



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS

ECOLOGÍA

**HEMIPARASITISMO, SUPERVIVENCIA Y REPRODUCCIÓN DE *Castilleja tenuiflora*
(OROBANCHACEAE) EN EL PARQUE ECOLÓGICO DE LA CIUDAD DE MÉXICO**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO(A) EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

LUISA ALEJANDRA GRANADOS HERNÁNDEZ

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: M. en C. Irene Pisanty Baruch

Facultad de Ciencias, UNAM

COMITÉ TUTOR: Dra. Guadalupe Judith Márquez Guzmán

Facultad de Ciencias, UNAM

Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez

Instituto de Ecología, UNAM

CIUDAD DE MÉXICO, AGOSTO 2018



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS

ECOLOGÍA

**HEMIPARASITISMO, SUPERVIVENCIA Y REPRODUCCIÓN DE *Castilleja tenuiflora*
(OROBANCHACEAE) EN EL PARQUE ECOLÓGICO DE LA CIUDAD DE MÉXICO**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO(A) EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

LUISA ALEJANDRA GRANADOS HERNÁNDEZ

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: M. en C. Irene Pisanty Baruch

Facultad de Ciencias, UNAM

COMITÉ TUTOR: Dra. Guadalupe Judith Márquez Guzmán

Facultad de Ciencias, UNAM

Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez

Instituto de Ecología, UNAM

CIUDAD DE MÉXICO, AGOSTO 2018



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISIÓN ACADÉMICA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

OFICIO FCIE/DAIP/614/2018

ASUNTO: Oficio de Jurado


Lic. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
P r e s e n t e

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **16 de abril de 2018** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **Ecología** del (la) alumno(a) **GRANADOS HERNÁNDEZ LUISA ALEJANDRA** con número de cuenta **308287316** con la tesis titulada "**Hemiparasitismo, supervivencia y reproducción de *Castilleja tenuiflora* (Orobanchaceae) en el Parque Ecológico de la ciudad de México**", realizada bajo la dirección del (la) **M. EN C. IRENE PISANTY BARUCH**:

Presidente: DRA. MÓNICA ELISA QUEIJEIRO BOLAÑOS
Vocal: DR. JOSÉ GUADALUPE GARCÍA FRANCO
Secretario: DRA. GUADALUPE JUDITH MÁRQUEZ GUZMÁN
Suplente: DR. FERNANDO VITE GONZÁLEZ
Suplente: DRA. MARÍA DEL CARMEN MANDUJANO SÁNCHEZ

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU"
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 18 de junio de 2018


DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA
COORDINADOR DEL PROGRAMA



AGNS/VMVA/ASR/grf*

AGRADECIMIENTOS

Institucionales

- Al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM.
- Al CONACyT (Consejo de Ciencias y Tecnología) por la beca que me asignó para poder realizar mis estudios de maestría durante los semestres 2016-2 al 2018-1. Al PAEP por el apoyo para poder realizar una estancia en la universidad de Alicante, España.
- A mi tutora principal, la M. en C. Irene Pisanty Baruch y a los miembros del comité tutorial, la Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez y la Dra. Guadalupe Judith Márquez Guzmán por el apoyo y sus comentarios que me brindaron durante la realización de este trabajo.

AGRADECIMIENTOS

Personales

- A mis sinodales la Dra. Mónica Elisa Queijeiro Bolaños, la Dra. Guadalupe Judith Márquez Guzmán, el Dr. José García Franco, el M. en C. Fernando Vite González y la Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez por sus correcciones y comentarios los cuales mejoraron mucho esta tesis.
- A mi asesora Irene Pisanty por haber compartido conmigo lo increíble de la ecología, por haberme acompañado en el descubrimiento del mundo de las plantas parásitas, por su apoyo y sus enseñanzas, ¡muchas gracias!
- Al laboratorio de Especializado de Ecología de la Facultad de Ciencias, UNAM y sus técnicos académicos, la Dra. Mariana Hernández Apolinar y al Dr. Pedro Eloy Mendoza Hernández por todo su apoyo.
- Al laboratorio de Desarrollo de Plantas de la Facultad de Ciencias, UNAM. A la Dra Judith Márquez Guzmán, la Dra. Mónica Karina Pérez Pacheco y al M. en C. José Gonzalo Ricardo Wong.
- A la M. en C. Laura Patricia Olguín Santos, encargada del invernadero de la Facultad de Ciencias, UNAM.
- A la M. en B. María Eugenia Muñiz Díaz de León, responsable del Taller de Plantas de la Facultad de Ciencias, UNAM.
- A la Dra. Silvia Espinoza-Matias, encargada del Microscopio Electrónico de Barrido de la Facultad de Ciencias, UNAM.
- A los profesores que me dieron clases en la maestría.
- A mis padres por haberme dado las bases para poder ser lo que soy, gracias María Luisa Hernández y José Granados.
- A Uzmar Gómez por su apoyo incondicional, por alentarme a seguir mejorando, por todas esas idas al campo, gracias por ayudarme a alcanzar otra meta más. Eres alguien muy importante en mi vida.
- A Olivia Yáñez y Berta Narváez por haberme recibido en su hogar, por sus consejos y su cariño, tienen un lugar especial en mi corazón.

- A mis tíos Rosalba Del Castillo y Carlos Ayala por su apoyo y su cariño.
- Al Dr. José Raventós y a su familia, Sonia y Ionina por haberme recibido en sus hogares y por enseñarme muchas cosas que me enriquecieron académica y personalmente.
- A José Luis Trujillo por su amistad y su apoyo. A Mariana Rodríguez por sus consejos.
- A Cynthia Peralta, Jazmín Sánchez, Stephanie Escobar, Jessica Reyes por el apoyo que me brindaron durante el desarrollo de esta tesis.

La botánica consiste en la recolección de plantas, y la desmembración de las mismas, aunado al uso de terminología complicada. Ese es el inicio y el fin de la botánica tal como lo entiende la mayoría de la gente.

Herbert Maule Richards

ÍNDICE GENERAL

Resumen	1
Abstract	3
1. Introducción	5
2. Objetivos e hipótesis	9
2.1. Objetivo general	9
2.2. Objetivos particulares	9
2.3. Hipótesis	9
3. Antecedentes	11
3.1. Consecuencias de la relación entre las plantas parásitas y sus hospederos	11
3.2. Efectos de las plantas parásitas en las comunidades vegetales	13
3.3. El hemiparasitismo en el género <i>Castilleja</i>	14
3.4. Dinámica poblacional	16
4. Métodos	21
4.1. Sitio de estudio	21
4.2. Especie de estudio	24
4.3. Identificación de hospederos potenciales y descripción de la comunidad . .	25
4.4. Efecto del hospedero sobre la supervivencia y el crecimiento de <i>Castilleja tenuiflora</i>	28
4.5. Efecto del hospedero sobre la reproducción de <i>Castilleja tenuiflora</i>	36

4.6. Evidencias microscópicas del hemiparasitismo	37
5. Resultados	41
5.1. Identificación de hospederos potenciales y descripción de la comunidad . .	41
5.2. Efecto del hospedero sobre la supervivencia y el crecimiento de <i>Castilleja tenuiflora</i>	44
5.3. Efecto del hospedero sobre la reproducción de <i>Castilleja tenuiflora</i>	63
5.4. Evidencias microscópicas del hemiparasitismo	65
6. Discusión	69
6.1. Identificación de hospederos potenciales y descripción de la comunidad . .	69
6.2. Efecto del hospedero sobre la supervivencia y el crecimiento de <i>Castilleja tenuiflora</i>	72
6.3. Efecto del hospedero sobre la reproducción de <i>Castilleja tenuiflora</i>	78
6.4. Evidencias microscópicas del hemiparasitismo	80
7. Conclusiones	83
8. Referencias	85
A. Descripción de la comunidad	95
B. Matrices de transición	97
B.0.1. Matrices para toda la muestra	97
B.0.2. Matrices con hospedero	98
B.0.3. Matrices sin hospedero	99
C. Fruit set	101

Resumen

Castilleja tenuiflora es una especie hemiparásita facultativa de raíz y ha colonizado una zona del matorral xerófilo perturbado del Parque Ecológico de la Ciudad de México (PECM). A la fecha se desconoce el efecto de los hospederos de *C. tenuiflora* en la dinámica de sus poblaciones y en la colonización de sitios que sufrieron un disturbio. Los objetivos de este trabajo fueron identificar los hospederos potenciales de *C. tenuiflora* y determinar los efectos del hemiparasitismo en su supervivencia, crecimiento y reproducción en el matorral perturbado del PECM. Se colectaron 26 individuos de *C. tenuiflora* para medir sus raíces y determinar a qué distancia podrían estar sus hospederos potenciales. Para identificar la especificidad de los hospederos potenciales se colocaron aleatoriamente 50 cuadros de 1x1 m a lo largo de tres transectos de 50 m cada uno. En cada cuadro se midió la cobertura de cada planta y se obtuvieron la frecuencia, la abundancia y el valor de importancia de cada especie, así como los índices de diversidad y de asociación. Para conocer las tasas de supervivencia, crecimiento y reproducción de *C. tenuiflora* en presencia y en ausencia de un hospedero se marcaron todos los individuos de *C. tenuiflora* a lo largo de dos de los tres transectos y se identificó cuáles tenían hospederos potenciales, primero con base en la longitud promedio de la raíz de la especie de estudio y las especies vecinas, y después mediante el registro mensual de la altura y la cantidad de ramas, flores y frutos de la especie de estudio. Se hicieron curvas de supervivencia y de crecimiento, así como fenogramas de los individuos de *C. tenuiflora* con y sin hospederos potenciales. También se construyeron matrices poblacionales en función de las tasas vitales para ambos grupos y se obtuvieron las tasas finitas de crecimiento, las estructuras estables, los valores reproductivos y las matrices de sensibilidad y de elasticidad. Asimismo, se obtuvo el índice de sincronía Z para la floración y fructificación y se calculó el *Fruit set* para ambas condiciones. Finalmente, se colectaron muestras del tejido radicular de *C. tenuiflora* en presencia de hospederos potenciales para observarlas en el microscopio electrónico de barrido y se identificó la existencia de una interacción entre ambos tejidos. La longitud promedio de la raíz de *C. tenuiflora* fue de 18 (\pm 10) cm. Se registró un total de 36 especies en los cuadros. *Piqueria trinervia* fue la especie

más abundante y frecuente en esta área, y *C. tenuiflora* está asociada a ella. El 83 % de los individuos marcados presentaron hospederos potenciales y fueron los que tuvieron mayor crecimiento, supervivencia y reproducción. Las especies escasas y abundantes se encontraban cerca de *C. tenuiflora* y por ende representaban hospederos potenciales. La tasa finita de crecimiento para el grupo con hospederos potenciales fue de 1.23 mientras que para el grupo sin éstos fue de 1.02. La estructura estable presentó una mayor proporción de individuos en las primeras categorías y el valor reproductivo mostró altos valores en las categorías de mayor tamaño en ambos grupos. *Castilleja tenuiflora* puede ser considerada como una parásita generalista. La supervivencia, el crecimiento y la reproducción, así como las tasas finitas de crecimiento indicaron que la presencia de los hospederos potenciales tiene efectos positivos sobre *C. tenuiflora*. Si las presiones de selección se mantienen, en el futuro las primeras categorías seguirán siendo las más abundantes, los individuos mayores a 50 cm tendrán la mayor probabilidad de reproducción. La presencia o ausencia de un hospedero potencial no afecta la asincronía de la floración y fructificación. Las observaciones en el microscopio electrónico de barrido sugieren una interacción entre las raíces de *C. tenuiflora* con la de sus hospederos potenciales.

Abstract

Castilleja tenuiflora is a facultative hemiparasitic plant that has colonized a disturbed scrub in the Parque Ecológico de la Ciudad de México (PECM). The effect of the hemiparasitism species on the dynamics of its populations and on the colonization of disturbed areas is yet unknown. The objectives of this work were to identify the potential hosts of *C. tenuiflora* and to determine the effects of hemiparasitism on its survival, growth and reproduction, in the disturbed scrub of PECM. We collected 26 individuals of *C. tenuiflora* to measure their roots and to determine their potential hosts. In order to identify the specificity of the potential hosts we randomly placed 50 squares of 1x1 m along three transects of 50 m each. In each square, we measured the cover of each plant and calculated the frequency, abundance and the importance value for each species, as well as the diversity and association indexes. To determine the survival, growth and reproduction rates of *C. tenuiflora* with and without hosts, we selected individuals of *C. tenuiflora* in two of the three transects and their potential hosts were identified first by measuring the length of their roots and secondly by monthly registering their height and the number of branches, flowers and fruits. Survival and growth curves were built for plants with and without potential hosts. Population matrices based on the vital rates were built for both groups, and the corresponding finite growth rates, stable structures, reproductive values, and sensitivity and elasticity were obtained. The synchrony index Z and the fruit set were also calculated for both conditions. Samples of roots of *C. tenuiflora* and its neighboring potential hosts were collected and observed in a scanning electron microscope to confirm the interaction between them. Average root size of *C. tenuiflora* was $18 (\pm 10)$ cm. A total of 36 species was registered on the squares along the transects. *Piqueria trinervia* was the most abundant and frequent species on this area, and *C. tenuiflora* is associated with it. Eighty three percent of the selected individuals of *C. tenuiflora* were close to potential hosts, and they all survived, grew and reproduced better than those that did not. Potential hosts were not determined by their abundance, as both species with numerous and scarce individuals were close neighbors of *C. tenuiflora*. The finite growth rate of the group with potential hosts was 1.23, while in the group without potential hosts it was 1.02. The population

stable structure showed a greater proportion of individuals in the first categories, and the highest reproductive value corresponded to categories including the bigger sizes in both conditions. *Castilleja tenuiflora* can be considered a generalist parasite. Individual survival, growth and reproduction, as well as finite growth rates, indicated that the presence of potential hosts had positive effects on *C. tenuiflora*. If the selection pressures remain the same, in the future the first categories will remain the most abundant. Individuals taller than 50 cm will have the highest probability of reproduction, with or without a potential host nearby. The presence or absence of a potential host does not affect the asynchrony of flowering and fruiting. Observations in the scanning electron microscope suggest an interaction between roots of *C. tenuiflora* with those of its potential hosts.

CAPÍTULO 1

INTRODUCCIÓN

Existen varios tipos de interacciones ecológicas que influyen en la abundancia y distribución de las plantas, así como de otros organismos, y una de ellas es el parasitismo (Begon *et al.*, 1996; Begon *et al.*, 2006; Townsend *et al.*, 2008). El parasitismo es un tipo de interacción antagónica en la que el desarrollo de un organismo (parásito) depende de otro (hospedero), siendo el hospedero consumido parcial o totalmente por el parásito. Aunque el parásito no requiere que el hospedero muera para poder alimentarse de él, sí reduce su adecuación y puede eventualmente causarle la muerte. En este tipo de interacción se pueden reconocer tres clases: accidental, facultativa y obligada (Begon *et al.*, 2006; Rivera, 2007; Gállego, 2007; Townsend *et al.*, 2008). En el parasitismo accidental el organismo, generalmente de vida libre, puede pasar a una vida parasitaria de forma fortuita; en el obligado el parásito depende completamente de la presencia de un hospedero para desarrollarse exitosamente, y en el facultativo la especie parásita puede llevar a cabo su ciclo de vida en presencia o en ausencia de un hospedero (Rivera, 2007; Gállego, 2007).

Entre las plantas, el parasitismo se presenta generalmente en las angiospermas, y hay familias como las Orobanchaceae y Olacaceae cuyos integrantes son todos parásitos (Atsatt, 1973; Alvarado-Cárdeas, 2008; Joel *et al.*, 2013). El parasitismo en plantas, además de los tipos anteriormente descritos, se clasifica en holo y hemiparasitismo. En el holoparasitismo la planta parásita no tiene la capacidad de realizar la fotosíntesis, por lo que extrae los fotosintatos, el agua y las sales minerales de la planta hospedera. Por el contrario, en el hemiparasitismo la planta parásita puede sintetizar sus propios carbohi-

dratos y únicamente extrae agua y sales minerales del hospedero. Las plantas hemiparásitas, al tener clorofila, presentan tallos y hojas de color verde (Douglas, 1973; Watkinson y Gibson, 1987; Rivera, 2007; Salcedo-Morales *et al.*, 2014).

A través de estructuras conocidas como haustorios, las plantas parásitas pueden fijarse a los tallos y ramas de sus hospederos (parásitas aéreas), o bien a sus raíces (parásitas terrestres) (Watkinson y Gibson, 1987; Rivera, 2007). Los haustorios son estructuras que pueden formarse en el ápice o a los lados de la raíz de la planta parásita terrestre, a partir de divisiones periclinales del pericilo o de la endodermis (Musselman y Dickison, 1975). Estas estructuras tienen la función de fijarse y penetrar en la planta hospedera para transferir los nutrientes del sistema vascular de ésta a la parásita, a través de un gradiente de presión osmótica (Watkinson y Gibson, 1987; Lambers *et al.*, 1998; Rivera, 2007; Salcedo-Morales *et al.*, 2014).

El sistema vascular de las raíces está compuesto tanto por elementos del xilema como del floema (Zoltnik y Ponce, 2013). En las plantas holoparásitas los haustorios cuentan con ambos elementos, mientras que los de las plantas hemiparásitas únicamente presentan elementos del xilema, debido a que sólo necesitan transportar el agua y las sales minerales del hospedero a su sistema vascular (Musselman y Dickison, 1975; Watkinson y Gibson, 1987; Cameron y Seel 2007). En algunos casos como los de los géneros parásitos de las familias Santalaceae y Scrophulariaceae, los haustorios presentan un tipo único de células que tienen la función de conducir tanto el agua como los carbohidratos (Kuijt, 1965; Musselman y Dickison, 1975).

Las raíces de algunas plantas parásitas, como las terrestres, tienden a enredarse en forma de espiral alrededor de las raíces de sus hospederos haciendo así que los haustorios tengan un mayor acceso al xilema no infectado (Musselman y Dickison, 1975). Otra estrategia que facilita la infestación por parte de las plantas parásitas es que su ciclo de vida coincida con el de su hospedero, como ocurre con *Cuscuta indecora* (Convolvulaceae) y sus hospederos *Batis frutescens* e *Iva frutescens* (ambas Asteraceae) en las marismas de Texas, E. U. A. En el mes de marzo *I. frutescens* y *B. frutescens* son más abundantes que en otros meses, y esto coincide con el incremento poblacional de *C. indecora* (Marquardt y Pennings, 2010).

La germinación de las semillas y el desarrollo de algunas especies parásitas depen-

de de señales químicas producidas por el hospedero como, por ejemplo, en el caso de *Cuscuta pentagona*, la cual necesita de señales químicas volátiles producidas por su hospedero para localizarlo. La producción de ciertos metabolitos secundarios por parte de la planta hospedera induce el crecimiento de las raíces y la formación de haustorios en la planta parásita (Runyon *et al.*, 2006; Rispaill *et al.*, 2007). Sin embargo, hay especies que no necesitan de estas señales para que sus semillas germinen o para que el individuo continúe con su crecimiento (Martindale, 1880; Lambers *et al.*, 1998).

La mayoría de las plantas holo y hemiparásitas son generalistas, es decir, no parasitan a una especie en particular (Pennings y Callaway, 2002; Marquardt y Pennings, 2011) y son capaces de infestar varios individuos de diferentes especies a la vez (Pennings y Callaway, 2002; Fibich *et al.*, 2010). Dado su carácter parásito, hemiparásitas y holoparásitas pueden invertir menos energía y biomasa a su sistema radicular en comparación con las plantas de vida libre (Matthies, 1997).

Se ha reportado que las plantas que fungen como hospederos favorecen el crecimiento (medido en biomasa) y la reproducción (medido en porcentaje de semillas producidas) de las plantas parásitas (Matthies, 2002; Yong-Quan *et al.*, 2010) y cuando los hospederos son muy abundantes pueden llegar a influir en el tamaño poblacional de las plantas holo y hemiparásitas (Matthies, 2002; Press y Phoenix, 2005; Fibich *et al.*, 2010; Yong-Quan *et al.*, 2010).

Una herramienta importante para el análisis de este tipo de interacción es la demografía, ya que permite cuantificar sus efectos a nivel poblacional. Los estudios demográficos se basan en el análisis de los parámetros vitales que determinan el tamaño de una población y su dinámica a través del tiempo. Estos parámetros vitales son las probabilidades de supervivencia, las tasas de crecimiento y de reproducción de los individuos en una población. La demografía también permite investigar la intensidad de la selección natural en intervalos cortos de tiempo, así como proyectar la dinámica de las poblaciones (Silvertown, 1982; Caswell, 2001; Lemos *et al.*, 2005). En este trabajo se utilizan los datos demográficos de *Castilleja tenuiflora* como herramienta para conocer el comportamiento poblacional de esta planta hemiparásita terrestre facultativa en presencia y en ausencia de las plantas identificadas como hospederos potenciales, así como para determinar si una población de plantas hemiparásitas facultativas tiene una mayor adecuación al estar

parasitando a otras plantas.

El Parque Ecológico de la Ciudad de México (PECM) es una de las áreas naturales que aún existen en la Ciudad de México. Forma parte del Pedregal del Xitle (Cano-Santana *et al.*, 2006) y, al igual que otras áreas naturales, presta diversos servicios ambientales a los habitantes de esta ciudad como, por ejemplo, la recarga de acuíferos (Romero y Velázquez, 1999; Soto *et al.*, 2000; Pisanty *et al.*, 2009). A finales de la década de 1980 la zona en la que ahora se encuentra el PECM sufrió una serie de disturbios ocasionados por los inicios de la construcción de un fraccionamiento urbano de clase alta y por un asentamiento irregular. Estas actividades ocasionaron la remoción de gran parte del sustrato, lo que provocó la pérdida de una parte considerable del matorral xerófilo y produjo distintos grados de perturbación en sus remanentes (Bonfil *et al.*, 2000). Cuando la zona que conforma el PECM fue decretada como área sujeta a protección, las actividades de construcción se suspendieron y se inició un proceso de recolonización por parte de especies propias del matorral xerófilo y por otras afines al disturbio (Soberón *et al.*, 1991; Martínez-Romero, 1997; Mendoza-Hernández *et al.*, 2013).

Castilleja tenuiflora es una especie hemiparásita facultativa de la raíz de otras plantas que ha colonizado exitosamente una zona del matorral xerófilo perturbado del PECM (Soberón *et al.*, 1991; Santillán, 2013; Granados-Hernández, 2015). Sin embargo, se desconoce cuál es el efecto del hemiparasitismo en la dinámica poblacional de esta especie y en particular en la colonización de sitios que sufrieron un disturbio, así como en los efectos que tiene esta interacción en la estructura de la comunidad vegetal y en el proceso sucesional. Dada la importancia que tienen las áreas naturales en las zonas urbanas, se han hecho numerosos esfuerzos por protegerlas, restaurarlas y conservarlas (Mendoza-Hernández *et al.*, 2013) y para ello es necesario entender los procesos de sucesión y de regeneración que se dan en estas áreas, así como diferentes aspectos de especies frecuentes, características o clave. Debido a lo anterior, es también importante conocer el efecto del hemiparasitismo sobre la dinámica poblacional de una especie que característicamente coloniza zonas perturbadas y en el proceso de sucesión del matorral xerófilo perturbado.

CAPÍTULO 2

OBJETIVOS E HIPÓTESIS

2.1. Objetivo general

Determinar los efectos del hemiparasitismo de *Castilleja tenuiflora* en sus parámetros vitales, es decir, en su crecimiento, supervivencia y reproducción, en el matorral perturbado del Parque Ecológico de la Ciudad de México (PECM).

2.2. Objetivos particulares

- Identificar a los posibles hospederos de *C. tenuiflora* dentro del matorral perturbado del PECM.
- Determinar el efecto de la asociación de *C. tenuiflora* con sus hospederos sobre su supervivencia y crecimiento.
- Determinar el efecto de la asociación de *C. tenuiflora* con sus hospederos en su fenología y reproducción.

2.3. Hipótesis

Considerando que *Castilleja tenuiflora*:

- Es una especie hemiparásita facultativa de la raíz de otras plantas.

- Que los hospederos tienen efecto en las poblaciones de especies hemiparásitas, aun cuando éstas tienen la capacidad de completar su ciclo de vida sin la necesidad de parasitar a sus hospederos (Matthies, 2002; Fibich *et al.*, 2010; Yong-Quan *et al.*, 2010).
- Que la presencia y abundancia de hospederos y su productividad puede incrementar la reproducción y el crecimiento de las plantas parásitas (Press y Phoenix, 2005).

Se espera que:

Los individuos de *C. tenuiflora* que se encuentren parasitando plantas del matorral xerófilo perturbado del PECM tendrán mayores tasas de supervivencia, crecimiento y fecundidad (medida como producción de flores y frutos), así como una mayor tasa finita de crecimiento (λ), en comparación con los individuos de esta misma especie que no lo hacen.

CAPÍTULO 3

ANTECEDENTES

3.1. Consecuencias de la relación entre las plantas parásitas y sus hospederos

En el parasitismo planta-planta las especies parásitas pueden afectar negativamente el desempeño de las especies hospederas. Cuando una planta está siendo parasitada por otra puede sufrir una reducción de su reproducción, debido a que la planta parásita disminuye e incluso llega a inhibir el desarrollo de las yemas florales de la planta hospedera (Seel y Press, 1996; Pennings y Callaway, 2002). También se ha visto que las plantas parásitas pueden influir en el crecimiento y en el metabolismo de las plantas que fungen como sus hospederos (Pennings y Callaway, 1996; Marvier, 1998; Cameron *et al.*, 2005; Cameron *et al.*, 2007). Un ejemplo de cómo influye el parasitismo en las plantas hospederas es el reportado por Cameron *et al.* (2009), quienes encontraron que una especie hemiparásita (*Rhinanthus minor*, Orobanchaceae) reduce el rendimiento de sus hospederos (*Cynosurus cristatus*, *Festuca rubra* y *Phleum bertolonii*, todas de la familia Poaceae). Hautier *et al.* (2010) encontraron un efecto similar al estudiar dos especies hemiparásitas (*Rhinanthus minor* y *R. alectorolophus*). Estos autores reportaron que la biomasa de los hospederos (*Agrostis capillaris*, *Alopecurus pratensis*, *Anthoxanthum odoratum*, *Arrhenatherum elatius*, *Bromus erectus*, *Dactylis glomerata*, *Festuca rubra*, *Holcus lanatus* y *Trisetum flavascens*, todas de la familia Poaceae) de estas dos especies siempre era menor cuando estaban siendo parasitados que cuando no lo estaban. Además, observaron

que las plantas parásitas disminuyeron la capacidad de sus hospederos para tomar agua y nutrientes del suelo.

Matthies (1995) reportó que las especies hemiparásitas de raíz *Rhinanthus serotinus* y *Odontites rubra* (ambas Orobanchaceae) disminuían el crecimiento de *Medicago sativa* (hospedero de la familia Fabaceae); sin embargo, el efecto de *R. serotinus* sobre el crecimiento de *M. sativa* era mayor que el de *O. rubra*, es decir, el crecimiento de *M. sativa* disminuía más en presencia de la primera especie. Este autor también observó que la biomasa de *M. sativa* fue siempre menor cuando era parasitada por *R. serotinus* o por *O. rubra* que cuando competía por recursos con otro individuo de su misma especie. Además registró que, en presencia de parásitos, la disminución de biomasa de las raíces de *M. sativa* siempre fue mayor que la del tejido aéreo.

De igual manera, las especies hospederas tienen un efecto sobre las parásitas, observable en que los individuos de plantas tanto hemi como holoparásitas tienen un mayor crecimiento, así como un incremento en su biomasa y en el número de descendientes, cuando hay una gran abundancia y productividad de los hospederos, en comparación con los individuos parásitos que cuentan con poca disponibilidad de hospederos o cuando los hospederos son poco productivos (Matthies, 1997; Press y Phoenix, 2005). Matthies (1995) demostró que el crecimiento de una especie hemiparásita facultativa, *Rhinanthus serotinus*, fue mayor en presencia de su hospedero (*Medicago sativa*) que cuando estaba sola. Por su parte, Marquardt y Pennings (2011) observaron que *Cuscuta indecora* (Convolvulaceae) presentó un incremento en su biomasa final cuando había una mayor abundancia relativa de su hospedero *Iva frutescens* (Asteraceae).

La productividad del sistema en el que se encuentran también tiene un efecto importante sobre las plantas parásitas, debido a que influye en la abundancia de hospederos presentes. Cuando la productividad es baja, la abundancia de hospederos también es reducida y las especies parásitas no pueden prosperar (Smith, 2000; Fibich *et al.*, 2010). Las especies hemiparásitas de raíz no sólo interactúan con sus hospederos a través del parasitismo pues, por ejemplo, se ha observado que también compiten con ellos por recursos como la luz (Matthies, 1995; Fibich *et al.*, 2010).

No todas las especies vegetales son hospederos potenciales para las plantas hemiparásitas y holoparásitas. Se ha reportado, por ejemplo, que ciertas especies herbáceas

producen barreras físicoquímicas para evitar que la parásita *Rhinanthus minor* extraiga las sales y minerales de su sistema vascular. Por el contrario, este tipo de defensas no se encuentran en grupos como el de las gramíneas, lo que permite que *R. minor* pueda parasitarlas (Cameron y Seel, 2007; Cameron *et al.*, 2009). Las familias de plantas vasculares que son preferidas por las parásitas y que más frecuentemente representan hospederos potenciales son las Poaceae, Rosaceae, Fabaceae, Labiatae, Asteraceae y Cyperaceae (Weber, 1976; Pennings y Simpson, 2008).

Las distintas especies de plantas que fungen como hospederas tienen diferentes efectos en las plantas parásitas y se ha observado que los patrones de asignación en éstas pueden ser afectados por la identidad del hospedero (Pennings y Callaway, 2002). Se ha reportado, por ejemplo, que las especies parásitas *Triphysoria pusilla* y *T. eriantla* producen una mayor cantidad de frutos al parasitar a cualquier miembro de la familia Poaceae que cuando parasitan a *Lupinus nanus* (Fabaceae) o a *Hypochaeris glabra* (Asteraceae). Sin embargo, los hospederos *L. nanus* y *H. glabra* sí tienen un efecto positivo en ambas especies de *Triphysaria*, cuyo crecimiento es mayor en comparación al que muestran cuando crecen solas (Marvier, 1998).

3.2. Efectos de las plantas parásitas en las comunidades vegetales

El parasitismo, al igual que otras interacciones, puede cambiar la estructura de algunas poblaciones y de la comunidad en la que se encuentran, así como influir en su productividad (Begon *et al.*, 2006; Cameron *et al.*, 2005; Cameron *et al.*, 2009). Se ha propuesto que las plantas holo y hemiparásitas en una comunidad incrementan la diversidad del sitio en el que se encuentran, debido a que al parasitar a la especie dominante liberan a las demás especies de la competencia (Marvier, 1998; Hudson y Greeman, 1998; Joshi *et al.*, 2000; Hautier *et al.*, 2010), lo que puede traducirse en una mayor riqueza. Marvier (1998) mostró que la abundancia de *Hypochaeris glabra* (Asteraceae) incrementó cuando las dos gramíneas dominantes eran parasitadas por las plantas hemiparásitas (*Triphysoria pusilla* y *T. eriantla*).

Pennings y Callaway (1996) observaron que, en una marisma de California, E. U.

