas como para formar un banco de suelo conformado por diferentes cohortes, o si pierden su viabilidad en poco tiempo, lo que puede comprometer el éxito de la cohorte y la permanencia de la población si se presentara un cambio brusco en las condiciones ambientales que han permitido el desarrollo de esta población en el PECM. Además, Belmont *et al.*, (2018) indican que las semillas de esta especie no presentan latencia y no responden al acondicionamiento natural en condiciones de campo ni al acondicionamiento hídrico en condiciones de laboratorio. Como se mencionó unas

líneas arriba, estos autores sugieren que esta especie forma un banco de semillas transitorio a corto plazo, porque, con el paso del tiempo, en un intervalo breve, la respuesta germinativa de *P. roseus* tiende a decrecer. La supervivencia de las semillas es fundamental para el éxito de los procesos de evasión de riesgo, en general y de los bancos de semillas en particular (Rehmani *et al.*, 2023). Con la información disponible sobre esta especie, es posible suponer que la germinación temprana y rápida será ventajosa y contribuirá a la adecuación de la población, pero, como ya dijimos, es necesario ahondar en el conocimiento de estos aspectos antes de llegar a conclusiones definitivas.

Por su parte, *B. ternifolia* presentó un comportamiento muy contrastante con el de *P. roseus* y, en menor medida, con el de *C. tenuiflora*, porque su curva de liberación de semillas fue menos pronunciada y es la que presenta la mayor asimetría de las tres especies. La cantidad total y semanal de semillas liberadas es proporcionalmente menor que la de las otras dos especies, a pesar de que la liberación fue constante durante los 11 meses que duró la fase experimental, lo que es de gran relevancia, aun siendo ésta la especie que menos semillas tiene por fruto. Al término del experimento, a pesar de haber sido la primera especie en fructificar y en tener frutos cubiertos, y la que más tiempo de liberación tenía, aún había numerosas semillas dentro de los frutos. Con base en el comportamiento de esta especie podemos decir que *B. ternifolia* es una especie con serotinia débil (Martínez-Berdeja *et al.*, 2015; Ladd, 2022) que forma simultáneamente un banco aéreo de semillas y uno progresivo en el suelo, con semillas probablemente quiescentes y pertenecientes a más de una cohorte. La formación progresiva y continua de un banco de semillas en el suelo entre una cohorte y otra le permite enfrentar un ambiente que no sólo es impredecible entre cohortes sino también dentro de una misma, como lo señalan Haaland *et al.* (2019) y ten Brink *et al.* (2020). Este comportamiento ha sido reportado para otras especies que presentan serotinia, sobre todo en los casos en las que ésta es suave, como se ha demostrado para dos diferentes especies de los géneros *Callitris*, *Banksia* y *Pinus* que enfrentan diferentes condiciones piréticas, es decir, la serotinia no necesariamente implica una retención de semillas a lo largo de muchos años (Schmidberger y Ladd, 2020; Ladd *et al.*, 2022).

El número variable de frutos por infrutescencia cubierta y las diferencias en el número promedio de semillas producidas por fruto entre las especies influye en la cantidad de semillas que pueden ser liberadas. Por ello, los modelos utilizados consideran el tiempo de liberación más que el número de semillas. La determinación inicial del número promedio de semillas por fruto de cada

especie indica estas diferencias interespecíficas. Así, *P. roseus* tiene un tiempo de liberación significativamente menos prolongado que *B. ternifolia*, a pesar de producir una mayor cantidad de semillas por fruto que ésta. Por su parte, *C. tenuiflora*, que produce el mayor número promedio de semillas por fruto, tiene un período de liberación mayor que el de *P. roseus*.

Los resultados apuntan a que *C. tenuiflora* y sobre todo *B. ternifolia* presentan un comportamiento de evasión de riesgo asociado a factores impredecibles y variables (*bet-hedging*), pero comparativamente *P. roseus* no lo hace, a pesar de que su curva tiene un sesgo estadísticamente evidente y de que crece exactamente en la misma zona, ya que las semillas liberadas después de 60 días son muy escasas. Es, desde luego, muy difícil identificar un sólo factor de selección que explique el comportamiento de una especie en una población. Sin embargo, la falta de retención de las semillas en los frutos de *P. roseus* podría estar relacionada con su distribución geográfica, debido a que generalmente se encuentra en ambientes más húmedos que las otras dos especies consideradas en este estudio. Las tres especies son comunes en ambientes perturbados, de suyo inestables y poco predecibles, pero *P. roseus* generalmente se encuentra en partes montañosas en las que la precipitación es más predecible que en las zonas de distribución de *C. tenuiflora* y *B. ternifolia* (Francisco-Gutiérrez *et al.*, 2016; Pantoja *et al.*, 2017; Zacarías-Correa *et al.*, 2019).

