



Casa abierta al tiempo

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA

UNIDAD XOCHIMILCO

DOCTORADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD

**“Dinámica poblacional y manejo de *Leonotis nepetifolia* (L.) R.
Br. (Lamiaceae), especie exótica invasora en México”**

TESIS

Que para obtener el grado de:

DOCTOR EN CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD

PRESENTA

M. en B. Omar Díaz Segura

Comité Tutorial:

Tutor: Dr. Jordan Kyril Golubov Figueroa

Asesora: Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez

Asesor: Dr. José Alejandro Zavala Hurtado

Ciudad de México

Agosto 2021

El presente trabajo fue realizado en el laboratorio de “Ecología, Sistemática y Fisiología Vegetal” del departamento “El Hombre y su Ambiente” de la Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Xochimilco, bajo la dirección del Dr. Jordan K. Golubov Figueroa; y en el laboratorio de “Genética y Ecología” del departamento de “Ecología de la Biodiversidad”, del Instituto de Ecología, de la Universidad Nacional Autónoma de México, bajo el asesoramiento de la Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez. El asesoramiento del presente trabajo también estuvo a cargo del Dr. José Alejandro Zavala Hurtado, del departamento de “Biología”, de la Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Iztapalapa.

El autor agradece al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca otorgada para sus estudios de doctorado, con el número de registro 374872, que comprendió del período del 1 de septiembre de 2016 al 31 de agosto de 2020. El doctorado de Ciencias Biológicas y de la Salud de la Universidad Autónoma Metropolitana pertenece al Padrón de Posgrados de Excelencia del CONACyT y además, cuenta con apoyo del mismo Consejo con el convenio PFP-20-93.

El jurado designado por La Comisión Académica del Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud, de la Universidad Autónoma Metropolitana aprobó la tesis que presentó:

M en B. Omar Díaz Segura

El día 26 de Agosto del año 2021

JURADO



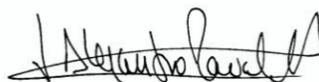
Presidente

Dr. Jordan Kyril Golubov Figueroa



Secretaria

Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez



Vocal

Dr. José Alejandro Zavala Hurtado



Vocal

Dr. Lauro López Mata



Vocal

Dra. Ana Isabel González Martínez

DEDICATORIA

Con mucho cariño a mis abuelos que son mis padres, Francisca Fernández Fernández y Francisco Segura Román.

A mi amada esposa Maria Loraine Matias Palafox.

Con todo mi amor a mis hijos Romina Loraine Díaz Matias y Omar Gael Díaz Matias.

AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

A la Universidad Autónoma Metropolitana por la formación profesional otorgada.

Al Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud de la Universidad Autónoma Metropolitana, por la oportunidad de doctorarme bajo su programa de estudio y por el apoyo brindado para la culminación del mismo.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), por la beca No. 374872, otorgada para realizar mis estudios de doctorado.

Al Comité de Becas de Apoyos Extraordinarios de Posgrado de la Universidad Autónoma Metropolitana por la beca otorgada para terminar mis estudios de doctorado.

Al Fondo para el Medio Ambiente Mundial (Global Environment Facility) por el financiamiento al proyecto “Fortalecer las capacidades de México para manejar especies invasoras a través de la implementación de la Estrategia Nacional sobre Especies Invasoras” a cargo de la Dra. María C. Mandujano y el Dr. Jordan Golubov, ejecutado por el Instituto de Ecología, UNAM, 00089333.

Al laboratorio de Ecología, Sistemática y Fisiología Vegetal de la UAM-X; así como al laboratorio de Genética y Ecología, del Instituto de Ecología de la UNAM, por todas las facilidades otorgadas para la realización de este trabajo.

Al personal de la Reserva de la Biósfera Barranca de Metztitlán por otorgar la autorización para la realización de este trabajo.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

Al Dr. Jordan K. Golubov Figueroa por haberme aceptado como su alumno, por dirigir este trabajo, por sus enseñanzas, por su paciencia, por su entusiasmo, por su buen humor, por haberme dado mis jalones de oreja cuando fue necesario... ¡Mil gracias!

A la Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez por haber aceptado ser asesora de este trabajo, por sus enseñanzas que he recibido desde la maestría, por su paciencia, por sus consejos, por sus jalones de oreja cuando fue necesario... ¡Mil gracias!

Al Dr. José Alejandro Zavala Hurtado por haber aceptado ser asesor de este trabajo, por su paciencia, por sus observaciones, comentarios y correcciones siempre muy acertadas... ¡Mil gracias!

A la Doctora Ana Isabel González Martínez, a la Dra. Leticia Pacheco Mota y al Doctor Lauro López Mata que muy amablemente aceptaron ser sinodales de este trabajo, por sus observaciones y por su contribución al enriquecimiento del mismo.

A los Doctores Humberto González Márquez y Jorge Ismael Castañeda Sánchez por su apoyo constante e incondicional como coordinadores del Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud. Asimismo, al Lic. Ernesto Olivares, al Lic. Vicente Gallegos y a Ana Lilia Sánchez responsables de la oficina administrativa del doctorado por las atenciones otorgadas.

A los señores Guillermo Sánchez, Mario Sánchez y a sus familias, por las facilidades otorgadas en el campo, por su hospitalidad, por sus consejos, por su preocupación y por su apoyo en aquellas ocasiones que se pusieron difíciles y que ustedes siempre estuvieron.

A mis compañeros y amigos que me apoyaron en campo: Esteban Munguia, Cristina Ramírez, Sandino Guerrero, Linda Mariana Martínez, Berenice Morales, Isabel Briseño, Diana Cárdenas Ilse Alonso, Laura García, Marisol Martínez, Tania Fernández, José Antonio Aranda, Gerardo Manzanarez, Cecilia De la Cruz, Pedro Martínez, Margarita Contreras, Arely Velazco, Ayde Ramírez, Carlos González, Alejandro Gaona y Loraine Matias, definitivamente sin ustedes nunca lo hubiera logrado. ¡Muchas gracias!

A mis compañeros de laboratorio de la UAM, a la Dra. Aurora Chimal y al profesor José Arévalo por su ayuda y consejos; a Gabriel Arroyo, Sandino Guerrero, Esteban Munguia, Cristina Ramírez, Sarah Sifuentes, Julieta Salomé, Sergio Fuentes, Cristell Leyva, Esbeida Juan, Guadalupe Flores y Carlos Padrón por su apoyo, sus recomendaciones, y por hacer un ambiente muy chévere. ¡Gracias!

A mis compañeros de laboratorio de la UNAM, a la Dra. Mariana Rojas por su apoyo para las salidas a campo, a Rosa Mancilla, Donají López, Isabel Briseño, Tania Fernández, Jessica Reyes, Linda Mariana Martínez, Diana Cárdenas, Mariana Cano, Mariana Bravo, Yucel Varela, Katya Garduño, Sandra López, Laura García, Cecilia de la Cruz, Ilse Alonso, Joanne Peel, Hugo Altamirano, Gerardo Manzanarez, José Antonio Aranda, José María Casanova, Pedro Martínez, Eder Martínez, Juan Carlos Flores, Manuel Matías, porque aprendí mucho de ustedes, por hacer un excelente ambiente. ¡Gracias!

A mis abuelos Francisca Fernández, Francisco Segura; a mis papás María del Rosario Segura, Marvín Díaz; a mi tía Leticia Segura; en especial a mi tía María Manuela Segura por preocuparte y por estar pendiente de mi y de mi familia. ¡Mil gracias!

A mis hermanos Marvín Díaz y Francisco Gael Segura por su apoyo, por sus consejos, por hacer de los momentos difíciles muy agradables ¡Mil gracias!

A mi linda esposa Maria Loraine Matias Palafox por todo su amor, comprensión y apoyo. ¡Mil Gracias!

Contenido

Lista de Cuadros	x
Lista de Figuras	xi
I INTRODUCCIÓN GENERAL	1
1. INTRODUCCIÓN GENERAL	2
1.1. Biodiversidad e invasiones biológicas	2
1.2. Especies invasoras en México	12
1.3. Detección de especies invasoras y análisis de riesgo	14
1.4. Especie de estudio: <i>Leonotis nepetifolia</i> (L.) R. Br.	15
1.5. Antecedentes: <i>Leonotis nepetifolia</i> (L.) R. Br.	20
1.6. Objetivos	22
1.6.1. Objetivo general	22
1.6.2. Objetivos específicos	22
1.7. Hipótesis	23
1.8. Área de estudio	24
Referencias	26
II CARACTERÍSTICAS REPRODUCTIVAS QUE FAVORECEN LA INVASIVIDAD EN <i>Leonotis nepetifolia</i> (L.) R. Br.	37
2. CARACTERÍSTICAS REPRODUCTIVAS QUE FAVORECEN LA INVASIVIDAD EN <i>Leonotis nepetifolia</i> (L.) R. Br.	38
2.1. Introducción	40
2.2. Objetivos	42
2.3. Materiales y métodos	42

2.3.1.	Sistema de estudio	42
2.3.2.	Sitio de estudio	43
2.3.3.	Fenología reproductiva	43
2.3.4.	Comportamiento floral y recompensas	43
2.3.5.	Visitantes florales	44
2.3.6.	Sistema de apareamiento	44
2.3.7.	Sistema de cruza	45
2.3.8.	Potencial de germinación	46
2.4.	Resultados	47
2.4.1.	Fenología reproductiva	47
2.4.2.	Comportamiento floral y recompensas	49
2.4.3.	Visitantes florales	51
2.4.4.	Sistema de apareamiento	53
2.4.5.	Sistema de cruza	53
2.4.6.	Potencial de germinación	54
2.5.	Discusión	55
2.6.	Conclusión	59
	Referencias	60

III DEMOGRAFÍA, DINÁMICA POBLACIONAL Y ESTRATEGIAS DE CONTROL PARA *Leonotis nepetifolia* (L.) R. Br. 68

3.	DEMOGRAFÍA, DINÁMICA POBLACIONAL Y ESTRATEGIAS DE CONTROL PARA <i>Leonotis nepetifolia</i> (L.) R. Br. 69
3.1.	Introducción 71
3.2.	Objetivos 76
3.3.	Materiales y métodos 76
3.3.1.	Sitio de estudio 76
3.3.2.	Densidad poblacional 78
3.3.3.	Estructura poblacional 79
3.3.4.	Dinámica poblacional 80
3.3.5.	Simulaciones de control 82
3.4.	Resultados 82
3.4.1.	Densidad poblacional 82
3.4.2.	Características demográficas, estructura y dinámica poblacional 83
3.4.3.	Simulaciones de control 110
3.5.	Discusión 118

3.6. Conclusión	122
Referencias	123
IV EVALUACIÓN DE RIESGO DE INVASIÓN DE LA ESPECIE <i>Leonotis nepetifolia</i> (L.) R. Br.	130
4. EVALUACIÓN DE RIESGO DE INVASIÓN DE LA ESPECIE <i>Leonotis nepetifolia</i> (L.) R. Br.	131
4.1. Introducción	133
4.2. Objetivos	134
4.3. Materiales y métodos	134
4.3.1. Distribución actual y potencial de <i>Leonotis nepetifolia</i>	134
4.3.2. Evaluación del riesgo de invasión de <i>Leonotis nepetifolia</i>	136
4.4. Resultados	136
4.4.1. Distribución actual y potencial de <i>Leonotis nepetifolia</i>	136
4.4.2. Evaluación del riesgo de invasión de <i>L. nepetifolia</i>	138
4.5. Discusión	155
4.6. Conclusión	156
Referencias	157
V DISCUSIÓN GENERAL	162
5. DISCUSIÓN GENERAL	163
Referencias	177
VI CONCLUSIONES GENERALES	181
6. CONCLUSIONES GENERALES	182
VII ANEXO 1	184
7. REIMPRESO DEL ARTÍCULO PUBLICADO EN LA REVISTA <i>Plant Species Biology</i>	185

Lista de Cuadros

1.1. Hipótesis acerca de las invasiones biológicas	8
2.1. Resultados del análisis estadístico circular para la estacionalidad de la fenología reproductiva de <i>Leonotis nepetifolia</i>	48
2.2. Visitantes florales de <i>Leonotis nepetifolia</i>	52
2.3. Resultados de los experimentos de polinización controlada	53
2.4. Morfometría floral de <i>Leonotis nepetifolia</i>	53
3.1. Datos demográficos para especies de plantas exóticas invasoras	75
3.2. Parcelas de estudio en la localidad San Pedro Tlatemalco	79
3.3. Densidades poblacionales de <i>Leonotis nepetifolia</i>	82
3.4. Matrices de proyección poblacional censo 2017	86
3.5. Matrices de proyección poblacional censo 2019-2020	89
3.6. Matrices de elasticidad censo 2017	100
3.7. Matrices de elasticidad censo 2019-2020	103
3.8. Entradas de las matrices sometidas a reducción numérica para el censo 2017	112
3.9. Entradas de las matrices sometidas a reducción numérica para el censo 2019-2020 .	115

Lista de Figuras

1.1. Especie de estudio <i>Leonotis nepetifolia</i>	17
1.2. Mapa de distribución actual de <i>Leonotis nepetifolia</i> en México	18
1.3. Mapa de distribución actual y potencial de <i>Leonotis nepetifolia</i> en México	19
1.4. Mapa de ubicación del sitio de estudio	25
2.1. Diagrama de la flor de <i>Leonotis nepetifolia</i>	46
2.2. Individuos reproductivos y no reproductivos de <i>Leonotis nepetifolia</i> observados en 2017	48
2.3. Fenología reproductiva (botones, flores y frutos) de <i>Leonotis nepetifolia</i>	49
2.4. Comportamiento floral de <i>Leonotis nepetifolia</i> durante la antesis	50
2.5. Porcentaje de germinación de <i>Leonotis nepetifolia</i> a distintas intensidades de luz	55
3.1. Fases de la invasión	73
3.2. Sitio de estudio	77
3.3. Temperatura media mensual y precipitación mensual en el sitio de estudio	78
3.4. Estructura poblacional observada en el censo 2017	84
3.5. Estructura poblacional observada en el censo 2019-2020	85
3.6. Ciclo de vida promedio de <i>Leonotis nepetifolia</i> para el censo 2017	88
3.7. Ciclo de vida promedio de <i>Leonotis nepetifolia</i> para el censo 2019-2020	93
3.8. Estructura poblacional observada y calculada para el censo 2017	94
3.9. Estructura poblacional observada y calculada para el censo 2019-2020	95
3.10. Valores reproductivos para el censo 2017	96
3.11. Valores reproductivos para el censo 2019-2020	97
3.12. Porcentaje de mortalidad para el censo 2017	98
3.13. Porcentaje de mortalidad para el censo 2019-2020	99
3.14. Elasticidad por categoría de tamaño 2017	106
3.15. Elasticidad por proceso demográfico 2017	106
3.16. Elasticidad por categoría de tamaño 2019-2020	107

3.17. Elasticidad por proceso demográfico 2019-2020	108
3.18. Triángulos demográficos de Silvertown para <i>Leonotis nepetifolia</i>	110
3.19. Valores de λ de acuerdo con las reducciones a los procesos demográficos, censo 2017	113
3.20. Valores de λ de acuerdo con las reducciones a los procesos demográficos censo 2019-2020	117
4.1. Mapa de distribución actual de <i>Leonotis nepetifolia</i> en México	137
4.2. Mapa de distribución actual y potencial de <i>Leonotis nepetifolia</i> en México	138
5.1. Remoción de <i>Leonotis nepetifolia</i> en el sitio de estudio.	167
5.2. <i>Agastache mexicana</i> (Kunth) Lint & Epling	169
5.3. <i>Agave salmiana</i> Otto ex Salm-Dyck	170
5.4. <i>Bouvardia ternifolia</i> (Cav.) Schltldl.	171
5.5. <i>Capsicum annuum</i> L.	171
5.6. <i>Cosmos bipinnatus</i> Cav.	172
5.7. <i>Dahlia coccinea</i> Cav.	173
5.8. <i>Salvia leucantha</i> Cav.	173
5.9. <i>Salvia mexicana</i> L.	174
5.10. <i>Sedum moranense</i> Kunth.	175
5.11. <i>Tagetes erecta</i> L.	175
5.12. <i>Tecoma stans</i> (L.) Juss. ex Kunth	176