A., *Cuscuta salina* (Convolvulaceae) disminuyó la densidad de *Salicornia virginica* (Amaranthaceae) (especie dominante) y permitió el establecimiento de especies raras como *Limonium californicum* (Plumbaginaceae) y *Frankenia salina* (Frankeniaceae), lo que incrementó la diversidad en el lugar. Sin embargo, cuando *C. salina* infestó a *Jaumea carnosa* (Asteraceae) que es una especie no dominante, la diversidad del sitio se redujo. También, en un estudio realizado un año después por los mismo autores, se encontró que *C. salina* favoreció el incremento del número de individuos de *Arthronchemum* al parasitar a *S. virginica* (Callaway y Pennings, 1997).

Otro caso en el que la presencia de una especie parásita tuvo efectos en la comunidad es el reportado por Gibson y Watkinson (1992), quienes observaron que en tres de los cuatro sitios en los que se retiró a *Rhinanthus minor* la diversidad incrementó, mientras que en el cuarto disminuyó. Lo reportado por estos autores sugiere que *R. minor* prefirió hospederos que eran poco dominantes y competitivos, por lo que concluyeron que *R. minor* tiene un papel importante en la estructura de la comunidad. Dado que los efectos de las plantas parásitas llegan a ser muy sustantivos, suelen ser consideradas como especies clave para la comunidad (Press y Phoenix, 2005).

3.3. El hemiparasitismo en el género *Castilleja*

Existen varios estudios que describen el hemiparasitismo de algunas especies del género *Castilleja* (por ejemplo, Malcom, 1964; Douglas, 1973). También se han realizado estudios que muestran las ventajas que obtienen las especies de este género al parasitar a otra planta. Matthies (1997) reportó los beneficios de la presencia de un hospedero en dos especies de *Castilleja*. Este autor observó que la biomasa y la supervivencia de *Castilleja integra* incrementaron al estar parasitando otra planta, mientras que en ausencia de un hospedero la mortalidad incrementó y la biomasa disminuyó. En *Castilleja chromosa* este mismo autor vio que aun cuando esta especie puede crecer sin parasitar a otra planta, el crecimiento era mayor en presencia de un hospedero, y además registró que la floración se relacionaba con el tamaño (individuos mayores a 40 cm florecían), de modo que la presencia de un hospedero influyó, indirectamente, en una mayor floración en *C. chromosa*. Cabe señalar que en este estudio no se utilizaron herramientas demo-

gráficas para evaluar los efectos del hospedero sobre la supervivencia, crecimiento y la reproducción (floración) de ambas especies parásitas.

Otra de las ventajas del parasitismo de las especies del género *Castilleja* es la defensa contra la herbivoría cuando adquieren de su hospedero metabolitos secundarios que funcionan como defensa contra los herbívoros, como se ha observado en *Castilleja indiva* (Adler, 2000). En esta especie se redujeron la herbivoría y la florivoría por larvas de insectos que la depredan gracias a la absorción de los alcaloides de su hospedero *Lupinus albus* (Fabaceae). Como sería de esperarse, la reducción del daño de las partes florales de *C. indiva* incrementó su adecuación, debido a que hubo una mayor polinización por parte de los colibríes (Adler, 2000; Press y Phoenix, 2005).

El género *Castilleja* puede parasitar una gran gama de especies de muchas familias diferentes, por lo que las especies de este género son consideradas como generalistas (Heckard, 1962; Press y Phoenix, 2005). Sin embargo, se ha reportado que las especies de *Castilleja* parasitan con mayor frecuencia a las especies de la familia Leguminosae, debido a que la absorción de nitrógeno por parte del hospedero es importante para el crecimiento de especies hemiparásitas, y las leguminosas son ricas en este elemento (Matthies, 1997). También se ha observado que las especies de *Castilleja* pueden formar haustorios adjuntos a las raíces de otras plantas de la misma especie (autoparasitismo), aunque obtienen beneficios en menor grado que cuando están parasitando a otra especie (Heckard, 1962).

Específicamente para *Castilleja tenuiflora* sólo existen dos estudios relacionados con su hemiparasitismo. Se ha reportado que *Lupinus montanus* (Fabaceae) puede ser un hospedero potencial, debido a que se ha observado que crece asociada a dicha especie en el Parque Nacional Popocatepetl-Iztaccihuatl (Montes-Hernández, 2012). Montes-Hernández *et al.* (2015) identificaron otros hospederos potenciales de *C. tenuiflora* en el parque recién mencionado, que son *Baccharis conferta* (Asteraceae), *Abies religiosa* (Pinaceae), *Bidens triplinervia* (Asteraceae) y *Trisetum spicatum* (Poaceae). También reportaron que los haustorios de *C. tenuiflora* presentan únicamente xilema y que pueden formarse en ausencia de un hospedero.

3.4. Dinámica poblacional

Al analizar los parámetros demográficos de una población se pueden conocer las probabilidades de supervivencia, de muerte, de crecimiento y de fecundidad (Begon *et al.*, 1996; Caswell, 2001, Gotelli, 2008). La dinámica poblacional de las plantas está influenciada por factores demográficos, como el número de descendientes (semillas viables producidas y plántulas que se establecen), así como por factores bióticos, como las interacciones con otras especies, y abióticos, como las variaciones en el clima (Lemos *et al.*, 2005). En el caso de las plantas parásitas la disponibilidad de hospederos puede llegar a ser un factor determinante en la dinámica de sus poblaciones (Fibich *et al.*, 2010). Para conocer cómo es el comportamiento de una población de una planta parásita a través del tiempo es necesario conocer las tasas de natalidad, de mortalidad, de emigración y de inmigración, las cuales determinan el número de individuos que hay en la población en cierto momento.

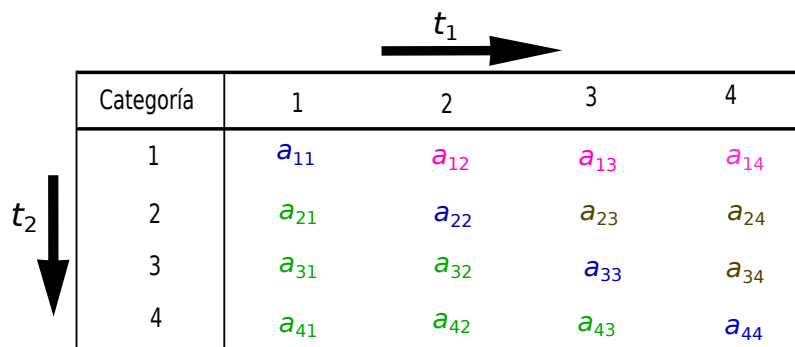
Como con cualquiera otra, una población de plantas hemi u holoparásitas puede ser conceptualizada como una población estructurada, debido a que las probabilidades de reproducción y de muerte dependen del tamaño o del estadio de desarrollo de los individuos, lo que permite clasificarlos en categorías de distintos tipos. La edad en las plantas no está directamente relacionada con el tamaño o el estadio de desarrollo, por lo que no se considera como un criterio para categorizar a los individuos de poblaciones vegetales (Silvertown, 1982; Silvertown *et al.*, 1993). Una forma de estudiar y analizar el comportamiento de una población estructurada es a través de modelos matriciales, los cuales permiten, con base en las probabilidades de transición de los individuos de una categoría (de tamaño, estadio o edad) a otras, en un intervalo finito de tiempo, conocer cuál será el comportamiento de una población en el tiempo, entre otros posibles análisis (Silvertown, 1982; Caswell, 2001; Kot, 2001).

En los modelos matriciales el número de individuos que tiene cada categoría se representa en un vector $\mathbf{n}(t)$ y la probabilidad de transición que tienen los individuos de cada categoría se representa en las celdas de una *matriz de transición* (o *matriz de probabilidad*) \mathbf{A} , en la que cada celda indica la probabilidad de transición de una categoría en un intervalo de tiempo determinado (Silvertown, 1982). Las matrices pueden construirse considerando categorías de edad (matriz de Leslie) o de otros parámetros como el ta-

maño o el estadio de desarrollo (matriz de Lefkovith). En el primer caso, los valores de la diagonal son siempre cero, porque ningún individuo puede permanecer en una misma edad dado que la unidad de tiempo para clasificar a los individuos por edades debe de ser la misma que la unidad de tiempo para proyectar el crecimiento poblacional (Silvertown, 1993; Caswel, 2001; Lemos *et al.*, 2005).

Para poblaciones de plantas, el tipo de matriz que se suele utilizar es la de Lefkovitch, debido a que la población no se clasifica por edades, sino por etapas (estadios de desarrollo) o clases de tamaño (Caswell, 2001).

Generalmente, sin contar la posición a_{11} de la matriz, en el primer renglón de las matrices de transición se representa la fecundidad por clase de edad o etapa. La diagonal de la matriz de transición corresponde a la permanencia en la misma categoría ($a_{i=j}$), es decir, a los individuos que sobrevivieron en la misma condición en la que estaban inicialmente. Las celdas que se localizan por debajo de la diagonal representan al crecimiento de los individuos (la transición de una categoría a otra de mayor tamaño, o de un estadio a otro más avanzado, $a_{i>j}$) y las entradas por arriba de la diagonal corresponden a la retrogresión ($a_{i<j}$), por ejemplo, a la pérdida de tamaño o peso, o bien a la clonación (f), la cual no es una probabilidad de transición, sino la fecundidad en unidades de individuos nacidos per cápita (Figura 3.1) (Caswell, 2001; Kot, 2001).



		$t_1 \rightarrow$			
	Categoría	1	2	3	4
$t_2 \downarrow$	1	a_{11}	a_{12}	a_{13}	a_{14}
	2	a_{21}	a_{22}	a_{23}	a_{24}
	3	a_{31}	a_{32}	a_{33}	a_{34}
	4	a_{41}	a_{42}	a_{43}	a_{44}

Figura 3.1: Estructura de una matriz de Lefkovitch. Azul= permanencia en la misma categoría; rosa= fecundidad; café= retrogresión y verde= paso a categorías posteriores, como en el caso del crecimiento o de la maduración.

Los modelos matriciales se usan para estimar la tasa de crecimiento (λ), el valor reproductivo por categoría (\mathbf{v}) y la estructura estable de categorías (\mathbf{w}) de una población. Una forma de obtenerlos es por el método de potencias o iteración (Caswell, 2001). El método consiste en multiplicar el vector $\mathbf{n}(t)$ por la matriz de transición \mathbf{A} para obtener un

nuevo vector que representa el número de individuos en cada categoría en la siguiente unidad de tiempo (Ecuación 3.1). Al iterar este proceso varias veces, la proporción de cada categoría se vuelve constante, y se puede obtener el eigenvector derecho, es decir, la estructura estable de categorías (por ejemplo, de edad, tamaños o estadios) (\mathbf{w}) de la matriz de transición. El valor reproductivo (\mathbf{v}), que corresponde al eigenvector izquierdo de la matriz \mathbf{A} , se obtiene anotando el vector $\mathbf{n}(t)$ como un vector renglón y multiplicándolo por la matriz \mathbf{A} , pero del lado izquierdo, hasta que, al igual que la estructura estable de categorías, se alcanza un estado estable (Silvertown, 1982; Caswell, 2001).

$$\mathbf{n}_{t+1} = \mathbf{A}\mathbf{n}_t \quad (3.1)$$

donde:

\mathbf{n}_{t+1} = número de individuos en el tiempo $t + 1$

\mathbf{n}_t = número de individuos en el tiempo t

\mathbf{A} = la matriz de proyección de la población (Caswell, 2001).

La tasa finita de crecimiento (λ), el cual es un parámetro adimensional, es decir, no tiene unidades, explica el crecimiento poblacional en términos de porcentaje o de proporción en un intervalo definido (finito) de tiempo. Para obtener la tasa finita de crecimiento se utiliza la Ecuación 3.2 (Caswell, 2001):

$$\lambda = N_{t+1}/N_t \quad (3.2)$$

donde:

λ = tasa finita de crecimiento

N_t = tamaño de la población al tiempo t

N_{t+1} = tamaño de la población en el tiempo $t + 1$.

Cuando $\lambda > 1$ la población analizada crece, mientras que si $\lambda = 1$ la población está estable y, finalmente, si $\lambda < 1$ la población decrece. En los modelos matriciales el parámetro

λ corresponde al máximo eigenvalor de la matriz de transición (Caswell, 2001).

En los estudios de poblaciones a partir de los modelos matriciales también se utilizan los análisis prospectivos de perturbación (sensibilidad y elasticidad), los cuales permiten identificar qué procesos son los que influyen en el crecimiento de la población. La sensibilidad permite reconocer qué transiciones tienen un impacto absoluto a λ , mientras que la elasticidad evalúa la contribución relativa de cada transición al crecimiento de la población. La elasticidad, al tener un carácter relativo, permite comparar diferentes poblaciones de la misma especie, así como de especies diferentes (de Kroon *et al.*, 1986; Silvertown *et al.*, 1993; Caswell, 2001; Lemos *et al.*, 2005).

La dinámica población de *Castilleja tenuiflora*, hasta el momento, sólo se ha analizado en una población dentro del matorral perturbado del PECM. Dicha población presentó una tasa finita de crecimiento mayor a uno ($\lambda = 1.27$), lo que indicó que la población estaba creciendo al rededor de 27 % anualmente, además, se observó que el crecimiento de los individuos fue el proceso que tuvo una mayor contribución relativa a λ . También, se reportó que la asignación de biomasa a las distintas partes de *C. tenuiflora* en este sitio fue mayor a la parte aérea que a la subterránea (Granados-Hernández, 2015). Sin embargo, no se ha reportado el efecto de la presencia y ausencia de los hospederos sobre la dinámica poblacional de esta especie.

CAPÍTULO 4

MÉTODOS

4.1. Sitio de estudio

El Parque Ecológico de la Ciudad de México (PECM) es un Área Natural Protegida que se encuentra en la delegación Tlalpan de la Ciudad de México (Figura 4.1), en la parte media de la Sierra del Ajusco, y forma parte del área conocida como Suelo de Conservación del antes llamado Distrito Federal (Pisanty *et al.*, 2009; Mendoza-Hernández *et al.*, 2013). Se ubica entre los 19°15' 32" N y 99°12' 19" O, y a una altitud entre 2400 y 2900 m.s.n.m. Cuenta con una superficie de 727 ha y es parte del Pedregal del Xitle (Cano-Santana *et al.*, 2006; SEMARNAT, 2012).

En el PECM la temperatura media anual es de 15.6°C, la precipitación total anual es de 717 a 918 mm y el clima es templado sub-húmedo con lluvias en verano (Bonfil *et al.*, 2000; Mendoza-Hernández *et al.*, 2013). Las temperaturas más altas en el parque se registran entre marzo y abril (época de secas), mientras que en los meses de noviembre a enero se dan las temperaturas más bajas (invierno, época de nortes). La precipitación se concentra en verano, pero se extiende de mayo a finales de octubre, periodo denominado época de lluvias. Sin embargo, es común que haya algunas precipitaciones invernales (Figura 4.2) (Martínez-Romero, 1997; Mendoza-Hernández *et al.*, 2013).

El sustrato del PECM está compuesto por tres tipos de suelo: andosoles, litosoles y feozems. Los andosoles son suelos que se forman de vidrios volcánicos y de ceniza y son los más abundantes en el parque (57.66 %). Los litosoles son suelos muy someros y pedregosos, y representan casi el 30 % del sustrato del PECM. Finalmente, los feozems

son suelos que presentan una capa superficial rica en materia orgánica y nutrientes y son los menos abundantes en este lugar (12.61 %). Dada la predominancia de andosoles y litosoles, la mayor parte del sustrato en el PECM es pobre en materia orgánica y ligeramente ácido (Soberón *et al.*, 1991).



Figura 4.1: Ubicación del Parque Ecológico de la Ciudad de México (PECM, flecha blanca) y otras Áreas Naturales Protegidas (en colores) dentro de la Ciudad de México. Modificado de SEMARNAT (2012).

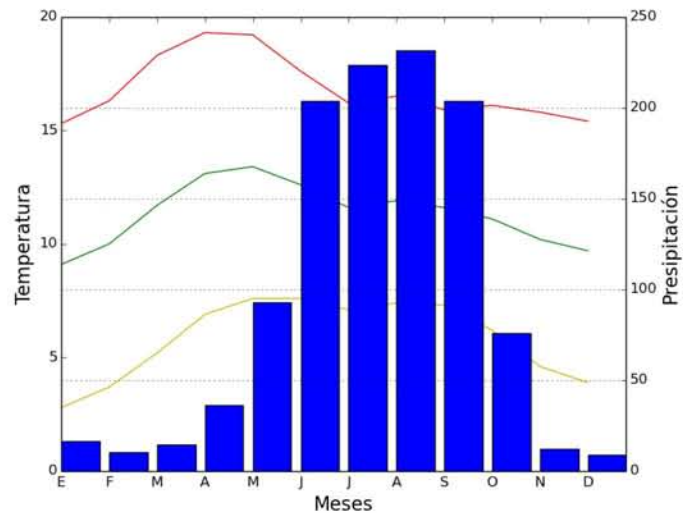


Figura 4.2: Climograma de la zona de estudio realizado a partir de los datos de la estación meteorológica Ajusco (1951 – 2010). La precipitación total mensual (mm) se representa con barras, mientras que los promedios mensuales de las temperaturas máximas en línea roja, las medias en línea amarilla y las mínimas en línea verde.

En la década de 1980, las 727 ha que ahora forman el PECM fueron sometidas a una serie de disturbios ocasionados por la construcción de un fraccionamiento de clase alta y por un asentamiento urbano irregular de precaristas. La vegetación fue removida

y la roca basáltica donde se desarrolla el matorral xerófilo fue extraída para usarla como material de construcción, lo que provocó la pérdida de gran parte del matorral xerófilo y los remanentes quedaron afectados con distintos grados de perturbación. Debido a que el PECM es importante por los distintos servicios ecosistémicos que brinda a la ciudad como, por ejemplo, la recarga de los acuíferos de la Cuenca de México y la regulación del clima local, en 1989 se decretó área natural protegida (Pisanty *et al.*, 2009).

Las comunidades vegetales que se encuentran en el PECM son bosque de encino (*Quercus* spp.), de pino-encino (*Pinus-Quercus*) y de abetos (*Abies* spp.), además, del matorral xerófilo, tanto conservado como perturbado (Figura 4.3) (Soberón *et al.*, 1991; Bonfil *et al.*, 2001). El matorral xerófilo conservado se desarrolla en un campo de lava con suelos poco profundos y se caracteriza por presentar una vegetación densa en donde *Sedum oxypetalum*, *Agave inaequidens* y *Opuntia tomentosa* son las especies dominantes. El matorral perturbado se caracteriza por la fragmentación del suelo basáltico y una vegetación poco densa (en algunas zonas la vegetación fue totalmente eliminada), en donde *Buddleia cordata* es la especie dominante (Soberón *et al.*, 1991; Bonfil *et al.*, 1997; Mendoza-Hernández *et al.*, 2013). La zona en la que se llevó a cabo el presente estudio fue en una parte del matorral xerófilo perturbado, localizada entre los 19°15' 5" N y 99°11' 56" O y los 19°15' 8" N y 99°11' 55" O.

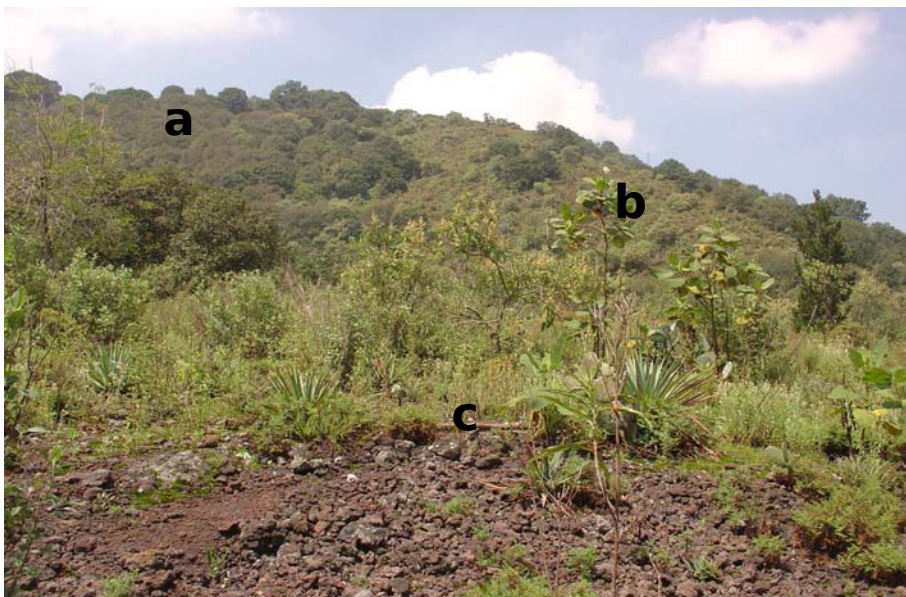


Figura 4.3: Algunas de las comunidades vegetales del Parque Ecológico de la Ciudad de México. a) bosque de *Quercus* spp., b) matorral xerófilo conservado y c) matorral xerófilo perturbado (Foto: Jorge Martínez-Villegas).

4.2. Especie de estudio

Castilleja tenuiflora Benth (Orobanchaceae) (Figura 4.4) es una planta herbácea perenne y hemiparásita facultativa de la raíz de otras plantas (Alvarado-Cárdenas, 2008). Los individuos de esta especie típicamente miden cerca de 1 m de alto, aunque pueden llegar a alcanzar mayores tamaños. Los tallos de *C. tenuiflora* son erectos y muy ramificados, con hojas sésiles, levemente auriculadas en la base y dispuestas en espiral. El ápice de la hoja es piloso-hirsuto y agudo u obtuso. Las flores están dispuestas en inflorescencias racemosas, con brácteas lanceoladas rojas o anaranjadas. Estas cuentan con un cáliz teñido de rojo o anaranjado y lóbulos dentados; la corola presenta una coloración amarilla o verde (Figura 4.4, derecha) (Rzedowski y Rzedowski, 2001). *Castilleja tenuiflora* florece durante todo el año (Rzedowski y Rzedowski, 2001; Díaz-Valenzuela y Ortiz-Pulido, 2011; Belmont-Osuna, 2014), sin embargo, los individuos no necesariamente producen flores simultáneamente (Granados-Hernández, 2015).

Castilleja tenuiflora produce semillas elipsoidales de color café de 1.8 mm de largo y la mayor producción de estas estructuras se da en el otoño (Rzedowski y Rzedowski, 2001; Granados-Hernández, 2015). Las semillas son ortodoxas y la germinación de esta especie no depende de la luz, (i.e., no son fotoblásticas) ni de la presencia de su hospedero (Belmont-Osuna, 2014).



Figura 4.4: *Castilleja tenuiflora* en el Parque Ecológico de la Ciudad de México. a) individuo en flor y b) inflorescencia, en donde se señala el estilo, el estigma, la corola y el cáliz (Foto: Luisa Granados-Hernández).

4.3. Identificación de hospederos potenciales y descripción de la comunidad

Para determinar qué especies fungen como hospederos potenciales de *Castilleja tenuiflora* dentro del matorral xerófilo perturbado del PECM, en agosto 2016 (época de lluvias) se colectaron 26 individuos al azar, con el aparato radicular completo, para medir el tamaño de sus raíces (Figura 4.5). Los individuos que se colectaron presentaban distintos números de ramas y diferentes alturas y algunos de ellos presentaban flores y/o frutos. Es importante mencionar que las raíces de varios individuos de *C. tenuiflora* colectados estaban, al menos aparentemente, unidas a las raíces de otras plantas, por lo que se consideraron como hospederos potenciales y también fueron colectados. En el laboratorio se midió la raíz más larga de cada uno de los individuos de *C. tenuiflora* colectados y así se obtuvo un promedio de la longitud de la raíz.

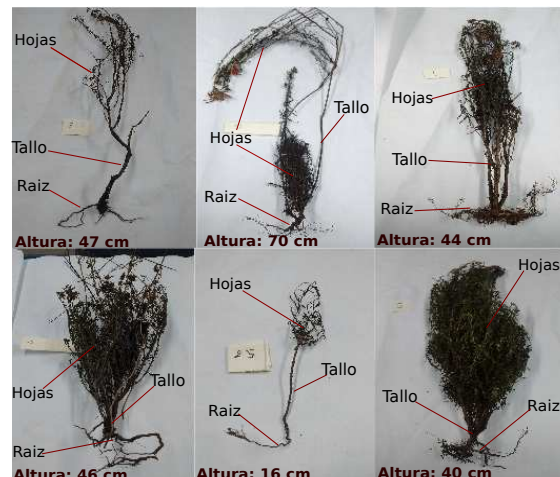


Figura 4.5: Algunos de los individuos de *Castilleja tenuiflora* colectados en el matorral xerófilo perturbado del PECM a los que se les midió la longitud de las raíces (Foto: Luisa Granados-Hernández).

Posteriormente, para describir a la comunidad en la que se encontraba *C. tenuiflora* y poder identificar si sus hospederos potenciales eran las especies más abundantes, o por el contrario, alguna especie en particular, independientemente de su abundancia, en octubre 2016, se colocaron aleatoriamente 50 cuadros de 1 x 1 m (seleccionando al azar el metro en el que se colocó el cuadro) sobre tres transectos de 50 x 2 m cada uno (con un metro de separación entre ellos y orientación de norte a sur), colocados en una zona del matorral xerófilo perturbado. Se eligió esta fecha porque corresponde a la máxima ri-

queza en el matorral xerófilo del PECM (Alcantar y Pisanty, datos no publicados). En cada uno de los cuadros se midió la cobertura de todas las plantas presentes y se obtuvo su frecuencia. Con esta información se calcularon la frecuencia relativa (Ecuación 4.1), la riqueza y la abundancia absoluta y relativa (Ecuación 4.2) de las especies identificadas en los cuadros, así como el valor de importancia (Ecuación 4.3). También se obtuvieron los índices de diversidad de Shannon-Wiener, que mide el grado de incertidumbre para predecir la especie a la que pertenece un individuo elegido al azar, y el de Simpson (también considerado un índice de dominancia), que evalúa la probabilidad de que dos organismos tomados al azar sean de la misma especie (Ecuación 4.4 y 4.5, respectivamente) (Kent, 2012; Magurran, 2013).

$$Fr = \frac{x_i}{\sum_{i=1}^s x_i} \quad (4.1)$$

en donde:

Fr = frecuencia relativa

x_i = número de ocurrencias de la especie i

$$P_i = \frac{x_i}{\sum_{i=1}^s x_i} \quad (4.2)$$

en donde:

P_i = abundancia relativa

x_i = número de individuos de la especie i

$$VI = P_i + F_r + A_r \quad (4.3)$$

en donde:

VI = Valor de importancia

P_i = abundancia relativa

F_r = frecuencia relativa

A_r = cobertura relativa

$$H = - \sum_{i=1}^s P_i \ln(P_i) \quad (4.4)$$

en donde:

H = índice de Shannon-Wiener

P_i = abundancia relativa

\ln = logaritmo natural

$$D = \sum_{i=1}^s P_i^2 \quad (4.5)$$

en donde:

D = índice de Simpson

P_i = abundancia relativa

Si el índice de Simpson (D) se aproxima a cero, se considera que la comunidad es muy diversa, y por el contrario, si es igual a uno, significa que la comunidad es poco diversa. En el caso del índice de Shannon-Wiener (H), los valores van de cero a infinito, siendo la comunidad menos diversa la que tiene el valor más cercano a cero (Kent, 2012).

Adicionalmente, con la información obtenida de los 50 cuadros, se calculó el índice de asociación para determinar si hay especies siempre junto a *C. tenuiflora*, es decir, si están asociadas a ella. Para ello se utilizó la Ecuación 4.6 (Kent, 2012).

$$S_{A,B} = \frac{a}{a + b + c} \quad (4.6)$$

en donde:

$S_{A,B}$ = índice de asociación entre la especie A y la especie B

a = especie A y especie B están presentes

b = especie A ausente y especie B presente

c = especie A presente y especie B ausente

Cuando el valor de $S_{A,B}$ es igual a uno, significa que hay una asociación total entre la especie A y la especie B, mientras que si el valor de $S_{A,B}$ es igual a cero no hay asociación entre las dos especies. Posteriormente se realizó una prueba de χ^2 para conocer si la asociación entre *C. tenuiflora* y las otras especies identificadas en la zona de estudio se debe al azar o no (Mandujano *et al.*, 1998). Para esta prueba se utilizaron las coberturas relativas de todas las especies, así como la frecuencia de *C. tenuiflora* en los 50 cuadros (Ecuación 4.7 y 4.8).

$$\chi^2 = \frac{e}{(x_p - e)^2} \quad (4.7)$$

donde:

χ^2 = prueba de chi cuadrada

e = valor esperado

x_p = número de cuadros que comparte la planta parásita con la especie hospedera

$$e = \frac{(A_{rs})(F_{at})}{A_{rt}} \quad (4.8)$$

donde:

e = valor esperado

A_{rs} = área relativa de la especie hospedera

F_{at} = frecuencia absoluta de la parásita

A_{rt} = área relativa de todas las especies

4.4. Efecto del hospedero sobre la supervivencia y el crecimiento de *Castilleja tenuiflora*

A fin de conocer la supervivencia y el crecimiento de *Castilleja tenuiflora* en presencia y en ausencia de un hospedero potencial dentro del matorral xerófilo perturbado del PECM, a finales de abril y principios de mayo de 2016 se marcaron todos los individuos de *C. tenuiflora* presentes a lo largo de dos transectos, de 50 x 2 m cada uno, que fueron

colocados en la zona del matorral xerófilo perturbado donde se realizó la descripción de la comunidad. El total de individuos marcados fue de 250. Se tiene reportado que los hospederos de una planta parásita (*Rhinanthus minor*) se localizaban en un radio de 10 cm, distancia que correspondía a la longitud de las raíces de *R. minor* (Gibson y Watkinson, 1992). Con base en los datos obtenidos del tamaño de la raíz de *C. tenuiflora*, se colocaron círculos de 30 cm de radio alrededor de los individuos ya marcados para poder identificar cuáles tenían un hospedero potencial y cuáles no. Se consideró como hospederos potenciales a los individuos de la misma especie o de diferente que también estaban dentro de los círculos.

Mensualmente, a partir de junio 2016 y hasta agosto 2017, se dio seguimiento al estado de todos los individuos marcados en los transectos así como al de los hospederos potenciales. La altura de los individuos de *C. tenuiflora* que presentaron el tejido aéreo verde se midió (en cm) desde el suelo hasta la rama más alta. También se midió la cobertura (en cm²), aproximando su forma a la de una elipse (Ecuación 4.9), por lo que se midieron el diámetro mayor y el menor. Finalmente se cuantificó el número de ramas de primer orden (Figura 4.6), que son las que crecen a partir de la parte subterránea que se reconocían fácilmente porque se encontraban al ras del suelo (Figura 4.7). Cuando un individuo de *C. tenuiflora* presentaba el tejido aéreo seco sólo se registraba su estado.

$$a = (\pi)(r)(s) \quad (4.9)$$

donde:

a = área de una elipse

r = semieje mayor

s = semieje menor

Con los datos obtenidos se construyeron el diagrama de ciclo de vida y las curvas de supervivencia para toda la población, así como para los individuos dentro de la población con hospederos potenciales y para los que aparentemente estaban sin hospederos. Se realizó una prueba de Wilcoxon, utilizando el programa JMP (versión 13), para ver si había diferencias significativas entre la supervivencia de los individuos que crecían con y sin hospederos potenciales. Se eligió esta prueba debido a que fue el modelo estadístico con



Figura 4.6: Individuos de *Castilleja tenuiflora* en el matorral xerófilo perturbado del Parque Ecológico de la Ciudad de México con distintos números de ramas de primer orden. a) Individuo con más de 15 ramas y b) individuo con dos ramas.