Los resultados de germinación que se obtuvieron son aún parciales, pero se incluyen porque muestran una tendencia en la germinación de cada una de las tres especies, a pesar de requerirse un mayor trabajo experimental en el campo y en el laboratorio. La germinación de semillas *in situ* alcanzó porcentajes muy bajos en todos los casos, pero *C. tenuiflora* presentó los valores más bajos de las tres especies. Se sabe que el reclutamiento de esta especie en condiciones naturales es escaso (Belmont *et al.*, 2018; Granados Hernández *et al.*, 2021). Por el contrario, la germinación que observamos en ambientes controlados fue relativamente mayor e inició rápidamente en presencia de agua, por lo que podemos confirmar que estas semillas son quiescentes. Belmont *et al.* (2018) reconocen que *C. tenuiflora* responde a los tratamientos de acondicionamiento hídrico y no presenta latencia sino quiescencia, por lo que las lluvias primaverales irregulares pueden tener efectos sobre la germinación de las semillas que ya se encuentran en el suelo, como se observó en las bolsas colocadas en el suelo. Lo anterior confirma la importancia de la estrategia mixta de esta especie. Adicionalmente, es necesario recordar que esta es una especie secundaria, característica

de sitios en los que ha habido disturbios, y que éstos y el propio proceso sucesional en curso en el PECM contribuyen a la conformación de un ambiente cambiante e impredecible (Cano-Santana *et al.*, 2006).

No se cuenta con información ecológica sobre la germinación de las semillas de *B. ternifolia*, pero en el análisis preliminar realizado en este estudio se observó que las recién formadas germinan rápidamente al entrar en contacto con el agua. Su germinación en condiciones naturales es marcadamente estacional, como se observó en las bolsas con las semillas liberadas que fueron colocadas en el suelo y también en la cámara de germinación. Las semillas de esta especie fueron las primeras en germinar, y alcanzaron porcentajes de germinación de 63% en condiciones controladas, pero sólo 4.97% en campo. La germinación de esta especie tanto en condiciones controladas como en campo fue la más alta de las tres especies. Resta, a futuro, y al igual que para las otras dos especies, determinar la respuesta germinativa de las semillas recuperadas de las bolsas, es decir, de las semillas que no germinaron en contacto con el suelo.

Las lluvias irregulares pueden causar que las semillas que están en el suelo inicien su hidratación y los procesos bioquímicos de germinación que de ella derivan. Si el proceso se suspende oportunamente, las semillas son acondicionadas hídricamente, es decir, los primeros pasos de la germinación ya se han dado sin llegar a la protrusión de la radícula (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1989; Martínez-Villegas *et al.*, 2012), pero si esto no es así, la germinación puede iniciar con estas precipitaciones tempranas que no son continuas. En estas condiciones, generalmente otras semillas no alcanzan a hidratarse y permanecen latentes o quiescentes en espera de que la disponibilidad de agua sea suficiente. Al suspenderse la lluvia, los individuos que ya germinaron mueren por desecación, mientras que las que no lo hicieron han “adelantado” el proceso de germinación y tendrán una mejor oportunidad de establecerse, como se ha demostrado en algunos trabajos (Santini *et al.*, 2017; Belmont, *et al.*, 2018), incluso sobre especies del PECM, por ejemplo, Santini y Martorell (2013); Santini *et al.*, (2017); Belmont *et al.*, (2018). Aunque este proceso es bien conocido, queda por determinar si las semillas que se encuentran retenidas en frutos abiertos también pueden pasar por este proceso de acondicionamiento antes de caer al suelo. Una vez establecidas las lluvias, la germinación de semillas no es un proceso constante ni equivalente en los diferentes años ni en los distintos microhábitats, y es muy sensible a los cambios en la disponibilidad de agua, de modo que la germinación en el PECM puede ser muy variable entre

años secos y húmedos, como reportan Belmont *et al.*, (2018) y Granados-Hernández *et al.*, (2021, 2022). Las condiciones anómalas de precipitación y temperatura presentes en el periodo abarcado por este trabajo hacen necesario contar con más estudios que permitan comparar la respuesta germinativa en condiciones naturales entre periodos con diferentes condiciones.