Resumen

Leonotis nepetifolia (Lamiaceae), es una planta exótica invasora originaria de África, introducida como ornamental, actualmente presente en 29 estados de la República Mexicana. Es capaz de desplazar a especies nativas y ser hospedera de virus que ocasionan enfermedades en cultivos de importancia económica. En una población de *L. nepetifolia* en el estado de Hidalgo, México, se evaluaron y describieron algunas características reproductivas: fenología, comportamiento floral, visitantes florales, sistema de cruce y apareamiento, porcentaje de germinación, tiempo medio de germinación e índice de sincronía de la germinación de las semillas, para uno y dos años de edad. Asimismo, para dos años de estudio (2017 y 2019-2020), se determinaron y describieron algunas características poblacionales como: la densidad, la tasa finita de crecimiento poblacional (λ), la estructura estable de tamaños (w), el valor reproductivo (v), las categorías de tamaño y los procesos demográficos más importantes para la dinámica poblacional. También, se realizaron simulaciones numéricas de reducción sobre los procesos demográficos más importantes para el crecimiento de la población con la finalidad de simular un control y reducir la tasa finita de crecimiento poblacional. Además, se presenta la evaluación del riesgo de invasión de la especie para México. *Leonotis nepetifolia* fue reproductiva gran parte del año y la mayor cantidad de estructuras reproductivas se produjeron en otoño. La antesis duró 36 horas, se presentó protoginia, sin hercogamia. Los visitantes florales pertenecieron a los Ordenes Apodiformes, Hymenoptera, Lepidoptera y Thysanoptera. El sistema de apareamiento fue mixto y el sistema de cruce fue xenógamo facultativo. Las semillas de un año de edad germinaron ligeramente más tarde (2.6 ± 0.11 días) que las semillas de dos años (1.9 ± 0.02 días), ambas sincrónicamente ($IS = 0.88 \pm 0.03$ y $IS = 0.82 \pm 0.02$, para uno y dos años respectivamente). El porcentaje de germinación para semillas de un año de edad fue más bajo ($55.33 \pm 4.40\%$) que para aquellas de dos años de edad ($94.18 \pm 0.59\%$). La densidad poblacional fue de 14 ± 5 ind/m² para el primer año y de 16 ± 5 ind/m² para el segundo año. Las tasas finitas de crecimiento poblacional promedio fueron de $\lambda = 1.61$ y $\lambda = 1.28$, primer y segundo año respectivamente. En general, para los dos años de estudio, las estructuras observadas difirieron de las estructuras estables, los valores reproductivos aumentan conforme aumenta el tamaño de las plantas. Los procesos demográficos más importantes son la supervivencia seguido del crecimiento y la categoría Adultos 4 es la que mayormente contribuye con estos procesos. Las acciones de control poblacional para *L. nepetifolia* deben estar enfocadas en reducir la supervivencia y el crecimiento, a partir de la remoción de un 75%, de los individuos de la categoría A4 (individuos mayores a 120 cm) simultáneamente con cualquier otra categoría de adultos (A1 = 22.1-50 cm; A2 = 50.1-80 cm; A3 = 80.1-120 cm). La evaluación de riesgo de invasión indicó que se debe de impedir la introducción de la especie a los ecosistemas naturales de México.

Palabras clave: Análisis de riesgo de invasión, Características reproductivas, Dinámica poblacional, Planta exótica invasora, Simulaciones de control.

Abstract

Leonotis nepetifolia (Lamiaceae) is an invasive exotic plant native to Africa, introduced as an ornamental, which currently has a presence in 29 states of the Mexican Republic. It is capable of displacing native plant species and being the host of various viruses that cause diseases in economically important crops. In a population of *L. nepetifolia* in the state of Hidalgo, Mexico, some of the reproductive characteristics were evaluated and described such as: phenology, flower behavior, flower visitors, breeding and mating system, the germination percentage, the mean germination time and the seed germination synchrony index, for one and two years old. Likewise, for two years of study (2017 and 2019-2020), some population characteristics were determined and described, such as: density, finite population growth rate (λ), stable size structure (w), reproductive value (v), size categories and the most important demographic processes for population dynamics. Also, numerical reduction simulations were performed on the most important demographic processes for population growth in order to simulate a control and reduce the finite rate of population growth. In addition, the evaluation of the invasion risk of the species for Mexico is presented. *Leonotis nepetifolia* was reproductive for most of the year and the largest number of reproductive structures occurred in autumn. The anthesis lasted 36 hours, there was protogyny, without herkogamy. The floral visitors belonged to the Orders: Apodiformes, Hymenoptera, Lepidoptera and Thysanoptera. The mating system was mixed and the breeding system was facultative xenogamous. The one-year-old seeds germinated slightly later (2.6 ± 0.11 days) than the two-year-old seeds (1.9 ± 0.02 days), both synchronously ($SI = 0.88 \pm 0.03$ y $SI = 0.82 \pm 0.02$, for one and two years respectively). The germination percentage for one year old seeds was lower ($55.33 \pm 4.40\%$) than for those two years old ($94.18 \pm 0.59\%$). The population density was 14 ± 5 ind/m² for the first year and 16 ± 5 ind/m² for the second year. The finite mean population growth rates were $\lambda = 1.61$ and $\lambda = 1.28$, first and second year respectively. In general, for the two years of study, the observed structures differed from the stable structures, the reproductive values increase as the size of the plants increases. The most important demographic processes are survival followed by growth and the category Adults 4 is the one that contributes the most to these processes. Population control actions for *L. nepetifolia* must be focused on reducing the survival and growth, from the removal of 75%, of individuals in category A4 (individuals greater than 120 cm) simultaneously with any other category. The invasion risk assessment indicated that the introduction of the species to the natural ecosystems of Mexico should be rejected.

Key words: Control simulations, Invasion risk analysis, Invasive exotic plant, Population dynamics, Reproductive characteristics.

Parte I

INTRODUCCIÓN GENERAL

INTRODUCCIÓN GENERAL

1.1. Biodiversidad e invasiones biológicas

Se estima que aproximadamente el 70% de la diversidad biológica conocida en la Tierra se agrupa en tan solo 17 países, a los que por el número total de especies y el nivel de endemismos se les conoce como países Megadiversos (Espinosa Organista *et al.*, 2008). México es la cuarta nación megadiversa ya que cuenta con alrededor del 12% del total de las especies conocidas, una alta riqueza de endemismos y una gran variabilidad genética (Espinosa Organista *et al.*, 2008).

Conservar la diversidad biológica es de gran importancia debido a que el ser humano obtiene diversos recursos de ella como: alimentos, combustibles, fibras, maderas, medicinas, tintes, ornamentos, entre otros (Primack y Ros, 2002; Carabias *et al.*, 2009). Asimismo, la diversidad biológica brinda diversos servicios ambientales como: la purificación del aire y del agua, el mantenimiento de los ciclos biogeoquímicos, la regulación de los gases presentes en la atmósfera que determinan el clima regional y mundial, la formación y protección del suelo, entre otros (Primack y Ros, 2002; Carabias *et al.*, 2009). Por todo lo anterior, es fundamental mantener en buen estado la diversidad biológica ya que un riesgo inicial puede conducirla a una pérdida total (Primack y Ros, 2002).

A nivel mundial, la biodiversidad se encuentra bajo constante amenaza por factores como la degradación, fragmentación y destrucción de los ecosistemas naturales por parte del ser humano, la introducción de especies exóticas invasoras (EEI), la sobreexplotación de especies, el cambio climático global y la propagación de enfermedades (Primack y Ros, 2002; MEA, 2005). Dentro de estos factores, se considera que las especies exóticas invasoras son la segunda amenaza más importante causante de la reducción del número de especies en todo el mundo, seguida sólo después de la pérdida de los ecosistemas naturales (MEA, 2005; Mendoza y Koleff, 2014).

El Convenio sobre la Diversidad Biológica, el cual tiene por objetivos conservar, utilizar de manera sostenible y aprovechar de manera equitativa la diversidad biológica, define a las especies invasoras como aquellas que prosperan sin ayuda del ser humano y amenazan hábitats naturales

fuera de su área habitual de distribución (CDB, 2009). Cabe señalar que el comportamiento invasivo no se limita sólo a las especies exóticas (aquellas que se establecen fuera de su área natural de distribución, pasada o actual, y de dispersión potencial), ya que algunas especies nativas también pueden volverse invasoras cuando se altera la dinámica ecológica de su sitio de origen o cuando son introducidas en otra región ecológica distinta a su área de distribución (CANEI, 2010; Koleff, 2017).

Los impactos ecológicos que causan las especies invasoras pueden ser muy relevantes. Estas especies pueden modificar los ciclos biogeoquímicos (Asner y Vitousek, 2005); la estructura de los niveles tróficos (Vitousek, 1990), competir, transmitir enfermedades, depredar e incluso cambiar la estructura genética de las poblaciones de especies nativas mediante la hibridación (OTA, 1993), lo que conlleva a las especies nativas a la extinción (Arriaga *et al.*, 2004; Ehrenfeld, 2010; Lockwood *et al.*, 2013; Barrios-Caballero *et al.*, 2014). Además, las especies invasoras contribuyen a la inestabilidad económica y social al deteriorar los recursos naturales y los servicios ambientales (Pimentel *et al.*, 2000; Asner *et al.*, 2008). Los daños engloban la pérdida de productividad, el desempleo y la contaminación en diversas actividades económicas; por ejemplo, la degradación de tierras de cultivo, la disminución en la producción de alimentos, daños en las infraestructuras públicas y privadas, detrimento en la calidad del agua y en los paisajes de valor turístico e histórico, entre otros (Pimentel *et al.*, 2005; Mendoza *et al.*, 2007; Jackson, 2008). Todo lo anterior puede producir un elevado impacto económico tanto por el daño directo como por el gasto invertido para el control o erradicación de este tipo de especies, dicho gasto podría intensificarse al no realizar un manejo adecuado por el desconocimiento de su biología (Pimentel *et al.*, 2005; Barrios-Caballero *et al.*, 2014; Diagne *et al.*, 2021). Por ejemplo, el perico monje argentino (*Myiopsitta monachus*, Psittacidae), especie nativa de Argentina, Bolivia, Brasil, Paraguay y Uruguay, es considerada una especie invasora en México, la cual fue introducida a través del comercio de mascotas. Esta especie es capaz de afectar a las aves nativas a través de la competencia por alimento y por los sitios de anidación y reproducción, lo que produce el desplazamiento e inclusive la extinción de las mismas. Se ha citado como una especie capaz de transmitir enfermedades a otras especies de aves como la Clamidiosis aviar, la cual puede causar la muerte de aves nativas e incluso llegar a afectar a la salud humana. También se ha documentado que causa severos daños a las actividades agrícolas ya que es capaz de afectar a diversos cultivos comerciales como el maíz, el trigo, el arroz, huertos frutales, entre otros; lo cual ha ocasionado severas pérdidas económicas (Temple, 1992; Álvarez-Romero *et al.*, 2008; Muñoz-Jiménez y Alcántara-Carbajal, 2017; Ramírez-Albores y Aramburú, 2017). Otro ejemplo es la planta conocida como madre de millones (*Kalanchoe delagoensis* Eckl. & Zeyh., Crassulaceae), especie nativa de Madagascar, la cual es considerada una especie invasora en Méxi-

co. Esta especie fue introducida como ornamental y en algunos lugares es considerada medicinal; sin embargo, es una especie altamente venenosa para el ganado, aves domésticas e incluso para el ser humano. Es capaz de reemplazar pastos y leguminosas lo que conlleva a una disminución de la productividad en estas zonas. Asimismo, esta especie produce grandes cantidades de semillas y plántulas las cuales crecen formando densos matorrales que desplazan e inhiben el reclutamiento de la vegetación nativa (Golubov, 2012; CONABIO, 2017; CABI, 2021).

Para facilitar el entendimiento de las invasiones biológicas, éstas se suelen percibir como parte de un proceso, el cual se divide en distintas barreras y/o etapas. Por ejemplo, Richardson *et al.* (2000b) mencionan que las especies exóticas tienen que superar distintas barreras (bióticas o abióticas) para convertirse en especies naturalizadas o invasoras. Este marco de referencia fue propuesto principalmente para plantas. Por otro lado, Williamson y Fitter (1996) mencionan que existen etapas con desafíos por las que una especie debe atravesar en el camino de nativa a exótica invasora. El tipo de desafíos dependerá de la especie y el contexto de invasión en el que se encuentra (*i.e.* la presión del propágulo puede ser determinante sólo para algunas especies; o si la introducción a un nuevo ambiente ocurre de manera deliberada o no). Este marco de referencia ha sido ampliamente aplicado para animales. Blackburn *et al.* (2011) propusieron un marco unificado en donde reconocen etapas dentro del proceso de invasión, en donde en cada etapa hay barreras que deben ser superadas para que una especie o población pase a la siguiente etapa. Además, mencionan que se pueden aplicar distintas intervenciones de manejo (prevención, control o erradicación) dependiendo de la etapa en la que se encuentren, a nivel de individuos, poblaciones, procesos o especies.

De manera general, el proceso de invasión biológica se puede dividir en **Introducción**: Ocurre cuando una especie supera una barrera geográfica y ambiental (Richardson *et al.*, 2000a). La introducción de especies exóticas a nuevas áreas geográficas puede ser parte de un proceso natural de dispersión y colonización de nuevos hábitats; sin embargo, en las últimas décadas, las actividades humanas han acelerado la dispersión de especies de diferentes grupos taxonómicos (Mendoza y Koleff, 2014; Koleff, 2017). La introducción puede ocurrir de dos maneras: 1) mediante rutas naturales (*e.g.*, a través del viento, las corrientes marinas o de ríos); y 2) mediante rutas artificiales creadas por las actividades humanas, ya sea de forma intencional (*e.g.*, liberaciones intencionales de organismos o propágulos; o a través del transporte y comercio de plantas de ornato, medicinales, para forrajeo, tráfico de mascotas, entre otras) o accidental (*e.g.*, a través del transporte marítimo y terrestre, actividades turísticas, importación de alimentos o agua de lastre, entre otras) (Sakai *et al.*, 2001; Richardson *et al.*, 2011; Bonilla-Barbosa y Santamaría, 2013; González Martínez *et al.*, 2017b; Koleff, 2017); **Establecimiento**: Es la fase en donde las especies exóticas sobreviven, se reproducen y pueden mantener poblaciones viables en el nuevo ambiente. En esta fase, la probabi-

lidad de extinción de una especie exótica, en el nuevo ambiente, es baja (Richardson *et al.*, 2000a; Sakai *et al.*, 2001; Richardson *et al.*, 2011; Mendoza y Koleff, 2014). Las estrategias reproductivas, la tasa intrínseca de crecimiento poblacional, la habilidad competitiva, la plasticidad fenotípica, entre otros factores, podrían ser clave para lograr el éxito en esta fase (Sakai *et al.*, 2001; Koleff, 2017); **Dispersión:** En esta fase, la especie exótica expande el rango de distribución a partir del lugar de introducción. La dispersión puede ocurrir a larga distancia, de manera natural o mediada por humanos, y también a corta distancia, con expansiones laterales, a partir de la población establecida (Richardson *et al.*, 2000a; Sakai *et al.*, 2001). Los factores que influyen en la cantidad de propágulos, en la forma de dispersión, y en las tasas vitales (nacimientos, muertes), son de gran importancia para regular la propagación de especies invasoras (Sakai *et al.*, 2001; Koleff, 2017).