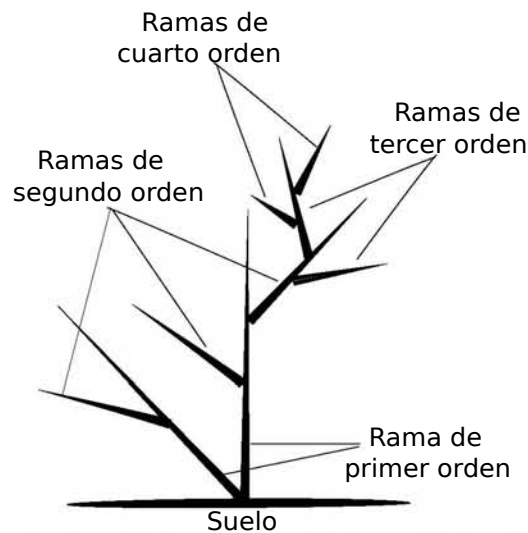


Figura 4.7: Esquema del patrón de ramificación de *Castilleja tenuiflora*.

el valor más bajo de AIC (criterio de información Akaike, el cual permite medir la calidad de un modelo estadístico). También se calculó el crecimiento promedio de los individuos con y sin hospederos potenciales en cada uno de los meses muestreados. Debido a que los datos de crecimiento (altura) son continuos, se realizó un análisis de varianza con el programa R para conocer si había diferencias significativas entre el crecimiento de los individuos con y sin hospederos potenciales.

Para describir la dinámica de la población y la de los individuos con y sin hospederos potenciales, se reconocieron seis categorías (Tabla 4.2), cinco de ellas con base en la información obtenida en junio 2016 para la altura, la presencia o ausencia de inflorescencias, y la condición del tejido aéreo (si se encontraba seco o verde). La categoría de

semillas se obtuvo a partir del porcentaje de germinación obtenido en condiciones naturales y controladas en 2014. Para ello se utilizaron 4750 semillas de la especie de estudio que se colectaron en 2013. Para el porcentaje de germinación en condiciones naturales se colocaron las semillas en 95 unidades experimentales, cada una de ellas con 50 semillas, en la zona de trabajo y mensualmente se revisó el número de semillas que germinaron. Las semillas que no germinaron en condiciones naturales fueron recuperadas y colocadas en cámaras de ambientes controlados simultáneamente con semillas almacenadas en el laboratorio que fungieron como *controles* (fotoperiodo 12/12, temperatura de 25°- 35°C) (Granados-Hernández, 2015).

Tabla 4.1: Categorías de estado y tamaño de *Castilleja tenuiflora* utilizadas para la construcción de la matriz de transición de Lefkovitch.

Categoría	Características
S	Semillas que germinaron en cámaras de ambientes controlados
1	Plántulas en unidades experimentales e individuos con altura de 1 a 20.9 cm
2	Individuos con altura de 21 a 35.9 cm
3	Individuos con altura 36 a 49.9 cm
4	Individuos con altura igual o mayor de 50 cm
5	Individuos con tejido aéreo seco

Posteriormente, utilizando las categorías previamente establecidas, se construyeron matrices de Lefkovitch en función de las tasas vitales para toda la muestra, para los individuos con hospederos potenciales y para los individuos dentro de la muestra que crecían aparentemente solos (sin hospederos potenciales). Además, a fin de explicar el comportamiento de la muestra dependiendo de las épocas reconocidas en el PECM, también se construyeron las matrices estacionales en función de la época de lluvias (junio-octubre 2016 y abril-agosto 2017) y de la de secas (octubre 2016-abril 2017), i.e., se construyeron las siguientes nueve matrices:

- Época de lluvias 2016 para toda la muestra (GLL16).
- Época de secas 2016 para toda la muestra (GS16).
- Época de lluvias 2017 para toda la muestra (GLL17).
- Época de lluvias 2016 para los individuos con hospederos potenciales (HLL16).
- Época de secas 2016 para los individuos con hospederos potenciales (HS16).

- Época de lluvias 2017 para los individuos con hospederos potenciales (HLL17).
- Época de lluvias 2016 para los individuos sin hospederos potenciales (NHLL16).
- Época de secas 2016 para los individuos sin hospederos potenciales (NHS16).
- Época de lluvias 2017 para los individuos sin hospederos potenciales (NHLL17).

Las matrices en función de las tasas vitales consideran la supervivencia, el crecimiento y la reproducción para obtener cada una de las entradas de la matriz, en lugar de las probabilidades de transición (Caswell, 1993; Caswell, 2001) (Tabla 4.2). La construcción de cada una de las matrices estacionales previamente mencionadas se realizó promediando los procesos (supervivencia, crecimiento, retrogresión y fecundidad) observados en los meses correspondientes a cada una de las época reconocidas para el presente estudio y para cada grupo. La transición de las semillas a la categoría 1 se obtuvo considerando los datos de germinación en campo obtenidos durante el 2014, es decir, a partir del número de plántulas observadas en las unidades experimentales, ya que fue imposible reconocerlas en el sitio de estudio (Granados-Hernández, 2015) y al reclutamiento de los nuevos individuos identificados en la zona de trabajo. El renglón de fecundidad para cada matriz se obtuvo como se muestra en la Ecuación 4.10 (Caswell, 2001; Raventós *et al.*, 2015).

Tabla 4.2: Construcción de la matriz de transición de Lefkovitch en función de las tasas vitales. σ = supervivencia, γ = crecimiento, ϱ =retrogresión y f = fecundidad.

	1	2	3	4	5	6
1	$\sigma_1(1 - \gamma_{21})$	$\sigma_2\varrho_{12}$	σ_3f_3	σ_4f_4	σ_5f_5	σ_6f_6
2	$\sigma_1\gamma_{21}$	$\sigma_2(1 - \gamma_{32} - \varrho_{12})$	$\sigma_3\varrho_{23}$	$\sigma_4\varrho_{24}$	$\sigma_4\varrho_{25}$	$\sigma_4\varrho_{26}$
3	$\sigma_1\gamma_{31}$	$\sigma_2\gamma_{32}$	$\sigma_3(1 - \gamma_{43} - \varrho_{23})$	$\sigma_4\varrho_{34}$	$\sigma_4\varrho_{35}$	$\sigma_4\varrho_{36}$
4	$\sigma_1\gamma_{41}$	$\sigma_2\gamma_{42}$	$\sigma_3\gamma_{43}$	$\sigma_4(1 - \gamma_{54} - \varrho_{34})$	$\sigma_4\varrho_{45}$	$\sigma_4\varrho_{46}$
5	$\sigma_1\gamma_{51}$	$\sigma_2\gamma_{52}$	$\sigma_3\gamma_{53}$	$\sigma_4\gamma_{54}$	$\sigma_4(1 - \gamma_{65} - \varrho_{45})$	$\sigma_4\varrho_{56}$
6	$\sigma_1\gamma_{61}$	$\sigma_2\gamma_{62}$	$\sigma_3\gamma_{63}$	$\sigma_4\gamma_{64}$	$\sigma_5\gamma_{65}$	$\sigma_6(1 - \varrho_{56})$

$$f = \frac{SF \cdot FC \cdot VS \cdot PG}{n} \quad (4.10)$$

donde:

f = fecundidad

SF = promedio de semillas por fruto

FC = total de frutos en cada categoría

VS = viabilidad de las semillas

PG = porcentaje de germinación

n = total de individuos en cada categoría

La viabilidad de las semillas de *C. tenuiflora* se obtuvo a partir de la revisión de una muestra de 100 semillas con rayos X (Ultrafocus Digital Radiography System, Tucson, AZ, USA), mientras que el porcentaje de germinación se obtuvo con los datos de germinación en condiciones naturales y de los provenientes de las semillas recuperadas y control que germinaron en las cámaras de ambientes controlados obtenidos en Granados-Hernández (2015).

A cada matriz se le calculó la tasa finita de crecimiento (λ), el valor reproductivo (\mathbf{v}) y la estructura estable de la población (\mathbf{w}) utilizando el programa MATLAB (versión 8.5). La tasa finita de crecimiento corresponde al máximo eigenvalor de una matriz, mientras que \mathbf{v} y \mathbf{w} corresponden a los eigenvectores izquierdo y derecho, respectivamente, asociados al máximo eigenvalor, es decir, a λ . Para conocer el valor de λ anual de cada condición se multiplicaron sus matrices estacionales (Caswell, 2001).

También se obtuvieron las matrices de sensibilidad (Ecuación 4.11) y de elasticidad (Ecuación 4.12) de las matrices a_{ij} . Además, se obtuvieron las sensibilidades (Ecuación 4.13) y las elasticidades (Ecuación 4.14) en función de las tasas vitales para así identificar qué efecto tienen la supervivencia, el crecimiento y la fecundidad en cada elemento de la matriz a_{ij} y cuál de estas tasas tiene un mayor impacto en λ de cada condición (Caswell, 2001). A partir de las matrices de elasticidad se construyó el triángulo demográfico para cada condición (Silvertown *et al.*, 1993) sumando los valores correspondientes al crecimiento (entradas de la subdiagonal), a la supervivencia (entradas de la diagonal y la supradiagonal) y la fecundidad (primer renglón de la matriz de elasticidad sin considerar la entrada e_{11}) de la matriz de elasticidad.

$$S_{ij} = \frac{\mathbf{v}_i \mathbf{w}_j}{\langle \mathbf{w}, \mathbf{v} \rangle} \quad (4.11)$$

donde:

S_{ij} = Sensibilidad

\mathbf{v}_i = elementos del vector izquierdo (valor reproductivo)

\mathbf{w}_j = elemento del vector derecho (estructura estable)

$\langle \mathbf{w}, \mathbf{v} \rangle = (\mathbf{w}_1)(\mathbf{v}_1) + (\mathbf{w}_2)(\mathbf{v}_2) + (\mathbf{w}_3)(\mathbf{v}_3) \dots + (\mathbf{w}_n)(\mathbf{v}_n)$

$$e_{ij} = \left(\frac{a_{ij}}{\lambda} \right) (S_{ij}) \quad (4.12)$$

donde:

e_{ij} = elasticidad

a_{ij} = entrada de la matriz **A**

λ = tasa finita de crecimiento

S_{ij} = valor de sensibilidad

$$S_{sk} = \sum_{i=1}^S \sum_{j=1}^S \frac{\partial \lambda_1}{\partial a_{ij}} \frac{\partial a_{ij}}{\partial a_{rk}} \quad (4.13)$$

donde:

S_{sk} = sensibilidad en función de las tasas vitales

$\partial \lambda_1$ = derivada parcial del máximo eigenvlor (tasa finita de crecimiento)

∂a_{ij} = derivada parcial de cada elemento de **A**

∂a_{rk} = derivada parcial de cada tasa vital

$$e_{rk} = S_{rk} \left(\frac{a_{rk}}{\lambda} \right) \quad (4.14)$$

donde:

e_{rk} = elasticidad en función de las tasas vitales

S_{rk} = sensibilidad en función de las tasas vitales

a_{rk} = tasas vitales

λ = tasa finita de crecimiento

Debido a que las condiciones del ambiente tienen efectos diferentes sobre la supervivencia y la fecundidad de los individuos de una población, se realizaron LTRE (*Life Table Response Experiment*) usando la Ecuación 4.15 (Caswell, 2001). Con este análisis se busco identificar qué contribuía, si la fecundidad o la supervivencia, a las diferencias entre los valores de λ de las tres condiciones. Para ello se compararon las tasas finitas de 1) toda la muestra y la del grupo con hospederos potenciales, 2) la de toda la muestra y la del grupo sin hospederos potenciales y 3) las de los grupos con y sin hospederos potenciales. Para este análisis se utilizaron las matrices anuales (resultado de la multiplicación de las matrices estacionales) de toda la muestra y la del grupo con hospederos potenciales como controles. Es importante mencionar que en el LTRE los coeficientes son dados analíticamente por las sensibilidades (Caswell, 2001).

$$\lambda^m \approx \lambda^r + \sum_{i,j} (a_{ij}^m - a_{ij}^r) \frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}} |_{A^t} \quad (4.15)$$

donde:

a_{ij}^r = matriz de referencia (control)

a_{ij}^m = matriz del tratamiento (con la que se va a comparar)

λ^m = tasa finita de crecimiento de la matriz a_{ij}^m

λ^r = tasa finita de crecimiento de la matriz a_{ij}^r

$\frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}}$ = sensibilidad

A^t = Matriz de contribuciones

La matriz de contribuciones se obtiene a partir de la Ecuación 4.16 (Caswell, 2001):

$$A^t = (A(m) + A(r))/2 \quad (4.16)$$

La suma corresponde al efecto de la transición a_{ij} sobre la tasa finita de crecimiento bajo una condición (o tratamiento) dado.

4.5. Efecto del hospedero sobre la reproducción de *Castilleja tenuiflora*

Para comparar la fenología reproductiva entre los grupos con y sin hospederos potenciales de *C. tenuiflora* se contaron mensualmente las estructuras reproductivas, es decir, los primordios florales (botones), las flores en pre-antesis (flores jóvenes), las flores en antesis (flores maduras), los frutos jóvenes (frutos que aún no estaban dehiscentes y presentaban una coloración verde) y los frutos maduros (frutos dehiscentes que aún contenían las semillas y presentaban coloración café) de los individuos marcados en los transectos (Figura 4.8). Con los datos obtenidos se construyó un fenograma en el que se comparó la producción de las estructuras reproductivas entre los individuos con y sin hospedero potencial, así como el porcentaje de individuos con y sin hospederos que presentaban flores y frutos. Para saber si había diferencias significativas entre el número de individuos con flores y con frutos (en ambos casos sin diferenciar entre estadios) entre las dos condiciones se utilizó un modelo lineal generalizado con distribución Poisson en el programa R, y también se utilizó una prueba de Tukey cuando se encontraban diferencias significativas.



Figura 4.8: Distintos estados de las estructuras reproductivas de *Castilleja tenuiflora*. a) primordios florales (botones), b) flores en pre-antesis (flores jóvenes), c) flores en antesis (flores maduras), d) fruto joven y e) frutos maduros.

Para conocer si la presencia de un hospedero influye en la sincronía de la floración a nivel poblacional, se calculó el índice de sincronía Z (Augspurger, 1983) para los individuos que presentaban hospedero y para los que crecían sin hospedero potencial a partir de la Ecuación 4.17.

$$Z = \sum_{i=1}^n \frac{X_i}{n} \quad (4.17)$$

donde:

Z = índice de sincronía

X_i = sincronía del individuo y sus congéneres

n = número de individuos en la población

Para calcular X_i se utilizó la siguiente ecuación (Auguspurger, 1983) (Ecuación 4.18):

$$X_i = \left(\frac{1}{n-1}\right)\left(\frac{1}{f_i}\right)\left(\sum_{j=1}^n e_{j \neq i}\right) \quad (4.18)$$

donde:

X_i = sincronía del individuo y sus congéneres

e_j = número de registros en el que los individuos i y j están en la misma fenofase

f_i = número de registros en los que el individuo i está en la fenofase considerada

Cuando Z es igual a cero, no hay sincronía entre los individuos de la población, mientras que, si el valor de Z es igual a uno, todos los individuos están en sincronía, es decir en la misma fenofase (Auguspurger, 1983).

Adicionalmente, se determinó la *fruit set* para toda la muestra y para los grupos con y sin hospederos potenciales. La producción de frutos para cada condición se obtuvo dividiendo el número de frutos jóvenes observados en cada mes entre la cantidad de flores maduras (flores en anthesis) registradas el mes anterior (Figura 4.8 c y d), Para conocer si existían diferencias significativas en el *fruit set* entre el grupo con y sin hospederos potenciales se utilizó un modelo lineal generalizado con distribución Poisson en el programa R.

4.6. Evidencias microscópicas del hemiparasitismo

La identificación de la conexión entre *Castilleja tenuiflora* y las especies que fueron identificadas como sus hospederos potenciales en campo se realizó a través del microscopio electrónico de barrido (MEB). Para ello se identificaron y se colectaron cinco individuos

de *C. tenuiflora*, uno sin hospedero potencial y cuatro que crecían cerca de uno. Los hospederos potenciales considerados fueron *Piqueria trinervia*, *Verbesina* spp., *Eupatorium glabratum* y *Cheilanthes kaulfussii*. Durante la colecta de uno de los individuos se observó que la raíz de una *Opuntia robusta*, que se localizaba a 50 cm de distancia, estaba unida a la de *C. tenuiflora* (Figura 4.9).

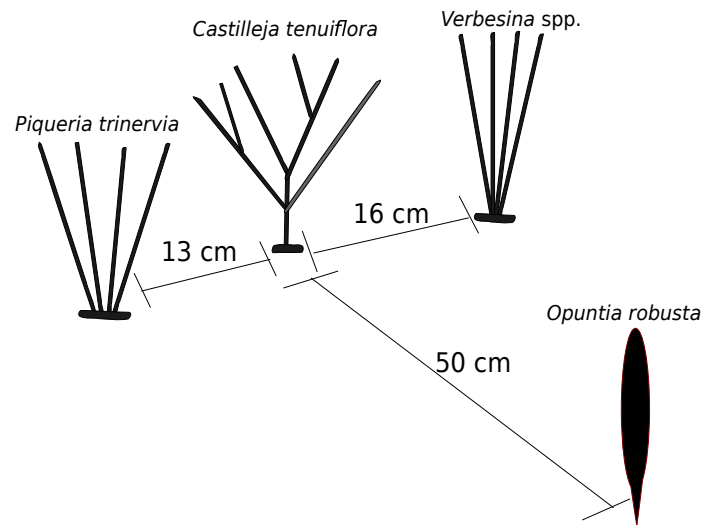


Figura 4.9: Esquema de uno de los individuos de *Castilleja tenuiflora* colectada en el matorral perturbado del Parque Ecológico de la Ciudad de México con sus hospederos potenciales y la distancia a la que se encontraban. No obstante, la distancia de la raíz de *O. robusta* estaba unida a *C. tenuiflora*

Las muestras colectadas se llevaron al laboratorio de Desarrollo de Plantas de la Facultad de Ciencias, UNAM para su estudio. Cada muestra se lavó de 4 a 5 veces con agua, descartando en cada ocasión el agua sucia. La muestra se dejó de lavar cuando el agua de desecho estuvo limpia. Una vez limpias las raíces se observaron cuidadosamente y se seleccionaron aquellos segmentos donde había alguna conexión huésped-hospedero. Se realizaron cortes en la región del tejido radicular para observar la posible conexión entre *C. tenuiflora* y sus hospederos potenciales. Las muestras se llevaron para su observación al microscopio electrónico de barrido (JSM 5310 LV JEOL) de la propia Facultad de Ciencias. Se cortaron pequeños segmentos que posteriormente se colocaron en fijador FAA (formol, ácido acético, etanol y agua, 2:1:10:7) durante 48 horas. Transcurridas 48 horas, las muestras se enjuagaron por una hora en agua y en seguida se realizaron lavados de una hora en distintas concentraciones de alcohol (30 %, 50 %, 70 %, 85 %, 96 % y 100 %). Una vez deshidratadas las muestras, se colocaron en porta-muestras para ser deshidratadas a punto crítico y posteriormente bañadas en oro para así poder observarlas en el

microscopio electrónico de barrido.

Una muestra de la raíz de *C. tenuiflora* que crecía sin hospedero potencial se incluyó en la observación para servir como control.

CAPÍTULO 5

RESULTADOS

5.1. Identificación de hospederos potenciales y descripción de la comunidad

En la colecta de agosto 2016 se registró que el tamaño promedio de las raíces de *Castilleja tenuiflora* en el matorral xerófilo del PECM fue de 18 ± 10 ($\bar{x} \pm DE$). independientemente de si tenían o no vecinos cercanos. Se observó que el 42% de los individuos colectados estaban creciendo cerca de otra planta (ocho con *Commelina* spp., dos con *Opuntia robusta*, uno con *Agave* spp. y uno con una especie no identificada). Las raíces de las plantas que crecían cerca de individuos de otra especie tuvieron una longitud de 20 ± 11 ($\bar{x} \pm DE$) cm, mientras que los individuos que crecían solos (58%) presentaron raíces de 17 ± 8 ($\bar{x} \pm DE$) cm.

Durante la época de lluvias se registró una riqueza de 36 especies en la zona del matorral xerófilo donde se encuentra *C. tenuiflora* (Apéndice A). Se observó que en esta zona y durante esta época *Piqueria trinervia* fue la especie más abundante y frecuente. Las especies que presentaron una mayor abundancia absoluta y relativa, después de *P. trinervia*, fueron *C. tenuiflora*, *Manrubio* spp. y *Penstemon roseus* (Figura 5.1). Además de *P. trinervia*, las especies más frecuentes en la zona de trabajo fueron *Cheilanthes kaulfussii*, *C. tenuiflora*, *P. roseus* y *C. bonariensis* (Figura 5.2).

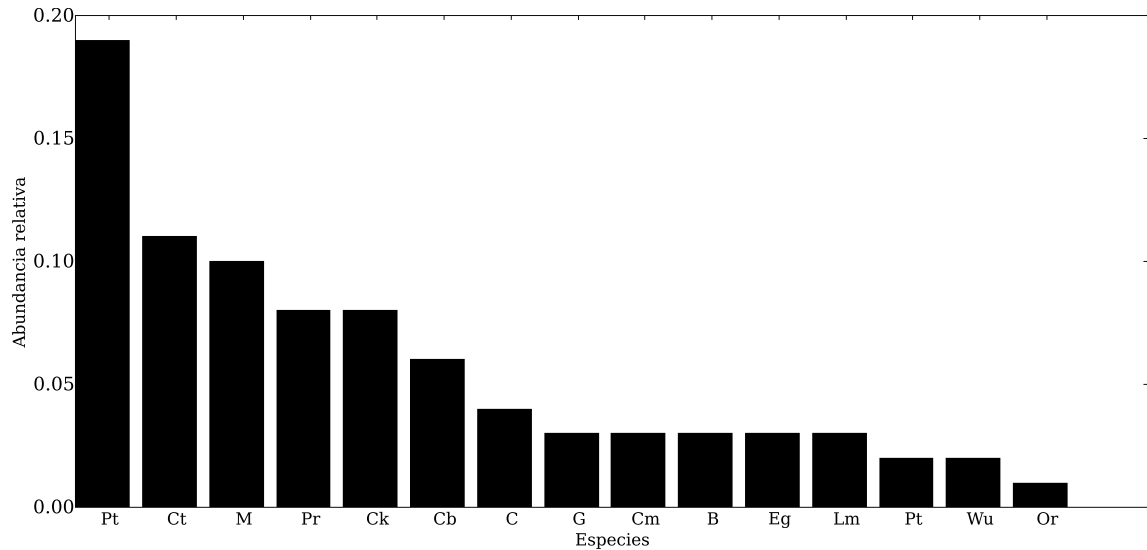


Figura 5.1: Especies con la mayor abundancia relativa observadas dentro del matorral xerófilo del Parque Ecológico de la Ciudad de México en la época de lluvias (Octubre 2017). Pt= *Piqueria trinervia*, Ct= *Castilleja tenuiflora*, M= *Manrubio* spp., Pr= *Penstemon roseus*, Ck= *Cheilanthes kaulfussii*, Cb= *Cheilanthes bonariensis*, C= *Cyperus* spp., G= *Geranio* spp., Cm= *Commelina* spp., B= *Bidens* spp., Eg= *Eupatorium glabratum*, Lm= *Loeselia mexicana*, Pt= *Pallaea ternifolia*, Wu= *Wigandia urens*, Or= *Opuntia robusta*.

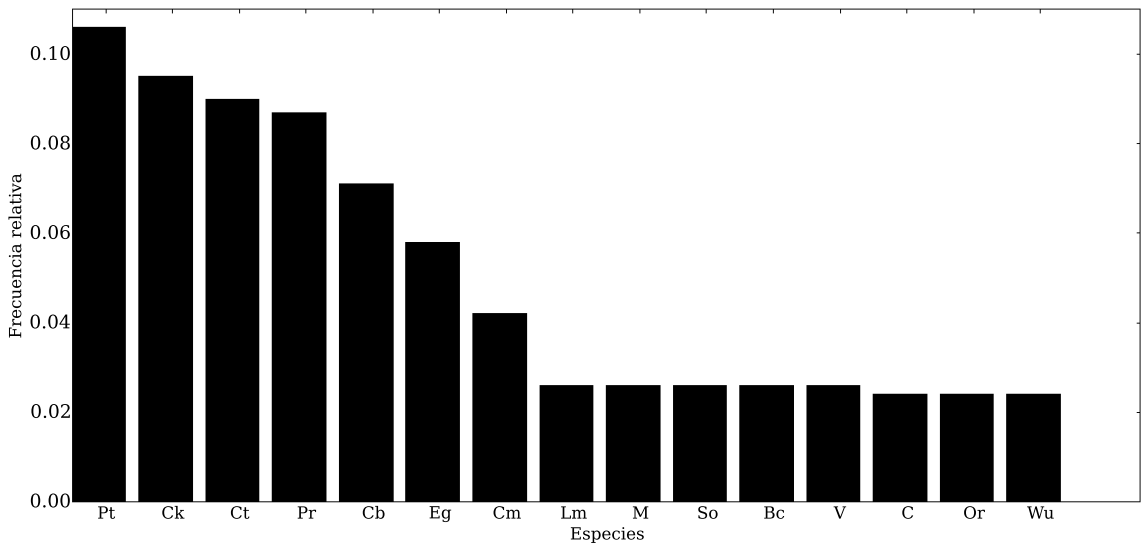


Figura 5.2: Especies con la mayor frecuencia relativa observadas dentro del matorral xerófilo del Parque Ecológico de la Ciudad de México en la época de lluvias (octubre 2017). Pt= *Piqueria trinervia*, Ck= *Cheilanthes kaulfussii*, Ct= *Castilleja tenuiflora*, Pr= *Penstemon roseus*, Cb= *Cheilanthes bonariensis*, Eg= *Eupatorium glabratum*, Cm= *Commelina* spp., Lm= *Loeselia mexicana*, M= *Manrubio* spp., So= *Sedum oxipetalum*, Bc= *Buddleja cordata*, V= *Verbesina* spp., C= *Cyperus* spp., Or= *Opuntia robusta*, Wu= *Wigandia urens*.

Las especies con los valores más altos de importancia relativa fueron *C. kaulfussii* (17.621), *C. bonariensis* (15.847) y *P. trinervia* (15.431) (Figura 5.3), mientras que *C. tenuiflora* ocupa el quinto lugar de importancia. El índice de Shanon-Wiener obtenido durante la época de lluvias fue de 2.986 y el de Simpson para la misma temporada fue

de 0.081, ambos índices indican que la zona de estudio es un sitio diverso.

Piqueria trinervia, *Penstemon roseus* y *Cheilanthes kaulfussii* fueron las especies que compartieron un mayor número de cuadros con *Castilleja tenuiflora*, y también se registró que esta última comparte cuadros con otros individuos de su misma especie (Figura 5.4). El índice de asociación reveló que *C. tenuiflora* tiene una asociación positiva con *P. trinervia*, *P. roseus*, *C. kaulfussii*, *Commelina* spp. y *Verbesina* spp., así como con individuos de su misma especie (Tabla 5.1). En el segundo análisis, que es una prueba de χ^2 (ver métodos) mostró que hay una asociación positiva y significativa entre *C. tenuiflora* y otras especies que se muestran en la Tabla 5.2.

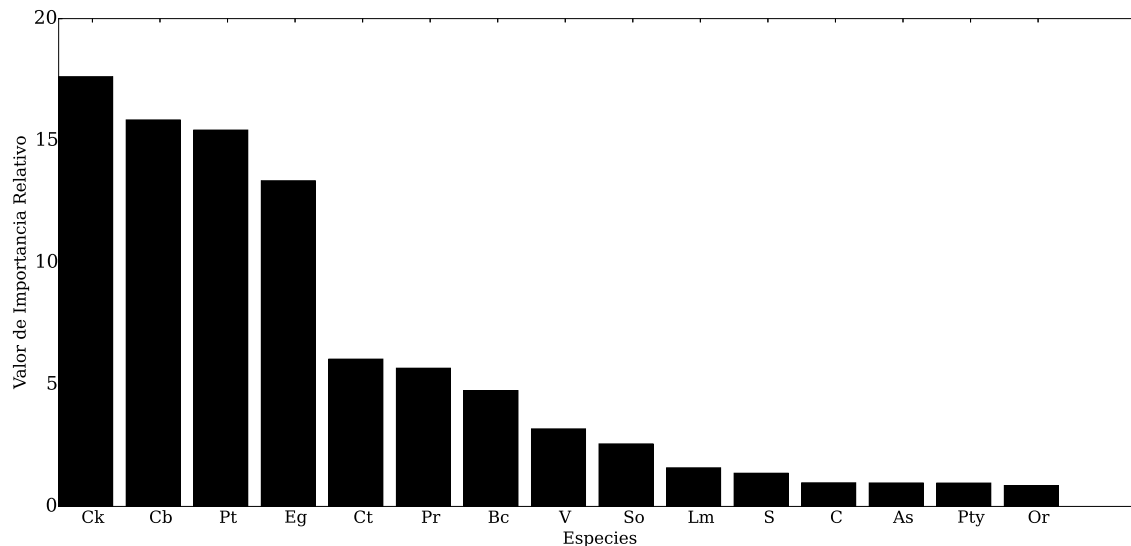


Figura 5.3: Especies con los valores de importancia relativa más altos dentro del matorral xerófilo del Parque Ecológico de la Ciudad de México en la época de lluvias (Octubre 2017). Ck= *Cheilanthes kaulfussii*, Cb= *Cheilanthes bonarensis*, Pt=*Piqueria trinervia*, Eg= *Eupatorium glabratum*, Ct= *Castilleja tenuiflora*, Pr=*Penstemon roseus*, Bc= *Buddleja cordata*, V= *Verbesina* spp., So= *Sedum oxipetalum*, Lm= *Loeselia mexicana*, S= *Stevia* spp., C= *Cyperus* spp., As= *Agave salmeana*, Pty= *Polipodium thyssanolepis*, Or= *Opuntia robusta*.

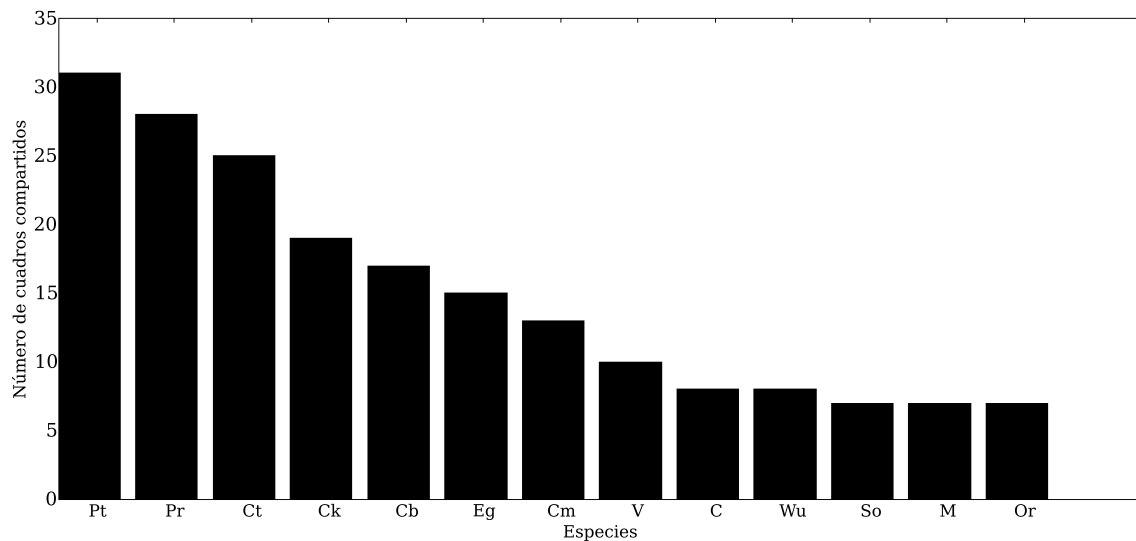


Figura 5.4: Especies dentro del matorral xerófilo del Parque Ecológico de la Ciudad de México que compartieron un mayor número de cuadros con *Castilleja tenuiflora*. $N_{cuadros} = 50$, tamaño = 1 x 1 m.