A pesar de que todo indica que el reclutamiento es bajo, las tres especies son abundantes en el espacio en el que se han establecido después del profundo disturbio de fines de la década de los años 80, lo que nos permite suponer que, al igual que para otras especies de la zona (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1989; Martínez-Villegas *et al.*, 2012; Mendoza-Hernández *et al.*, 2013), el establecimiento de nuevos individuos se da en momentos precisos en los que se genera una “ventana de oportunidad”, que permite el establecimiento y el desarrollo de una población. *C. tenuiflora*, *P. roseus* y *B. ternifolia* no son especies clonales, de modo que su establecimiento depende exclusivamente de sus semillas, por lo que los mecanismos de evasión del riesgo para ellas son extremadamente importantes para el establecimiento y la persistencia de sus poblaciones.

Sólo se cuenta con estudios demográficos detallados para *C. tenuiflora*, para dos años (Granados-Hernández, 2018; Granados-Hernández *et al.*, 2021; 2023) y con un estudio preliminar de un año para *P. roseus* (Herrera-Barrientos, en preparación), mientras que se carece de información poblacional para *B. ternifolia*. Sobre las dos primeras especies se sabe que el reclutamiento en condiciones naturales es escaso (Granados Hernández *et al.*, 2021; Belmont *et al.*, 2018; Herrera-Barrientos, en preparación), y es probable que también lo sea en esta población de *B. ternifolia* dadas las condiciones edáficas y de disturbio en las que se encuentra en el PECM, pero se requiere de estudios en esta dirección antes de poder asegurar nada. Adicionalmente, es necesario subrayar que en el caso de *C. tenuiflora*, que puede presentar estructuras reproductivas a lo largo de todo el año, para este estudio sólo se consideraron frutos producidos en el período de máxima reproducción, por lo que aún falta información sobre el comportamiento de aquéllos que pudieran haber producido y retenido semillas en otras condiciones.

Dada la falta de datos para evaluar el efecto del proceso de liberación de semillas en la adecuación de las poblaciones de *C. tenuiflora*, *P. roseus* y *B. ternifolia* en el PECM, es difícil establecer en un sentido estricto que se trata de un proceso de *bet-hedging* (Cohen, 1976; Childs *et al.*, 2010). Sin embargo, en este trabajo se demuestra que hay diferentes grados de retención de semillas y, con ello, de evasión del riesgo, al menos a corto o mediano plazo en estas especies.

Nuestros resultados indican que es difícil considerar que hay serotinia en *P. roseus*, pero que sí hay una serotinia suave en *B. ternifolia* y *C. tenuiflora*, que presenta una estrategia mixta. No obstante, falta contar con datos de otras cohortes y durante un tiempo más largo para corroborar este comportamiento entre y durante años.

La falta de información ecológica, incluyendo estudios demográficos y germinación, especialmente de *B. ternifolia* hace que los resultados obtenidos en este estudio conformen una base valiosa para trabajos posteriores que nos permitan conocer con mayor detalle los mecanismos de evasión de riesgos y de colonización de sitios perturbados para esta especie.