En resumen, el proceso de invasión comienza con el transporte y la introducción de una especie nativa a un ambiente nuevo, después, ocurre el establecimiento en donde la especie es capaz de mantener poblaciones viables y, por último, la dispersión, en donde la especie exótica se considera invasora si es capaz de ejercer un impacto negativo al ambiente a la economía o a la salud pública.

Una de las interrogantes que dirigen los estudios de las invasiones biológicas es conocer qué factores influyen en el éxito de las mismas. Las evidencias científicas muestran que no hay una sola razón para explicar el éxito de las invasiones sino que éste dependerá tanto de las características inherentes de las especies, también conocido como invasividad, como del estado del ecosistema, conocido como invasibilidad (Mendoza y Koleff, 2014).

Básicamente los estudios acerca de la invasividad se preguntan: ¿qué características permiten a una especie invadir un nuevo hábitat? El conocimiento acerca de la invasividad permitiría, en principio, seleccionar aquellas especies con la capacidad de convertirse en invasoras para restringir su transporte o para realizar una erradicación temprana (Alpert *et al.*, 2000). Por otro lado, los estudios acerca de la invasibilidad se preguntan: ¿Qué determina la susceptibilidad de una comunidad o un hábitat al establecimiento y propagación de nuevas especies? El conocimiento acerca de la invasibilidad podría permitir gestionar los hábitats para reducir la propagación de especies invasoras (Alpert *et al.*, 2000).

De manera muy general, las especies invasoras poseen algunas características en común, sin embargo, no son determinantes. De acuerdo con Williams y Meffe (2005) algunas características son:

- Altas tasas reproductivas; corto tiempo generacional.
- Altas tasas de dispersión.
- Reproducción monoparental o autógena.

- Alta variabilidad genética.
- Plasticidad fenotípica.
- Amplia área de distribución original.

Por otro lado, las comunidades ecológicas presentan algunas características en común que las hacen susceptibles a la invasión, sin embargo, no son determinantes. De acuerdo con Williams y Meffe (2005) algunas características son:

- Clima similar al del hábitat original de la especie invasora.
- Etapas tempranas de sucesión ecológica.
- Baja diversidad de especies nativas.
- Ausencia de depredadores para la especie invasora.
- Diferentes perturbaciones o daños antropogénicos.

Actualmente, existen varias hipótesis que intentan explicar el éxito de la invasión en distintas escalas temporales y espaciales (Cuadro 1.1) (Alpert *et al.*, 2000; Pyšek y Richardson, 2007; Catford *et al.*, 2009). Muchas de ellas se superponen, reflejan, unen o comparten similitudes con hipótesis preexistentes. Por tal motivo, Catford *et al.* (2009) propusieron un marco general llamado “PAB” el cual ayuda a organizar la información, elimina la redundancia, fomenta los vínculos entre la ecología de la invasión y la ecología general y maximiza la eficiencia de la investigación. Básicamente agrupan a las hipótesis dentro de tres perspectivas: 1) la presión del propágulo (P), la cual se refiere al número de organismos introducidos en un evento multiplicado por la frecuencia temporal de estos eventos; 2) las características abióticas (A), la cual incorpora la invasibilidad del ecosistema según las condiciones físicas, y 3) las características bióticas (B), la cual incluye las características de las especies invasoras (invasividad), la comunidad receptora y sus interacciones, todo lo anterior con la influencia adicional de los seres humanos.

De igual manera, en un estudio reciente, Enders *et al.* (2020), crearon una red de consenso entre 39 hipótesis con la finalidad de mostrar la relación y las contradicciones entre las hipótesis existentes acerca de las invasiones. Esta red muestra cinco grupos de conceptos que representan áreas complementarias en la teoría de la biología de la invasión. Los cinco grupos son: a) Disponibilidad de recursos: en donde las hipótesis asocian el éxito de la invasión con el acceso, por parte de los invasores, a los recursos, los cuales son afectados por las condiciones bióticas, abióticas y su interacción; b) Interacciones bióticas: en donde la mayoría de las hipótesis de este grupo asumen que

los enemigos naturales (es decir, depredadores, herbívoros, parásitos y patógenos) controlan las poblaciones de especies, por lo que cuando una especie se introduce en un área nueva, las poblaciones prosperan porque los enemigos se quedan atrás; c) Grupo de Darwin: en donde la mayoría de las hipótesis proponen que las especies exóticas sólo podrían establecerse y potencialmente convertirse en invasoras si tienen la capacidad de ocupar nichos diferentes a los de las especies nativas; d) Grupo de características: aquí, las hipótesis se enfocan en las características inherentes de las especies exóticas invasoras las cuales explican el éxito en la invasión; e) Grupo de propágulos: en donde, las hipótesis relacionan el número y frecuencia de especies o individuos exóticos introducidos con la probabilidad de que se conviertan en invasores.

La red también contempla aquellas hipótesis que vinculan a dos o más grupos, llamadas hipótesis de conexión, y mostró aquellas que están vinculadas lógicamente de forma positiva (77 conexiones de concordancia) o negativa (es decir, se contradicen entre sí; 6 conexiones). La red resultante muestra un mapa conceptual que acerca el trabajo teórico-conceptual con el trabajo empírico, además de ayudar a explorar a profundidad la teoría acerca de las invasiones biológicas, los vacíos existentes y las redundancias en el campo (Enders *et al.*, 2020).

Cuadro 1.1: Hipótesis relacionadas con el éxito en invasiones biológicas. a) Disponibilidad de recursos; b) Interacciones bióticas; c) Grupo de Darwin; d) Grupo de características; e) Grupo de propágulos. Dos letras o más, relacionan a las hipótesis con dos o más grupos. Modificado de Enders *et al.* (2020).

Hipótesis	Descripción	Referencia
^c Aceptación biótica	Los ecosistemas tienden a acomodar el establecimiento y la coexistencia de especies no nativas a pesar de la presencia y abundancia de especies nativas.	Stohlgren <i>et al.</i> (2006)
^{c, d} Adaptación	El éxito de invasión por parte de las especies exóticas depende de la adaptación a las condiciones en el ambiente exótico antes y/o después de la introducción. Las especies no autóctonas que están relacionadas con las especies autóctonas tienen más éxito de adaptación.	Duncan y Williams (2002)
^{c, d} Armas novedosas	Las especies exóticas pueden tener una ventaja competitiva sobre las nativas porque poseen características nuevas para la comunidad residente de especies nativas que las afectan negativamente.	Callaway y Ridenour (2004)
^e Colapso por invasión	La presencia de especies exóticas en un ecosistema facilita la invasión de especies adicionales, aumentando su probabilidad de supervivencia o impacto ecológico.	Simberloff y Holle (1999)
^{a, e, d} Comensalismo humano	Las especies que viven cerca de los humanos tienen más éxito en invadir nuevas áreas que otras especies.	Jeschke y Strayer (2006)
^e Competencia global	Una gran cantidad de diferentes especies exóticas son más exitosas que una pequeña cantidad.	Colautti <i>et al.</i> (2006)
^b Defensa cambiante	Después de haber sido liberadas de enemigos naturales especialistas, las especies no nativas destinarán más energía a defensas baratas (de bajo costo energético) contra enemigos generalistas y menos energía a defensas costosas contra enemigos especialistas (esta reasignación se debe a cambios genéticos); la energía obtenida de esta manera se invertirá en crecimiento y/o reproducción, lo que hace que las especies exóticas sean más competitivas.	Doorduyn y Vrieling (2011)
^c Desequilibrio ecológico	Los patrones de invasión son una función de las características evolutivas tanto de la región receptora como de las regiones donantes potenciales. Las especies de regiones con linajes evolutivos muy diversos tienen más probabilidades de convertirse en invasoras exitosas en regiones menos diversas.	Fridley y Sax (2014)

Hipótesis	Descripción	Referencia
^a Disturbio	El éxito de invasión de las especies exóticas es mayor en ecosistemas muy perturbados que en ecosistemas relativamente sin perturbación.	Elton (1958); Hobbs y Huenneke (1992)
^{b, c} Efectos indirectos bióticos	Las especies no nativas se benefician de diferentes efectos indirectos provocados por las especies nativas.	Callaway <i>et al.</i> (2004)
^b Enemigo de mi enemigo	Los enemigos introducidos de una especie no nativa son menos dañinos para las especies no nativas que para las nativas.	Eppinga <i>et al.</i> (2006)
^b Enemigo liberado	La ausencia de enemigos en el ambiente exótico es una causa del éxito de la invasión.	Keane y Crawley (2002)
^b Especialista-generalista	Las especies no nativas son más exitosas en una nueva región si los depredadores locales son especialistas y los mutualistas locales son generalistas.	Callaway <i>et al.</i> (2004)
^b Evolución de una mayor capacidad competitiva	Después de haber sido liberadas de enemigos naturales, las especies exóticas destinarán más energía en crecimiento y/o reproducción (esta reasignación se debe a cambios genéticos), lo que las hace más competitivas.	Blossey y Nötzold (1995)
^{c, d} Filtro del hábitat	El éxito de la invasión de especies exóticas en el nuevo ambiente es alto si están preadaptadas a este ambiente.	Weiher y Keddy (1995)
^a Heterogeneidad ambiental	El éxito de invasión de las especies no nativas es alto si el área exótica tiene un entorno muy heterogéneo.	Melbourne <i>et al.</i> (2007)
^c Ingenuidad ecológica	El impacto de una especie no nativa sobre la biodiversidad está influenciado por la experiencia evolutiva de la comunidad invadida. Por lo tanto, los mayores impactos son causados por especies que invaden sistemas donde no existen especies filogenética o funcionalmente similares.	Diamond y Case (1986); Ricciardi y Atkinson (2004)
^{a, b} Invasora temeraria	Una población de una especie exótica que tiene mucho éxito poco después de su introducción puede disminuir o desaparecer con el tiempo debido a diferentes razones (como la competencia con otras especies introducidas).	Simberloff y Gibbons (2004)

Hipótesis	Descripción	Referencia
^b Inversión del enemigo	Los enemigos introducidos de especies no nativas son menos dañinos para ellos en el área exótica que en el área de distribución nativa, debido a condiciones bióticas y abióticas alteradas.	Colautti <i>et al.</i> (2004)
^{c,d} Maleza ideal	El éxito de invasión de una especie no nativa dependerá de las características específicas de historia de vida que posee.	Baker (1974); Rejmanek y Richardson (1996)
^{a,b} Mayor disponibilidad de recursos	El éxito de invasión de las especies exóticas aumenta con la disponibilidad de recursos.	Sher y Hyatt (1999)
^{c,d} Mayor susceptibilidad	Si una especie no nativa tiene una diversidad genética menor que la nativa, habrá una baja probabilidad de que la especie no nativa se establezca.	Colautti <i>et al.</i> (2004)
^a Modelo de equilibrio dinámico	El establecimiento de una especie no nativa depende de las fluctuaciones naturales del ecosistema, que influyen en el nivel de competencia de las especies locales.	Huston (1979)
^c Muestreo	Es más probable que un gran número de diferentes especies exóticas se conviertan en invasoras que un pequeño número debido a la competencia interespecífica. Además, la identidad de las especies locales es más importante que la riqueza en términos de invasión de un área.	Crawley <i>et al.</i> (1999)
^b Mutualismos perdidos	En el ambiente exótico, las especies exóticas padecen por la pérdida de mutualistas.	Mitchell <i>et al.</i> (2006)
^c Naturalización de Darwin	El éxito de invasión de las especies no nativas es mayor en áreas que son pobres en especies estrechamente relacionadas que en áreas ricas en especies estrechamente relacionadas.	Daehler (2001); Darwin (1859)
^{a,c} Nicho vacío	El éxito de la invasión de especies no nativas aumenta con la disponibilidad de nichos vacíos en el rango exótico.	MacArthur (1970)
^b Nuevas asociaciones	Las nuevas relaciones entre especies nativas y no nativas pueden influir positiva o negativamente en el establecimiento de las especies no nativas.	Colautti <i>et al.</i> (2006)
^{c,d} Plasticidad	Las especies invasoras tienen mayor plasticidad fenotípica que las no invasoras o nativas.	Richards <i>et al.</i> (2006)

Hipótesis	Descripción	Referencia
^{c,d} Poliploidía	Los organismos poliploides, particularmente las plantas, tendrán un mayor éxito de invasión, ya que la poliploidía puede conducir a una mayor adecuación durante la fase de establecimiento y/o un mayor potencial de adaptación posterior.	te Beest <i>et al.</i> (2012)
^e Presión de colonización	La presión de colonización se define como el número de especies introducidas en un lugar determinado. Conforme la presión de colonización aumenta se prevé que también aumente el establecimiento de especies exóticas o invasoras en ese lugar.	Lockwood <i>et al.</i> (2009)
^e Presión del propágulo	Una alta presión de propágulos (el número de individuos introducidos por evento de introducción y la frecuencia de eventos de introducción) es una causa del éxito de la invasión.	Lockwood <i>et al.</i> (2005)
^{a,b} Recurso-enemigo liberado	La especie no nativa se libera de sus enemigos naturales y puede gastar más energía en su reproducción, y el éxito de la invasión aumenta con la disponibilidad de recursos.	Blumenthal (2006)
^b Reducción del enemigo	La liberación parcial de enemigos en el ambiente exótico es una causa del éxito de la invasión.	Colautti <i>et al.</i> (2004)
^e Regla de diez	Aproximadamente el 10% de las especies exóticas llegan a progresar de una fase a otra en el proceso de invasión.	Williamson y Brown (1986)
^c Resistencia biótica	Un ecosistema con alta biodiversidad es más resistente a especies no nativas que un ecosistema con menor biodiversidad.	Elton (1958); Levine y D'Antonio (1999)
^c Similitud limitante	El éxito de invasión de las especies no nativas es alto si difieren mucho de las especies nativas y bajo si son similares a las nativas.	MacArthur y Levins (1967)
^c Susceptibilidad insular	Es más probable que las especies no nativas se establezcan y tengan mayores impactos ecológicos en las islas que en los continentes.	Jeschke (2008)
^a Ventanas de oportunidad	El éxito de invasión de las especies no nativas aumenta con la disponibilidad de nichos vacíos en el ambiente exótico, y la disponibilidad de estos nichos fluctúa espacio-temporalmente.	Johnstone (1986)

1.2. Especies invasoras en México

Con la intención de prevenir y combatir la introducción de EEI al país, el gobierno mexicano ha firmado varios tratados en el ámbito internacional entre los que destacan la Convención Internacional de Protección Fitosanitaria (FAO, 1977), la Convención de las Naciones Unidas sobre el Derecho del Mar (CNUDM, 1983), la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres (CITES, 1992), el Convenio sobre la Diversidad Biológica (CDB, 1993), el Acuerdo sobre la Aplicación de Medidas Sanitarias y Fitosanitarias (OMC, 2012) y el Convenio Internacional para el Control y la Gestión del Agua de Lastre y los Sedimentos de los Buques (OMI, 2017; Ortíz Monasterio *et al.*, 2017). La firma de estos tratados ha llevado a la obtención de información científica, la cooperación y la eficaz comunicación entre los organismos responsables de cada tratado y a la realización de análisis de riesgos que permiten determinar la introducción o no de una especie al país.