Tabla 5.1: Índice de asociación ($S_{A,B}$) entre *Castilleja tenuiflora* y las especies con las que compartió un mayor número de cuadros (50 cuadros de 1 x 1 m). Si $S_{A,B} = 1$ hay asociación total, $S_{A,B} = 0$ no hay asociación.

Especie	Índice de asociación
<i>Piqueria trinervia</i>	0.72
<i>Penstemon roseus</i>	0.72
<i>Castilleja tenuiflora</i>	0.60
<i>Cheilanthes bonariensis</i>	0.39
<i>Cheilanthes kaulfussii</i>	0.37
<i>Eupatorium glabratum</i>	0.37
<i>Commelina</i> spp.	0.35
<i>Verbesina</i> spp.	0.29

5.2. Efecto del hospedero sobre la supervivencia y el crecimiento de *Castilleja tenuiflora*

El 83 % de los individuos de *Castilleja tenuiflora* seleccionados dentro del matorral xerófilo perturbado del PECM se encontraba cerca de algún hospedero potencial y únicamente el 17 % crecía aparentemente solos. De los individuos con hospedero potencial, 93 (47 %) tenían sólo a uno y 105 (53 %) a más de uno, los cuales pertenecían a diferentes especies. Sin diferenciar si los individuos de *C. tenuiflora* con hospedero potencial crecían con uno o más de un hospedero potencial, 83 individuos (42 %) se encontraban creciendo

Tabla 5.2: Asociación por azar entre *Castilleja tenuiflora* y otras especies. El análisis χ^2 y los residuos de Pearson señalan si la asociación es por azar o no. $\alpha = 0.05$, $\chi^2 = 46.06$, residuos de Pearson mayores a 2 = no hay una asociación por azar.

Especie	Cobertura relativa (%)	Individuos de <i>Castilleja tenuiflora</i>	Observados	Esperados	χ^2	Residuos de Person
No identificada 1.	0.355	3	0.948	4.209	4.439	2.107
<i>Gnaphaium</i> spp.	0.191	0	0.511	0.261	0.511	-0.715
No identificada 2.	0.211	2	0.563	2.064	3.663	1.914
No identificada 3.	0.130	5	0.347	21.651	62.404	7.900
<i>Pallaea ternifolia</i> .	0.671	3	1.792	1.459	0.814	0.902
<i>Bidens</i> spp.	0.097	5	0.259	22.477	86.764	9.315
<i>Cyperus</i> spp.	0.909	8	2.426	31.071	12.808	3.579
<i>Opuntia robusta</i> .	0.820	7	2.190	23.137	10.565	3.250
<i>Wigandia urens</i> .	0.047	8	0.127	61.987	488.795	22.109
<i>Loeselia mexicana</i> .	1.531	5	4.088	0.831	0.203	0.451
<i>Manrubio</i> spp.	0.145	7	0.388	43.723	112.789	10.620
<i>Sedum oxipetalum</i> .	2.524	7	6.739	0.068	0.010	0.101
<i>Buddleja cordata</i> .	4.714	4	12.585	73.709	5.857	-2.420
<i>Verbesina</i> spp.	3.142	10	8.390	2.593	0.309	0.556
<i>Commelina</i> spp.	0.563	13	1.504	132.150	87.844	9.373
<i>Eupatorium glabratum</i> .	13.269	3	35.429	1051.658	29.683	-5.448
<i>Cheilanthes bonariensis</i> .	15.720	17	41.973	623.658	14.859	-3855
<i>Penstemon roseus</i> .	5.501	28	14.687	177.225	12.066	3.474
<i>Castilleja tenuiflora</i> .	5.842	25	15.599	88.384	5.666	2.380
<i>Cheilanthes kaulfussii</i> .	17.447	19	46.582	760.792	16.332	-4.041
<i>Piqueria trinervia</i> .	15.134	31	40.409	88.523	2.191	-1.480

cerca de *P. trinervia*, 54 (27%) de individuos de la misma especie, 37 (18%) de *C. kaulfussii*, 24 (12%) de *E. glabratum* y 21 (11%) de *P. roseus* mientras que el resto de los individuos crecían cerca de especies menos abundantes (Tabla 5.3).

Se observó que la supervivencia de toda la muestra disminuía conforme pasaba el tiempo y que la supervivencia de los individuos que crecían sin hospederos potenciales fue menor que la de aquellos que crecían con hospederos potenciales. Entre los individuos que crecían cerca de otra planta se observó que los que tenían a *P. trinervia* como hospedero potencial fueron los que presentaron la supervivencia más alta, mientras que la menor supervivencia con hospedero potencial se registró en los individuos que estaban cerca de *P. roseus* (Figura 5.5). Se encontraron diferencias significativas entre la supervivencia de los individuos con y sin hospederos potenciales ($\chi^2 = 10.0328$, $gl = 1$, $p = 0.0015$). Las diferencias se encontraron entre los individuos con *P. trinervia* como hospe-

Tabla 5.3: Número de individuos de *Castilleja tenuiflora* con hospederos potenciales (sin diferenciar si crecían con uno o con más de un hospedero potencial) y especies a las que pertenecen.

Hospedero potencial	Individuos de <i>Castilleja tenuiflora</i> con hospedero
<i>Piqueria trinervia</i>	83
<i>Castilleja tenuiflora</i>	54
<i>Cheilanthes kaulfussii</i>	37
<i>Eupatorium glabratum</i>	24
<i>Penstemon roseus</i>	21
<i>Mullenbergia</i> spp.	20
<i>Verbesina</i> spp.	19
<i>Wigandia urens</i>	18
<i>Cheilanthes bonariensis</i>	14
<i>Opuntia robusta</i>	11
<i>Loeselia mexicana</i>	9
<i>Lamoruxia dasyantha</i>	5
<i>Pallaea pazcuarensis</i>	4
<i>Eupatorium pazcuarensis</i>	4
<i>Commelina</i> spp.	4
<i>Agave</i> spp.	4
<i>Sedum oxypetalum</i>	2
<i>Sedum</i> spp.	3
<i>Cheilanthes</i> spp.	1

dero potencial y los individuos que crecían sin hospederos (Tabla 5.4). Cabe mencionar que en junio 2017 (inicio de la época de lluvias) se registró una mayor disminución de la supervivencia en todas las condiciones, debido a la introducción de varios individuos de *Furcrea* spp. en la zona de trabajo como un esfuerzo de reforestación por parte de los responsables gubernamentales del parque. Dicha actividad ocasionó un disturbio en el sitio y la muerte de varios individuos de la muestra seleccionada.

El crecimiento promedio (altura) de los individuos de *C. tenuiflora* en el PECM fue diferente durante el periodo de trabajo y además se observó que los individuos que crecían cerca de un hospedero potencial presentaron el mayor crecimiento, en comparación con el de los individuos que crecían sin ellos. El mayor crecimiento promedio (47 ± 3 cm) se dio en noviembre por parte del grupo con hospederos potenciales, mientras que el menor se observó en el grupo que crecía aparentemente solo durante el mes de mayo (14 ± 3 cm) (Figura 5.6). Se encontraron diferencias significativas entre el crecimiento de los individuos con y sin hospederos potenciales ($F= 17.30$, $gl= 1$, $p= 3.26 \times 10^{-05}$).

En la figura 5.7 se muestra el ciclo de vida general para toda la muestra de *C. tenuiflora*. Se puede observar que los individuos de la categoría 1 pueden crecer a las de

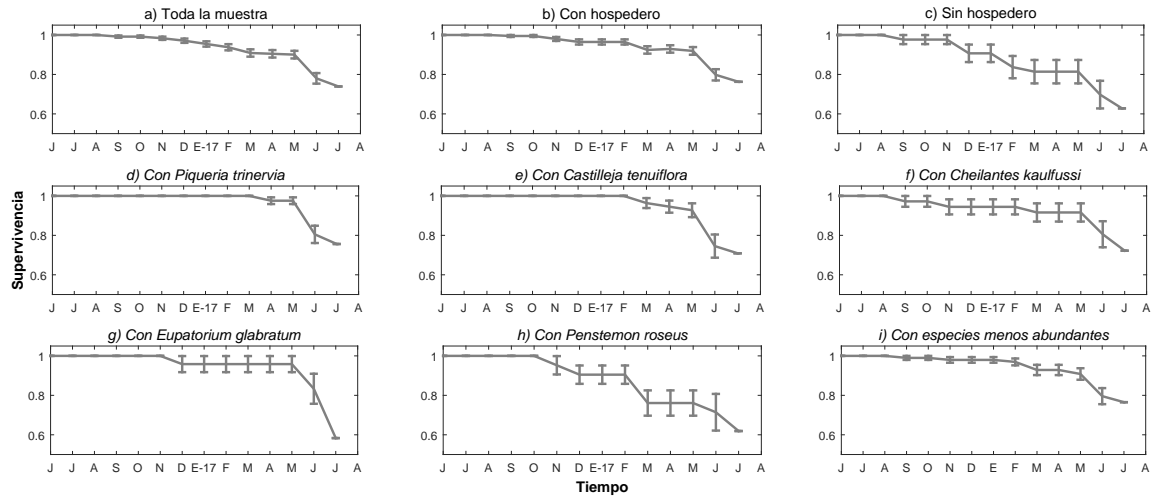


Figura 5.5: Curvas de supervivencia a) de toda la muestra de *Castilleja tenuiflora*, b) con hospederos potenciales, c) sin hospederos potenciales, d) con *Piqueria trinervia*, e) con otros individuos de *Castilleja tenuiflora*, f) con *Cheilanthes kaulfussii*, g) con *Eupatorium glabratum*, h) con *Penstemon roseus* e i) con especies menos abundantes como hospederos potenciales dentro del matorral xerófilo perturbado del Parque Ecológico de la Ciudad de México durante el periodo de junio 2016 a agosto 2017.

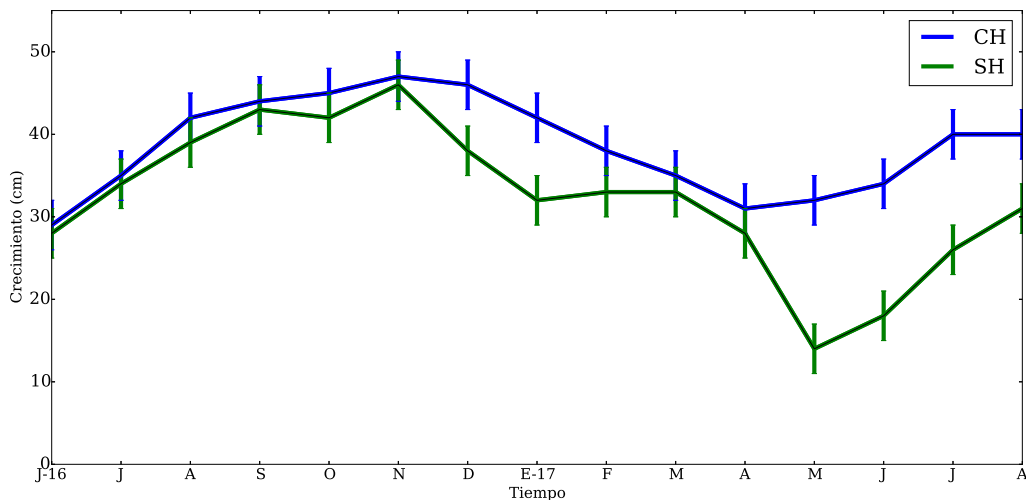


Figura 5.6: Crecimiento promedio de los individuos de *Castilleja tenuiflora* en presencia (CH) y en ausencia (SH) de un hospedero potencial en el matorral xerófilo perturbado del Parque Ecológico de la Ciudad de México durante el periodo de junio 2016 a agosto 2017. Las barras de error muestran la desviación de estandar.

Tabla 5.4: Prueba de Log-Rank y de Wilcoxon (estadístico X^2) entre individuos con hospederos potenciales (identificados) e individuos sin hospederos potenciales. Pt= *Piqueria trinervia*, Ck = *Cheilanthes kaulfussii*, Eg= *Eupatorium glabratum*, Pr = *Penstemon roseus*. En negritas y con * se señalan los valores significativos ($P < 0.05$).

	Sin hospedero		
	Especie	Prueba	Valor de P
Con hospedero	Pt	Log-Rank	0.0002*
		Wilcoxon	0.0002*
	Ck	Log-Rank	0.1544
		Wilcoxon	0.1667
	Eg	Log-Rank	0.1501
		Wilcoxon	0.1550
	Pr	Log-Rank	0.4591
		Wilcoxon	0.5223

mayor tamaño en un año y, además, esta especie tiene la capacidad de permanecer en la misma categoría y de perder tamaño en el mismo periodo. Es importante mencionar que *C. tenuiflora* es reproductiva a partir de los 21 cm de altura.

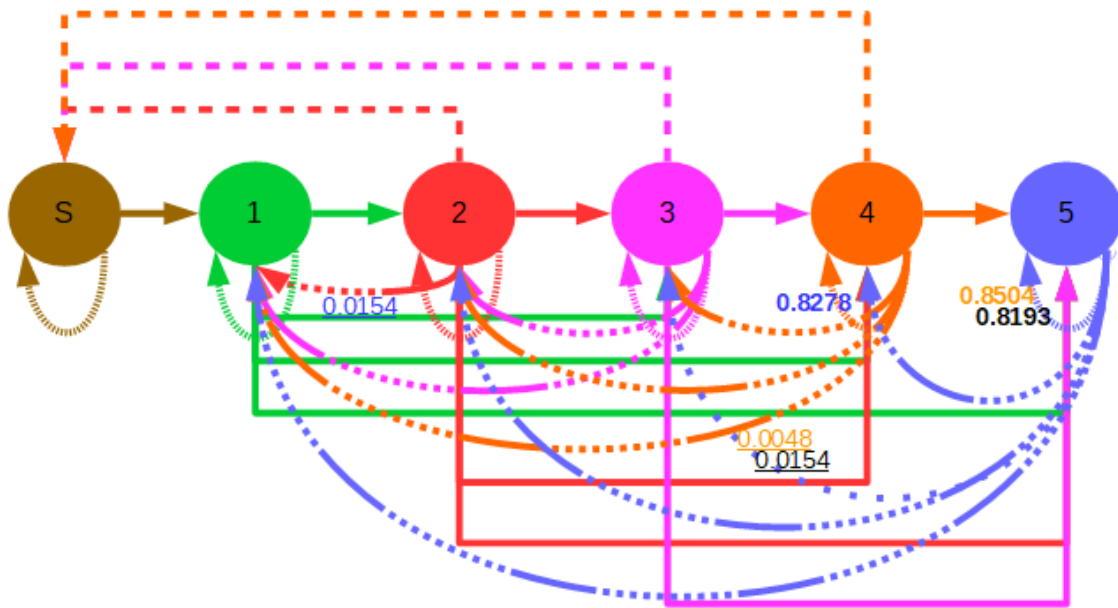


Figura 5.7: Ciclo de vida de toda la muestra de *Castilleja tenuiflora* en el matorral xerófilo perturbado del Parque Ecológico de la Ciudad de México. Los círculos representan a las categorías, las líneas continuas al crecimiento, las líneas con puntos a la retrogresión, las líneas de puntos finos a la permanencia en la misma categoría y las líneas de puntos gruesos a la fecundidad. Valores el azul= época de lluvias 2016, naranja= época de secas 2016 y negro= época de lluvias 2017. En negritas el valor más alto y subrayado el valor más bajo.

Las matrices de transición para cada época mostraron que durante la temporada de lluvias de 2016 los procesos que tuvieron las mayores probabilidades fueron la perma-

nencia en las categorías 4, 5 y 2 tanto para toda la muestra de *C. tenuiflora* (entradas $a_{44}= 0.8278$, $a_{55}= 0.7645$ y $a_{22}= 0.6153$) como para la que incluía sólo a los individuos que tenían hospederos potenciales (entradas $a_{44}= 0.8387$, $a_{55}= 0.7728$ y $a_{22}= 0.6274$) y para los que crecían sin hospederos potenciales (entradas $a_{44}= 0.7750$, $a_{55}= 0.7500$ y $a_{22}= 0.5561$) (Apéndice B, Tablas B.1, B.4 y B.7). En las matrices de transición correspondientes a la época de secas 2016 para toda la muestra y para el grupo sin hospederos potenciales se observó que las probabilidades más altas correspondieron a la permanencia en la categoría 5 (entradas $a_{55}= 0.8504$ de la matriz GS16 y $a_{55}= 0.9387$ de la matriz NHS16), 4 (entradas $a_{44}= 0.7190$ de la matriz GS16 y $a_{44}= 0.7315$ de la matriz NHS16) y 1 (entradas $a_{11}= 0.6063$ de la matriz GS16 y $a_{11}= 0.7646$ de la matriz NHS16) (Apéndice B, Tablas B.2 y B.8), mientras que la matriz correspondiente al grupo con hospederos potenciales mostró las mayores probabilidades en la permanencia en las categorías 5 ($a_{55}= 0.8880$), 4 ($a_{44}= 0.7192$) y 3 ($a_{33}= 0.5945$) (Apéndice B, Tabla B.5). Respecto a las matrices de transición de la época de lluvias de 2017 se vio que las mayores probabilidades se encontraron en la permanencia en las categorías 5, 4 y 2 para toda la muestra ($a_{55}= 0.8193$, $a_{44}= 0.8130$ y $a_{22}= 0.6698$) y para el grupo con hospederos potenciales ($a_{55}= 0.8380$, $a_{44}= 0.8038$ y $a_{22}= 0.6637$) (Apéndice B, Tabla B.3 y B.6), entretanto se observó que en la matriz correspondiente al grupo que crecía sin hospederos potenciales los procesos con las mayores probabilidades fueron la permanencia en las categorías 5 ($a_{55}= 0.8047$), 3 ($a_{33}= 0.8276$) y 2 ($a_{22}= 0.7985$) (Apéndice B, Tabla B.9). En todas las épocas y en todas las condiciones se observó que los individuos son reproductivos a partir de los 21 cm de altura (categoría 2) y que los individuos de 1 a 20 cm pueden llegar a crecer más de 50 cm en una temporada. Es importante señalar que los valores de la matriz que se encuentran por encima de la diagonal corresponden a la pérdida de tamaño para las categorías 2, 3 y 4, mientras que para la categoría 5 representa la probabilidad de recuperar el tejido aéreo verde después de haberse secado.

La tasa finita de crecimiento obtenida para cada época y condición siempre fue mayor a uno, excepto para el grupo sin hospederos potenciales durante la época de lluvias 2017, época en la que se registró una mayor mortalidad debido a los trabajos de introducción de individuos de *Frucrea* spp. para reforestar la zona. Este disturbio, como ya se mencionó, afectó a la zona de trabajo. El valor más alto de la tasa finita de crecimiento para las

distintas épocas fue obtenido en el grupo con hospederos potenciales durante la época de lluvias 2016 ($\lambda = 1.1213$), mientras que el menor se obtuvo en el grupo sin hospederos potenciales durante la época de lluvias 2017 ($\lambda = 0.9564$). Los valores de las tasas finitas de crecimiento obtenidos para todo el periodo de trabajo (junio 2016-agosto 2017) en las distintas condiciones fueron mayores a 1, siendo la tasa finita de crecimiento para el grupo con hospederos potenciales el que presentó el mayor valor ($\lambda = 1.2335$) (Figura 5.8).

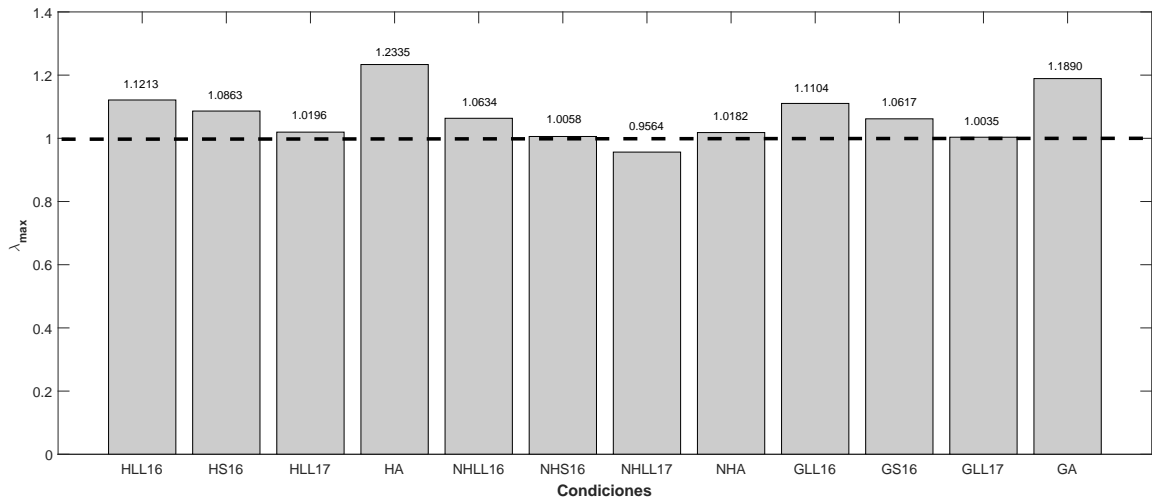


Figura 5.8: Tasa finita de crecimiento (λ) de *Castilleja tenuiflora* en distintas condiciones dentro del matorral xerófilo perturbado del Parque Ecológico de la Ciudad de México. HLL16= con hospederos potenciales en la época de lluvias 2016, HS16= con hospederos potenciales en la época de secas 2016, HLL17= con hospederos potenciales en la época de lluvias 2017, HA= anual (junio 2016-agosto 2017) con hospederos potenciales, NHLL16= sin hospederos potenciales en la época de lluvias 2016, NHS16= sin hospederos potenciales en la época de secas 2016, NHLL17= sin hospederos potenciales en la época de lluvias 2017, NHA= anual (junio 2016-agosto 2017) sin hospederos potenciales, GLL16= toda la muestra en la época de lluvias 2016, GS16= toda la muestra en la época de secas 2016, GLL17= toda la muestra en la época de lluvias 2017 y GA= anual (junio 2016-agosto 2017) de toda la muestra.

La estructura estable de la población (Figura 5.9) mostró distintas proporciones de individuos dependiendo de la época y de la presencia o la ausencia de un hospedero potencial, sin embargo, en todas las épocas y condiciones la mayor proporción de individuos se observó en la categoría de semillas (Tabla 5.5). Durante la época de secas 2016 las categorías 5 (0.1112 para toda la muestra, 0.0874 para el grupo con hospederos potenciales y 0.1957 para el grupo sin hospederos potenciales) seguida por la 1 (0.0745 para toda la muestra, 0.0541 para el grupo con hospederos potenciales y 0.1187 para el grupo sin hospederos potenciales) fueron las que presentaron una mayor proporción de individuos después de las semillas. Respecto a la época de lluvias 2016 se observó que tanto

para toda la muestra como para el grupo con hospederos potenciales las categorías que también presentaron una mayor proporción de individuos fueron la 4 (0.0272 para ambas condiciones) y la 1 (0.0268 y 0.0262, respectivamente). Por el contrario, la estructura estable para el grupo sin hospederos potenciales mostró que, además de las semillas, las categorías que presentaron la mayor proporción de individuos fueron la 5 (0.0343) y la 2 (0.0341). Durante la época de lluvias 2017 se observó que para toda la muestra y para el grupo con hospederos potenciales las categorías que presentaron una mayor proporción de individuos, aparte de las semillas, fueron la 4 (0.0417 y 0.0401, respectivamente) y la 2 (0.0406 y 0.0427, respectivamente), mientras que la estructura estable para el grupo sin hospederos potenciales mostró que, al igual que las semillas, las categorías 3 (0.0986) y la 4 (0.0644) fueron las que presentaron la mayor proporción de individuos.

En general, el valor reproductivo para *C. tenuiflora* mostró que aumenta conforme incrementa el tamaño. Los valores más altos se observaron en las categorías 3 y 4, esto indican que los individuos de 36 a 49 cm (categoría 3) y los de 50 cm o más (categoría 4) son los que más contribuirán a las siguientes generaciones en comparación con las demás categorías. Respecto al valor reproductivo del grupo sin hospederos potenciales en la época de lluvias 2017, se observó un patrón diferente al de los periodos anteriores, debido a que las categorías que tendrán una mayor contribución a las siguientes generaciones son la 1 (855.2824) y la 4 (909.3403) (Figura 5.10).

Tabla 5.5: Proporción de individuos en la categoría de semillas de toda la muestra de *Castilleja tenuiflora*, del grupo con y sin hospederos potenciales en el matorral xerófilo perturbado del Parque Ecológico de la Ciudad de México.

	Toda la muestra	Con hospederos potenciales	Sin hospederos potenciales
Época de lluvias 2016	0.8901	0.8965	0.8515
Época de secas 2016	0.7681	0.8173	0.6131
Época de lluvias 2017	0.8204	0.8220	0.7883

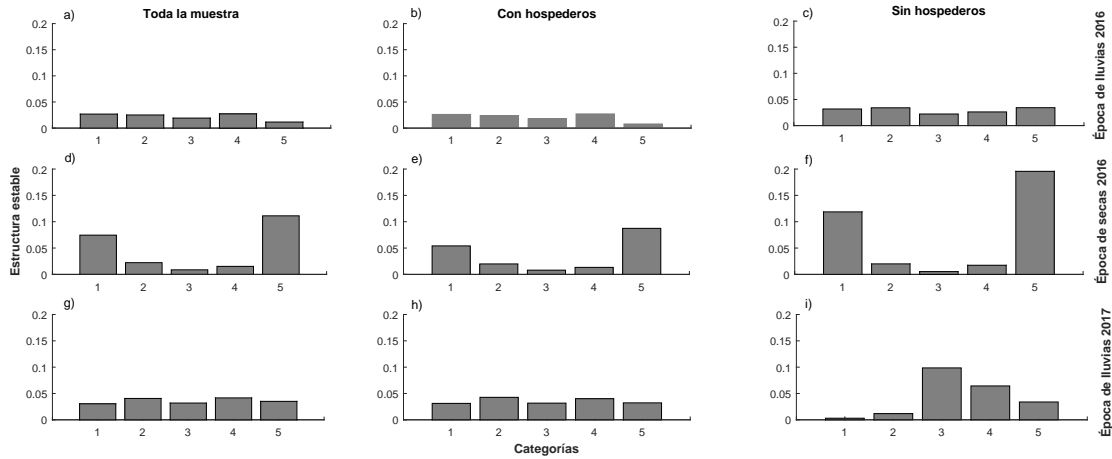


Figura 5.9: Estructura estable de a) toda la muestra de *Castilleja tenuiflora* en la época de lluvias 2016, b) del grupo con hospederos potenciales en la época de lluvias 2016, c) del grupo sin hospederos potenciales para las épocas de lluvias 2016, d) toda la muestra de *Castilleja tenuiflora* en la época de secas 2016, e) del grupo con hospederos potenciales en la época de secas 2016, f) del grupo sin hospederos potenciales en la época de secas 2016, g) toda la muestra de *Castilleja tenuiflora* en la época de lluvias 2017, h) del grupo con hospederos potenciales en la época de lluvias 2017 e i) del grupo sin hospederos potenciales en la época de lluvias 2017 en el matorral xerófilo perturbado del Parque Ecológico de la Ciudad de México. Categorías: 1: 1-20 cm, 2: 21-35 cm, 3: 36-49 cm, 4: \geq a 50 cm y 5: individuos con tejido aéreo seco.

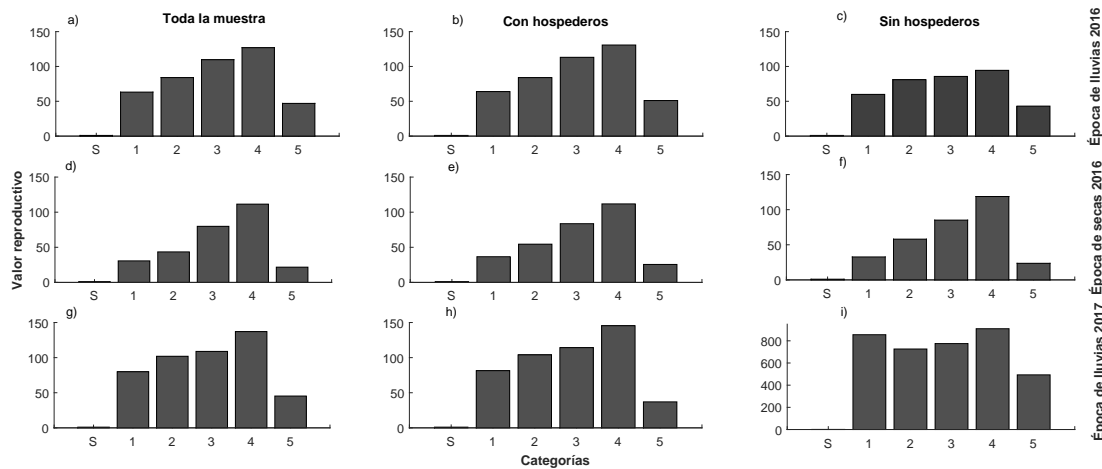


Figura 5.10: Valor reproductivo de a) toda la muestra de *Castilleja tenuiflora* en la época de lluvias 2016, b) del grupo con hospederos potenciales en la época de lluvias 2016, c) del grupo sin hospederos potenciales para las épocas de lluvias 2016, d) toda la muestra de *Castilleja tenuiflora* en la época de secas 2016, e) del grupo con hospederos potenciales en la época de secas 2016, f) del grupo sin hospederos potenciales en la época de secas 2016, g) toda la muestra de *Castilleja tenuiflora* en la época de lluvias 2017, h) del grupo con hospederos potenciales en la época de lluvias 2017 e i) del grupo sin hospederos potenciales en la época de lluvias 2017 en el matorral xerófilo perturbado del Parque Ecológico de la Ciudad de México. Categorías: S: semillas, 1: 1-20 cm, 2: 21-35 cm, 3: 36-49 cm, 4: \geq a 50 cm y 5: individuos con tejido aéreo seco.

Las matrices de sensibilidad revelaron que λ es más sensible a la transición de semillas a la categoría 1 que el resto de las transiciones en todas las condiciones, menos para el grupo sin hospederos potenciales durante la época de secas 2016 (Figuras 5.11,

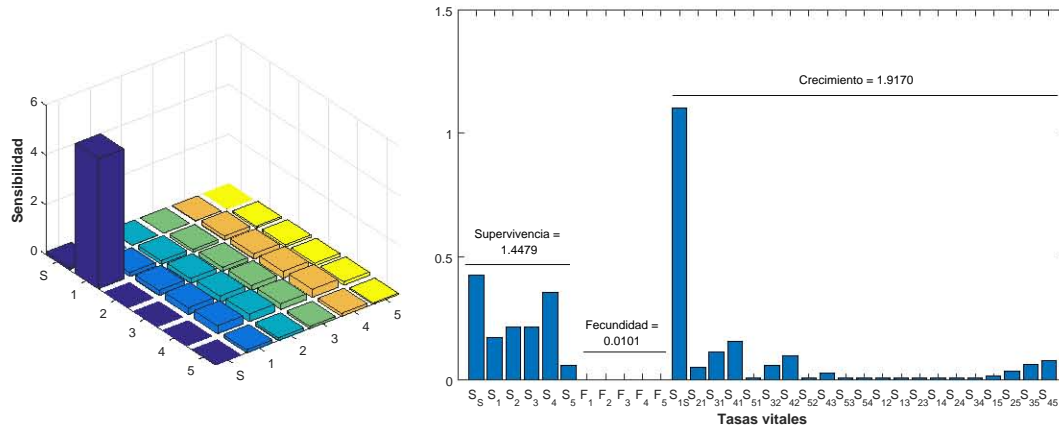
5.12 a y c y 5.13, izquierda). Para esta condición pero en la época de secas, la matriz de sensibilidad mostró que la retrogresión de la categoría 5 a la 4 (1.8144) tuvo la mayor contribución absoluta a la tasa finita de crecimiento (Figura 5.14 b, izquierda). El análisis de sensibilidad en función de las tasas vitales indicó que el crecimiento en todas las condiciones fue el proceso que tuvo una mayor contribución absoluta a λ (Figuras 5.12, 5.13 y 5.14, derecha).