## VII. Conclusiones

1. *Castilleja tenuiflora*, *B. ternifolia* y *P. roseus* presentan frutos con una liberación paulatina de semillas.
2. Las tres especies entran en la categoría de cápsulas que abren gradualmente, aunque tienen diferentes patrones de liberación de las semillas.
3. *Castilleja tenuiflora* mostró una estrategia mixta de liberación, que le permite un máximo de pronta liberación y también la retención de una parte importante de la cohorte en sus frutos, es decir, algunas semillas se incorporan rápidamente al banco de semillas del suelo mientras que otras conforman un banco aéreo.
4. *Penstemon roseus* mostró una distribución de riesgos a través de la formación de un banco aéreo, pero éste es muy efímero, de modo que, aunque la curva de retención presenta un sesgo hacia la derecha, el número de semillas que permanecen en los frutos hasta el momento de la formación de una nueva cohorte fue muy bajo, indicando que el banco del suelo es el de mayor importancia.
5. *Bouvardia ternifolia* tiene el periodo más prolongado y continuo (sin valores altos) de liberación. Por lo tanto, se puede decir que esta especie presenta serotinia al menos en cada cohorte, aunque probablemente se extienda también entre cohortes, y que el banco de semillas aéreo es una forma importante de protección de las semillas.
6. Las tres especies presentaron un bajo porcentaje de germinación en las bolsas colocadas en el suelo, siendo las semillas de *B. ternifolia* las que más germinaron, mientras que los valores más bajos corresponden a *C. tenuiflora*. Este patrón de respuesta coincide con el observado en semillas que no estuvieron expuestas a las condiciones naturales y que germinaron en condiciones experimentales controladas, sin embargo, estas últimas alcanzaron mayores porcentajes de germinación.
7. Es necesario que se realicen más estudios para conocer mejor la respuesta germinativa de las tres especies, así como ahondar en el conocimiento de su demografía, para poder evaluar mejor el efecto de la formación de bancos del suelo y aéreos en la dinámica y adecuación de las poblaciones.



## VIII. Literatura citada

- Bakker, J. P. (1989). *Nature management by grazing and cutting: on the ecological significance of grazing and cutting regimes applied to restore former species-rich grassland communities in the Netherlands*. Kluwer
- Bakker, J. P., Bos, A. F., Hoogveld, J., y Muller, H. J. (1991). The role of the seed bank in restoration management of semi-natural grasslands. En *Perturbation and Recovery of Terrestrial and Aquatic Ecosystems*. Ellis Horwood Publications. pp 447-455
- Baskin, C. C. y Baskin, J. M. (1998). *Ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*. Elsevier
- Belmont, J., Sánchez-Coronado, M., Osuna-Fernández, H., Orozco-Segovia, A., y Pisanty, I. (2018). Priming effects on seed germination of two perennial herb species in a disturbed lava field in central Mexico. *Seed Science Research* 28(1). pp 63-71
- Bewley, J. D. (1997). Seed germination and dormancy. *Plant Cell* 9: pp 1055–1066
- Bonfil, C., Rodríguez, H. y Peña, V. (2000). Evaluación del efecto de las plantas nodrizas en el establecimiento de una plantación de *Quercus L.* *Revista Mexicana de Ciencias Forestales en México* (25) pp 59-74
- Bulmer, M. G. (1985). Selection for iteroparity in a variable environment. *The American Naturalist*. 126(1), pp 63-71.
- Cano-Santana, Z., Pisanty, I., Segura, S., Mendoza-Hernández, P. E., León-Rico, R., Soberón, J., ... y Martínez-Ballesté, A. (2006). Ecología, conservación, restauración y manejo de las áreas naturales y protegidas del Pedregal del Xitle. Manejo, conservación y restauración de recursos naturales en México. *UNAM-Siglo XXI*. pp 203-226
- Childs, D. Z., Metcalf, C. J. E., y Rees, M. (2010). Evolutionary bet-hedging in the real world: empirical evidence and challenges revealed by plants. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 277(1697), pp 3055-3064
- Clarke, P. J., Knox, K. E., y Butler, D. (2013). Fire, soil fertility and delayed seed release: a community analysis of the degree of serotiny. *Evolutionary Ecology* 27, pp 429-443
- Cohen, D. (1966). Optimizing reproduction in a randomly varying environment. *Journal of Theoretical Biology* 12(1), pp 119-129
- Cohen, D. (1976). The optimal timing of reproduction. *The American Naturalist* 110(975), 801-807
- Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) y Secretaría del Medio Ambiente del Distrito Federal (SEDEMA). (2016). *La biodiversidad en la Ciudad de México*. conabio/sedema.México.  
<https://biblioteca.semarnat.gob.mx/janium/Documentos/Ciga/Libros2013/CD002459.pdf>
- Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. (2022). *Bosques templados*.  
<https://www.biodiversidad.gob.mx/ecosistemas/bosqueTemplado>
- Doria, J. (2010). Generalidades sobre las semillas: su producción, conservación y almacenamiento. *Cultivos Tropicales*. 31(1)