A nivel federal México ha generado un marco institucional en donde distintos organismos del gobierno atienden la problemática de las EEI (Ortiz Monasterio, 2014). Por ejemplo, la Secretaría de Agricultura y Desarrollo Rural (SADER) cuenta con importantes atribuciones y un marco legal adecuado que aplica a través del Servicio Nacional de Sanidad, Inocuidad y Calidad Agroalimentaria (SENASICA), con la finalidad de proteger los recursos agrícolas, acuícolas y pecuarios de plagas y enfermedades de importancia cuarentenaria y económica para facilitar el comercio de bienes de origen animal y vegetal. La Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT), quien además de publicar el “*Acuerdo por el que se determina la Lista de Especies Exóticas para México*” (en el que se reconocen 384 EEI, de las cuales 134 son especies vegetales), cuenta con diversas unidades administrativas y órganos descentralizados que generan acciones en este ámbito, como la Comisión Nacional Forestal (CONAFOR), a través de la cual se consideran a las plagas forestales; la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP), que lleva a cabo proyectos de prevención, control y erradicación de EEI en áreas naturales protegidas; el Instituto Nacional de Ecología y Cambio Climático (INECC) que realiza contribuciones importantes en la erradicación de EEI en islas; la Procuraduría Federal de Protección al Ambiente (PROFEPA) que se encarga de la inspección y vigilancia, y la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) que administra el sistema de información sobre especies invasoras a través del cual brinda información para la toma de decisiones sobre EEI. Otras dependencias gubernamentales que tienen una participación directa en atención a las EEI son la Secretaría de Comunicaciones y Transportes (SCT), la Secretaría de Marina (SEMAR), la Secretaría de la Defensa Nacional (SEDENA), la Secretaría de Salud (SSA), entre otras (Ortiz Monasterio, 2014).

En 2010, la CONABIO publicó la estrategia nacional sobre especies invasoras (ENEI, 2010), en donde se plantearon tres objetivos para minimizar los efectos dañinos de las EEI: 1) prevenir, detectar y reducir el riesgo de introducción, establecimiento y dispersión de especies invasoras, 2) establecer programas de control y erradicación de poblaciones de especies invasoras que minimicen o eliminen sus impactos negativos y favorezcan la restauración y conservación de los ecosistemas, 3) informar oportuna y eficazmente a la sociedad para que asuma las acciones a su alcance en la prevención, control y erradicación de las especies invasoras.

Además de los organismos gubernamentales encargados de la atención de las EEI, se ha generado un marco normativo integrado por una gran diversidad de leyes aplicables al tema, en donde, entre otras cosas, intentan prevenir su introducción y regular el manejo, control o erradicación (Álvarez-Torres, 2014; Mendoza y Koleff, 2014; Ortiz Monasterio, 2014; Ortiz Monasterio *et al.*, 2017). La Ley General de Vida Silvestre es el instrumento legislativo ambiental más importante en materia de EEI, pues las define legalmente como “aquella especie o población que no es nativa, que se encuentra fuera de su ámbito de distribución natural, que es capaz de sobrevivir, reproducirse y establecerse en hábitats y ecosistemas naturales y que amenaza la diversidad biológica nativa, la economía o la salud pública” (SEMARNAT, 2000). Esta definición implica un componente geográfico de distribución, uno biológico (ciclos de vida, dinámica de poblaciones y dispersión) y uno de impactos causados (daños a ecosistemas, salud y/o a infraestructura).

Se ha señalado que para México, las especies exóticas invasoras son la primera causa de pérdida de la biodiversidad en el territorio insular y la tercera en todo el territorio nacional (Aguirre-Muñoz *et al.*, 2009). Las pérdidas económicas anuales que ocasionan las EEI son de gran importancia, ejemplo de ello son las pérdidas sufridas en Australia, las cuales han llegado a los 25 millones de dólares, y en los Estados Unidos hasta los 120 000 millones de dólares (Parkes *et al.*, 1996; Pimentel *et al.*, 2005). Recientemente Diagne *et al.* (2021) publicaron que los costos totales de las invasiones biológicas alcanzaron un mínimo de 1.288 billones de dólares durante las últimas décadas (1970-2017). En México, lamentablemente no se han realizado estimaciones generales de pérdidas económicas relacionadas con EEI. Sin embargo, en los últimos cinco años se han incrementado los esfuerzos para generar listados, documentar sus vías de introducción y su distribución, así como para desarrollar planes de acción para prevenir, controlar, mitigar o erradicar a las EEI, tanto para las que afectan a las actividades económicas (agrícolas y pecuarias), así como para las que afectan a la biodiversidad del país. Dentro de estas estrategias se encuentra el desarrollo del Proyecto: “Aumentar las Capacidades Nacionales para el Manejo de las Especies Exóticas Invasoras (EEI) a través de la Implementación de la Estrategia Nacional de EEI 2014-2019” (PNUD, 2019), el cual se llevó a cabo en 15 áreas naturales protegidas, 9 continentales y 6 insulares, en donde el objetivo

fue salvaguardar la biodiversidad de importancia global en ecosistemas vulnerables.

1.3. Detección de especies invasoras y análisis de riesgo

El entendimiento de la biología y la ecología de las EEI es fundamental para lograr identificar las etapas vulnerables del ciclo de vida que pueden ser abordadas en un programa de manejo efectivo (DiTomaso *et al.*, 2010). El concepto de manejo en el contexto de las EEI se refiere a la prevención de la introducción, al control o a su erradicación, y no a los métodos o técnicas que se utilizan para conservar y aprovechar de manera sustentable a la biodiversidad (SEMARNAT, 2000; Aguirre-Muñoz *et al.*, 2009). El manejo de las EEI debe ser abordado desde cuatro líneas principales: prevención, detección temprana, control y erradicación (Flores-Martínez *et al.*, 2016), de éstas, la prevención de introducción es la más rentable desde el punto de vista de los costos ambientales y financieros (Hilliard, 2005).

Debido a que no todas las especies exóticas se comportan como invasoras, es necesario analizar el riesgo de invasión que pudieran presentar, esto permitiría un manejo adecuado y el planteamiento de estrategias que disminuirían sus efectos. Un análisis del riesgo de invasión implica una evaluación exhaustiva de la posibilidad de entrada, establecimiento o dispersión de una especie en un territorio determinado, y las potenciales consecuencias biológicas y económicas asociadas, tomando en cuenta las posibles opciones de manejo que pudieran prevenir su dispersión o sus consecuencias (Barrios-Caballero *et al.*, 2014). Esto conlleva a un análisis interdisciplinario que involucra biología, ecología, economía y matemáticas entre otras disciplinas (González Martínez *et al.*, 2017a). El resultado de este análisis representa el primer acercamiento al punto de control o filtro para la prevención de introducción de especies que pueden ser potencialmente perjudiciales a los hábitats a los que pudieran llegar (González Martínez *et al.*, 2017a). Aún con lo importante que resulta la elaboración de los análisis de riesgo de invasión, resulta complicado su desarrollo debido a que, generalmente, no se cuenta con toda la información necesaria para la mayoría de las especies, además de que el resultado es temporal y especialmente específico a cada caso (González Martínez *et al.*, 2017a).

1.4. Especie de estudio: *Leonotis nepetifolia* (L.) R. Br.

Es una planta herbácea anual o bianual de tallo simple, aunque puede ser ramificado desde la base, es erecto y puede alcanzar los dos metros de altura. El tallo presenta pubescencia retrorsa. Las hojas tienen pecíolos de 1 a 10 cm de largo, limbo ovado a ovado triangular, de 2 a 12 cm de largo por 1 a 6 cm de ancho, ápice obtuso o agudo, el borde de la hoja es dentado o festonado, la base es atenuada y pubescente. La inflorescencia se presenta en forma de verticilos globosos, de 4 a 6 cm de diámetro (Figura 1.1), interrumpidos a lo largo del eje principal y en los ejes secundarios. Los pedicelos de 1 a 2 mm de largo. Las brácteas son ovadas o lanceoladas y pubescentes. Las bracteolas de 8 a 12 mm de largo, pubescentes, atenuadas en una punta rígida. El cáliz tiene de 1 a 1.5 cm (o 2.5 cm en fruto) de largo, glabro, cuenta con 8 a 10 dientes triangulares, el diente posterior sumamente largo y ancho, los demás pequeños. La corola va de 1.5 a 4 cm de largo, tiene un color rojizo-naranja, es muy vistosa y tiene aspecto aterciopelado. Generalmente persiste de 1 a 3 días. El labio superior es densamente pubescente, el labio inferior es glabro o con escasos pelos. Presenta 4 óvulos y 4 anteras por flor. Los filamentos van de 1.5 a 1.7 cm de largo. El estilo es de 3.8 a 4 cm de largo. El polen fresco tiene un color amarillo pálido. El número de flores en anthesis por verticilo va de 1 a 20 y el número total de flores producidas por verticilos rebasa las 200. Los frutos son mericarpios de más o menos 3 mm de largo. Las núculas tienen un color gris y marrón marmóleo, son opacas y la superficie es ligeramente cerosa. Es capaz de formar hasta cuatro semillas por fruto (Gill y Conway, 1979; Iwarsson y Harvey, 2003; Calderón de Rzedowski y Rzedowski, 2005). Sus flores son visitadas por aves e insectos, pero su polinización no depende sólo de estos organismos, pues se sabe que también es una especie autógama (Vos *et al.*, 1994; Iwarsson y Harvey, 2003; Díaz-Segura *et al.*, 2020).

Es una especie originaria de África tropical y subtropical. Actualmente su distribución es pan-tropical y ha sido citada como invasora en Australia, Cuba, Estados Unidos de América, India, México, Singapur y Venezuela (CONABIO, 2016; López-Grether, 2017). Su distribución altitudinal va desde los 0 hasta los 2760 m (Iwarsson y Harvey, 2003). En México se encuentra presente en 29 estados de la República Mexicana. Los estados de Baja California, Chihuahua y Coahuila son los únicos que actualmente no mencionan la presencia de la especie (Figura 1.2. Ver capítulo 4).

La dispersión de las semillas se lleva a cabo de forma natural y antrópica. De manera natural ocurre durante el verano y el otoño. Se ha documentado que las semillas no tienen adaptaciones especiales para su dispersión, por lo que éstas salen del fruto por los movimientos del tallo provocados por el viento (Gordon *et al.*, 2008) (Osborne, pers.). Clarkson *et al.* (2012), mencionan que la distancia de dispersión de la especie no se ha cuantificado rigurosamente, sin embargo, una alta

densidad de individuos por metro cuadrado podría indicar una dispersión limitada. También se ha mencionado que las semillas se mueven a través del agua, por ejemplo en riachuelos, e incluso se adhieren a animales de granjas a través del lodo en sus cuerpos (CABI, 2018)(Obs. pers.). Aunque no existen mediciones rigurosas, se ha documentado que las semillas son capaces de dispersarse a grandes distancias con la ayuda de diversos vectores antrópicos; por ejemplo, Parsons y Cuthbertson (2001), mencionan que las semillas se adhieren a la maquinaria agrícola y a otro tipo de vehículos. Los seres humanos también actúan como vectores. Se ha documentado que es utilizada como especie ornamental para paisajes y jardines, además de ser utilizada como especie para polinizadores (Floridata, 2014). En algunas partes del mundo, *L. nepetifolia* es utilizada como planta medicinal e incluso para uso lúdico como sustituto de la marihuana, lo que ha promovido su venta a través de la red, lo que conlleva a dispersarse ampliamente por el mundo (Bussmann *et al.*, 2011; Maobe *et al.*, 2013; Oliveira *et al.*, 2015).



Figura 1.1: *Leonotis nepetifolia*. A) Individuos en floración; B) Tallo con hojas festonadas; C) Inflorescencia: verticilo floral con botones y flores tubulares de color naranja; D) Infrutescencia: verticilo seco, generalmente con semillas. Fotografías: Omar Díaz-Segura.

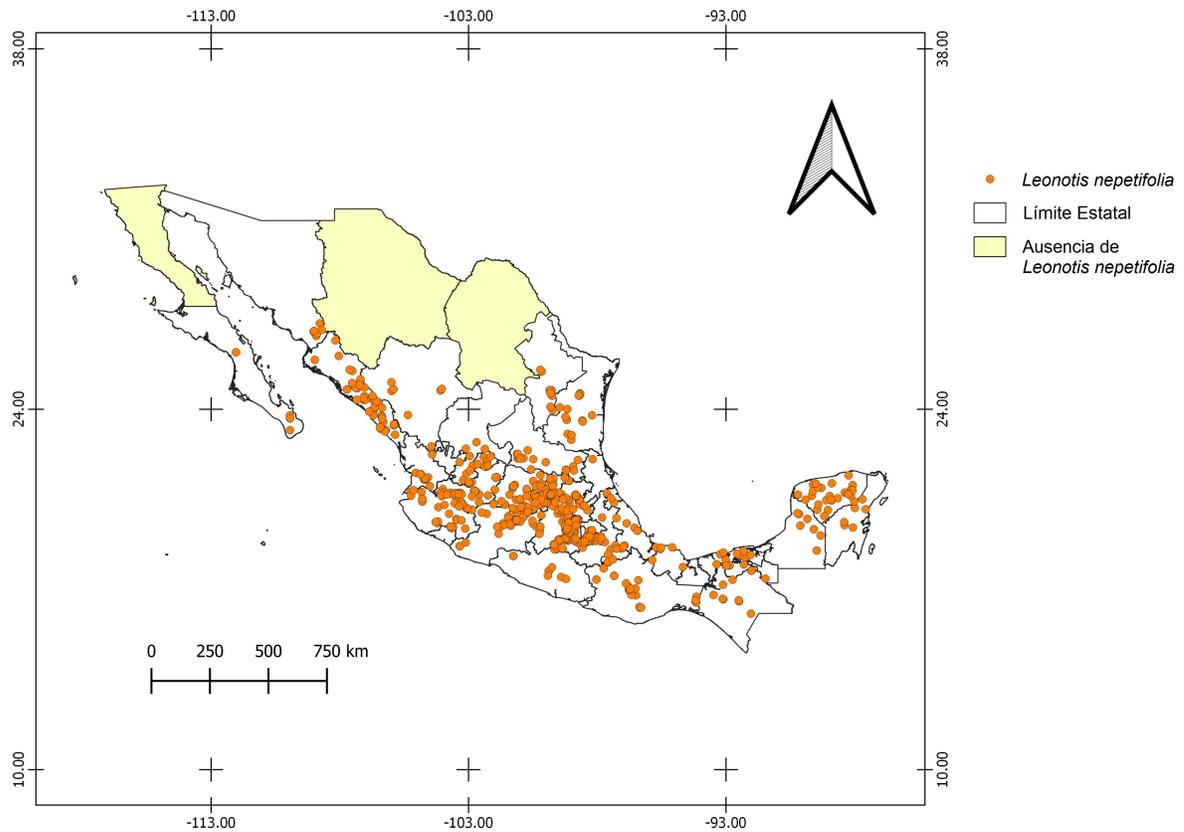


Figura 1.2: Mapa de distribución actual de *Leonotis nepetifolia* en la República Mexicana (QGIS versión 3.12.3; carta topográfica de la República Mexicana escala 1:250,000, INEGI (2019)).

El mapa de distribución potencial de *Leonotis nepetifolia* para México, muestra una gran similitud climática (0.8) entre los puntos de presencia de la especie y su lugar de origen, no obstante a la similitud, el promedio de idoneidad fue de 0.45 para México (Figura 1.3. Ver capítulo 4).