En las matrices de elasticidad se observó que la permanencia en la categoría 4 es la que más contribuye relativamente a la tasa finita de crecimiento en toda la muestra de *C. tenuiflora* ($e_{44} = 0.2384$) así como en el grupo con ($e_{44} = 0.2505$) y sin ($e_{44} = 0.1585$) hospederos potenciales durante la época de lluvias 2016. Por el contrario, durante la época de secas 2016, para todas las condiciones, la permanencia en la categoría 5 fue la que tuvo una mayor contribución relativa a λ ($e_{55} = 0.2262$ para toda la muestra, $e_{55} = 0.2127$ para el grupo con hospederos y $e_{55} = 0.3141$ para el grupo sin hospederos potenciales). En la época de lluvias 2017 se observó que en toda la muestra y en el grupo con hospederos potenciales la permanencia en la categoría 4 fue la que tuvo una mayor contribución relativa a la tasa finita de crecimiento ($e_{44} = 0.2548$ y $e_{44} = 0.2492$, respectivamente), mientras que para el grupo sin hospederos potenciales fue la permanencia en la categoría 3 ($e_{33} = 0.4305$). El análisis de la elasticidad en función de las tasas vitales reveló que la supervivencia y el crecimiento fueron las que tuvieron una mayor contribución relativa a la λ en todas las condiciones (Figura 5.14, 5.15 y 5.16).

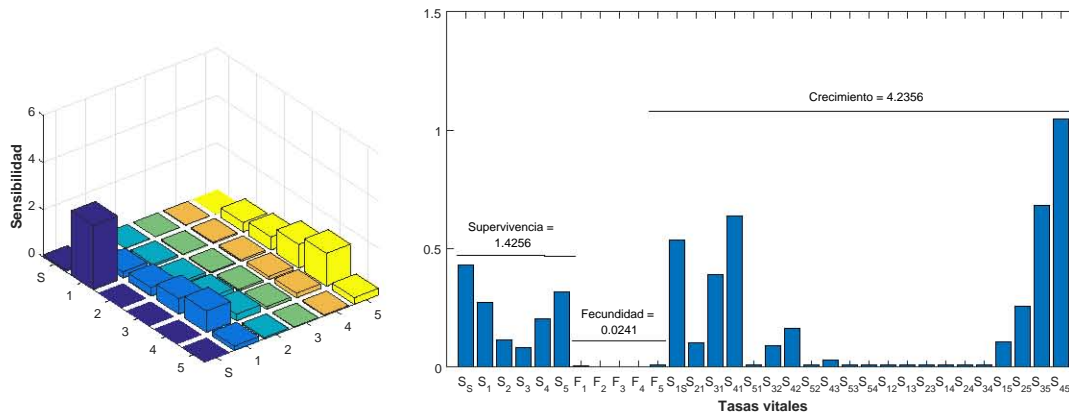
En el triángulo demográfico (Figura 5.17) se puede observar que, en todas las condiciones, el proceso que tuvo una mayor importancia relativa sobre el crecimiento de la población fue la supervivencia, seguida del crecimiento de los individuos. Es necesario mencionar que la importancia de cada proceso cambia dependiendo de la época y de la presencia o ausencia de un hospedero potencial. Al comparar el grupo con y sin hospederos potenciales se observó que, la supervivencia tuvo una mayor importancia en el grupo que crecía sin hospederos que en el grupo con hospederos potenciales, mientras que el crecimiento y la fecundidad fueron más importantes en el grupo con hospederos que en el de sin hospederos potenciales.

Comparando las épocas, en el triángulo demográfico se puede observar que la contribución de la supervivencia sobre la λ de toda la muestra fue mayor durante la época

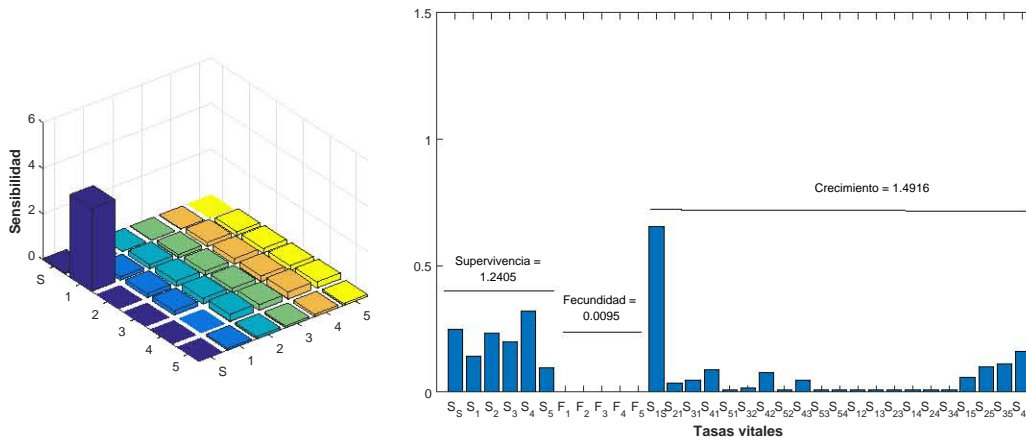
de lluvias 2017 (0.7535) que en las demás épocas (lluvias 2016= 0.6354 y secas 2016= 0.7024), mientras que la contribución del crecimiento fue mayor en la época de lluvias 2016 (0.2971) que en las otras épocas (secas 2016= 0.2257 y lluvias 2017= 0.2092). Por su parte, la contribución de la fecundidad sobre la tasa finita de crecimiento fue mayor en la época de secas 2016 (0.0717), que en la de lluvias 2016 (0.0676) y de 2017 (0.0374). En el grupo con hospederos potenciales se observó que la contribución de la supervivencia fue mayor durante la época de lluvias 2017 (0.7422) que en la de lluvias 2016 (0.6304) y la de secas 2016 (0.6765), mientras que el crecimiento tuvo una mayor impacto sobre λ en la época de lluvias 2016 (0.3000) que en las otras épocas (secas 2016 = 0.2433 y lluvias 2017 = 0.2206). La fecundidad tuvo un mayor efecto sobre λ en la época de secas 2016 (0.0803) que en la época de lluvias 2016 (0.0694) y de 2017 (0.0370). La contribución de la supervivencia del grupo sin hospederos potenciales fue mayor en la época de lluvias 2017 (0.8881) que en la de 2016 (0.6521) y la de secas 2016 (0.8078), mientras que el crecimiento tuvo una mayor impacto sobre λ durante la época de lluvias 2016 (0.2870) en comparación con las demás épocas (secas 2016= 0.1522 y lluvias 2017 = 0.1079). La contribución de la fecundidad sobre la tasa finita de crecimiento del grupo sin hospedero potenciales fue mayor durante la época de lluvias 2016 (0.0608) en comparación con la de secas 2016 (0.0399) y la de lluvias 2017 (0.0042).



(a) Sensibilidad durante la época de lluvias 2016

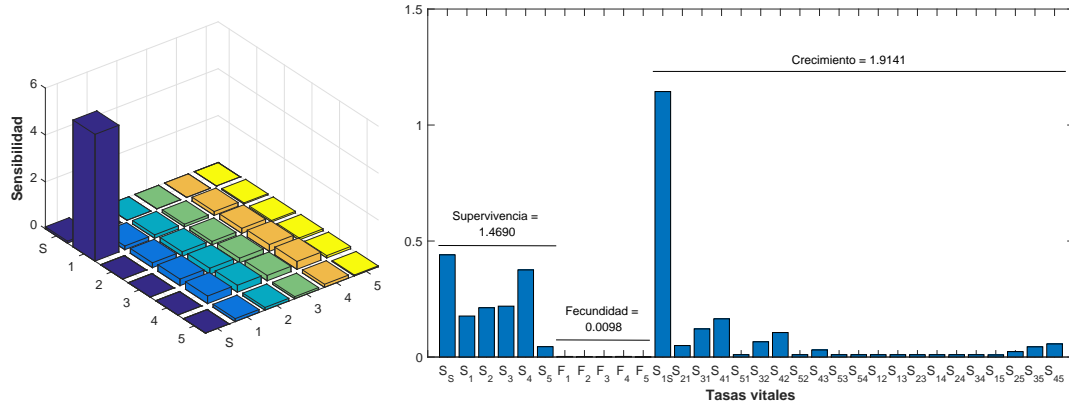


(b) Sensibilidad durante la época de secas 2016

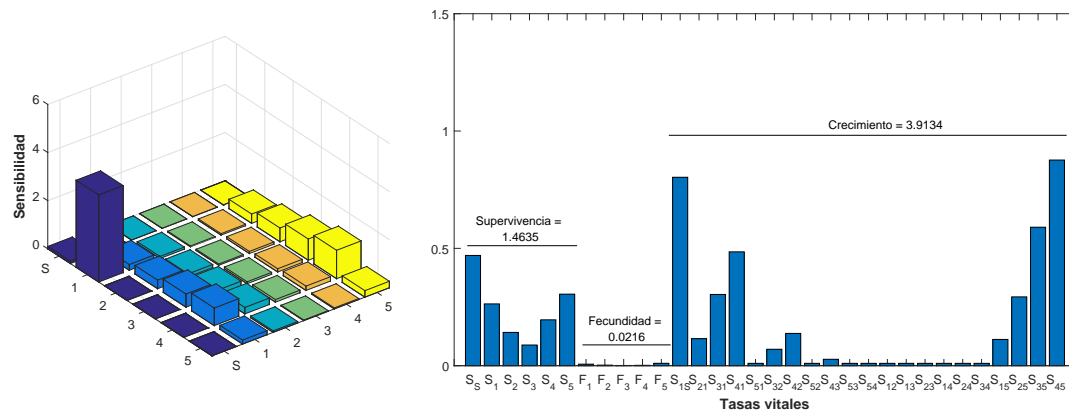


(c) Sensibilidad durante la época de lluvias 2017

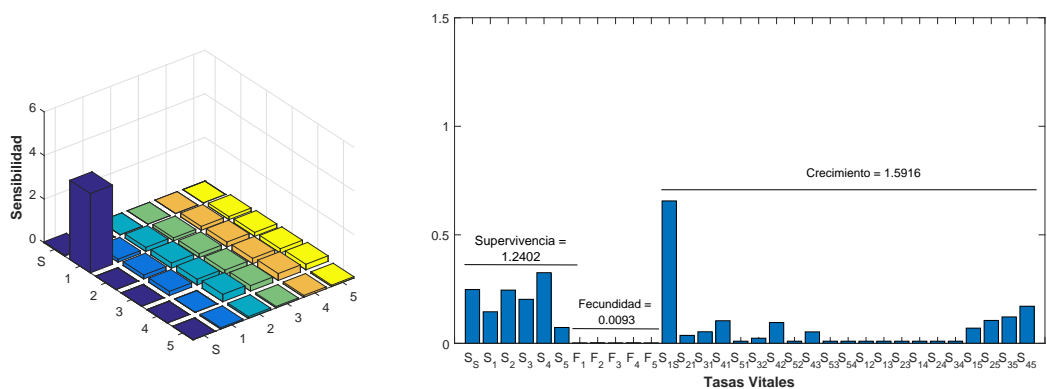
Figura 5.11: Sensibilidades de las matrices a_{ij} (izquierda) y en función de las tasas vitales (derecha) para toda la muestra de *Castilleja tenuiflora* en el matorral perturbado del Parque Ecológico de la Ciudad de México. a) sensibilidad durante la época de lluvias 2016, b) sensibilidad durante la época de secas 2016 y c) sensibilidad durante la época de lluvias 2017. Se señala la contribución absoluta de las tasas vitales (supervivencia, fecundidad y crecimiento) a la tasa finita de crecimiento. Categorías: S: semillas, 1: 1-20 cm, 2: 21-35 cm, 3: 36-49 cm, 4: \geq a 50 cm y 5: individuos con tejido aéreo seco.



(a) Sensibilidad durante la época de lluvias 2016

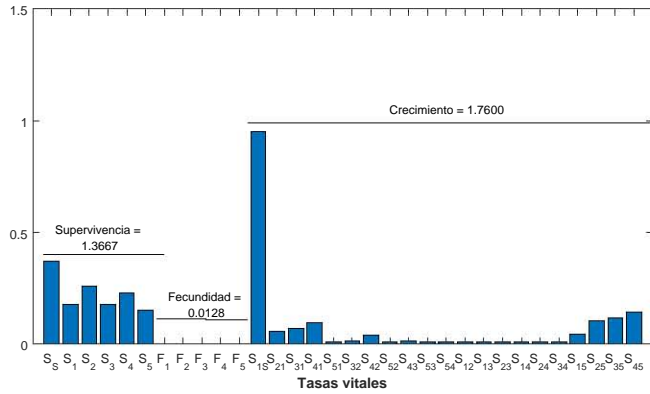
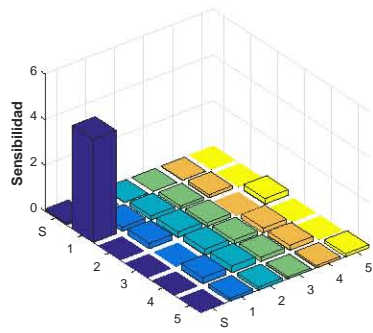


(b) Sensibilidad durante la época de secas 2016

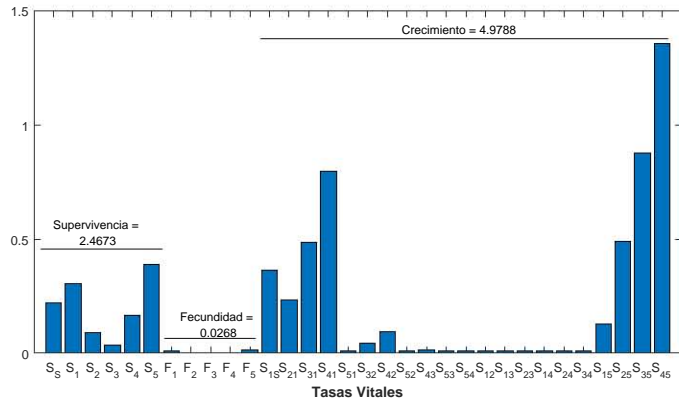
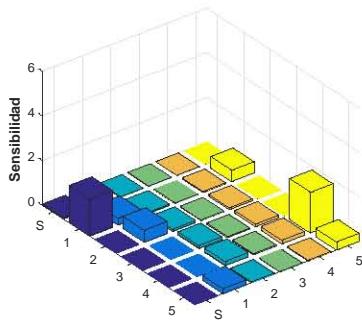


(c) Sensibilidad durante la época de lluvias 2017

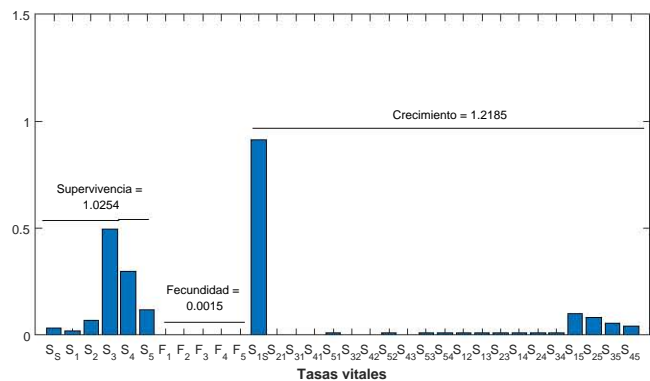
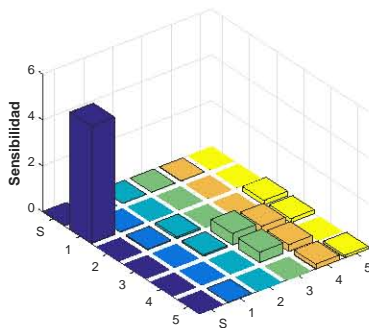
Figura 5.12: Sensibilidades de las matrices a_{ij} (izquierda) y en función de las tasas vitales (derecha) para el grupo con hospederos potenciales de *Castilleja tenuiflora* en el matorral perturbado del Parque Ecológico de la Ciudad de México. a) sensibilidad durante la época de lluvias 2016, b) sensibilidad durante la época de secas 2016 y c) sensibilidad durante la época de lluvias 2017. Se señala la contribución absoluta de las tasas vitales (supervivencia, fecundidad y crecimiento) a la tasa finita de crecimiento. Categorías: S: semillas, 1: 1-20 cm, 2: 21-35 cm, 3: 36-49 cm, 4: \geq a 50 cm y 5: individuos con tejido aéreo seco.



(a) Sensibilidad durante la época de lluvias 2016

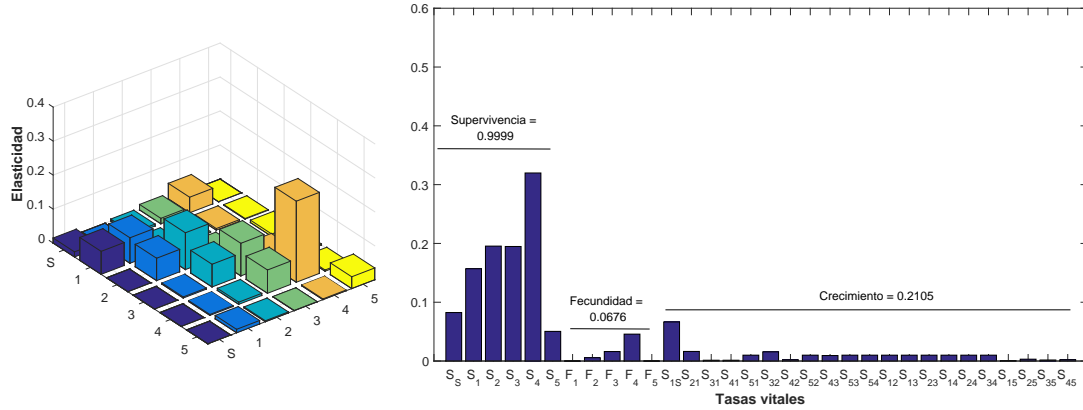


(b) Sensibilidad durante la época de secas 2016

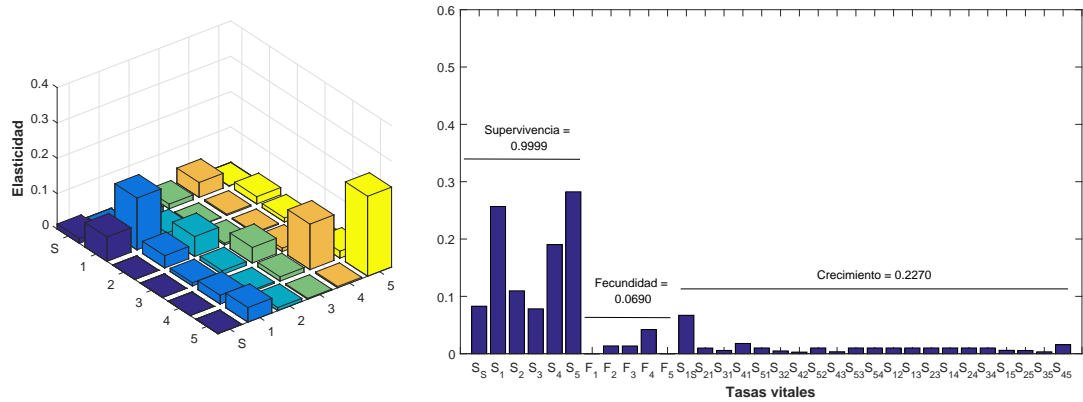


(c) Sensibilidad durante la época de lluvias 2017

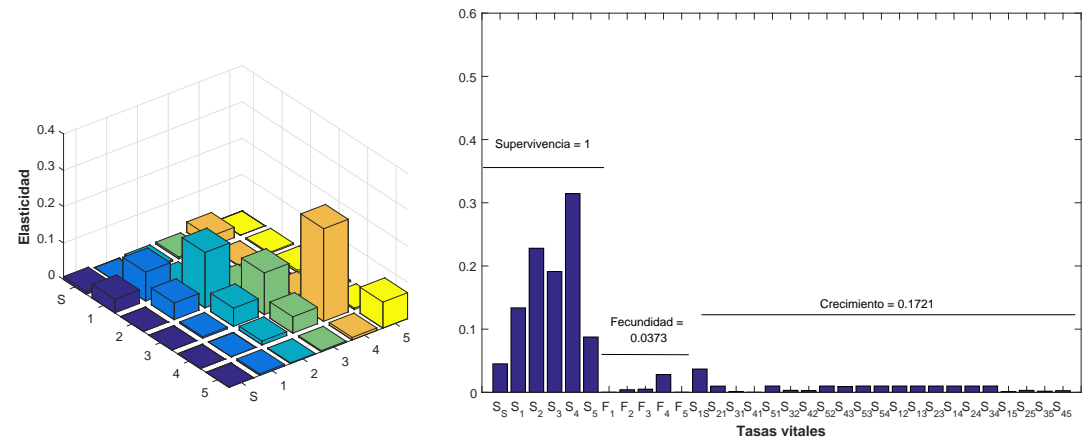
Figura 5.13: Sensibilidades de las matrices a_{ij} (izquierda) y en función de las tasas vitales (derecha) para el grupo sin hospedero potencial de *Castilleja tenuiflora* en el matorral perturbado del Parque Ecológico de la Ciudad de México. a) sensibilidad durante la época de lluvias 2016, b) sensibilidad durante la época de secas 2016 y c) sensibilidad durante la época de lluvias 2017. Se señala la contribución absoluta de las tasas vitales (supervivencia, fecundidad y crecimiento) a la tasa finita de crecimiento. Categorías: S: semillas, 1: 1-20 cm, 2: 21-35 cm, 3: 36-49 cm, 4: \geq a 50 cm y 5: individuos con tejido aéreo seco.



(a) Elasticidad durante la época de lluvias 2016

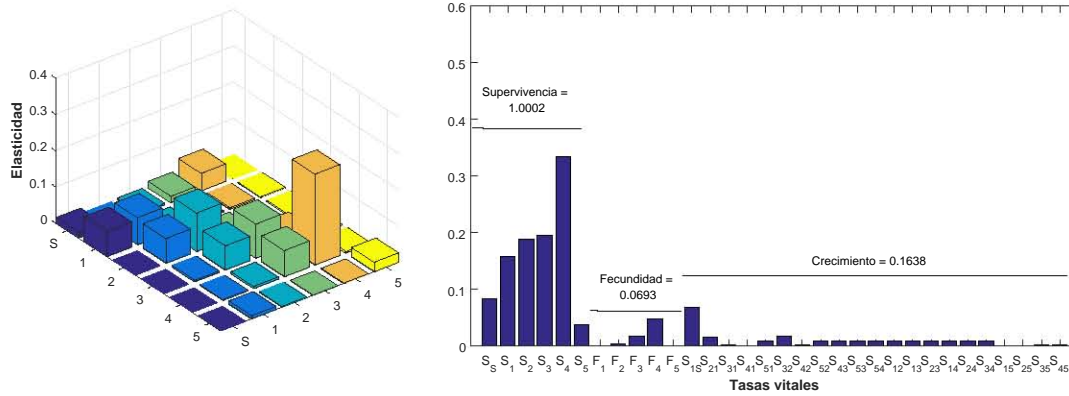


(b) Elasticidad durante la época de secas 2016

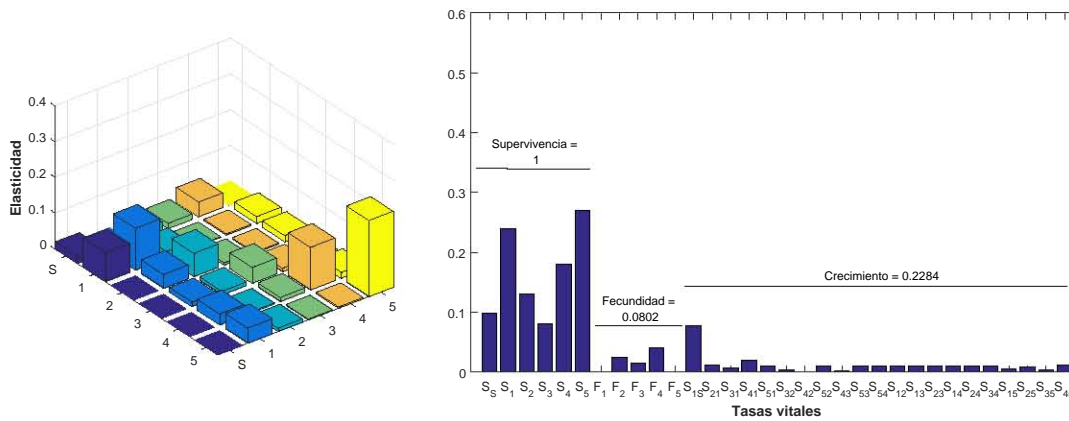


(c) Elasticidad durante la época de lluvias 2017

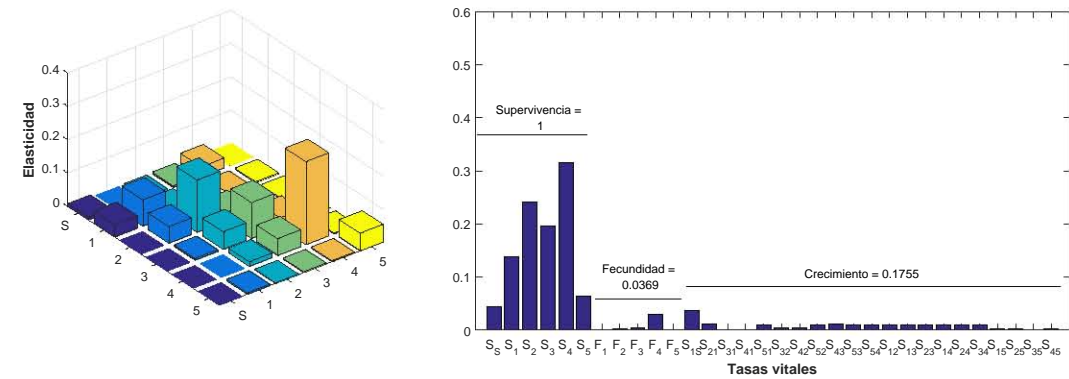
Figura 5.14: Elasticidad de las matrices a_{ij} (izquierda) y en función de las tasas vitales (derecha) para toda la muestra de *Castilleja tenuiflora* en el matorral perturbado del Parque Ecológico de la Ciudad de México. a) elasticidad durante la época de lluvias 2016, b) elasticidad durante la época de secas 2016 y c) elasticidad durante la época de lluvias 2017. Se señala la contribución absoluta de las tasas vitales (supervivencia, fecundidad y crecimiento) a la tasa finita de crecimiento. Categorías: S: semillas, 1: 1-20 cm, 2: 21-35 cm, 3: 36-49 cm, 4: \geq a 50 cm y 5: individuos con tejido aéreo seco.



(a) Elasticidad durante la época de lluvias 2016

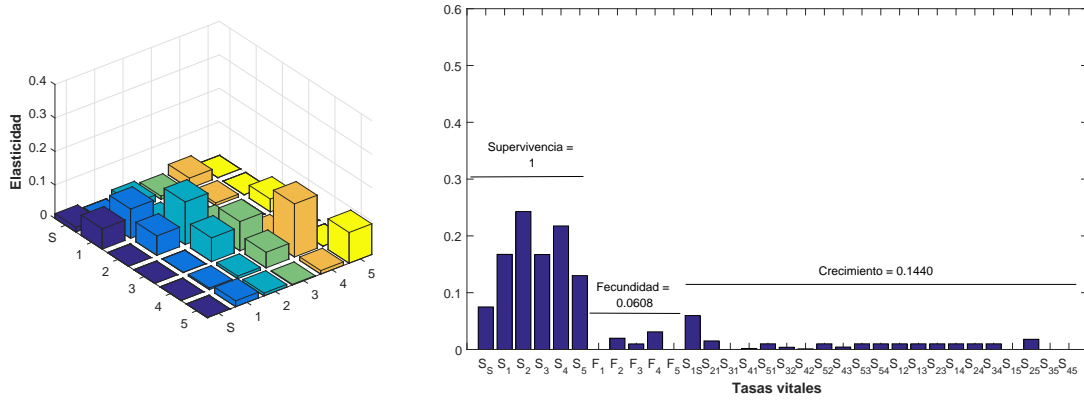


(b) Elasticidad durante la época de secas 2016

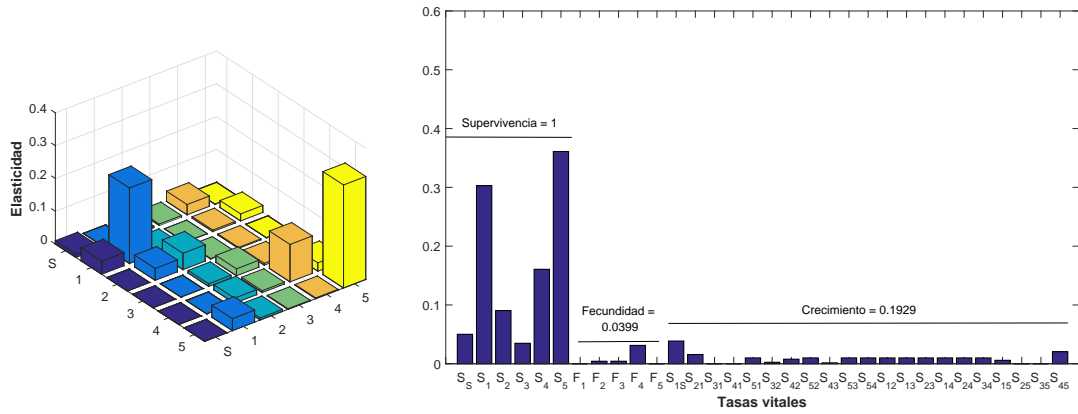


(c) Elasticidad durante la época de lluvias 2017

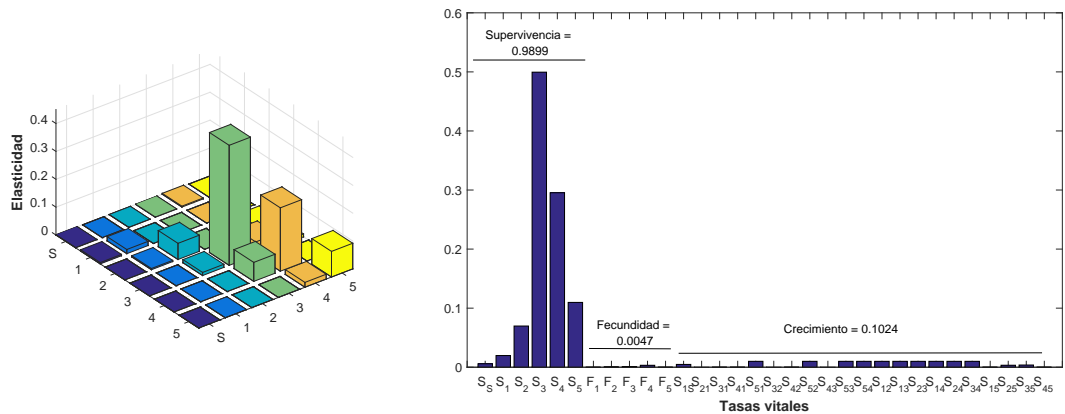
Figura 5.15: Elasticidad de las matrices a_{ij} (izquierda) y en función de las tasas vitales (derecha) para el grupo con hospederos potenciales de *Castilleja tenuiflora* en el matorral perturbado del Parque Ecológico de la Ciudad de México. a) elasticidad durante la época de lluvias 2016, b) elasticidad durante la época de secas 2016 y c) elasticidad durante la época de lluvias 2017. Se señala la contribución absoluta de las tasas vitales (supervivencia, fecundidad y crecimiento) a la tasa finita de crecimiento. Categorías: S: semillas, 1: 1-20 cm, 2: 21-35 cm, 3: 36-49 cm, 4: \geq a 50 cm y 5: individuos con tejido aéreo seco.