- El-Keblawy, A. A., y Bhatt, A. (2015). Aerial seed bank affects germination in two small-seeded halophytes in Arab Gulf desert. *Journal of Arid Environments* pp 117, 10-17
- Enright, N. J., Marsula, R., Lamont, B. B., y Wissel, C. (1998). The ecological significance of canopy seed storage in fire-prone environments: a model for non-sprouting shrubs. *Journal of Ecology* 86(6), pp 946-959
- Ezcurra, E. y Rodrigues, V. (1986). Rainfall patterns in the Gran Desierto, Sonora, Mexico. *Journal of Arid Environments* 10(1), pp 13–28
- Ezcurra, E., Ezcurra, P., y Meissner, B. (2022). Ancient inhabitants of the Basin of Mexico kept an accurate agricultural calendar using sunrise observatories and mountain alignments. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 119(51), e2215615119
- Ezcurra, E., Martínez-Berdeja, A., y Villanueva-Almanza, L. (2020). The evolution of North American deserts and the uniqueness of Cuatro Ciénegas. Plant Diversity and Ecology in the Chihuahuan Desert: Emphasis on the Cuatro Ciénegas Basin. *Springer Nature*. pp 45-60
- Ezcurra, E.; Mazari, M. Pisanty, I. y Aguilar, G. (2006). *La Cuenca de México*. Fondo de Cultura Económica. México.
- Ferrandis, P. (2019). La importancia de los bancos de semillas del suelo en los estudios ecológicos. *Revista Cubana de Ciencias Forestales* 7(3), pp 276-282
- Fillner, S. y Shmida, A. (1981). Why are adaptations for long-range dispersal rare in desert plants? *Oecologia* 51, pp 133-144
- Francisco-Gutiérrez, A., Rivera-Hernández, J. E., y Vargas-Rueda, A. F. (2016). Nuevos registros de *Castilleja* (Orobanchaceae) en Veracruz, México. *Acta Botánica Mexicana* (117), pp 101-107
- Gianella, M., Bradford, K. J., y Guzzon, F. (2021). Ecological, (epi) genetic and physiological aspects of bet-hedging in angiosperms. *Plant Reproduction*, 34, pp 21-36.
- González-Hidalgo, B., Orozco-Segovia, A., y Diego-Pérez, N. (2001). La vegetación de la reserva ecológica Lomas del Seminario, Ajusco, México. *Botanical Sciences*, (69), pp 77-99
- González-Zertuche, L., Orozco-Segovia, A., y Yanes, C. V. (1999). The atmosphere of the seed in the ground: its effect on the germination and seedling survival. *Botanical Sciences*, (65), pp 73-81.
- Gotelli, N. J. (2018). *A primer of ecology*. Sinauer Associates Incorporated
- Granados H., L. A. (2015). *Dinámica poblacional de Castilleja tenuiflora (Orobanchaceae) en un matorral con perturbación intermedia en el Parque Ecológico de la Ciudad de México, D.F., México*. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México. UNAM México
- Granados-Hernández, L. A., Pisanty, I., Raventós, J., Márquez-Guzmán, J., y Mandujano, M. C. (2021). Better alone? A demographic case study of the hemiparasite *Castilleja tenuiflora* (Orobanchaceae): A first approximation. *Population Ecology* 63(2), pp 152-164
- Granados-Hernández, L. A., Pisanty, I., Raventós, J., y Ezcurra, E. (2023). An evolutionary approach by second derivatives of the population growth rate of *Castilleja tenuiflora*, a hemiparasitic plant with and without hosts. *Evolutionary Ecology* 37(3), pp 457-476