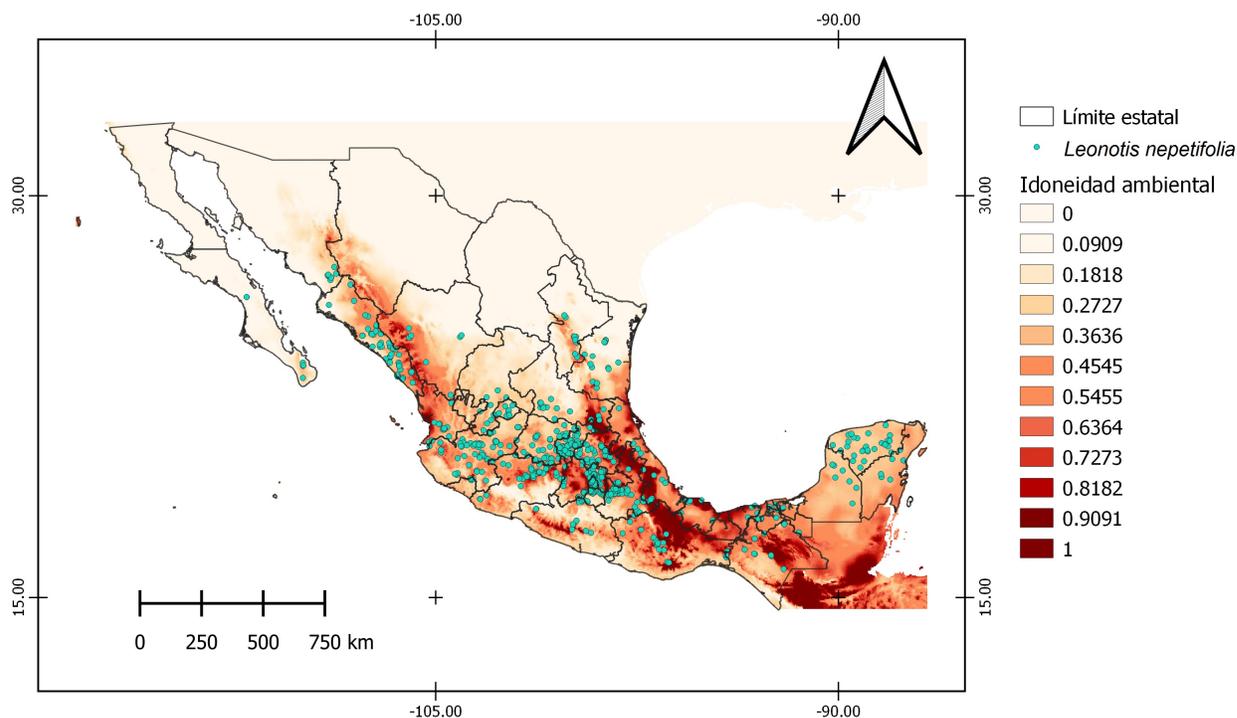


Figura 1.3: Distribución actual y potencial de *Leonotis nepetifolia* en la República Mexicana (QGIS versión 3.12.3; carta topográfica de la República Mexicana escala 1:250,000, INEGI (2019). Ver capítulo 4).

El modelo indica que la estacionalidad de la temperatura, el rango anual de la temperatura y la isothermalidad, son las variables que más influyen en la idoneidad, seguido de la precipitación del mes más húmedo y la precipitación del trimestre más húmedo. En el modelo proyectado para México, se puede observar que las altas temperaturas y las bajas precipitaciones son las variables limitantes ya que la idoneidad ambiental para la especie es prácticamente nula en las zonas áridas y semiáridas. Dentro de los ambientes en los que *Leonotis nepetifolia* puede establecerse se encuentran terrenos cultivados, pastizales, bosques mixtos. También a lo largo de las carreteras, en las orillas de los arroyos, en vertederos de basura, en afloramientos de gneis, en suelos pedregosos, en suelos arenosos y en suelos arcillosos (Iwarsson y Harvey, 2003).

1.5. Antecedentes: *Leonotis nepetifolia* (L.) R. Br.

- Gill y Conway (1979) describen algunos detalles de la biología floral de *L. nepetifolia* como la estructura y la longevidad de la flor, el número de flores producidas, las características del néctar y sus principales polinizadores.
- Vos *et al.* (1994) realizaron observaciones sobre algunos aspectos reproductivos del género *Leonotis*. Ellos indican que la mayoría de las especies del género son polinizadas por abejas y aves, siendo las aves de la familia Nectariniidae los principales polinizadores, por lo que concluyen que las especies son xenógamas facultativas. En contraste, indican que *L. nepetifolia* es una especie autógena ya que los polinizadores tienen poca injerencia en la producción de frutos.
- Iwarsson y Harvey (2003) realizaron una revisión taxonómica en donde describen cuatro nuevos taxa para el género *Leonotis*. Ellos indican que el género se compone de nueve especies, ocho originarias de África y una especie, *L. nepetifolia*, originaria de África y África subtropical con distribución pantropical.
- Calderón de Rzedowski y Rzedowski (2005) mencionan que es una planta introducida de Sudáfrica como ornamental y naturalizada en muchas partes de América tropical.
- Piedra-Ibarra *et al.* (2005) determinaron la presencia de tres virus en poblaciones silvestres de *L. nepetifolia*: el virus del mosaico de la alfalfa, el virus del mosaico del pepino y el virus del mosaico del tabaco (por sus siglas en inglés, AMV, CMV y TMV respectivamente), virus que ocasionan enfermedades en diversos cultivos de importancia económica como son: la papa, la alfalfa, el pepino, la calabaza, el tomate, la zanahoria, la espinaca, entre otros, por lo que concluyen que *L. nepetifolia* es un hospedante alternativo importante para la sobrevivencia y fuente primaria de inóculo de los tres virus.
- Contreras-Paredes (2005) utilizó plantas de *L. nepetifolia*, que presentaron síntomas severos de amarillamiento y deformación foliar, para inocular plantas de jitomate (*Lycopersicon esculentum* Mill.), las cuales, desarrollaron un síntoma similar. Caracterizó parcialmente el patógeno causante de este síntoma y obtuvo como resultado el aislamiento del virus del mosaico del tabaco (TMV).
- La Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO, 2016) indica que *L. nepetifolia* es una especie exótica de alto riesgo para México y le asigna el

estatus de invasora.

- López-Grether (2017) realizó un estudio demográfico de la población de *L. nepetifolia* en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA) en la Ciudad de México y determinó que la población crece a una tasa acelerada ($r=22.74$ ind/ind al año). Asimismo, determinó, mediante experimentos de germinación, que las semillas son fotoblásticas negativas y que las semillas almacenadas por uno y dos meses presentaron menores porcentajes de germinación que las semillas almacenadas por más de tres meses.
- López-Grether (2020) llevó a cabo un análisis demográfico de *L. nepetifolia* en Cadereyta de Montes, Querétaro, México, aplicando un modelo matricial periódico bimestral. Su estudio mostró una $\lambda= 1.396$; asimismo, mostró que la elasticidad de los procesos demográficos varió dependiendo de la estación, obteniendo valores más altos para la supervivencia en los bimestres correspondientes a la época de secas (noviembre a mayo) y valores altos para el crecimiento en los bimestres en los que se establecieron las plántulas (mayo a noviembre). Concluye que un plan de control para la especie debe de considerar la estacionalidad del sitio de estudio.

1.6. Objetivos

1.6.1. Objetivo general

- Conocer la demografía, la dinámica poblacional y las características reproductivas de *Leontotis nepetifolia* (L) R. Br, con el fin de establecer estrategias de manejo para el control o erradicación de sus poblaciones.

1.6.2. Objetivos específicos

- Determinar el sistema de reproducción sexual de *L. nepetifolia* a través de la descripción de los atributos de su biología floral (fenología, ciclo floral, éxito reproductivo, sistema de cruce y de apareamiento).
- Describir los atributos de la germinación de *L. nepetifolia* (porcentaje, tiempo medio de germinación e índice de sincronía).
- Determinar la densidad, la tasa finita de crecimiento poblacional (λ), la estructura estable de tamaños (w) y el valor reproductivo (v), en una población de *L. nepetifolia*, utilizando un modelo matricial.
- Determinar la importancia relativa de los procesos demográficos (supervivencia, crecimiento y fecundidad) y de las categorías de tamaño, en una población de *L. nepetifolia*.
- Establecer estrategias para el control o erradicación de las poblaciones de *L. nepetifolia* utilizando la información demográfica y reproductiva de este estudio.
- Evaluar el riesgo de invasión de *L. nepetifolia*.

1.7. Hipótesis

- Debido a que las características reproductivas de las especies invasoras como la fenología reproductiva, el ciclo floral, la forma de reproducción y el éxito en la producción de semillas, son determinantes durante el proceso de invasión (introducción, establecimiento y dispersión), se espera que *Leonotis nepetifolia* presente amplios períodos de producción de estructuras reproductivas, sea autógena y presente una alta producción de semillas.
- Debido a que los atributos de la germinación en especies invasoras tales como el porcentaje de germinación, el tiempo medio de la germinación y el índice de sincronía, influyen en el proceso de invasión, se espera que *Leonotis nepetifolia* presente semillas fotoblásticas neutras, altos porcentajes de germinación en un corto tiempo y de manera sincrónica.
- Debido a que las características poblacionales tales como la densidad, la tasa finita de crecimiento poblacional (λ), la estructura estable de tamaños (w), el valor reproductivo (v) y los procesos demográficos, son importantes para el proceso de invasión, se espera que *Leonotis nepetifolia* presente altas densidades, tasas finitas de crecimiento poblacional mayores a la unidad, sin una estructura poblacional estable, altos valores reproductivos, altas tasas de crecimiento y alta fecundidad. Además se espera que estas características poblacionales muestren la fase vulnerable del ciclo de vida para implementar acciones de manejo y erradicación.

1.8. Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en el Estado de Hidalgo, dentro de la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán (RBBM). La barranca de Metztitlán se localiza al este de la región central del Estado de Hidalgo, forma parte del Eje Neovolcánico y la Sierra Madre Oriental y pertenece a la zona principal de los cañones excavados por las afluentes del río Pánuco. Las cañadas formadas por dichos afluentes son albergue de una gran riqueza natural, hecho que le ha valido para ser considerada por la Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad (CONABIO) como zona prioritaria para la conservación, siendo así declarada el 27 de Noviembre del año 2000 como Área Natural Protegida, llevando el nombre de Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán (CONANP, 2003). La RBBM cuenta con una extensión de 96,042.94 ha localizadas entre los paralelos 98° 23' 00" y 98° 57' 08" longitud oeste y 20° 14' 15" y 20° 45' 26" latitud norte. Presenta una topografía altamente accidentada con gradientes altitudinales que van desde los 1000 a los 2000 m. El área está formada por los municipios de Acatlán, Atotonilco el Grande, Eloxochitlán, Huasca de Ocampo, Metepec, San Juan Metztitlán, San Agustín Metzquititlán y Zacualtipán de Ángeles (CONANP, 2003). Se presentan dos tipos de clima en el área de la Reserva, seco semicálido con régimen de lluvias en verano (BS0hw) en el Norte y Centro, y semiseco templado con régimen de lluvias en verano (BS1kw) en el Sur. La sombra de lluvia ejercida por la Sierra Madre Oriental y la altitud son factores determinantes para la presencia de estos climas. La temperatura media anual es de 18°C a 22°C y la precipitación media anual no rebasa los 500 mm (CONANP, 2003). El principal rasgo hidrológico de la Reserva lo conforma un río con una extensión aproximada de 100 Km, el cual va tomando el nombre de la región por donde corre el cause, identificándose así en el Sur como río Grande Tulancingo, río Venados en la unión con el río San Sebastián y como río Metztitlán en el municipio del mismo nombre. Este río corre de Sureste a Noroeste, en donde desemboca en una lago conocido como "Laguna de Metztitlán" (CONANP, 2003). Los tipos de vegetación que alberga la Reserva son: Bosque tropical caducifolio, Bosque de coníferas, Matorral xerófilo, Matorral submontano, Pastizal y Vegetación ribereña (CONANP, 2003) (Figura 1.4). Específicamente, el estudio se realizó en una parcela con un área aproximada de 10000 m², dentro de una zona destinada al cultivo de hortalizas, en la localidad San Pedro Tlatemalco. El clima es seco semicálido con régimen de lluvias en verano (BS0hw), el río colindante lleva por nombre río Venados y el tipo de vegetación que se encuentra alrededor de la zona de estudio es una matorral xerófilo (Figura 1.4).

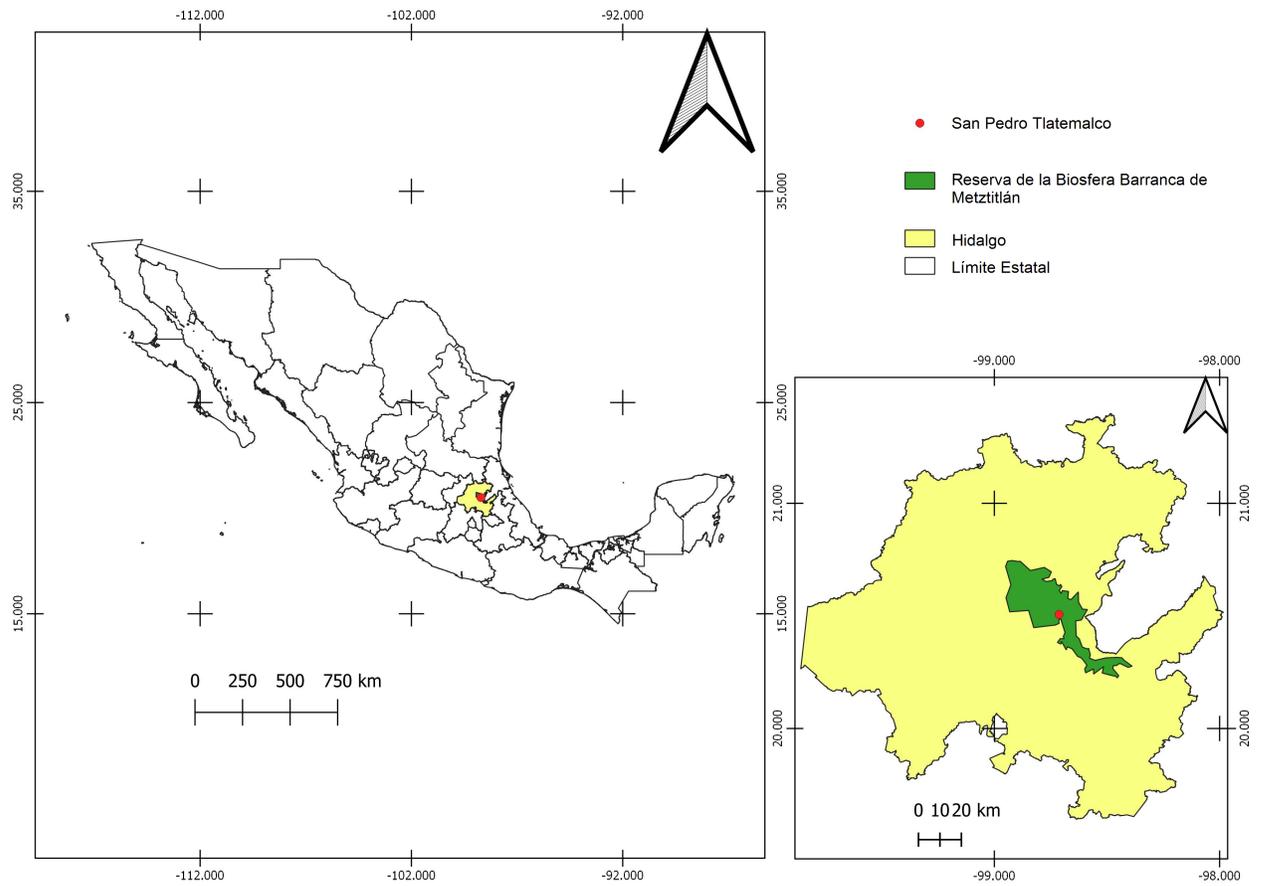


Figura 1.4: Localización del sitio de estudio en San Pedro Tlatemalco, Hidalgo (QGIS versión 3.12.3; carta topográfica de la República Mexicana escala 1:250,000, INEGI (2019)).