(a) Elasticidad durante la época de lluvias 2016



(b) Elasticidad durante la época de secas 2016



(c) Elasticidad durante la época de lluvias 2017

Figura 5.16: Elasticidad de las matrices a_{ij} (izquierda) y en función de las tasas vitales (derecha) para el grupo sin hospedero potencial de *Castilleja tenuiflora* en el matorral perturbado del Parque Ecológico de la Ciudad de México. a) elasticidad durante la época de lluvias 2016, b) elasticidad durante la época de secas 2016 y c) elasticidad durante la época de lluvias 2017. Se señala la contribución absoluta de las tasas vitales (supervivencia, fecundidad y crecimiento) a la tasa finita de crecimiento. Categorías: S: semillas, 1: 1-20 cm, 2: 21-35 cm, 3: 36-49 cm, 4: \geq a 50 cm y 5: individuos con tejido aéreo seco.

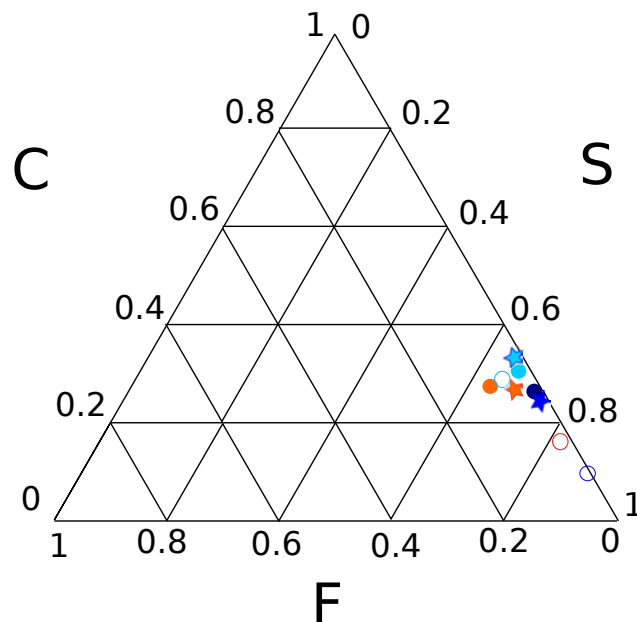
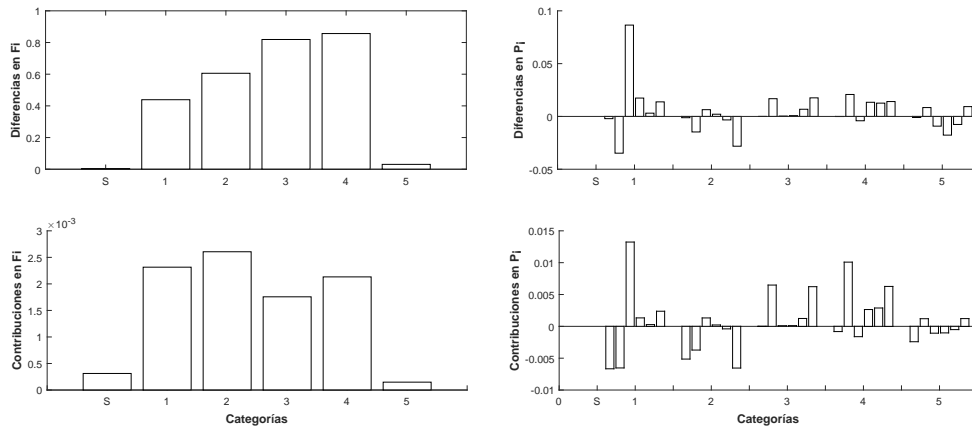
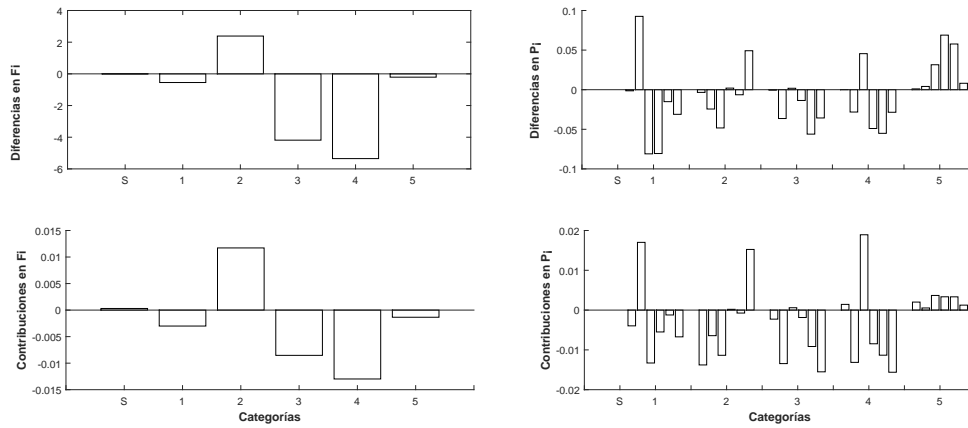


Figura 5.17: Triángulo demográfico de *Castilleja tenuiflora* con y sin hospederos potenciales durante las épocas de lluvias y secas en el matorral perturbado del Parque Ecológico de la Ciudad de México. Polígono azul: toda la muestra en época de lluvias 2016, polígono naranja: toda la muestra en época de secas 2016, polígono azul rey: toda la muestra en época de lluvias 2017, círculo azul: grupo con hospederos potenciales en época de lluvias 2016, círculo naranja: grupo con hospederos potenciales en época de secas 2016, círculo azul marino: grupo con hospederos potenciales en época de lluvias 2017, círculo vacío azul: grupo sin hospederos potenciales en época de lluvias 2016, círculo vacío naranja: grupo sin hospederos potenciales en época de secas y círculo vacío azul marino: grupo sin hospederos potenciales en época de lluvias 2017. C= crecimiento, S= supervivencia y F= fecundidad.

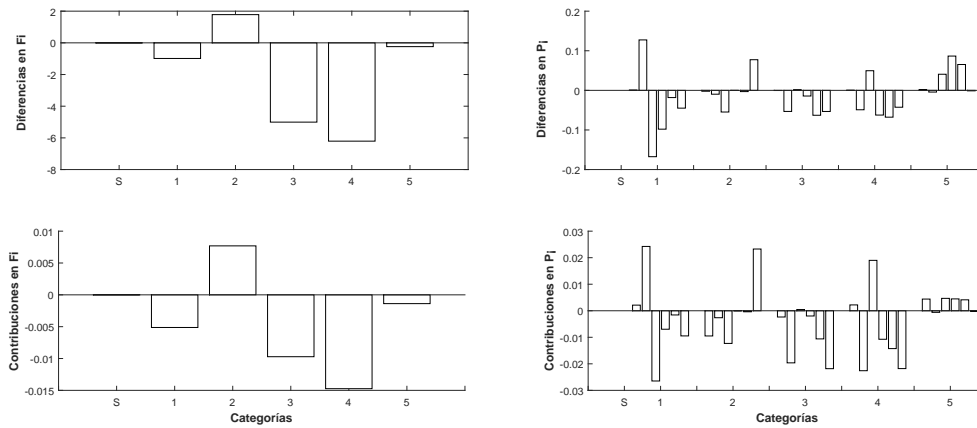
El LTRE reveló que las mayores diferencias entre los valores de λ de los tres tratamientos se encontraron en la fecundidad, en particular la de las categorías 3 y 4 (Figuras 5.9, izquierda). Las contribuciones por parte de la fecundidad a las diferencias entre los valores de λ de toda la muestra y el grupo con hospederos potenciales fue de 0.0093, mientras que para toda la muestra y el grupo sin hospederos potenciales fue de 0.0138 y la contribución de la fecundidad a las diferencias entre las λ del grupo con y sin hospederos potenciales fue de 0.0233. Las contribuciones de la supervivencia a las diferencias entre las λ de toda la muestra y el grupo con hospederos potenciales fue de 0.0207, para toda la muestra y el grupo sin hospederos potenciales fue de 0.0862 y la contribución que hace la supervivencia a las diferencias entre las λ del grupo con y sin hospederos potenciales fue de 0.1069. Lo anterior indica que la supervivencia es el proceso que tiene una mayor contribución a las diferencias entre las tasas finitas de crecimiento (Figuras 5.18, derecha).



(a) Entre toda la muestra y el grupo con hospederos potenciales



(b) Entre toda la muestra y el grupo sin hospederos potenciales



(c) Entre el grupo con y sin hospederos potenciales

Figura 5.18: LTRE (*Life Table Response Experiment*) a) entre toda la muestra y el grupo con hospederos potenciales, b) entre toda la muestra y el grupo sin hospederos potenciales y c) entre el grupo con y sin hospederos potenciales. Arriba: diferencias entre la fecundidad y la supervivencia, abajo: contribuciones a las diferencias entre las tasas finitas de crecimiento (λ). Categorías S: semillas, 1: 1-20 cm, 2: 21-35 cm, 3: 36-49 cm, 4: \geq a 50 cm y 5: individuos con tejido aéreo seco. F_i = fecundidad P_i = supervivencia

5.3. Efecto del hospedero sobre la reproducción de *Castilleja tenuiflora*

El patrón fenológico de *Castilleja tenuiflora* en el matorral perturbado del PECM mostró la producción continua de flores durante el periodo de trabajo. Aun así, se observó que en las tres condiciones hay un mayor porcentaje de individuos con estas estructuras entre octubre y noviembre, es decir, a finales de la época de lluvias (Figura 5.19). El índice de sincronía (Z) obtenido para toda la muestra fue de 0.0187 mientras que para el grupo con hospederos potenciales fue de 0.0237 y para el grupo que crecía sin hospederos potenciales fue de 0.0888. Estos valores indican que, los individuos de *C. tenuiflora* producen flores de manera asincrónica. Se encontraron diferencias significativas entre el número de individuos con flores del grupo con hospederos potenciales y el grupo que crecía sin ellos ($Z= 5.071$, $gl= 13$, $p= 3.96 \times 10^{-07}$), es decir, los individuos de *C. tenuiflora* con hospederos potenciales producen más flores a lo largo del año en comparación con los que crecen sin hospederos.

Castilleja tenuiflora presentó frutos a lo largo de todo el periodo de trabajo (Figura 5.20). El mayor porcentaje de individuos con frutos en todas las condiciones se registró a principios de la época de secas (noviembre y diciembre), inmediatamente después del pico de floración. Es importante mencionar que en general el porcentaje de individuos con frutos fue menor al de individuos con flores, sin importar la presencia o la ausencia de un hospedero potencial. Cabe hacer hincapié en que en junio y agosto 2016 así como en agosto 2017 no se registró la presencia de frutos de ningún estadio en el grupo sin hospederos potenciales. El valor del índice de sincronía (Z) para los frutos para toda la muestra fue de 0.0066, para el grupo con hospederos potenciales fue de 0.0126 y para el grupo sin hospederos potenciales fue de 0.0472, lo que indica que, al igual que la producción de flores, no hay sincronía en la producción de frutos. Aun así, se encontraron diferencias significativas entre el número de individuos con hospederos potenciales que tenían frutos y el número de individuos que crecía sin hospedero y que tenía frutos ($Z= 2.145$, $gl= 13$, $p= 0.032$), en otras palabras, los individuos de *C. tenuiflora* con hospederos potenciales producen más frutos durante todo el año.

El porcentaje de flores en anthesis que llegaron a producir frutos fue diferente depen-

diendo de la presencia o la ausencia de un hospedero potencial y de la época. A finales de la época de lluvias y principios de la de secas 2016 hubo un mayor porcentaje de flores que produjeron frutos en el grupo sin hospederos potenciales, mientras que a finales de la época de secas de 2016 e inicios de la de lluvias 2017 se observó que el grupo con hospederos potenciales presentó un mayor porcentaje de flores que se convirtieron en frutos (Figura 5.21). Es importante señalar que hubo meses (julio 2016 y agosto 2017) en los que ninguna flor produjo frutos en el grupo sin hospederos potenciales (Apéndice C, Tabla C.1). No se encontraron diferencias significativas entre el *fruit set* de ambos grupos ($F= 0.048$, $gl= 1$, $p= 0.828$).

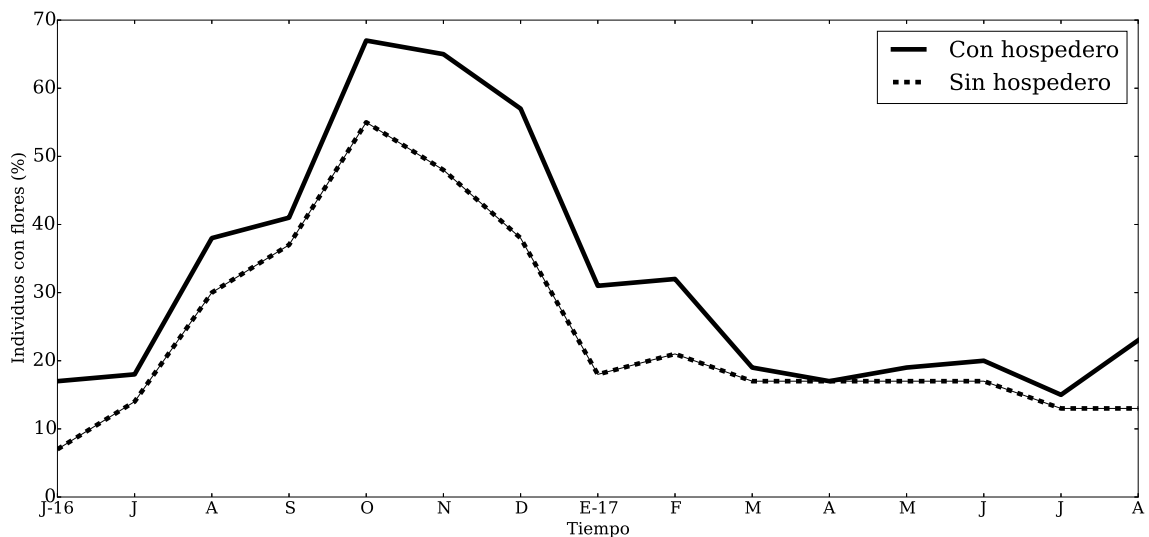


Figura 5.19: Patrón de floración (sin diferenciar entre estadios) de *Castilleja tenuiflora* con y sin hospederos potenciales durante el periodo de junio 2016 a agosto 2017 en el matorral perturbado del Parque Ecológico de la Ciudad de México.

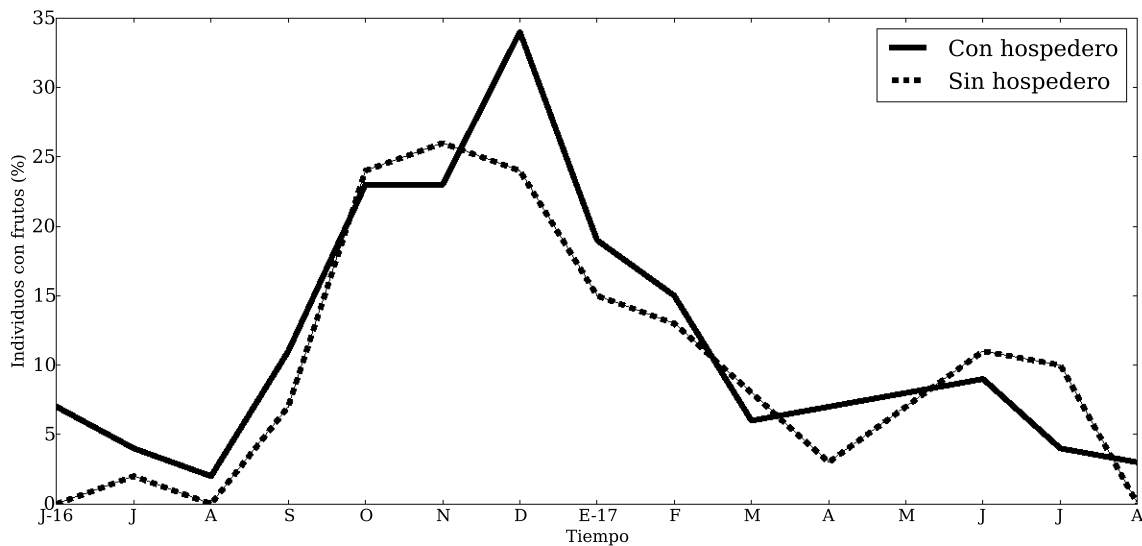


Figura 5.20: Patrón de fructificación (sin diferenciar entre estadios) de *Castilleja tenuiflora* en presencia y en ausencia de hospederos potenciales durante el periodo de junio 2016 a agosto 2017 en el matorral perturbado del Parque Ecológico de la Ciudad de México.

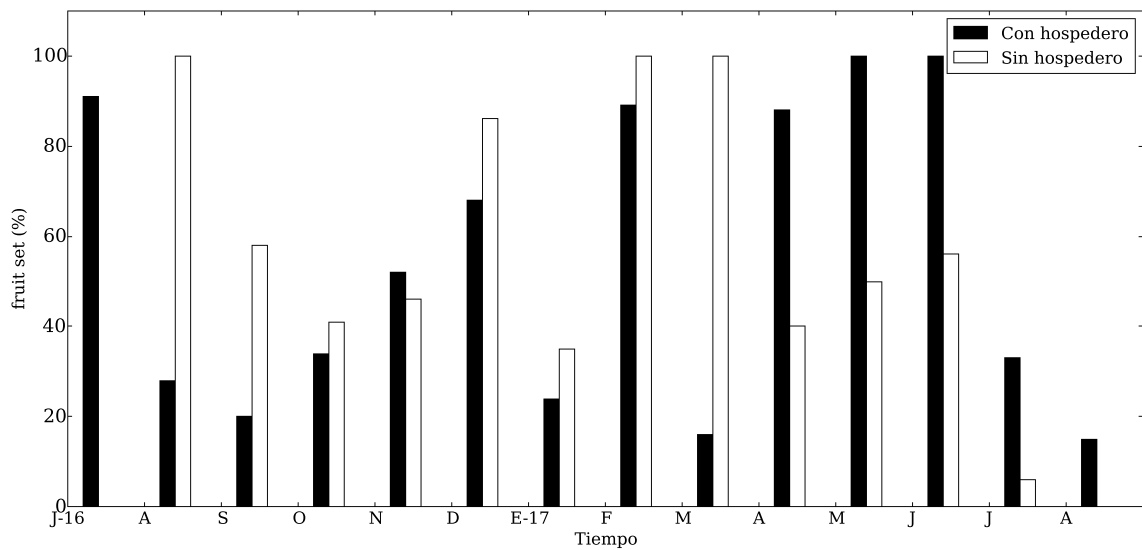


Figura 5.21: Producción de frutos (*fruit set*), en porcentaje, de los grupos con y sin hospederos potenciales durante el periodo de junio 2016 a agosto 2017 dentro del matorral perturbado del Parque Ecológico de la Ciudad de México.

5.4. Evidencias microscópicas del hemiparasitismo

La micromorfología de *Castilleja tenuiflora* presenta células rectangulares muy organizadas en la epidermis (Figura 5.22), lo que se utilizó como referencia para identificar su presencia en el tejido radicular de sus hospederos potenciales. Debido a que las co-

nexiones de *C. tenuiflora* con sus hospederos potenciales se dan a partir de las raíces laterales (secundarias, terciarias y cuaternarias), las cuales son muy delgadas y frágiles, no es sencillo observar la conexión de *C. tenuiflora* con todas las plantas a las que podría parasitar. Hasta este momento se ha logrado identificar conexiones con *O. robusta*, *Verbesina* spp., *C. kaulfussii*, *P. trinervia* y *E. glabratum*. En la figura 5.23 y 5.24 se muestran las conexiones identificadas entre *C. tenuiflora* y sus hospederos. En estas figuras se puede observar cómo la raíz de *C. tenuiflora* tiene contacto con las raíces de *Verbesina* spp. (Figura 5.23 a-d) y de *O. robusta* (Figura 5.23 e y f), así como con el rizoma de *C. kaulfussii* (Figura 5.24 a y b), con la raíz de *P. trinervia* (Figura 5.24 c) y con la de *E. glabratum* (Figura 5.24 d).

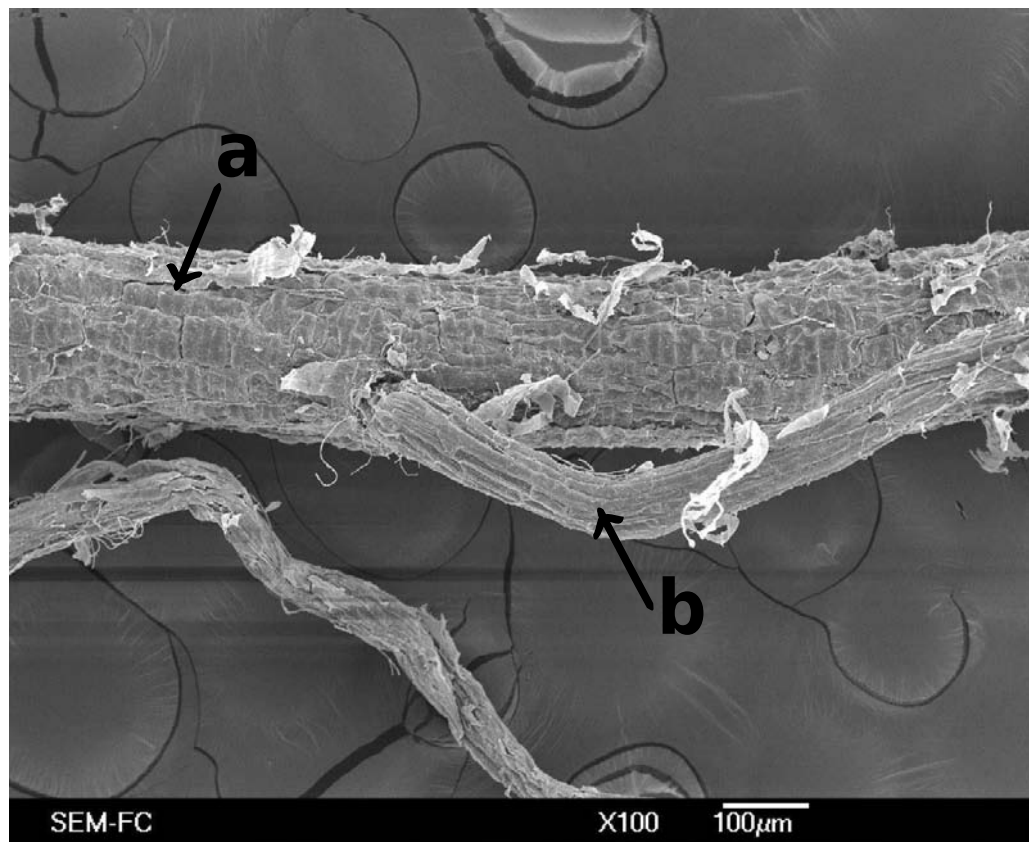


Figura 5.22: Raíz de *Castilleja tenuiflora* al microscopio electrónico de barrido. a) raíz y b) raíz secundaria.

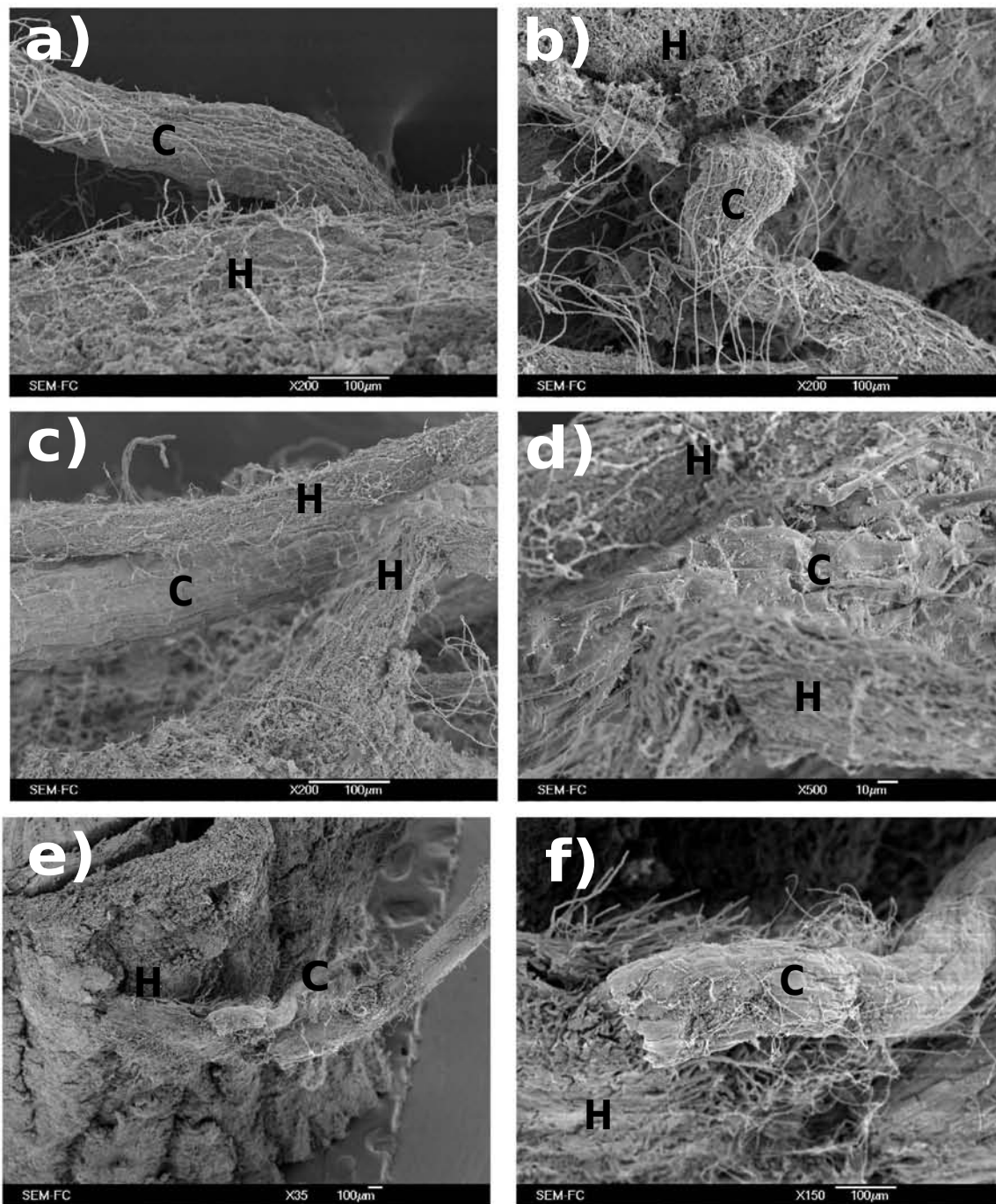


Figura 5.23: Conexión entre la raíz de *Castilleja tenuiflora* y sus hospederos. a), b), c) y d) conexión entre *Castilleja tenuiflora* y *Verbescina* spp. e) y f) Conexión entre *Castilleja tenuiflora* y *Opuntia robusta*. C: raíz de *Castilleja tenuiflora* y H: raíz del hospedero.

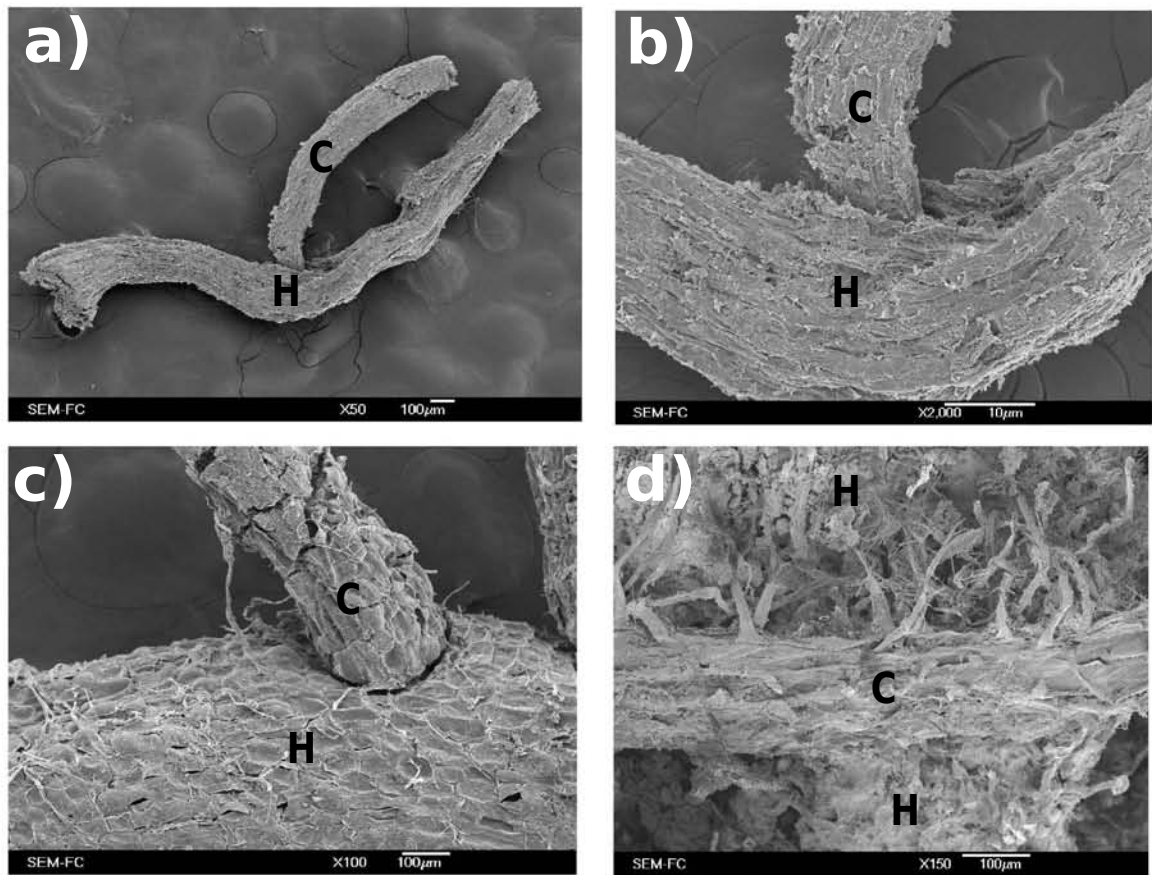


Figura 5.24: Conexión entre la raíz de *Castilleja tenuiflora* y sus hospederos. a) y b) conexión entre *Castilleja tenuiflora* y *Cheilanthes kaulfussii*. c) conexión entre *Castilleja tenuiflora* y *Piqueria trinervia* y d) conexión entre *Castilleja tenuiflora* y *Eupatorium glabratum*. C: raíz de *Castilleja tenuiflora* y H: raíz (o rizoma) del hospedero.