- Gutterman, Y. (1994). Strategies of seed dispersal and germination in plants inhabiting deserts. *The Botanical Review*, 60, pp 373-425.
- Haaland, T. R., Wright, J., y Ratikainen, I. I. (2020). Generalists versus specialists in fluctuating environments: A bet-hedging perspective. *Oikos* 129(6), pp 879-890.
- Harper, J. L. (1977). *Population biology of plants*. Academic Press. Gran Bretaña
- Hernández-Serrano, A., Verdú, M., González-Martínez, S. C., y Pausas, J. G. (2013). Fire structures pine serotiny at different scales. *American Journal of Botany* 100(12), pp 2349-2356
- Jiménez-Sierra, C. L., Arroyo-Pérez, E., Flores, J., y Zavala Hurtado, J. A. (2022). Serotiny as a reproductive strategy in the specially protected species *Ariocarpus kotschoubeyanus* (Cactaceae). *Plant Species Biology* 37(6), pp 361-368
- Jurado, E. y Westoby, M. (1992). Germination biology of selected central Australian plants. *Australian Journal of Ecology* 17 (3). pp 341- 348
- Klinkhamer, P. G. L., De Jong, T. J., Metz, J. A. J., y Val, J. (1987). Life history tactics of annual organisms: the joint effects of dispersal and delayed germination. *Theoretical Population Biology*, 32(1) pp 127-156
- Ladd, P. G., Zhao, X., y Enright, N. J. (2022). Fire regime and climate determine spatial variation in level of serotiny and population structure in a fire-killed conifer. *Plant Ecology* 223(7). pp 849-862
- Lamont, B. B., Connell, S. W., y Bergl, S. M. (1991a). Seed bank and population dynamics of *Banksia cuneata*: the role of time, fire, and moisture. *Botanical Gazette* 152:1 pp 114–122
- Lamont, B. B., Le Maitre, D.C., Cowling, R. M. y Enright, N. J. (1991b). Canopy seed storage in woody plants. *Botanical Review* 57: 2. pp 277– 317
- Lamont, B. B., Pausas, J. G., He, T., Witkowski, E. T., y Hanley, M. E. (2020). Fire as a selective agent for both serotiny and nonserotiny over space and time. *Critical Reviews in Plant Sciences* 39(2), pp 140-172
- Lamont, B. B., y Enright, N. J. (2000). Adaptive advantages of aerial seed banks. *Plant Species Biology*. 15(2), pp 157-166
- Leck, M. A., Parker, T. V., y Simpson, L. R. (1989). *Ecology of Soil Seed Banks*. Academic Press, Orlando, Florida. EUA
- Márquez-Guzmán, J., Collazo-Ortega, M., Martínez-Gordillo, M., Orozco-Segovia, A., y Vázquez-Santana, S. (2013). *Biología de angiospermas*. Facultad de Ciencias. Coordinación de la Investigación Científica. UNAM. México
- Martínez Romero M.M. (1997) *Fenología de especies herbáceas y arbustivas del parque ecológico de la Ciudad de México Ajusco medio D.F.* Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. México
- Martínez-Berdeja, A., Ezcurra, E., y Sanders, A. C. (2015). Delayed seed dispersal in California deserts. *Madroño* 62 (1), pp 21-32
- Martínez-Villegas, J. A., Orozco-Segovia, A., Sanchez Coronado, M. E., y Pisanty, I. (2012). Germination of *Sedum oxypetalum* (Crassulaceae) in a primary lava-field shrubland. *Plant Ecology* 213. pp 871–881.