Referencias

- Aguirre-Muñoz, A., Mendoza-Alfaro, R., Bernal, H. A. P., Arriaga-Cabrera, L., Campos-González, E., Contreras-Balderas, S., Elías-Gutiérrez, M., Espinosa-García, F. J., Fernández-Salas, I., Galaviz-Silva, L., García, F. J., Lazcano-Villareal, D., Martínez-Jiménez, M., Meave, M. E., Medellín, R. A., Naranjo-García, E., Olivera-Carrasco, M. T., Pérez-Sandi, M., Rodríguez-Almaraz, G., Salgado-Maldonado, G., Samaniego-Herrera, A., Suarez-Morales, E., Vibrans, H., y Zertuche-González, J. A. (2009). *Especies Exóticas Invasoras: Impacto Sobre las Poblaciones de Flora y Fauna, los Procesos Ecológicos y la Economía*, volumen II, pp. 277–318. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Alpert, P., Bone, E., y Holzapfel, C. (2000). Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 3:52–66.
- Álvarez-Romero, J. G., Medellín, R. A., Olivares, A., Gómez, H., y Sánchez, O. (2008). *Animales Exóticos en México: Una Amenaza para la Biodiversidad*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Instituto de Ecología-Universidad Nacional Autónoma de México, Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales.
- Álvarez-Torres, P. (2014). *Especies acuáticas invasoras en México*, capítulo Legislación y marco normativo internacional, pp. 157–168. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Arriaga, L. A., Castellanos, E., Moreno, E., y Alarcón, J. (2004). Potential ecological distribution of alien invasive species and risk assessment: a case study of buffel grass in arid regions of Mexico. *Conservation Biology*, 18:1504–1514.
- Asner, G. P., Hughes, R. F., Vitousek, P. M., Knapp, D. E., Kennedy-Bowdoin, T., Boardman, J., Martin, R. E., Eastwood, M., y Green, R. O. (2008). Invasive plants transform the three-dimensional structure of rain forest. *Proceedings for the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105:4519–4523.
- Asner, G. P. y Vitousek, P. M. (2005). Remote analysis of biological invasion and biogeochemical change. *Proceedings for the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102:4383–4386.
- Baker, H. (1974). The evolution of weeds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 5:1–24.

- Barrios-Caballero, Y., Born-Schmidt, G., González-Martínez, A. I., Koleff, P., y Mendoza-Alfaro, R. (2014). Análisis de riesgo, herramienta para prevenir invasiones biológicas. En Mendoza-Alfaro, R. y Koleff, P., editores, *Especies Acuáticas Invasoras en México*, pp. 77–84. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Blackburn, T. M., Pyšek, P., Bacher, S., Carlton, J. T., Duncan, R. P., Jarošík, V., Wilson, J. R., y Richardson, D. M. (2011). A proposed unified framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, 26(7):333–339.
- Blossey, B. y Nötzold, R. (1995). Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants—a hypothesis. *Journal of Ecology*, 83:887–889.
- Blumenthal, D. M. (2006). Interactions between resource availability and enemy release in plant invasion. *Ecology Letters*, 9:887–895.
- Bonilla-Barbosa, J. R. y Santamaría, B. (2013). Plantas acuáticas exóticas y traslocadas invasoras. En Mendoza-Alfaro, R. y Koleff, P., editores, *Especies Acuáticas Invasoras en México*, pp. 223–247. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Bussmann, R. W., Swartzinsky, P., Worede, A., y Evangelista, P. (2011). Plant use in Odo-Bulu and Demaro, Bale region Ethiopia. *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine*, 7(28):1–21.
- CABI (2018). *Leonotis nepetifolia*. in: Invasive species compendium. Wallingford, UK: CAB International.
- CABI (2021). *Kalanchoe delagoensis*. in: Invasive species compendium. Wallingford, UK: CAB International.
- Calderón de Rzedowski, G. y Rzedowski, J. (2005). *Flora Fanerogámica del Valle de México*. Instituto de Ecología, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, 2 edición.
- Callaway, R. M. y Ridenour, W. M. (2004). Novel weapons: Invasive success and the evolution of increased competitive ability. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2:436–443.
- Callaway, R. M., Thelen, G. C., Rodriguez, A., y Holben, W. E. (2004). Soil biota and exotic plant invasion. *Nature*, 427:731–733.
- CANEI (2010). *Estrategia Nacional sobre Especies Invasoras en México. Prevención, Control y Erradicación*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.

- Carabias, J., Meave, J. A., Valverde, T., y Cano-Santana, Z. (2009). *Ecología y Medio Ambiente en el Siglo XXI*. Pearson Educación.
- Catford, J. A., Jansson, R., y Nilsson, C. (2009). Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypotheses into a single theoretical framework. *Diversity and Distributions*, 15:22–40.
- CDB (1993). *Convenio sobre la Diversidad Biológica de las Naciones Unidas*. CDB. www.cbd.int/doc/legal/cbd-es.pdf.
- CDB (2009). *Conferencia de las Partes COP 6, Decisión VI/23: Especies exóticas que amenazan a los ecosistemas, los hábitats o las especies*. Convenio sobre Diversidad Biológica. www.cbd.int/decision/cop/?id=7197.
- CITES (1992). *Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres*. CITES. www.cites.org/esp/disc/text.php.
- Clarkson, J. R., Grice, A. C., y Dollery, C. (2012). Chasing the lion's tail. The value of program review: a case study from the management of *Leonotis nepetifolia* (L.) R. Br. in Rinyirru (Lakefield) National Park. En *Developing solutions to evolving weed problems. 18th Australasian Weeds Conference, Melbourne, Victoria, Australia*, pp. 53–56. Weed Science Society of Victoria Inc.
- CNUDM (1983). *Convención de las Naciones Unidas sobre el Derecho del Mar*. CNUDM. www.un.org/depts/los/convention_agreements/texts/unclos/convemar_es.pdf.
- Colautti, R. I., Grigorovich, I. A., y MacIsaac, H. J. (2006). Propagule pressure: A null model for biological invasions. *Biological Invasions*, 8:1023–1037.
- Colautti, R. I., Ricciardi, A., Grigorovich, I. A., y J., H. M. (2004). Is invasion success explained by the enemy release hypothesis? *Ecology Letters*, 7:721–733.
- CONABIO (2016). Sistema de Información Sobre Especies Invasoras en México. <https://www.biodiversidad.gob.mx/especies/invasoras>. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- CONABIO (2017). Método de evaluación rápida de invasividad (MERI) para especies exóticas en México, *Kalanchoe delagoensis* Eckl. & Zeyh., 1837. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.

- CONANP (2003). *Programa de Manejo de la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán*. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. México, D. F.
- Contreras-Paredes, C. A. (2005). *Caracterización Parcial de los Virus Asociados a Leonotis nepetifolia (L.) R. Brown en Atlixco, Puebla que Inducen Amarillamiento y Deformación Foliar en Plantas de Jitomate Lycopersicon esculentum Mill.*). Tesis de Licenciatura en Biología. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Crawley, M. J., Brown, S. L., Heard, M. S., y Edwards, G. R. (1999). Invasion-resistance in experimental grassland communities: Species richness or species identity? *Ecology Letters*, 2:140–148.
- Daehler, C. C. (2001). Darwin's naturalization hypothesis revisited. *The American Naturalist*, 158:324–330.
- Darwin, C. (1859). *On the origin of species by means of natural selection, or, the preservation of favoured races in the struggle for life*. Penguin, London, UK.
- Diagne, C., Leroy, B., Vaissière, A.-C., Gozlan, R. E., Roiz, D., Jarić, I., Salles, J.-M., Bradshaw, C. J., y Courchamp, F. (2021). High and rising economic costs of biological invasions worldwide. *Nature*, 592:571–576.
- Diamond, J. y Case, T. J. (1986). Overview: Introductions, extinctions, exterminations, and invasions. En Diamond, J. y Case, T. J., editores, *Community Ecology*, p. 65–79. Harper and Row.
- Díaz-Segura, O., Golubov, J., Mandujano, M. C., y Zavala-Hurtado, J. A. (2020). Reproductive characteristics that favor invasiveness in *Leonotis nepetifolia* (L.) R. Br. *Plant Species Biology*, 35(4):270–282.
- DiTomaso, J. M., Masters, R. A., y Peterson, V. F. (2010). Rangeland invasive plant management. *Rangelands*, 32:43–47.
- Doorduyn, L. J. y Vrieling, K. (2011). A review of the phytochemical support for the shifting defence hypothesis. *Phytochemistry Reviews*, 10:99–106.
- Duncan, R. P. y Williams, P. A. (2002). Ecology—Darwin's naturalization hypothesis challenged. *Nature*, 417:608–609.
- Ehrenfeld, J. D. (2010). Ecosystem consequences of biological invasions. *Annual Reviews in Ecology, Evolution, and Systematics*, 41:59–80.

- Elton, C. S. (1958). *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. Methuen, London.
- Enders, M., Havemann, F., Ruland, F., Bernard-Verdier, M., Catford, J. A., Gómez-Aparicio, L., Haider, S., Heger, T., Kueffer, C., Kühn, I., Meyerson, L. A., Musseau, C., Novoa, A., Ricciardi, A., Sagouis, A., Schittko, C., Strayer, D. L., Vilà, M., Essl, F., Hulme, P. E., van Kleunen, M., Kumschick, S., Lockwood, J. L., Mabey, A. L., McGeoch, M. A., Palma, E., Pyšek, P., Saul, W.-C., Yanneli, F. A., y Jeschke, J. M. (2020). A conceptual map of invasion biology: Integrating hypotheses into a consensus network. *Global Ecology and Biogeography*, 29:978–991.
- ENEI (2010). *Estrategia nacional sobre especies invasoras en México, prevención, control y erradicación*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales.
- Eppinga, M. B., Rietkerk, M., Dekker, S. C., Ruiter, P. C. D., der Putten, W. H. V., y der Putten, W. H. V. (2006). Accumulation of local pathogens: A new hypothesis to explain exotic plant invasions. *Oikos*, 114:168–176.
- Espinosa Organista, D., Ocegueda Cruz, S., Aguilar Zúñiga, C., Óscar Flores Villela, y Llorente-Bousquets, J. (2008). El conocimiento biogeográfico de las especies y su regionalización natural. En Soberón, J., Halffter, G., y Llorente-Bousquets, J., editores, *Capital Natural de México: Conocimiento Actual de la Biodiversidad*, volumen 1, pp. 33–65. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- FAO (1977). *Convención Internacional de Protección Fitosanitaria*. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación.
- Flores-Martínez, J. J., Rodríguez-Medina, R., Pérez-Cabrales, M., y Sánchez-Cordero, V. (2016). *Protocolo de detección temprana y respuesta rápida para especies exóticas invasoras en el Parque Nacional Cañón del Sumidero*. Programa de las Naciones Unidas para el Desarrollo, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, Conservación Biológica y Desarrollo Social A. C., Instituto de Biología Universidad Nacional Autónoma de México.
- Floridata (2014). *FLORIDATAbase*. Tallahassee, Florida, Estados Unidos. <http://www.floridata.com/>.
- Fridley, J. D. y Sax, D. F. (2014). The imbalance of nature: Revisiting a Darwinian framework for invasion biology. *Global Ecology and Biogeography*, 23:1157–1166.

- Gill, F. B. y Conway, C. A. (1979). Floral biology of *Leonotis nepetifolia* (L.) R. Br. (Labiatae). *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 131:244–256.
- Golubov, J. (2012). Especies ornamentales invasoras: el caso de *Kalanchoe delagoensis*. Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Xochimilco. Informe final SNIB-CONABIO, proyecto No. GN047. México.
- González Martínez, A. I., Barrios Caballero, Y., Morales Guerrero, N., y de Jesús de Jesús, S. (2017a). Análisis de riesgo, sistemas de información y método de evaluación rápida de invasividad. En Born-Schmidt, G., de Alba, F., Parpal, J., y Koleff, P., editores, *Principales Retos que Enfrenta México ante las Especies Exóticas Invasoras*, pp. 155–170. Centro de Estudios Sociales y de Opinión Pública. Cámara de Diputados/LXIII Legislatura.
- González Martínez, A. I., Morales Guerrero, N., Barrios Caballero, Y., y de Jesús de Jesús, S. (2017b). Rutas de introducción e impactos. En Born-Schmidt, G., de Alba, F., Parpal, J., y Koleff, P., editores, *Principales Retos que Enfrenta México ante las Especies Exóticas Invasoras*, pp. 79–89. Centro de Estudios Sociales y de Opinión Pública. Cámara de Diputados/LXIII Legislatura.
- Gordon, D. R., Onderdonk, D. A., Fox, A. M., Stocker, R. K., y Gantz, C. (2008). Predicting invasive plants in Florida using the Australian weed risk assessment. *Invasive Plant Science and Management*, 1(2):178–195.
- Hilliard, R. (2005). *Best Practice for the Management of Introduced Marine Pests - A Review*. Global Invasive Species Programme (GISP). http://www.issg.org/gisp_training_coursematerials.htm.
- Hobbs, R. J. y Huenneke, L. F. (1992). Disturbance, diversity, and invasion—implications for conservations. *Conservation Biology*, 6:324–337.
- Huston, M. (1979). A general hypothesis of species diversity. *The American Naturalist*, 113:81–101.
- INEGI (2019). *División Política Estatal 1:250000*. Instituto Nacional de Estadística y Geografía. México.
- Iwarsson, M. y Harvey, Y. (2003). Monograph of the Genus *Leonotis* (Pers.) R. Br. (Lamiaceae). *Kew Bulletin*, 58:597–645.
- Jackson, L., editor (2008). *Marine Biofouling: An Assessment of Risk and Management Initiatives*. Global Invasive Species Programme, United Nations Environment Programme, Regional Seas Programme.

- Jeschke, J. M. (2008). Across islands and continents, mammals are more successful invaders than birds. *Diversity and Distributions*, 14:913–916.
- Jeschke, J. M. y Strayer, D. L. (2006). Determinants of vertebrate invasion success in Europe and North America. *Global Change Biology*, 12:1608–1619.
- Johnstone, I. M. (1986). Plant invasion windows—a time-based classification of invasion potential. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 61:369–394.
- Keane, R. M. y Crawley, M. J. (2002). Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology and Evolution*, 17:164–170.
- Koleff, P. (2017). Conceptos básicos sobre las invasiones biológicas y sus impactos a la biodiversidad. En Born-Schmidt, G., de Alba, F., Párpal, J., y Koleff, P., editores, *Principales Retos que Enfrenta México ante las Especies Exóticas Invasoras*, pp. 13–33. Centro de Estudios Sociales y de Opinión Pública. Cámara de Diputados/LXIII Legislatura.
- Levine, J. M. y D'Antonio, C. M. (1999). Elton revisited: A review of evidence linking diversity and invasibility. *Oikos*, 87:15–26.
- Lockwood, J. L., Cassey, P., y Blackburn, T. (2005). The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends in Ecology and Evolution*, 20:223–228.
- Lockwood, J. L., Cassey, P., y Blackburn, T. M. (2009). The more you introduce the more you get: The role of colonization pressure and propagule pressure in invasion ecology. *Diversity and Distributions*, 15:904–910.
- Lockwood, J. L., Hoopes, M. F., y Marchetti, M. P. (2013). *Invasion Ecology*. Wiley-Blackwell, 2 edición.
- López-Grether, S. (2017). Estudio demográfico de la población de *Leonotis nepetifolia* en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA), D.F., México. Tesis de Licenciatura en Biología, Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.
- López-Grether, S. (2020). Biología de poblaciones de una especie exótica invasora en el semi-desierto, Querétaro, México. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas, Posgrado en Ciencias Biológicas, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- MacArthur, R. (1970). Species packing and competitive equilibrium for many species. *Theoretical Population Biology*, 1:1–11.