CAPÍTULO 6

DISCUSIÓN

6.1. Identificación de hospederos potenciales y descripción de la comunidad

La identificación de los hospederos potenciales de algunas plantas parásitas se ha hecho en función del tamaño de sus raíces, como en el caso de *Rinanthus minor* (Gibson y Watkinson, 1992) y de una población de *C. tenuiflora* en el Parque Nacional Iztaccihuatl-Popocatepetl (Montes-Hernández *et al.*, 2015). En el caso que nos ocupa, la identificación de los hospederos potenciales de *C. tenuiflora* en función del tamaño de su tejido radicular puede llevar a subestimar a los posibles hospederos de esta especie en el matorral perturbado del PECM, debido a que durante la colecta se observó que las partes aéreas de *O. robusta*, cuyas raíces estaban junto a las de *C. tenuiflora*, se encontraban a una distancia mayor a la que podían abarcar, por sí solas, las raíces de *C. tenuiflora*. Las plantas holo y hemiparásitas suelen asignar menor energía y biomasa a sus raíces en comparación con las plantas de vida libre (Matthies, 1997). Sin embargo, el tamaño de las raíces de *C. tenuiflora* en presencia y en ausencia de un hospedero potencial no fue diferente, lo que probablemente denota su carácter de hemiparásita facultativa. Sin embargo, se requeriría de estudios fisiológicos finos que permitan identificar el flujo de nutrientes asociados al crecimiento de las raíces en diferentes condiciones antes de poder llegar a una conclusión definitiva sobre este tema.

Los índices de diversidad obtenidos en el presente estudio indicaron que la zona es

diversa y, además, el de Shannon-Wiener fue un poco mayor al reportado por Mendoza-Hernández *et al.* (2013) para los sitios con perturbación intermedia dentro del PECM. Lo anterior puede deberse al tiempo transcurrido entre ambos trabajos y al número de sitios muestreados, pues en el presente estudio sólo se trabajó en un sitio, mientras que en el de Mendoza-Hernández *et al.* (2013) se estudiaron 10 sitios. Según la hipótesis del disturbio intermedio, los sitios con perturbación intermedia presentan una mayor diversidad y riqueza en comparación con los sitios conservados y los de perturbación alta (Connell, 1978). El alto valor obtenido en el índice de Shannon-Wiener podría concordar con esta hipótesis, sin embargo, es necesario conocer los valores de este índice para sitios que fueron considerados como conservados y con perturbación alta en el PECM para poder confirmar esta hipótesis. Estos resultados indican que el proceso de sucesión puede estar avanzado, al menos en las zonas con perturbación intermedia dentro del parque. No obstante, es muy probable que los disturbios recurrentes, locales y relativamente puntuales, ocasionados por el paso de personas, algunas actividades de reforestación, así como algunos incendios hayan mantenido al matorral en esas condiciones.

En las comunidades vegetales las plantas pueden interactuar de distintas formas a la vez. Pueden estar compitiendo por recursos (e.g. por polinizadores, luz, nutrientes, agua y espacio), pero también pueden beneficiarse al crecer junto a otra(s) (facilitación). Igualmente, pueden estar interactuando a través del parasitismo (Brooker *et al.*, 2008; Fibich *et al.*, 2010). El análisis de asociación permite conocer las relaciones espaciales entre las especies de una comunidad y determinar qué especies suelen estar juntas con mayor frecuencia de lo que se esperaría si la distribución estuviera determinada únicamente por azar (Kent, 2012; Meave y Pérez García, 2013). Además, indica que entre esas especies está ocurriendo algún tipo de interacción (Mandujano *et al.*, 1998). Los resultados obtenidos en el presente trabajo indican que existe una asociación entre *C. tenuiflora* y las especies más abundantes en el sitio de trabajo, como *P. trinervia*, dicha asociación posiblemente puede estar determinada por su frecuencia y, además, sugiere que *C. tenuiflora* sí tiene preferencia por ciertas especies (la mayoría de menor abundancia y frecuencia). Es importante mencionar que la asociación que mostró *C. tenuiflora* con ciertas especies de la zona de estudio no necesariamente significa que las prefiera como hospederos o incluso como nodrizas o facilitadoras. En todo caso, si esta asociación se debe al pa-

rasitismo, la preferencia por unas especies sobre otras puede estar relacionada con la facilidad que pudiera tener *C. tenuiflora* de introducir sus haustorios en el tejido radicular de esas especies. Se sabe que no todas las especies vegetales pueden fungir como hospederos potenciales, debido a que algunas producen barreras fisicoquímicas que evitan la infestación (Cameron y Seel, 2007; Cameron *et al.*, 2009). Por ello es importante ahondar en cómo se ensamblan las comunidades y en qué papel tienen las interacciones específicas en este proceso, así como identificar qué características comparten las especies con las que *C. tenuiflora* prefiere asociarse.

Si las condiciones se mantienen estables y no hay disturbios adicionales, los sitios que han sido perturbados presentan un proceso continuo de recolonización por especies propias del lugar y por otras provenientes de otros sitios, que suelen ser afines al disturbio, lo que implica un cambio en la composición y abundancia de especies a través del tiempo (Adams, 1908; Young *et al.*, 2001). Además, se sabe que los sitios con perturbación intermedia dentro del PECM suelen presentar mayor diversidad y alta densidad de plantas en comparación con los sitios con baja y alta perturbación (Mendoza-Hernández *et al.*, 2013). El alto porcentaje de individuos de *C. tenuiflora* con hospederos potenciales en la zona de estudio puede estar asociado al proceso de recolonización que se está dando, aunado a la alta densidad de plantas en el sitio. La densidad alta de plantas facilita el contacto entre las raíces de diferentes especies.

Las plantas holo y hemiparásitas pueden ser generalistas o especialistas. Las primeras no tienen hospederos específicos, mientras que las segundas sí. Dependiendo de la especie, tanto las generalistas como las especialistas pueden infestar a varios individuos (de la misma o de diferentes especies) a la vez (Heckard, 1962; Pennings y Callaway, 2002; Press y Phoenix, 2005; Marquardt y Pennings, 2011). Los resultados de este trabajo sugieren que *C. tenuiflora* puede ser considerada como una parásita generalista, debido a que la mayoría de los individuos crecían cerca de varios individuos de diferentes especies, desde las de mayor abundancia y frecuencia, como *P. trinervia*, hasta las de menor como, por ejemplo, *Wigandia urens* (Figura 5.1 y 5.2). Asimismo, se sabe que varias especies del género *Castilleja* se comportan como hemiparásitas generalistas (Heckard, 1962; Press y Phoenix, 2005).

6.2. Efecto del hospedero sobre la supervivencia y el crecimiento de *Castilleja tenuiflora*

El efecto positivo que tienen los hospederos sobre las plantas parásitas se ve reflejado en las tasas vitales de estas últimas (Matthies, 1997; Press y Phoenix, 2005). La mayor supervivencia observada en el grupo con hospederos potenciales de *C. tenuiflora* durante el periodo de trabajo indica que este proceso está relacionado con la presencia de otras plantas que puedan fungir como hospederos. Sin embargo, es importante mencionar que la supervivencia de *C. tenuiflora* se vio afectada también por la identidad del hospedero potencial (Figura 5.5). Se sabe que la identidad y la productividad del hospedero tienen diferentes efectos en las plantas parásitas (Marvier, 1998; Pennings y Callaway, 2002; Press y Phoenix, 2005; Fibich *et al.*, 2010; Marquardt y Pennings 2010), por lo que las diferencias en la supervivencia de *C. tenuiflora* al crecer cerca de *P. trinervia*, *C. tenuiflora*, *P. roseus*, *C. kaulfussii* y *E. glabratum* posiblemente se deba a que no todas las especies y no todos los individuos son igualmente productivos. El que la supervivencia de los individuos de *C. tenuiflora* que crecían cerca de otros individuos de su misma especie fuera mayor que la de los que crecían sin hospederos potenciales apunta a que posiblemente están obteniendo beneficios al interactuar con otros miembros de su misma especie. Se ha reportado que las especies del género *Castilleja* pueden parasitar a individuos de su misma especie (Heckard, 1962), por lo que se puede pensar que este fenómeno también se presenta en la zona considerada en este estudio.

El crecimiento de las plantas parásitas, como sería de esperar, es otro de los parámetros que se ve afectado por la presencia de un hospedero (Matthies, 1995, 1997; Press y Phoenix, 2005). Al igual que en el caso de la supervivencia, el crecimiento se ve afectado por la presencia o ausencia de hospederos y por la calidad de los recursos que éstos ofrecen al parásito. De igual forma se ha registrado el mismo efecto sobre algunas especies del género *Castilleja*, pero en condiciones controladas (Matthies, 1997). Los individuos de *C. tenuiflora* que crecían cerca de un hospedero potencial presentaron un crecimiento significativamente mayor que los individuos que crecían sin hospederos potenciales (Figura 5.6), lo cual indica que obtenían algún beneficio de sus hospederos como, por ejemplo, la disponibilidad de agua y sales minerales de su sistema vascular.

Sin embargo, aún son necesarios estudios detallados que permitan corroborar que *C. tenuiflora* extrae agua y sales minerales de sus hospederos potenciales.

En las matrices de transición, para todas las condiciones y para todas las épocas, las mayores probabilidades siempre se presentaron en la permanencia en las categorías 4 y 5, siendo la 4 mayor en época de lluvias y la 5 en la de secas. Las poblaciones de plantas perennes se caracterizan por presentar altas probabilidades de permanencia de los individuos de mayor tamaño, es decir de las últimas categorías (Silvertown *et al.*, 1993). La alta probabilidad de permanencia en la categoría 4 (individuos mayores a 50 cm) corrobora que esta especie se comporta como sería de esperarse dado su carácter perenne y, además, que durante la época de secas este valor sea menor que el de la categoría 5 demuestra los efectos de la estacionalidad de la zona. El hecho de que la probabilidad de la permanencia de la categoría 4 del grupo con hospederos potenciales sea mayor que la del grupo que crecía sin hospederos potenciales en ambas épocas sugiere que la presencia de un hospedero potencial tiene un efecto en este comportamiento. El crecimiento de las plantas se encuentra regulado por la disponibilidad de agua y nutrientes, así como por la temperatura y la calidad y cantidad de luz (Turner y Begg, 1978; Taiz y Zeiger, 2006) y, en particular para las plantas parásitas, por la presencia de un hospedero (Matthies, 1995, 1997; Press y Phoenix, 2005). Las altas probabilidades de recuperar el tejido aéreo verde después de la época de secas en el grupo con hospederos potenciales puede deberse a los beneficios que obtienen éstos, aunque se desconoce qué sucede entre las raíces cuando el tejido aéreo está seco. La alta probabilidad de permanecer con el tejido aéreo seco (categoría 5) en presencia y en ausencia de un hospedero potencial sugiere que *C. tenuiflora* sobrevive con cantidades relativamente bajas de agua, dada la aridez edáfica que caracteriza a los suelos basálticos, lo que afecta al crecimiento, así como a la producción de hojas, flores y frutos, y además, podría indicar que es una parásita poco exitosa en términos de este parámetro en particular.

Los valores de las tasas finitas de crecimiento denotaron un efecto de la estacionalidad sobre la muestra de *C. tenuiflora* (Figura 5.8). En 2016 los valores más altos de λ se observaron durante la época de lluvias, tanto para toda la muestra como para los grupos con y sin hospederos potenciales, probablemente debido a que en esta época hay una mayor disponibilidad de agua en el PECM (Martínez-Romero, 1997), así como de hospe-

deros potenciales sanos y con alta productividad dado que es la época de crecimiento. Los bajos valores de λ observados para todas las condiciones durante la época de lluvias 2017 se deben posiblemente a un disturbio parcial generado por la introducción de una especie (probablemente *Furcraea* spp.) en la zona de trabajo en este periodo, como parte de un programa de reforestación de la CORENA. La manipulación efectuada ocasionó la muerte de algunos individuos de la muestra seleccionada. Cabe mencionar que ninguna de las plantas introducidas sobrevivió, pero que el disturbio generado por su introducción sí afectó a la población en estudio.

La tasa finita de crecimiento de toda la muestra para el periodo de tiempo considerado fue de 1.189, lo que indica que está creciendo alrededor de un 19%. El alto valor de λ obtenido para toda la muestra concuerda con lo reportado por Granados-Hernández (2015), y recalca que en la zona de estudio está ocurriendo un proceso sucesional en el que interviene, de manera relevante, la especie estudiada. Como ya se mencionó, la presencia de un hospedero tiene efectos positivos en las plantas parásitas (Matthies, 1997; Press y Phoenix, 2005; Yong-Quan *et al.*, 2010) y facilita su establecimiento y desarrollo desde etapas serales tempranas. El valor de la tasa finita de crecimiento para el grupo con hospederos potenciales fue de 1.234 y del grupo que crecía aparentemente solo fue de 1.018. Estos valores indican que ambos grupos están creciendo alrededor de 23% y 2% anual, respectivamente. El alto valor de λ para el grupo con hospederos potenciales sugiere que la presencia de estos tiene efectos muy relevantes en el crecimiento poblacional de *C. tenuiflora*. No obstante, no es posible asegurar que este vecindario tiene efectos positivos por las relaciones parásito-hospedero, pues podría tratarse de procesos de facilitación, que podrían incluir al nodricismo (Connell y Slatyer, 1977; Callaway, 2007; Gotelli, 2008). Las observaciones en el MEB, sin embargo, permiten confirmar la capacidad de *C. tenuiflora* de interactuar con las raíces de otras especies, por lo que es posible concluir que es la interacción con los hospederos lo que explica el incremento en la tasa finita de crecimiento de este grupo. Aunque la interacción entre los individuos de *C. tenuiflora* y los de otras especies debe confirmarse a nivel histológico y fisiológico, los resultados de este trabajo apuntan a que el hemiparasitismo de *C. tenuiflora* favorece a su población en el PECM.

La estructura estable (\mathbf{w}) señala la distribución de los individuos en las diferentes

categorías en el estado estable a la cual la población finalmente debe llegar (Caswell, 1982). La estructura estable de toda la muestra de *C. tenuiflora* mostró que en todas las épocas las categorías de menor tamaño fueron las que presentaron la mayor proporción del total de individuos, y que las únicas que sí cambiaron dependiendo de la época fueron la 4 y la 5 (Tabla 5.5 y Figura 5.9 a, d y g). Las estructuras estables para los grupos con y sin hospederos potenciales presentaron un patrón similar al de toda la muestra (Figura 5.9 b, c, e, f, h e i), por lo que en el futuro si las presiones de selección son constantes, la muestra estará compuesta principalmente por semillas, por individuos de 1 a 35 cm (categoría 1 y 2), por individuos de más de 50 cm durante las lluvias y por individuos con tejido aéreo seco durante la época de secas, aun cuando se considere la presencia o la ausencia de un hospedero potencial. Estos resultados concuerdan con lo reportado por Granados-Hernández (2015) y señalan que el sitio de estudio aún se encuentra en una etapa relativamente temprana de colonización. El patrón de la estructura estable para el grupo sin hospederos potenciales en la época de lluvias 2017, en el que las semillas y las categorías 3 y 4 presentaron las mayores proporciones, probablemente se deba a que en esta época se registró un mayor número de individuos en estas categorías.

El valor reproductivo (\mathbf{v}) indica la posible contribución que cada categoría hace a la población a largo plazo y depende de la probabilidad de reproducción y de supervivencia de los individuos en cada categoría (Caswell, 2001; Lemos *et al.*, 2005). Los valores reproductivos obtenidos para cada condición siempre aumentaron conforme incrementaba el tamaño, siendo las categorías 3 y 4 las que presentaron los valores más altos. Esto indica que en el futuro los individuos de más de 36 cm son los que tendrán una mayor contribución a la población a través de la reproducción. Este patrón también se ha observado en otras especies vegetales (por ejemplo, Contreras y Valverde, 2002; Gutiérrez, 2004; Bravo, 2011). Asimismo, Matthies (1997) observó que los individuos de mayor tamaño de *Castilleja chromosa* presentaron una mayor floración. El alto valor reproductivo observado en la categoría 1 en la época de lluvias 2017 muy probablemente se deba a que esta categoría, al igual que la 4, presentaron la mayor supervivencia en esta época.

Los análisis de perturbación permiten conocer cuáles son los procesos o atributos de la historia de vida que más influyen en el crecimiento de la población o en la adecuación de una especie en un sitio dado. La sensibilidad señala qué tanto cambia λ si se da un

pequeño cambio en un elemento de \mathbf{A} y los demás se mantienen constantes, mientras que la elasticidad estima los efectos relativos en λ en respuesta a un cambio proporcional en los elementos de \mathbf{A} (Caswell, 2001). Las matrices de sensibilidad en este estudio revelaron que, sin importar la estacionalidad, el reclutamiento (transición de semillas a categoría 1) es el proceso que tiene un mayor efecto sobre λ en toda la muestra, así como en el grupo con hospederos potenciales. Por el contrario, las sensibilidades para el grupo sin hospederos potenciales sí se vieron afectadas por la época del año pues, en las lluvias, el proceso que tiene un mayor efecto sobre la tasa finita de crecimiento es el reclutamiento, como en los casos anteriores, mientras que en la época de secas el atributo que tuvo un mayor efecto sobre λ fue la retrogresión de la categoría 5 a la 4, es decir la capacidad de recuperar el tejido aéreo verde después de haberse secado. Las sensibilidades en función de las tasas vitales indicaron que la tasa de crecimiento es la que tiene un mayor impacto en la tasa finita de crecimiento.

Las matrices de elasticidad indicaron que, en todas las condiciones durante la época de lluvias 2016 y 2017, excepto para el grupo sin hospederos potenciales en el 2017, la permanencia de los individuos de mayor tamaño tuvo una mayor contribución relativa a λ , mientras que en la de secas 2016, por el contrario, la permanencia de individuos vivos con ramas secas fue lo que más contribuyó relativamente a λ en las tres condiciones. Lo anterior concuerda con lo observado en las matrices de transición y denota el carácter perenne de la especie y la estacionalidad de la zona. La matriz de elasticidad durante la época de lluvias 2017 para el grupo sin hospederos potenciales mostró que la permanencia en la categoría 3, seguida de la 4, fueron las que más contribuyeron relativamente a λ . Este resultado puede deberse a que en esta época la probabilidad de permanecer en la categoría 3 fue un poco mayor que la 4. El análisis de elasticidad en función de las tasas vitales indicó que la supervivencia es la que más contribuye relativamente a λ , sin embargo, en este modelo la suma de las elasticidades de la supervivencia de las categorías siempre es constante (Caswell, 2001), por lo que el crecimiento de los individuos es el parámetro que tendrá un mayor impacto sobre la tasa finita de crecimiento.

El triángulo demográfico construido en este trabajo señala que tanto, para toda la muestra como para el grupo con hospederos potenciales y para el que crecía aparentemente solo, la supervivencia es el parámetro vital que tiene una mayor contribución

relativa sobre λ , seguida del crecimiento, lo que coincide con el análisis de elasticidad en función de las tasas vitales. Estos resultados concuerdan con lo propuesto por Silvertown *et al.* (1993) para las hierbas perennes de espacios abiertos, las cuales tienden a ocupar la parte media del triángulo, así como a encontrarse cerca del eje de la supervivencia. Lo observado en el presente estudio difiere un poco con lo reportado por Granados-Hernández (2015) para otra muestra de *C. tenuiflora* dentro del PECM, debido a que en dicho trabajo se observó que el crecimiento fue el parámetro que tuvo una mayor contribución relativa sobre la tasa finita de crecimiento a lo largo de un periodo de un año y sin considerar la interacción entre los individuos considerados y otros de la misma o de otras especies. Aun así, estos resultados corresponden al mismo comportamiento de las hierbas perennes de espacios abiertos. Es importante hacer hincapié en que la presencia de un hospedero potencial afectó la importancia de cada parámetro sobre la tasa finita de crecimiento, lo que sugiere que la presencia o ausencia de una planta que pueda fungir como hospedero tiene efectos sobre los distintos parámetros vitales.

El LTRE permite conocer qué proceso vital contribuye más, si la supervivencia o la fecundidad, a las diferencias entre los valores de λ de dos poblaciones bajo ciertas condiciones (Caswell, 2001). Los resultados obtenidos en el LTRE para este trabajo indican que, aun cuando las mayores diferencias se dan en la fecundidad, la supervivencia fue el atributo que más contribuyó a las diferencias entre las tasas finitas de crecimiento del grupo que crecía aparentemente solo y del que contaba con hospederos potenciales (Figura 5.18). Los resultados arrojados por el LTRE también sugieren la existencia de *trade-offs* (Caswell, 2001). Los *trade-off*, trueques o disyuntivas se refieren a la competencia que se da entre las funciones de un organismo por la limitada disponibilidad de energía con la que cuentan (Stearns, 1992; Silvertown y Charlesworth, 2001). En este caso, el LTRE indica que existe un *trade-off* fisiológico entre la supervivencia y la reproducción ante la ausencia de un hospedero potencial; es decir que hay una mayor asignación de energía a la fecundidad a expensas de la supervivencia cuando *C. tenuiflora* no cuenta con un hospedero potencial. De esta forma, los recursos que esta especie obtiene de otras parece ampliar la disponibilidad de los mismos al grado de que la competencia por ellos dentro de cada planta se reduce.

6.3. Efecto del hospedero sobre la reproducción de *Castilleja tenuiflora*

El fenograma construido para la muestra de *C. tenuiflora* seleccionada en el matorral perturbado del PECM mostró que la producción de flores es continua, tal y como se ha reportado en otros trabajos (e.g. Martínez-Romero, 1997; Rzedowski y Rzedowski, 2001; Díaz-Valenzuela y Ortiz-Pulido, 2001; Belmont-Osuna, 2014; Granados-Hernández, 2015), aun cuando no cuenta con un hospedero potencial. Sin embargo, la reproducción, medida como el número de flores y frutos producidos en las plantas parásitas, es afectada por la presencia o la ausencia de un hospedero (Marvier, 1998). Se sabe que la producción de flores en *C. chromosa* está relacionada con la altura y que la presencia de un hospedero tiene efectos positivos sobre su crecimiento (Matthies, 1997). El mayor número de individuos de *C. tenuiflora* con flores corresponde al del grupo con hospederos potenciales, lo que apunta a que la presencia de hospederos favorece la mayor producción de flores.

La disponibilidad de agua en el ambiente tiene un papel muy importante en la producción de flores y frutos, ya que favorece la formación de dichas estructuras, así como el incremento en su tamaño en las angiospermas (Galen, 2005; Gamboa-deBuen *et al.*, 2013). La mayor producción de flores a finales de la época de lluvias (octubre y noviembre) observada en todas las condiciones seguramente se explica por la mayor disponibilidad de agua que hay en el PECM durante esta época (Martínez-Romero, 1997) y denota la importancia de este recurso para *C. tenuiflora* en la producción de flores. La floración de la mayoría de las especies herbáceas de la zona se concentra en este periodo (Martínez-Romero, 1997).

La sincronía de la floración en una población dada afecta la cantidad de descendientes y su calidad genética, debido a que influye en la probabilidad de fecundación potencial de cada individuo y, además, llega a afectar la eficiencia de forrajeo de los polinizadores (Schemske 1977; Freitas y Bolmgren, 2008). Por el contrario, la asincronía en la floración de una misma especie ha sido interpretada como una estrategia para evitar la competencia intraespecífica por polinizadores, aumentando así la reproducción al forzarlos a moverse buscando los recursos que requieren (Freitas y Bolmgren, 2008). El índice de

sincronía Z reveló que en todas las condiciones la producción de flores se da de manera asincrónica, lo que indica que este comportamiento es característico de *C. tenuiflora* y puede ser una estrategia para evitar la competencia por polinizadores con otros miembros de su misma especie, además de garantizar que la reproducción se de a lo largo de todo el año, distribuyendo en el tiempo los riesgos que este proceso conlleva. Al comparar el índice de sincronía obtenido para los grupos con y sin hospederos potenciales se observó que el del grupo que crecía aparentemente solo fue mayor (0.09) que el del grupo que contaba con hospederos potenciales (0.02). Estos resultados indican que la respuesta de la reproducción a la estacionalidad ambiental es más marcada cuando no se cuenta con un hospedero, es decir, el agua y los nutrientes adicionales obtenidos por la vía del hemiparasitismo permiten la producción de más flores a lo largo de todo el año.

La producción de frutos de *C. tenuiflora*, al igual que la de flores, se dio a lo largo de todo el periodo de trabajo, lo que indica que su producción también es continua, aunque tiene un periodo máximo definido. La mayor producción de frutos de distintos estadios en las tres condiciones se presentó al inicio de la época de secas, probablemente debido a la disponibilidad de recursos después de haber terminado la época de lluvias y a la mayor disponibilidad de dispersores durante ese periodo (Martínez-Romero, 1997). Al igual que en el fenograma de la floración, el de la fructificación (Figura 5.20) reveló que el grupo con hospederos potenciales presentó un mayor número de individuos con frutos, lo que sugiere que la presencia de una planta que pueda fungir como hospedero tiene efectos positivos en la producción de dichas estructuras. Sin embargo, el porcentaje de flores maduras (en anthesis) que se convirtieron en frutos no se vio afectado por la presencia o ausencia de un hospedero potencial, lo que sugiere que este proceso, a diferencia del número de flores producidas, depende más de la probabilidad de que una flor en anthesis sea polinizada que de la presencia de una planta a la cual parasitar.

El índice de sincronía Z mostró que la producción de frutos de toda la muestra y de los grupos con y sin hospederos potenciales se da de manera asincrónica. La asincronía de la fructificación se ha visto como una adaptación para reducir la competencia por dispersores de semillas permitiendo así maximizar la reproducción (Wheelwright, 1985; Freitas y Bolmgren, 2008). Debido al tipo de fruto de *C. tenuiflora* se puede suponer que no dispersa sus semillas por medios bióticos, por lo que la producción asincrónica de los

frutos por parte de *C. tenuiflora* no puede ser vista como una adaptación para evitar la competencia por dispersores con otros miembros de su misma especie, sin embargo, sí podría interpretarse como una estrategia para maximizar su reproducción y la posibilidad de establecimiento en distintos sitios a lo largo del tiempo. Al igual que en la floración, el índice de sincronía Z para el grupo sin hospederos potenciales fue mayor (0.05) que para el del grupo con hospederos potenciales (0.01), lo que indica que los individuos que crecen aparentemente solos tienden a estar más sincronizados con las variaciones ambientales en la producción de flores y frutos que el grupo con hospederos potenciales.

6.4. Evidencias microscópicas del hemiparasitismo

Las observaciones en el campo y en el MEB revelaron que las raíces de *C. tenuiflora* estaban unidas con las de los hospederos potenciales identificados en este trabajo y que, además, dichas uniones se dan a partir de las raíces secundarias, terciarias y cuaternarias de *C. tenuiflora*. Estas observaciones concuerdan con lo reportado por Montes-Hernández *et al.* (2015), quienes vieron que los haustorios de *C. tenuiflora* se forman en sus raíces laterales, aunque no especifican de qué orden son.

La morfología de las células epidérmicas de las raíces de *C. tenuiflora*, rectangulares y ordenadas (Figura 5.22), observada con el MEB permitió identificar una conexión, al menos mecánica, con cinco de sus hospederos potenciales (Figura 5.23 y 5.24). Debido a que las raíces laterales de *C. tenuiflora* eran muy frágiles, fue complicado identificar conexiones con otros de sus hospederos potenciales, sobre todo con individuos de su misma especie, sin embargo no significa que no existiera.

Es importante recalcar que las imágenes obtenidas en el MEB sólo permitieron ver la morfología de las raíces tanto de *C. tenuiflora* como las de sus hospederos potenciales y no permitieron reconocer cómo los haustorios de *C. tenuiflora* entraban al tejido radicular de sus hospederos. Por ello, estos resultados sólo permitieron asegurar la existencia de una conexión o interacción entre el tejido radicular de *C. tenuiflora* con algunos de sus hospederos potenciales, pero no una infestación como tal. Para poder aseverar que realmente *C. tenuiflora* está infestando a otras plantas se necesitan realizar cortes histológicos en los sitios donde se identificó una conexión o interacción para poder ver la

presencia de haustorios.

CAPÍTULO 7

CONCLUSIONES

- *Castilleja tenuiflora*, al igual que otros miembros del género, puede ser considerada como una hemiparásita generalista y, además, probablemente parásita de individuos de su misma especie.
- La dinámica poblacional de *C. tenuiflora* en la zona seleccionada en el matorral perturbado del PECM se vio afectada por la presencia y la ausencia de un hospedero potencial. La supervivencia, el crecimiento y la reproducción (medida como la producción de flores y frutos) en *C. tenuiflora* son mayores en presencia de un hospedero potencial.
- El alto valor de λ del grupo con hospederos potenciales indica que la presencia de un hospedero potencial tiene efectos positivos sobre el crecimiento poblacional de *C. tenuiflora*.
- La tasa de supervivencia es la que más contribuye a las diferencias entre los valores de la tasa finita de crecimiento entre el grupo con hospederos potenciales y el que crece aparentemente solo.
- Si las presiones de selección se mantienen, en el futuro la muestra estará compuesta por individuos de las primeras categorías y los mayores de más de 50 cm de altura serán lo que tendrán una mayor probabilidad de reproducción y de supervivencia, aun cuando se considere la presencia o la ausencia de un hospedero potencial.

- *C. tenuiflora* tiene la capacidad de recuperar su tejido aéreo verde, ya sea retoñando (sobre los tallos) o rebrotando (desde la parte subterránea) y la presencia de un hospedero potencial aumenta la probabilidad de que se de este comportamiento.
- La transición de semillas a la categoría 1 tiene la mayor contribución absoluta a la tasa finita de crecimiento en todas las condiciones.
- *Castilleja tenuiflora* se comporta como herbácea perenne de hábitats abiertos, aun cuando no cuenta con un hospedero potencial.
- La presencia de un hospedero potencial afecta la importancia relativa de cada parámetro vital sobre λ .
- En general, la supervivencia y el crecimiento tienen un mayor impacto sobre la tasa finita de crecimiento.
- La producción de flores y frutos en *C. tenuiflora* siempre es continua a lo largo de todo el año y la del grupo con hospederos potenciales es mayor a la del grupos sin hospederos.
- La asincronía en la floración de *C. tenuiflora* no depende de la presencia de un hospedero potencial, indicando que este comportamiento es característico de la especie y, además, que puede ser una estrategia para evitar la competencia por polinizadores con otros miembros de su especie y maximizar la reproducción.
- Las observaciones en el microscopio electrónico de barrido sugieren que existe una interacción entre el tejido radicular de *C. tenuiflora* con el de sus hospederos potenciales, y que dicha interacción corresponde al parasitismo. Sin embargo, se necesitan más estudios, histológicos por un lado, y por el otro fisiológicos que permitan corroborar la existencia de un flujo de nutrientes del sistema vascular del hospedero potencial al de *C. tenuiflora* para sustentar esta hipótesis.