- Mendoza-Hernández, P. E., Orozco-Segovia, A., Meave, J. A., Valverde, T., y Martínez-Ramos, M. (2013). Vegetation recovery and plant facilitation in a human-disturbed lava field in a megacity: searching tools for ecosystem restoration. *Plant Ecology* 214, pp 153-167.
- Pantoja H., Y., Gómez S., M., Bárcenas L., R. y Cabrera L., A. (2017). *Guía ilustrada de la flora del Valle de Querétaro*. Editorial Universitaria UAQ. Consultada el 3 de enero de 2024 <https://biblioteca.semarnat.gob.mx/janium/Documentos/Ciga/libros2018/CD003341.pdf>
- Peters, E. M., Martorell, C., & Ezcurra, E. (2011). The effects of serotiny and rainfall-cued dispersal on fitness: bet-hedging in the threatened cactus *Mammillaria pectinifera*. *Population Ecology* 53, pp 383-392
- Peters, E. M., Martorell, C., y Ezcurra, E. (2009). The adaptive value of cued seed dispersal in desert plants: seed retention and release in *Mammillaria pectinifera* (Cactaceae), a small globose cactus. *American Journal of Botany* 96(2), pp 537-541
- Philippi, T. (1993). Bet-hedging germination of desert annuals: beyond the first year. *The American Naturalist* 142(3), 474-487
- Rees, M., Jessica, C., Metcalf, E., & Childs, D. Z. (2010). Bet-hedging as an evolutionary game: the trade-off between egg size and number. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 277(1685), pp 1149-1151
- Rehmani, M. S., Xian, B., Wei, S., He, J., Feng, Z., Huang, H., y Shu, K. (2023). Seedling establishment: The neglected trait in the seed longevity field. *Plant Physiology and Biochemistry*. 107765
- Ripa, J., Olofsson, H., y Jonzén, N. (2010). What is bet-hedging, really?. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 277(1685), pp 1153-1154
- Rodríguez-Ortega, C., Franco, M., y Mandujano, M. C. (2006). Serotiny and seed germination in three threatened species of *Mammillaria* (Cactaceae). *Basic and Applied Ecology* 7(6), pp 533-544
- Rosas, G. (2007). *Establecimiento del cultivo in vitro de Castilleja tenuiflora* Benth. Tesis de Maestría. Centro de Desarrollo de Productos Bióticos. Instituto Politécnico Nacional. México.
- Rzedowski, G. C., J. Rzedowski. (1985). *Flora fanerogámica del Valle de México*. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del Instituto Politécnico Nacional e Instituto de Ecología, A.C., México
- Santillán, P. (2013). *Efecto de plantas protectoras en el establecimiento clonal de Sedum oxypetalum en ambientes perturbados del Ajusco Medio, D.F.* Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. México.
- Santini, B. A., RojasAréchiga, M., y Morales, E. G. (2017). Priming effect on seed germination: Is it always positive for cacti species?. *Journal of Arid Environments*, 147, pp 155-158
- Santini, B. A., y Martorell, C. (2013). Does retained-seed priming drive the evolution of serotiny in drylands? An assessment using the cactus *Mammillaria hernandezii*. *American Journal of Botany* 100(2), pp 365-373
- Schmidberger, J. W., y Ladd, P. G. (2020). Geographic distribution and the reproductive and demographic ecology of two congeneric seeder and resprouter tree species. *Forest Ecology and Management* 475, 118428

- Seger, J. y Brockmann H. J. (1987). What is bet-hedging? *Oxford Surveys in Evolutionary Biology*. Oxford University Press 4: pp 182-211
- Shabana, H. (2019). *Plant dispersal strategies of different ecological desert habitats of United Arab Emirates* Tesis de doctorado Facultad de Ciencias Universidad de Málaga. España
- Silvertown, J. (1999). Seed Ecology, Dormancy, and Germination: A Modern Synthesis from Baskin and Baskin. Review of Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination, by C. C. Baskin & J. M. Baskin. *American Journal of Botany* 86(6), pp 903–905
- Slatkin, M. (1974). Hedging one's evolutionary bets. *Nature* 250(5469), pp 704-705
- Soberón, J., de la Maza, R., Hernández, A., Bonfil, C., y Careaga, S. (1991) *Reporte técnico final del primer año del proyecto: Restauración ecológica de Lomas del Seminario. DF, México*. Centro de Ecología, UNAM, y la Coordinación General de Reordenación Urbana y Protección Ecológica
- Stearns, S. C. (1998). *The evolution of life histories*. Oxford University Press
- Ten Brink, H., Gremer, J. R., y Kokko, H. (2020). Optimal germination timing in unpredictable environments: the importance of dormancy for both among-and within-season variation. *Ecology Letters* 23(4), pp 620-630
- Thompson, K., Bakker, J. P., y Bekker, R. M. (1997). *The soil seed banks of Northwest Europe: methodology, density and longevity*. Cambridge University Press
- Vázquez Yanes, C., y Orozco Segovia, A. (1989). *La destrucción de la naturaleza*. México. SEP. FCE.
- Vibrans, H. (ed.) (2009). *Malezas de México, Ficha Bouvardia ternifolia (Cav.) Schltdl*. Septiembre de 2022. <http://www.conabio.gob.mx/malezasdemexico/rubiaceae/bouvardia-ternifolia/fichas/ficha.htm>
- Zacarías-Correa, A. G., Guzman-Diaz, S., y Pérez-Calix, E. (2019). Taxonomy, and geographic and ecological distribution of the genus *Penstemon* (Plantaginaceae) in the Trans-Mexican Volcanic Belt. México. *Acta Botánica Mexicana* (126), e1428