- MacArthur, R. y Levins, R. (1967). Limiting similarity convergence and divergence of coexisting species. *The American Naturalist*, 101:377–385.
- Maobe, M. A., Gitu, L., Gatebe, E., Rotich, H., Karanja, P. N., Votha, D. M., Wambugu, J., y Muingai, C. (2013). Antimicrobial activities of eight selected medicinal herbs used for the treatment of diabetes, malaria and pneumonia in kisii region, southwest kenya. *Global Journal of Pharmacology*, 7:25–33.
- MEA (2005). *Ecosystems and Human Well-being: Biodiversity Synthesis*. Millennium Ecosystem, Assessment. World Resources Institute.
- Melbourne, B. A., Cornell, H. V., Davies, K. F., Dugaw, C. J., Elmendorf, S., Freestone, A. L., Hall, R. J., Harrison, S., Hastings, A., Holland, M., Holyoak, M., Lambrinos, J., Moore, K., y Yokomizo, H. (2007). Invasion in a heterogeneous world: Resistance, coexistence or hostile takeover? *Ecology Letters*, 10:77–94.
- Mendoza, R., Contreras, S., Ramírez, C., Koleff, P., Álvarez, P., y Aguilar, V. (2007). Los peces diablo: Especies invasoras de alto impacto. *Biodiversitas*, 70:1–5.
- Mendoza, R. y Koleff, P. (2014). Introducción de especies exóticas acuáticas en México y en el mundo. En Mendoza, R. y Koleff, P., editores, *Especies Acuáticas Invasoras en México*, pp. 17–41. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Mitchell, C. E., Agrawal, A. A., Bever, J. D., Gilbert, G. S., Hufbauer, R. A., Klironomos, J. N., Maron, J. L., Morris, W. F., Parker, I. M., Power, A. G., Seabloom, E. W., Torchin, M. E., y Vázquez, D. P. (2006). Biotic interactions and plant invasions. *Ecology Letters*, 9:726–740.
- Muñoz-Jiménez, J. L. y Alcántara-Carbajal, J. L. (2017). La cotorra argentina (*Myiopsitta monachus*) en el Colegio de Postgraduados ¿una especie invasiva? *Huitzil. Revista Mexicana de Ornitología*, 18(1):38–52.
- Oliveira, D. M., Melo, F. G., Balogun, S. O., Flach, A., Alexandre de Souza, E. C., Prado de Souza, G., Rocha, L. A., Mendonça Alves da Costa, L. A., Mendes, I., Silva, L. I., Donizeti, S., y Tabajara de Oliveira, D. (2015). Antibacterial mode of action of the hydroethanolic extract of *Leonotis nepetifolia* (L.) R. Br. involves bacterial membrane perturbations. *Journal of Ethnopharmacology*, 172:356–363.
- OMC (2012). *Acuerdo sobre la Aplicación de Medidas Sanitarias y Fitosanitarias*. Organización Mundial de Comercio. www.wto.org/spanish/tratop_s/sps_s/spsagr_s.htm.

- OMI (2017). *Convenio Internacional para el Control y la Gestión del Agua de Lastre y los Sedimentos de los Buques*. Organización Marítima Internacional. [www.imo.org/es/about/conventions/listofconventions/paginas/international-convention-for-the-control-and-management-of-ships'-ballast-water-and-sediments-\(bwm\).aspx](http://www.imo.org/es/about/conventions/listofconventions/paginas/international-convention-for-the-control-and-management-of-ships'-ballast-water-and-sediments-(bwm).aspx).
- Ortiz Monasterio, A. (2014). Gestión de las especies exóticas invasoras: Análisis de la legislación mexicana. En Mendoza, R. y Koleff, P., editores, *Especies Acuáticas Invasoras en México*, pp. 169–184. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Ortiz Monasterio, A., Parpal, J., y Born-Schmidt, G. (2017). Fortalecimiento de las capacidades jurídicas nacionales sobre especies invasoras. En Born-Schmidt, G., de Alba, F., Parpal, J., y Koleff, P., editores, *Principales Retos que Enfrenta México ante las Especies Exóticas Invasoras*, pp. 57–78. Centro de Estudios Sociales y de Opinión Pública. Cámara de Diputados/LXIII Legislatura.
- OTA (1993). *Harmful non-indigenous species in the United States*. Office of Technology Assessment. OTA-F-565. US Government Printing Office, Washington, DC.
- Parkes, J., Henzell, R., Pickles, G., y Bomford, M. (1996). *Managing vertebrate pests: feral goats*. Australian Government Publishing Service Canberra.
- Parsons, W. T. y Cuthbertson, E. G. (2001). *Noxious Weeds of Australia*. CSIRO Publishing.
- Piedra-Ibarra, E., de la Torre Almaraz, R., Zúñiga, G., Xoconostle-Cázares, B., y Ruiz-Medrano, R. (2005). *Leonotis nepetaefolia*: An important plant virus reservoir in central Mexico. *Phytoparasitica*, 33:480–494.
- Pimentel, D., Lach, L., Zúñiga, R., y Morrison, D. (2000). Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States. *Bioscience*, 50:53–65.
- Pimentel, D., Zúñiga, R., y Morrison, D. (2005). Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. *Ecological Economics*, 52:273–228.
- PNUD (2019). *Informe anual-final. Proyecto 00083999 “Aumentar las Capacidades Nacionales para el Manejo de las Especies Exóticas Invasoras (EEI) a través de la Implementación de la Estrategia Nacional de EEI”*. Programa de las Naciones Unidas para el Desarrollo.
- Primack, R. B. y Ros, J. (2002). *Introducción a la Biología de la Conservación*. Ariel.

- Pyšek, P. y Richardson, D. M. (2007). Traits associated with invasiveness in alien plants: where do we stand? En Nentwig, W., editor, *Biological Invasions*, pp. 97–125. Springer-Verlag.
- Ramírez-Albores, J. E. y Aramburú, R. M. (2017). De Suramérica para México, la invasión de la cotorra argentina (*Myopsitta monachus* Boddaert, 1783). *Revista Biodiversidad Neotropical*, 7(2):86–97.
- Rejmanek, M. y Richardson, D. M. (1996). What attributes make some plants species more invasive? *Ecology*, 77:1655–1661.
- Ricciardi, A. y Atkinson, S. K. (2004). Distinctiveness magnifies the impact of biological invaders in aquatic ecosystems. *Ecology Letters*, 7:781–784.
- Richards, C. L., Bossdorf, O., Muth, N. Z., Gurevitch, J., y Pigliucci, M. (2006). Jack of all trades, master of some? on the role of phenotypic plasticity in plant invasions. *Ecology Letters*, 9:981–993.
- Richardson, D. M., Allsopp, N., D’Antonio, C. M., Milton, S. J., y Rejmánek., M. (2000a). Plant invasions –the role of mutualisms. *Biological Reviews*, 75:65–93.
- Richardson, D. M., Pysek, P., Rejmanek, M., Barbour, M. G., Panetta, F. D., y West, C. J. (2000b). Naturalization and invasion of alien plants: Concepts and definitions. *Diversity and Distributions*, 6(2):93–107.
- Richardson, D. M., Pyšek, P., y Carlton, J. T. (2011). A compendium of essential concepts and terminology in invasion ecology. En Richardson, D. M., editor, *Fifty Years of Invasion Ecology the Legacy of Charles Elton*, pp. 409–420. Blackwell Publishing.
- Sakai, A. K., Allendorf, F. W., Holt, J. S., Lodge, D. M., Molofsky, J., With, K. A., S.Baughman, Cabin, R. J., Cohen, J. E., Ellstrand, N. C., McCauley, D. E., O’Neil, P., Parker, I. M., Thompson, J. N., y Weller, S. G. (2001). The population biology of invasive species. *Annual Review in Ecology and Systematics*, 32:305–332.
- SEMARNAT (2000). *Ley General de Vida Silvestre*. Diario Oficial de la Federación. Última reforma 19 de diciembre de 2016. México.
- Sher, A. A. y Hyatt, L. A. (1999). The disturbed resource-flux invasion matrix: A new framework for patterns of plant invasion. *Biological Invasions*, 1:107–114.

- Simberloff, D. y Gibbons, L. (2004). Now you see them, now you don't—population crashes of established introduced species. *Biological Invasions*, 6:161–172.
- Simberloff, D. y Holle, B. V. (1999). Positive interactions of nonindigenous species: Invasional meltdown? *Biological Invasions*, 1:21–32.
- Stohlgren, T. J., Jarnevitch, C., y Chong, G. W. (2006). Scale and plant invasions: A theory of biotic acceptance. *Preslia*, 78:405–426.
- te Beest, M., Roux, J. J. L., Richardson, D. M., Brysting, A. K., Suda, J., Kubešová, M., y Pysek, P. (2012). The more the better? the role of polyploidy in facilitating plant invasions. *Annals of Botany*, 109:19–45.
- Temple, S. A. (1992). Exotic birds: A growing problem with no easy solution. *The Auk*, 109(2):395–397.
- Vitousek, P. M. (1990). Biological invasions and ecosystem processes toward an integration of population biology and ecosystem studies. *Oikos*, 57:7–13.
- Vos, W. T., Edwards, T. J., y Staden, J. V. (1994). Pollination biology of annual and perennial *Leonotis* species (Lamiaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 192:1–9.
- Weiher, E. y Keddy, P. A. (1995). Assembly rules, null models, and trait dispersion—new questions front old patterns. *Oikos*, 74:159–164.
- Williams, J. y Meffe, G. (2005). *Status and Trends of the Nation's Biological Resources: Nonindigenous Species*. U. S. Geological Service, Washington, DC.
- Williamson, M. y Fitter, A. (1996). The varying success of invaders. *Ecology*, 77:1661–1666.
- Williamson, M. H. y Brown, K. C. (1986). The analysis and modelling of British invasions. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences*, 314:505–522.

Parte II

CARACTERÍSTICAS REPRODUCTIVAS QUE FAVORECEN LA INVASIVIDAD EN *Leonotis nepetifolia* (L.) R. Br.

CARACTERÍSTICAS REPRODUCTIVAS QUE FAVORECEN LA INVASIVIDAD EN *Leonotis nepetifolia* (L.) R. Br.

Resumen

Los sistemas reproductivos son atributos de vida importantes para definir la demografía y la constitución genética de las poblaciones de especies exóticas invasoras. Se describió la fenología, el comportamiento floral y los visitantes florales en una población mexicana de *Leonotis nepetifolia* considerada invasora en América, Asia y Oceanía. El sistema de apareamiento se determinó mediante experimentos de polinización y, con un análisis morfológico de las flores (índice de entrecruza, OCI) y la relación polen / óvulo, se evaluó el sistema de cruce. La germinación de semillas de 1 y 2 años de edad se llevó a cabo para evaluar las características potenciales de la germinación. *Leonotis nepetifolia* fue reproductiva durante 7 meses (junio a diciembre) y tendió a una estación específica durante el otoño. La antesis duró 36 horas con protoginia y sin hercogamia, con visitantes florales de Apodiformes, Hymenoptera, Lepidoptera y Thysanoptera. Los experimentos de polinización indicaron un sistema de apareamiento mixto, mientras que el OCI y la relación polen/óvulo señaló un sistema de cruce xenógamo facultativo. La producción de semillas fue alta (1445 ± 132 semillas/planta); las semillas tuvieron longevidad potencial y fueron fotoblásticas neutras. Las semillas de un año de edad germinaron ligeramente más tarde (2.6 ± 0.11 días) que las semillas de dos años (1.9 ± 0.02 días), ambas sincrónicamente ($IS = 0.88 \pm 0.03$ y $IS = 0.82 \pm 0.02$, para uno y dos años respectivamente). El porcentaje de germinación para semillas de un año de edad fue más bajo ($55.33 \pm 4.40\%$) que para aquellas de dos años de edad ($94.18 \pm 0.59\%$) lo que sugiere una longevidad potencial de las semillas en un ambiente óptimo. Características reproductivas tales

como un amplio periodo reproductivo, un sistema de cruza mixto, una producción abundante de semillas, semillas con una longevidad potencial y una germinación rápida y sincrónica en diferentes condiciones de luz, favorecen la capacidad invasiva de *Leonotis nepetifolia*.

2.1. Introducción

Dentro de las interrogantes que direccionan los estudios que abordan las invasiones biológicas se encuentra el poder identificar y definir las características que predisponen a una especie exótica para convertirse en invasora (Baker, 1974; Rejmanek y Richardson, 1996; Sutherland, 2004; Pyšek y Richardson, 2007). El conocimiento de estas características en especies exóticas invasoras (EEI) es de gran utilidad para mejorar las predicciones de las evaluaciones de riesgo, las cuales tienen como objetivo prevenir su introducción o establecimiento y minimizar su impacto (Pheloung *et al.*, 1999; Sheley y Smith, 2012).

Los sistemas reproductivos son una característica importante en la historia de vida de las EEI ya que intervienen en el comportamiento demográfico y en la constitución genética de las poblaciones (Barrett *et al.*, 2008; Barrett, 2011). Un componente importante de los sistemas reproductivos es el momento en el que ocurre la reproducción en el ciclo de vida (fenología reproductiva), el cual puede ser determinante para la supervivencia y la reproducción en un nuevo ambiente (Rathcke y Lacey, 1985; Wolkovich y Cleland, 2011). Wolkovich y Cleland (2011) mencionan que el éxito en las plantas invasoras puede radicar en la plasticidad fenotípica que poseen para modificar su fenología en un nuevo ambiente, de tal manera que ocupan nichos vacíos, anticipan su fenología, o la alargan para aprovechar los recursos disponibles. Se ha documentado que las plantas invasoras pueden verse limitadas debido al desacoplamiento de los factores ambientales en los sitios invadidos (*i.e* temperatura, fotoperiodo) (Roché *et al.*, 1997), o beneficiadas al modificar sus respuestas biológicas de acuerdo a las nuevas condiciones ambientales a las que se ven expuestas (Dlugosch y Parker, 2008; Morais y Freitas, 2015; Kralemann *et al.*, 2018). Además, los sistemas de apareamiento en plantas con reproducción sexual, tienden a correlacionarse con las etapas sucesionales; es decir, aquellos taxa que se encuentran en etapas sucesionales avanzadas en un ecosistema tenderán a ser xenógamos, mientras que aquellos taxa en etapas sucesionales tempranas o colonizadores de hábitats perturbados tenderán a ser autógamos (Baker, 1959; Cruden, 1977; Aizen y Vázquez, 2006). En plantas invasoras con reproducción sexual, se espera que la reproducción sea autógama, de tal manera que se incremente la probabilidad de establecimiento y colonización de un sólo propágulo (“Regla de Baker”) (Baker, 1955, 1967, 1974). Estudios llevados a cabo han tenido resultados contradictorios mostrando evidencia de sistemas autocompatibles (Rambuda y Johnson, 2004; Harmon-Threatt *et al.*, 2009; Ward *et al.*, 2012; Jacquemart *et al.*, 2015; Mazzolari *et al.*, 2017; Redmond y Stout, 2018); autoincompatibles (Sutherland, 2004; Hong *et al.*, 2007; Lafuma y Maurice, 2007; Friedman y Barrett, 2008; Hao *et al.*, 2011); e incluso mixtos (Zhou *et al.*, 2013; Souza *et al.*, 2016; Yan *et al.*, 2016). Esto indica que la reproducción uniparental no parece ser un

requisito determinante para una invasión exitosa.