CAPÍTULO 8

REFERENCIAS

- Adams, C. C. 1908. The ecological succession of birds. *The Auk*. 25(2): 109-153.
- Adler, L. S. 2000. Alkaloid uptake increases fitness in a hemiparasitic plant via reduced herbivory and increased pollination. *American Naturalist* 156: 92-99.
- Alvarado-Cárdenas, L. O. 2008. *Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán*, Fascículo 65 Orobanchaceae. 1a ed. IBUNAM. México.
- Atsatt, P. R. 1973. Flowering plants: How did they evolve?. *The American Naturalist*. 107(956): 502-510.
- Augspurger, C. K. 1983. Phenology, flowering synchrony, and fruit set of six neotropical shrubs. *Biotropica*. 15:257-267.
- Begon, M.; Mortimer, M. y Thompson, D. 1996. *Population ecology. A unified study of animals and plants*. 3ª ed. Blackwell. Gran Bretaña.
- Begon, M.; Townsed, C. y Harper, J. 2006. *Ecology. From individuals to ecosystems*. 4ª ed. Blackwell. EUA.
- Belmont-Osuna, J. 2014. Efectos del acondicionamiento en la germinación de semillas de *Penstemon roseus* (Plantaginaceae) y *Castilleja tenuiflora* (Orobanchaceae). Tesis Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. D.F. México.
- Bonfil, C.; Pisanty, I.; Mendoza, A. y Soberón J. 1997. Investigación y restauración ecológica: El caso del Ajusco Medio. *Ciencia y desarrollo*. 135:14-23.

- Bonfil, C.; Rodríguez, H. y Peña, V. 2000. Evaluación del efecto de las plantas no-drizas en el establecimiento de una plantación de *Quercus L.* *Revista Mexicana de Ciencias Forestales en México.* 25: 59-74.
- Bravo, Y. 2011. *Estudio demográfico de *Astrophytum capricorne* (A. Dietrich) Britton y *Rose* en Cuatrociénegas, Coahuila, México.* Tesis Licenciatura. Facultad Ciencias, UNAM. D.F. México.
- Brooker, R. B.; Maestre, F. T.; Callaway, R. M.; Lortie, C. L.; Cavieres, L. A.; Kunstler, G.; Liancourt, P.; Tielbörger, K.; Travis, J. M.; Anthelme, F.; Armas, C.; Coll, L.; Corcket, E.; Delzon, S.; Forey, E.; Kikvidze, Z.; Olofsson, J.; Pugnaire, F.; Quiroz, C. L.; Saccone, P.; Schiffers, K.; Seifan, M.; Touzard, B. y Michalet, R. 2008. Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *Journal of Ecology.* 96 : 18-34
- Callaway, R. M. y Pennings, S. C. 1997. Impact of a parasitic plant on the zonation of two salt marsh perennials. *Oecologia.* 114: 100-105.
- Callaway, R. M. 2007. *Positive interactions and interdependence in plant communities.* Springer. Alemania.
- Cameron, D. D.; Hwangbo, J.-K.; Keith, A. M.; Geniez, J.-M.; Kraushaar, D.; Rowntree, J. y Seel, W. E. 2005. Interactions between the hemiparasitic angiosperm *Rhinanthus minor* and its host: From the cell to the ecosystem. *Folia geobotanic.* 40(2/3): 217-229
- Cameron, D. D. y Seel, W. E. 2007. Functional anatomy of haustoria formed by *Rhinanthus minor*: linking evidence from histology and isotope tracing. *New Phytologist.* 174: 412-419.
- Cameron, D. D.; White, A. y Antonovics, J. 2009. Parasite-grass-forb interactions and rock-paper-scissor dynamics: predicting the effects of the parasitic plant *Rhinanthus minor* on host communities. *Journal of Ecology.* 97(6): 1311-1319.
- Cano-Santana, Z.; Pisanty, I.; Segura, S.; Mendoza-Hernández, P.; León-Rico, R.; Soberón, J.; Tovar, E.; Martínez-Romero, E.; Ruiz, L. y Martínez-Ballesté, A. 2006.

Ecología, conservación, restauración y manejo de las áreas naturales y protegidas del Pedregal del Xitle. En: K. Oyama y A. Castillo (coords.). *Manejo, conservación y restauración de recursos naturales en México*. 1ª ed. Siglo XXI-UNAM. México. Pp. 203-226.

- Caswell, H. 1982. Stable population structure and reproductive value for population with complex life cycles. *Ecology*. 63(5): 1223-1231
- Caswell, H. 1993. Pod-specific demography of killer whales (*Orcinus orca*). *Ecology*. 74(5): 1444-1454.
- Caswell, H. 2001. *Matrix population models. Construction, analysis, and interpretation*. Sinauer Associates Inc. EUA.
- Connell, J. H. y Slatyer, R. O. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist*. 111 : 1119-1144
- Connell, J. H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*. 199(4335): 1302-1310
- Contreras, C. y Valverde, T. 2002. Evaluation of the conservation status of a rare cactus (*Mammillaria crucigera*) through the analysis of its population dynamics. *Journa of Arid Environments*. 51: 89-102
- de Kroon, H.; Plaisier, A.; van Groenendael, J. y Caswell, H. 1986. Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology*. 67(5): 1427-1431.
- Díaz-Valenzuela, R. y Ortíz-Pulido, R. 2011. Effects of a snowstorm event on the interactions between plants and hummingbirds: fast recovery of spatio-temporal patterns. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 82(4): 1234-1248.
- Douglas, D. 1973. Root Parasitism in *Castilleja rhexifolia* Rydb. *Artic and Alpine Research*. 5(2): 145-147.
- Fibich, P.; Leps, J. y Berc, L. 2010. Modelling the population dynamics of root hemiparasitic plants along a productivity gradient. *Folia Geobotanica*. 45(4): 425-422.

- Freitas, L. y Bolmgren, K. 2008. Synchrony is more than overlap: measuring phenological synchronization considering time length and intensity. *Revista Brasil. Bot.* 31(4): 721-724
- Gállego, J. 2007. *Manual de Parasitología. Morfología y biología de los parásitos de interés sanitario*. Publicacions i Edicions de la Universitat de Barcelona. España Pp. 34-36.
- Galen, C. 2005. It Never Rains but then it Pours: The Diverse Effects of Water on Flower Integrity and Function. En: Edward G. Reekie y Fakhria A. Bazzaz. *Reproductive Allocation in Plants*. Elsevier. EUA. Pp. 75-90
- Gamboa-deBuen, A.; Burgueff, C. y Zuñiga, E. 2013. Cambio de la fase vegetativa a la reproductiva. En: J, Márquez-Guzmán; M, Collazo-Ortega, M, Martínez-Gordillo; A, Orozco-Segovia. y S, Vázquez-Santana (eds.). *Biología de Angiospermas*. UNAM Facultad de Ciencias. México. Pp. 364-347
- Gibson, C. C. y Watkinson, A. R. 1992. The role of the hemiparasitic annual *Rhinanthus minor* in determining grassland community structure. *Oecologia*. 89: 62-68.
- Gotelli, N. J. 2008. *A primer of ecology*. 4a ed. Sinauer Associates Incorporated. USA.
- Granados-Hernández, L. A. 2015. *Dinámica poblacional de Castilleja tenuiflora (Orchidaceae) en un matorral con perturbación intermedia en el Parque Ecológico de la Ciudad de México, D.F., México*. Tesis Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. D.F. México.
- Gutiérrez, C. 2004. *Estudio demográfico de Cypripedium irapeanum (Orchidaceae) en el Valle de Valsequillo, Puebla*. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Puebla. Puebla. México.
- Hautier, Y.; Hector, A.; Vojtech, E.; Purves, D. y Turnbull, L. A. 2010. Modelling the growth of parasitic plants. *Journal of Ecology*. 98(4): 857-866.
- Heckard, L. R. 1962, Root parasitism in *Castilleja*. *Botanical Gazette*. 124(1): 21-29

- Joel, D. M.; Gressel, J. y Musselman, L. J. 2013 *Parasitic Orobanchaceae. Parasitic Mechanisms and Control Strategies*. Springer. EUA
- Joshi, J.; Matthies, D. y Schmid, B. 2000. Root hemiparasites and plant diversity in experimental grassland communities. *J. Ecol.* 88: 634-644.
- Kent, M. 2012. *Vegetation description and data analysis: A practical approach*. 2a ed. Wiley-Blackwell. Reino Unido.
- Kot, M. 2001. *Elements of mathematical ecology*. 1ª ed. Cambridge University. Reino Unido.
- Kuijt, J. 1965. On the nature and action of the santalalean haustorium, as exemplified by *Phthirusa* and *Antidaphne* (Loranthaceae). *Acta Botanica Neerlandica*. 14: 278-307.
- Lambers, H.; Stuart Chapin III, F. y Pons, T. 1998. *Plant Physiological Ecology*. Springer. EUA.
- Lemos, J.; Rojas, R. y Zuñiga, J. 2005. *Técnicas para el estudio de poblaciones de fauna silvestre*. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Magurran, A. E. 2013. *Measuring Biological Diversity*. Wiley Blackwell. EUA
- Malcom, W. M. 1964. Host-damage by *Castilleja coccinea* (L.) Spreng., a root-parasitic flowering plant. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. 91(4): 324-326.
- Mandujano, M. C.; Montana, C.; Mendez, I. y Golubov J. 1998. The relative contributions of sexual reproduction and clonal propagation in *Opuntia rastrera* from two habitats in the Chihuahuan desert. *Journal of Ecology*. 86(6): 911-921
- Marquardt, E. S. y Pennings, S. C. 2010. Constraints on host use by a parasitic plant. *Oecologia*. 164(1): 177-184.
- Martínez-Romero, M. 1997. *Fenología de especies herbáceas y arbustivas del Parque Ecológico de la Ciudad de México D.F.* Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. D.F., México.

- Marquardt, E. S. y Pennings, S. C. 2011. Diet mixing in a parasitic plant: adaptation or constraint?. *Plant Ecology*. 212(1): 69-77.
- Marvier, M. 1998. Parasite impacts on host communities: Plant parasitism in California Coastal Prairie. *Ecology*. 79(8): 2616-2623.
- Matthies, D. 1995. Parasitic and competitive interactions between the hemiparasites *Rhinanthus serotinus* and *Odontites rubra* and their host *Medicago sativa*. *Journal of Ecology*. 83(2): 245-251.
- Matthies, D. 1997. Parasite – host interactions in *Castilleja* and *Orthocarpus*. *Can. J. Bot.* 75: 1252-1260.
- Matthies, D. 2002. Positive and negative interaction among individuals of a root hemiparasite. *Plant Biology*. 5: 79-84.
- Martindale, I. C. 1880. Germination and growth of parasitic plants. *Botanical Gazette*. 5(4): 38-39.
- Meave, J. y Pérez-García, E. A. 2013. Vegetación: caracterización y factores que determinan su distribución. En: J, Márquez-Guzmán; M, Collazo-Ortega, M, Martínez-Gordillo; A, Orozco-Segovia. y S, Vázquez-Santana (eds.). *Biología de Angiospermas*. Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- 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(1): 153-167.
- Montes-Hernández, E. 2012. Caracterización morfológica, fisiológica, y metabólica de la asociación hemiparásita *Castilleja tenuiflora-Lupinus montanus*. Tesis de Doctorado en Ciencias en Desarrollo de Productos Biótico. IPN. Yautepec, Morelos.
- Montes-Hernández, E.; Sandoval-Zapotitla, E.; Bermúdez-Torres, K. y Trejo-Tapia, G. 2015. Potential hosts of *Castilleja tenuiflora* (Orobanchaceae) and characterization of its haustoria. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of plant*. 214: 11-16.

- Musselman, L. J. y Dickison, W. 1975. The structure and development of the haustorium in parasitic Scrophulariaceae. *Bot. J. Linn. Soc.* 70: 183-212.
- Pennings, S. C. y Callaway, R. M. 1996. Impact of parasitic plant on the structure and dynamics of salt marsh vegetation. *Ecology*. 77(5): 1410-1419.
- Pennings, S. C. y Callaway, R. M. 2002. Parasitic plant: Parallels and contrasts with herbivores. *Oecologia*. 131(4): 478-489.
- Pennings, S. C. y Simpson, J. C. 2008. Like herbivores, parasitic plants are limited by host nitrogen content. *Plant Ecology*. 196(2): 245-250.
- Pisanty, I.; Mazari, M. y Ezcurra, E. 2009. El reto de la conservación de la biodiversidad en zonas urbanas y periurbanas. *El Capital Natural de México. Vol. 11: Estado de conservación y tendencia de cambio*. CONABIO. México. Pp. 719-759.
- Press, C. M. y Phoenix, G. K. 2005. Impacts of parasitic plants on natural communities. *New Phytologist*. 166(3): 737-751.
- Raventós, J.; González, E.; Mujica, E. y Doak, D. F. 2015. Population viability analysis of the epiphytic ghost orchid (*Dendrophylax lindenii*) in Cuba. *Biotropica*. 47(2): 179-180.
- Rispaill, N.; Diata, M. - A.; González-Verdejo, C.; Pérez-Luque, A.; Castillejo, M. A.; Prats, E.; Jorrín, J. Y Rubials, D. 2007. Plant resistance to parasitic plants: Molecular approaches to an old foe. *The New Phytologist*. 173(4): 703-711.
- Rivera, G. 2007. *Introducción a la fitopatología*. EUNED. Costa Rica.
- Romero, J. F. y Velázquez, A. 1999. La región de montaña del sur de la Cuenca de México: una revisión de su importancia biológica. En: A. Velázquez y F. J. Romero (eds.). *Biodiversidad de la región de montaña del sur de la Cuenca de México: bases para el ordenamiento ecológico*. UAM-X-SEMARNAP. D.F. México. Pp 40-51.
- Runyon, J. B.; Mescher, M. C. y De Morales, C. M. 2006. Volatile chemical cues guide host location and host selection by parasitic plants. *Science*. 313(5795): 1964-1967.

- Rzedowski, G y Rzedowski, J. 2001. *Flora fenerogámica del Valle de México*. 2a ed. Instituto de Ecología. México.
- Salcedo-Morales, G.; Jiménez-Aparicio, A.; Cruz-Sosa, F. y Trejo-Tapia, G. 2014. Anatomical and historical characterization of in vitro haustorium from roots of *Castilleja tenuiflora*. *Biología Plantarum*. 58(1): 164-168.
- 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. I UNAM. D.F. México.
- Seel, W. E. y Press, M. C. 1996. Effects of repeated parasitism by *Rhinanthus minor* on the growth and photosynthesis of a perennial grass, *Poa alpina*. *New Phytol.* 134: 495-502.
- SEMARNAT. 2012. *Sistema de Áreas Naturales Protegidas Plan Rector*. Gobierno del Distrito Federal
- Silvertown, J. 1982. *Introduction to plant population ecology*. 1ª de. Longma. EUA.
- Silvertown, J.; Franco, J; Pisanty, I y Mendoza, A. 1993. Comparative plant demography – relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *Journal of Ecology*. 81: 465-476.
- Silvertown, J. y Charlesworth, D. 2001. *Introduction to plant population biology*. Blackwell Science. Gran Bretaña
- Smith, D. 2000. The population dynamics and community ecology of root hemiparasitic plant. *The American Naturalist*. 155(1): 13-23.
- 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. *Centro de Ecología, UNAM, y la Coordinación General de Reordenación Urbana y Protección Ecológica*. D.F., México.
- Soto, E.; Mazarí, M. y Bojórquez, L. 2000. Entidades de la zona Metropolitana de la Ciudad de México propensas a la contaminación de agua subterránea. *Investigaciones geográficas*. (43): 60-75.

- Stearns, S.C. 1992. *The Evolution of Life Histories*. Oxford University press. Gran Bretaña.
- Taiz, L. y Zeiger, E. 2006. *Fisiología Vegetal Volumen II*. 3a ed. Universitat Jaume I. España.
- Townsend, C. R.; Begon, M.; y Harper, J. L. 2008. *Essentials of Ecology*. 3a ed. Blackwell Publishing. EUA.
- Turner, N. C. y Begg, J. E. 1978. Responses of pasture plants to water deficits. En: John R. Wilson. *Plant relations in pastures*. Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization. Pp. 50-66
- Watkinson, A. R. y Gibson, C. C. 1987. Plant parasitism: the population dynamics of parasitic plants and their effects upon plant community structure. En A. J. Davy, M. J. Hutchings y A. R. Watkinson (eds). *Plant population ecology*. Blackwell scientific publications. Inglaterra. pp. 393-411.
- Weber, H. C. 1976. Über wirtspflanzen und parasitismus einiger mitteleuropäischer Rhinanthoideae (Scrophulariaceae). *Plant Syst. Evol.* 125(2): 97-107.
- Wheelwright, N. T. 1985. Competition for dispersers, and the timing of flowering and fruiting in a guild of tropical trees. *Oikos*. 44 : 465-477
- Young, T.; Chase, J. y Huddleston, R. 2001. Community succession and assembly comparing, contrasting and combining paradigms in the context of ecological restoration. *Ecological Restoration*. 19(1): 5-18.
- Yong-Quan, R.; Kai-Yun, G.; Ai-Rong Li.; Xiao-Jian Hu. Y Le Zhang. 2010. Host dependence and preference of the root hemiparasite, *Pedicularis cephalantha* Franch. (Orobanchaceae). *Folia Geobot.* 45:443-455.
- Zoltkin, A. y Ponce, M. 2013. El tallo. En: J, Márquez-Guzmán; M, Collazo-Ortega, M, Martínez Gordillo; A, Orozco-Segovia. y S, Vázquez-Santana (eds.) *Biología de Angiospermas*. UNAM Facultad de Ciencias. México. Pp. 30-31.

APÉNDICE A

DESCRIPCIÓN DE LA COMUNIDAD

Tabla A.1: Abundancia y frecuencia de las especies del matorral xerófilo perturbado del Parque Ecológico de la Ciudad de México

Especie	Abundancia absoluta	Pi (Abundancia relativa)	Frecuencia	Fr (Frecuencia relativa)	Cobertura relativa	VIR
<i>Agave salmearia</i> .	2	0.002	2	0.006	0.955	0.963
<i>Bidens</i> spp.	39	0.031	8	0.023	0.097	0.151
<i>Bouvardia terniflora</i> .	3	0.002	2	0.006	0.130	0.138
<i>Castilleja tenuiflora</i> .	137	0.108	34	0.099	5.842	6.049
<i>Cheilanthes bonariensis</i> .	70	0.055	27	0.078	15.720	15.854
<i>Cheilanthes kaulfussii</i>	100	0.079	36	0.104	17.447	17.630
<i>Commelina</i> spp.	40	0.031	16	0.046	0.563	0.641
<i>Cyperus</i> spp.	46	0.036	9	0.026	0.909	0.971
<i>Dhalia coccinea</i> .	3	0.002	3	0.009	0.577	0.588
<i>Dodonea viscosa</i> .	1	0.001	1	0.003	0.030	0.034
<i>Eupatorium glabratum</i>	34	0.027	22	0.064	13.269	13.360
<i>Eupatorium pazcuarensis</i> .	8	0.006	3	0.009	0.446	0.461
<i>Geranio</i> spp.	43	0.034	3	0.009	0.392	0.434
<i>Gnaphalium</i> spp.	6	0.005	5	0.14	0.191	0.210
<i>Lamourouxia dasyantha</i> .	1	0.001	1	0.003	0.303	0.307
<i>Loeselia mexicana</i> .	33	0.026	10	0.029	1.531	1.586
<i>Manrubio</i> spp.	123	0.097	10	0.029	0.145	0.271
<i>Mullenbergia</i> spp.	1	0.001	1	0.003	0.412	0.415
<i>Stevia</i> spp.	1	0.001	1	0.003	1.358	1.362
<i>Opuntia robusta</i> .	18	0.014	9	0.026	0.820	0.860
<i>Opuntia rzendowzki</i> .	1	0.001	1	0.003	0.128	0.132
Orchideaceae.	3	0.002	3	0.009	0.020	0.031
<i>Oxalis</i> spp.	1	0.001	1	0.003	0.000	0.004
<i>Pallaea ternifolia</i> .	27	0.021	7	0.020	0.671	0.713
<i>Pennisetum clandestinum</i> .	1	0.001	1	0.003	0.047	0.051
Poaceae.	1	0.001	1	0.003	0.223	0.227
<i>Penstemon roseus</i> .	102	0.080	33	0.096	5.501	5.677
<i>Piqueria trinervia</i> .	243	0.191	40	0.116	15.134	15.441
<i>Polypodium thysanolepis</i> .	12	0.009	4	0.012	0.938	0.959
<i>Portulacas</i> spp.	1	0.001	1	0.003	0.002	0.006
No identificada 2.	6	0.005	5	0.014	0.211	0.230
<i>Sedum</i> spp.	3	0.002	1	0.003	0.041	0.046
<i>Sedum oxipetalum</i> .	17	0.013	10	0.029	2.524	2.566
<i>Buddleja cordata</i> .	14	0.011	10	0.029	4.714	4.754
<i>Verbecina</i> spp.	14	0.011	10	0.029	3.142	3.182
<i>Wigandia urens</i> .	24	0.019	9	0.026	0.047	0.092
No identificada 3.	7	0.006	5	0.014	0.130	0.150

APÉNDICE B

MATRICES DE TRANSICIÓN

B.0.1. Matrices para toda la muestra

Tabla B.1: Matriz de transición para la muestra de *Castilleja tenuiflora* en el matorral xerófilo perturbado del Parque Ecológico de la Ciudad de México durante la época de lluvias 2016 (junio-octubre 2016). S: semillas, 1: 1-20 cm, 2: 21-35 cm, 3: 36-49 cm, 4: \pm a 50 cm y 5: individuos con tejido aéreo seco. En negritas se señala la diagonal de la matriz, en cursivas el renglón de fecundidad y con * los valores más altos de toda la matriz.

	S	1	2	3	4	5
S	0.2006	0.0000	2.7065	10.0793	20.1831	0.0000
1	0.0144	0.5301	0.0411	0.0253	0.0328	0.0259
2	0.0000	0.3507	0.6153*	0.0815	0.0164	0.0882
3	0.0000	0.0133	0.2906	0.5469	0.1032	0.0295
4	0.0000	0.0097	0.0241	0.3379	0.8278*	0.0295
5	0.0000	0.0962	0.0290	0.0084	0.0198	0.7645*

Tabla B.2: Matriz de transición para la muestra de *Castilleja tenuiflora* dentro en el matorral xerófilo perturbado del Parque Ecológico de la Ciudad de México durante la época de secas 2016 (octubre 2016–abril 2017). S: semillas, 1: 1-20 cm, 2: 21-35 cm, 3: 36-49 cm, 4: \pm a 50 cm y 5: individuos con tejido aéreo seco. En negritas se señala la diagonal de la matriz, en cursivas el renglón de fecundidad y con * los valores más altos de toda la matriz

	S	1	2	3	4	5
S	0.1871	0.0000	6.0031	15.1267	27.0216	0.0000
1	0.0287	0.6063*	0.2113	0.0480	0.0691	0.0550
2	0.0000	0.1022	0.5442	0.1192	0.0372	0.0219
3	0.0000	0.0152	0.0575	0.5970	0.0743	0.0048
4	0.0000	0.0294	0.0177	0.1186	0.7190*	0.0151
5	0.0000	0.2393	0.1692	0.1172	0.0971	0.8504*

Tabla B.3: Matriz de transición para la muestra de *Castilleja tenuiflora* dentro en el matorral xerófilo perturbado del Parque Ecológico de la Ciudad de México durante la época de lluvias 2017 (mayo-agosto2017). S: semillas, 1: 1-20 cm, 2: 21-35 cm, 3: 36-49 cm, 4: \pm a 50 cm y 5: individuos con tejido aéreo seco. En negritas se señala la diagonal de la matriz, en cursivas el renglón de fecundidad y con * los valores más altos de toda la matriz

	S	1	2	3	4	5
S	0.1726	0.0000	1.8816	2.8816	12.3208	0.0000
1	0.0104	0.5966	0.0505	0.0226	0.0085	0.0202
2	0.0000	0.2688	0.6698*	0.1152	0.0169	0.0289
3	0.0000	0.0233	0.2065	0.6009	0.0769	0.0154
4	0.0000	0.0000	0.0352	0.1872	0.8130*	0.0154
5	0.0000	0.0570	0.0176	0.0386	0.0669	0.8193*

B.0.2. Matrices con hospedero

Tabla B.4: Matriz de transición para el grupo de *Castilleja tenuiflora* con hospederos potenciales en el matorral xerófilo perturbado del Parque Ecológico de la Ciudad de México durante la época de lluvias 2016 (junio-octubre 2016). S: semillas, 1: 1-20 cm, 2: 21-35 cm, 3: 36-49 cm, 4: \pm a 50 cm y 5: individuos con tejido aéreo seco. En negritas se señala la diagonal de la matriz, en cursivas el renglón de fecundidad y con * los valores más altos de toda la matriz

	S	1	2	3	4	5
S	0.2006	0.0000	2.0607	11.0776	21.0955	0.0000
1	0.0144	0.5317	0.0379	0.0253	0.0289	0.0454
2	0.0000	0.3693	0.6274*	0.0716	0.0180	0.0454
3	0.0000	0.0161	0.2912	0.5399	0.1073	0.0454
4	0.0000	0.0078	0.0230	0.3578	0.8387*	0.0454
5	0.0000	0.0751	0.0205	0.0054	0.0071	0.7728*

Tabla B.5: Matriz de transición para el grupo de *Castilleja tenuiflora* con hospederos potenciales en el matorral xerófilo perturbado del Parque Ecológico de la Ciudad de México durante la época de secas 2016 (octubre 2016-abril 2017). S: semillas, 1: 1-20 cm, 2: 21-35 cm, 3: 36-49 cm, 4: \pm a 50 cm y 5: individuos con tejido aéreo seco. En negritas se señala la diagonal de la matriz, en cursivas el renglón de fecundidad y con * los valores más altos de toda la matriz.

	S	1	2	3	4	5
S	0.2042	0.0000	11.3613	16.0722	27.5091	0.0000
1	0.0241	0.5275	0.2274	0.0537	0.0635	0.0544
2	0.0000	0.1178	0.5412	0.1342	0.0376	0.0328
3	0.0000	0.0240	0.0547	0.5946*	0.0786	0.0059
4	0.0000	0.0452	0.0104	0.1185	0.7192*	0.0147
5	0.0000	0.2728	0.1663	0.0990	0.1011	0.8551*

Tabla B.6: Matriz de transición para el grupo de *Castilleja tenuiflora* con hospederos potenciales en el matorral xerófilo perturbado del Parque Ecológico de la Ciudad de México durante la época de lluvias 2017 (mayo-agosto 2017). S: semillas, 1: 1-20 cm, 2: 21-35 cm, 3: 36-49 cm, 4: \pm a 50 cm y 5: individuos con tejido aéreo seco. En negritas se señala la diagonal de la matriz, en cursivas el renglón de fecundidad y con * los valores más altos de toda la matriz.

	S	1	2	3	4	5
S	0.1726	0.0000	1.1864	3.0503	13.6862	0.0000
1	0.0104	0.5840	0.0695	0.0308	0.0092	0.0229
2	0.0000	0.2875	0.6637*	0.1474	0.0183	0.0255
3	0.0000	0.0277	0.2039	0.5606	0.1191	0.0066
4	0.0000	0.0000	0.0419	0.2064	0.8038*	0.0100
5	0.0000	0.0658	0.0210	0.0416	0.0396	0.8380*

B.0.3. Matrices sin hospedero

Tabla B.7: Matriz de transición para el grupo de *Castilleja tenuiflora* sin hospederos potenciales en el matorral xerófilo perturbado del Parque Ecológico de la Ciudad de México durante la época de lluvias 2016 (junio-octubre 2016). S: semillas, 1: 1-20 cm, 2: 21-35 cm, 3: 36-49 cm, 4: \pm a 50 cm y 5: individuos con tejido aéreo seco. En negritas se señala la diagonal de la matriz, en cursivas el renglón de fecundidad y con * los valores más altos de toda la matriz.

	S	1	2	3	4	5
S	0.2006	0.0000	7.0529	5.3625	14.3550	0.0000
1	0.0144	0.5534	0.0528	0.0227	0.0625	0.0000
2	0.0000	0.2725	0.5561*	0.1313	0.0000	0.1667
3	0.0000	0.0000	0.2934	0.5534	0.0500	0.0000
4	0.0000	0.0192	0.0294	0.2676	0.7750*	0.0000
5	0.0000	0.1549	0.0683	0.0250	0.1125	0.7500*

Tabla B.8: Matriz de transición para el grupo de *Castilleja tenuiflora* sin hospederos potenciales en el matorral xerófilo perturbado del Parque Ecológico de la Ciudad de México durante la época de secas 2016 (octubre 2016-abril 2017). S: semillas, 1: 1-20 cm, 2: 21-35 cm, 3: 36-49 cm, 4: \pm a 50 cm y 5: individuos con tejido aéreo seco. En negritas se señala la diagonal de la matriz, en cursivas el renglón de fecundidad y con * los valores más altos de toda la matriz.

	S	1	2	3	4	5
S	0.2049	0.0000	2.7867	10.6792	23.2540	0.0000
1	0.0245	0.7646*	0.1278	0.0208	0.1048	0.0430
2	0.0000	0.0675	0.5556	0.0655	0.0361	0.0000
3	0.0000	0.0000	0.0611	0.6121	0.0488	0.0000
4	0.0000	0.0000	0.0833	0.1181	0.7146*	0.0142
5	0.0000	0.1680	0.1722	0.1835	0.0723	0.8750*

Tabla B.9: Matriz de transición para el grupo de *Castilleja tenuiflora* sin hospederos potenciales en el matorral xerófilo perturbado del Parque Ecológico de la Ciudad de México durante la época de lluvias 2017 (mayo-agosto 2017). S: semillas, 1: 1-20 cm, 2: 21-35 cm, 3: 36-49 cm, 4: \pm a 50 cm y 5: individuos con tejido aéreo seco. En negritas se señala la diagonal de la matriz, en cursivas el renglón de fecundidad y con * los valores más altos de toda la matriz

	S	1	2	3	4	5
S	0.1781	0.0000	5.6600	1.1629	6.8979	0.0000
1	0.0009	0.7292	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
2	0.0000	0.2292	0.7572	0.0000	0.0000	0.0354
3	0.0000	0.0000	0.1713	0.7853*	0.1458	0.0579
4	0.0000	0.0000	0.0000	0.1373	0.7708*	0.0000
5	0.0000	0.0417	0.0000	0.0000	0.0833	0.8047*

APÉNDICE C

FRUIT SET

Tabla C.1: *Fruit set* de todas las condiciones en el matorral perturbado del Parque Ecológico de la Ciudad de México.

Meses	Toda la muestra			Con hospedero			Sin hospedero		
	Flores	Frutos	fruit set	Flores	Frutos	fruit set	Flores	Frutos	fruit set
julio 2016	40	29	0.73	32	29	0.91	8	0	0.00
agosto 2016	32	11	0.34	29	8	0.28	3	3	1.00
septiembre 2016	310	82	0.26	258	52	0.20	52	30	0.58
octubre 2016	366	127	0.35	310	104	0.34	56	23	0.41
noviembre 2016	383	197	0.51	331	173	0.52	52	24	0.46
diciembre 2016	393	277	0.71	344	235	0.68	49	42	0.86
enero 2017	374	96	0.26	325	79	0.24	49	17	0.35
febrero 2017	69	69	1	63	56	0.89	7	7	1
marzo 2017	106	25	0.24	99	16	0.16	7	7	1
abril 2017	69	56	0.81	59	52	0.88	10	4	0.40
mayo 2017	52	41	0.79	44	44	1	8	5	0.50
junio 2017	67	57	0.85	46	46	1	13	5	0.56
julio 2017	65	17	0.26	48	16	0.33	17	1	0.06
agosto 2017	37	4	0.11	27	4	0.15	10	0	0