Se espera que las plantas invasoras con sistema de apareamiento autoincompatible o mixto no requieran de polinización especializada (Baker, 1974), de lo contrario, el éxito reproductivo podría verse condicionado por la falta de polinizadores específicos (Stout *et al.*, 2002, 2006). Algunos estudios revelan que los polinizadores atraídos por estas especies son polilécticos, nativos y exóticos, además de ser de grupos funcionales similares a los que los polinizan en su ambiente nativo (Richardson *et al.*, 2000; Stout *et al.*, 2002; Lopezaiza-Mikel *et al.*, 2007; Vervoort *et al.*, 2011; Montero-Castaño *et al.*, 2014; Stout y Tiedeken, 2017).

El resultado de las diferentes estrategias reproductivas es la producción de semillas; cuanto mayor es el número de semillas producidas por una EEI, mayor es la presión del propágulo (cantidad y frecuencia de individuos introducidos en un nuevo ambiente) (Lockwood *et al.*, 2005; Gioria y Pyšek, 2017). Los atributos relacionados a las semillas también han sido considerados como mecanismos que pueden favorecer el proceso de invasión (Pyšek y Richardson, 2007). Una revisión de Gioria y Pyšek (2017) mostró que algunos atributos presentes en las plantas invasoras son la germinación temprana, un tiempo corto para la germinación, la sincronización en la germinación y una amplia tolerancia ambiental, además de la posibilidad de generar bancos de semillas, lo que genera una presión de propágulo incorporada al suelo. La formación de un banco de semillas ayuda a posponer la germinación, lo que lleva a mitigar los efectos de las condiciones ambientales adversas y a maximizar la apuesta compensatoria (“bet hedging”) (Seeger y Brockmann, 1987; Gremer y Venable, 2014). Junto con la formación del banco de semillas se encuentra la capacidad de germinar bajo diferentes intensidades de luz, proporcionando una amplia respuesta adaptativa, que permite a las plantas invasoras colonizar ambientes que reciben distintas intensidades de luz (Vieira *et al.*, 2010; Ebrahimi y Eslami, 2012).

En este estudio se investigaron varias características de la ecología reproductiva de *Leonotis nepetifolia* (L.) R. Br. (Lamiaceae), especie originaria del continente africano y que actualmente cuenta con una distribución pantropical (Iwarsson y Harvey, 2003). *Leonotis nepetifolia* es citada como especie invasora en América, Asia y Oceanía (CABI, 2018). Entre los impactos generados está el desplazamiento de especies nativas debido a su capacidad para formar colonias grandes y densas. En Australia, causa problemas a los agricultores (Weeds of Australia, 2016) y en América del Sur, es una maleza importante en los cultivos de arroz y caña de azúcar (CABI, 2018). En México, *Leonotis nepetifolia* fue introducida como planta ornamental y ahora se distribuye en gran parte del país, encontrándose en nueve tipos de vegetación (Rzedowski, 2006) usualmente asociada a sitios con disturbio antropogénico tales como, tierras para cultivo, pastizales introducidos, bordes o caminos de bosques, bordes de carreteras y arroyos (Villaseñor y Espinosa-García, 1998). *Leonotis*

nepetifolia puede ser hospedero del virus del mosaico de la alfalfa, el virus del mosaico del pepino y el virus del mosaico del tabaco, mismos que afectan a cultivos importantes para la economía y la alimentación humana (Contreras-Paredes, 2005; Piedra-Ibarra *et al.*, 2005).

2.2. Objetivos

- Evaluar cómo la fenología reproductiva, el comportamiento floral, los visitantes florales, el sistema de cruza y el sistema de apareamiento, contribuyen al éxito en la producción de frutos y semillas de *Leonotis nepetifolia*.
- Conocer las características potenciales de la germinación de *Leonotis nepetifolia*, a través de la evaluación del porcentaje de germinación, el tiempo medio de germinación y el índice de sincronía de la germinación para semillas de uno y dos años de edad a diferentes intensidades de luz.

2.3. Materiales y métodos

2.3.1. Sistema de estudio

Leonotis nepetifolia, conocida internacionalmente como “christmas candlestick” (candelabro de navidad) o “lion’s tail” (cola de león), es una planta herbácea anual o bianual. Tiene un tallo simple, aunque puede ramificarse desde la base, es erecto y puede alcanzar una altura de más de 2 m. Las hojas tienen peciolo de 1 a 10 cm de largo, limbo ovado triangular, de 2 a 12 cm de largo por 1 a 6 cm de ancho, ápice obtuso o agudo, el borde es festonado y la base es atenuada y pubescente. La inflorescencia se presenta en forma de verticilos globosos de 4 a 6 cm de diámetro interrumpidos a lo largo del eje principal y en los ejes secundarios. Las flores van de 1.5 a 4 cm de largo, tubulares, de color rojizo-naranja, dispuestas en un anillo bien definido alrededor del verticilo. El número de flores por anillo varía de 1 a 20, aunque la cantidad de flores producidas por un verticilo rebasa las 200. Las flores suelen persistir por 3 días. Las flores presentan 4 óvulos y 4 anteras. Los frutos son mericarpios de más o menos 3 mm de largo. Las núculas tienen un color gris y marrón marmóleo, son opacas y la superficie es ligeramente cerosa. Es capaz de formar hasta cuatro semillas por fruto (Gill y Conway, 1979; Iwarsson y Harvey, 2003; Calderón de Rzedowski y Rzedowski, 2005).

2.3.2. Sitio de estudio

El estudio se llevó a cabo en una parcela de un área aproximada de 10000 m² dentro de la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán, Hidalgo, México (RBBM) (20.5069° N; 98.7136° O, 1293 m s. n. m.). El clima es seco, semiseco cálido, con lluvias de verano, con una temperatura promedio anual entre 18 y 22°C y 437 mm de precipitación total anual (CONANP, 2003). La temperatura media de junio a diciembre (tiempo desde la emergencia hasta la muerte de los individuos) fue de 16°C y la precipitación media fue de 59 mm.

2.3.3. Fenología reproductiva

Para describir el período reproductivo de *L. nepetifolia*, mensualmente se contabilizaron las estructuras reproductivas (botones, flores y frutos) producidas por los individuos en la parcela de estudio (junio a diciembre de 2017) (comenzando con n = 619 y terminando con n = 380). Mensualmente se registró el número de individuos reproductivos, el número total de estructuras reproductivas y el promedio de estructuras reproductivas por individuo para el total de la población. Se utilizó un análisis estadístico circular para conocer si existe estacionalidad en la producción de estructuras reproductivas (Morellato *et al.*, 2010). Para cada fenofase, el ángulo medio (μ) representó las fechas promedio de la actividad fenológica y el vector medio (r), que varía de 0 a 1, indicó la concentración de frecuencia alrededor de la fecha promedio (prueba de Rayleigh). Los valores altos de r indican una actividad fenológica agregada. La prueba de Rayleigh indica si las fenofases se distribuyen de manera uniforme a lo largo del año. Se consideró un índice de estacionalidad si la fecha promedio fue significativa (Morellato *et al.*, 2010). Si la fecha promedio es significativa (se rechaza la hipótesis nula de uniformidad), se considera un patrón estacional (Morellato *et al.*, 2010). El análisis estacional se realizó con el software Oriana 4.0 (Kovach., 2011). Se realizó una prueba de correlación de Spearman para asociar la producción de botones, flores y frutos con la temperatura y precipitación promedio. Este análisis fue realizado con el programa estadístico JMP® versión 10.0.0 (SAS Institute Inc., 2012).

2.3.4. Comportamiento floral y recompensas

Para conocer el tiempo de vida de las flores, en el mes de octubre de 2017, se marcaron 20 flores de 20 individuos distintos. Para cada flor se registró el día de apertura y el día de marchitamiento. Para conocer el comportamiento de las flores y determinar si existe homogamia o dicogamia, se siguieron 66 flores de 20 individuos distintos y, a intervalos de hora y media, se registró para cada

una (usando un vernier digital), la longitud del tubo floral y la longitud máxima de la apertura de la corola. También se registró la receptividad del estigma (a través de la observación de humedad en su superficie) y la dehiscencia de las anteras (a través de la observación de la presencia de polen en el interior de la corola) (Dafni, 1992). Para conocer la producción de recompensas florales, se cuantificó la producción de néctar en 20 flores que fueron marcadas y cubiertas con bolsas de organza antes del inicio de la antesis para evitar que los visitantes florales colectaran el néctar. Al final de la antesis (36 horas después), se realizó la obtención del néctar con microcapilares de 10 μ l (Dafni, 1992).

2.3.5. Visitantes florales

Los visitantes florales fueron monitoreados durante períodos de observación de 30 minutos en intervalos de 2 horas en 143 flores (16 verticilos en 10 plantas individuales; dos observadores, cinco plantas/observador), durante el período de 2 días de antesis floral. El monitoreo fue llevado a cabo de 10:00 a 16:30 hrs. En cada período de observación, se registraron a todos los organismos que visitaron las flores y su actividad (Dafni, 1992). Las actividades se categorizaron en: recolección de polen (CP), organismos con polen en el cuerpo; recolección de néctar (CN), organismos que entraron en la estructura floral; esperando/caminando sobre la planta (WP), organismos que se observaron sin actividad aparente o caminando sobre las estructuras de la planta; y volando sobre las flores (FOF). Un representante de cada visitante floral fue recolectado para su identificación.

2.3.6. Sistema de apareamiento

Para determinar el sistema de apareamiento se realizaron experimentos de polinización controlada, los cuales consistieron en un control y dos tratamientos de polinización. Para cada uno, se marcaron 2 flores de un verticilo por inflorescencia en 20 individuos distintos. Para el tratamiento control, sólo se marcaron las flores para su seguimiento, no hubo alguna manipulación. Para la entrecruza artificial, las flores fueron polinizadas manualmente con una mezcla de polen de 20 flores de 20 individuos distintos y cubiertas con bolsas de organza. Para la autocruza natural las flores fueron aisladas con bolsas de organza antes del inicio de la antesis. Cuatro semanas después de la antesis, los frutos maduros fueron cosechados para estimar el éxito en la producción de frutos (fruit set), contabilizar el número de semillas, y para estimar el éxito en la producción de semillas (seed set). Los datos fueron analizados con un modelo lineal generalizado (GLM) con una distribución binomial para los parámetros fruit set y seed set; mientras que para el número de semillas se utilizó un GLM con una distribución de tipo Poisson. Las diferencias entre tratamientos fueron

evaluadas con una prueba de comparaciones múltiples. Los análisis estadísticos se llevaron a cabo con el programa estadístico JMP ® versión 10.0.0 (SAS Institute Inc., 2012).

2.3.7. Sistema de cruza

Para determinar si la morfología y la conducta floral de *L. nepetifolia* corresponden al de una especie autógena o xenógama, se estimó el Índice de entrecruza (OCI, Out-Crossing Index) y la relación polen/óvulo (P/O) (Cruden, 1977). El OCI se estimó a través de la suma de los valores obtenidos de: a) Apertura de la corola: apertura de hasta 1 mm de diámetro = 0; de 1.1 a 2 mm de diámetro = 1; de 2.1 a 6 mm de diámetro = 2; y de más de 6 mm de diámetro = 3; b) La presencia de dicogamia (separación temporal de sexos), en donde si se presenta homogamia o protoginia = 0, o si se presenta protandria = 1; y c) La existencia de hercogamia (separación espacial de sexos) = 1 ó 0 si no se presenta. Para determinar la presencia de dicogamia se consideraron las observaciones del comportamiento floral. Para asignar los valores del OCI correspondientes a la apertura de la corola y la hercogamia, así como para la estimación de la relación P/O, se colectaron y conservaron en una solución de FAA (formaldehído, etanol, ácido acético), 40 flores de 40 individuos distintos. Para cada flor se midió con un vernier digital: 1) la apertura del perianto (mm) y 2) la separación entre el estigma y los estambres. Para estimar el número de granos de polen por flor, se colectaron 20 botones florales de 20 individuos distintos (Figura 2.1) (Cruden, 1977). De cada botón se tomaron dos anteras. Cada antera fue colocada dentro de un tubo Eppendorf con 2 ml de agua y un grano de detergente para liberar los granos de polen. Esta solución se homogeneizó a través de agitación manual y se tomaron dos alícuotas de 10 μ l de solución. Cada alícuota se colocó en una cámara de Neubauer para hacer el conteo. El número de granos de polen observados en cada alícuota se promedió y multiplicó por 1000. Este valor se agregó al mismo valor obtenido de la otra antera del botón, que, finalmente, también se multiplicó por 2 para obtener la cantidad de granos de polen para las cuatro anteras (Cruden, 1977).

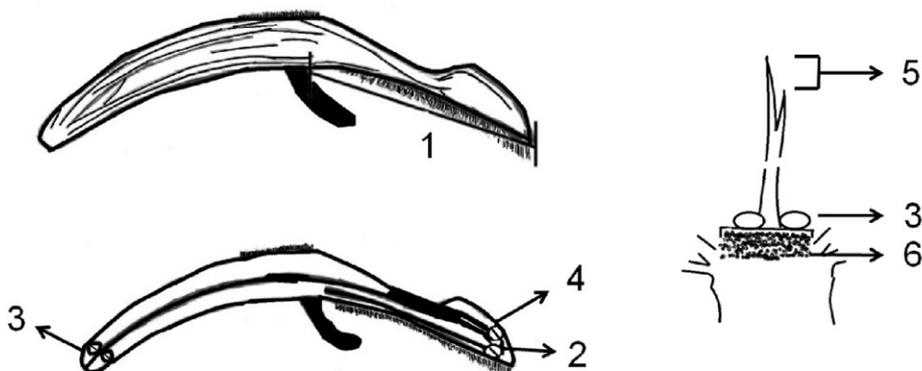


Figura 2.1: Diagrama de la flor de *Leonotis nepetifolia*. (1) Apertura del perianto, (2) Separación espacial entre estambres y estigma. (3) Número de óvulos, (4) Anteras, (5) Estigma, (6) Nectarios. Modificado de Kumari (1986) y Gill y Conway (1979).

2.3.8. Potencial de germinación

Para evaluar el potencial de germinación, se realizaron experimentos con semillas de 1 año de edad (semillas recolectadas en 2017), y de 2 años de edad (semillas recolectadas en 2016), bajo cinco tratamientos de luz: 0%, 25%, 50%, 75% y 100% intensidad de luz. La radiación fotosintéticamente activa bajo el 100% de intensidad de luz fue de $37.4 \pm 1.8 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (desviación estándar; PAR, LI-COR Quantum sensor, Nebraska, USA; medidor de luz LI-COR LI-250A). Todas las semillas recolectadas se almacenaron en bolsas de papel kraft a temperatura ambiente antes del inicio del experimento. Cada tratamiento consistió en 15 unidades experimentales, cada una con 30 semillas a las cuales no se les realizó algún pretratamiento. Las semillas se sembraron en cajas Petri con agar bacteriológico al 1% y se sellaron para evitar la evaporación. Después, las cajas Petri fueron colocadas dentro de bolsas hechas con malla sombra, tejidas con monofilamento redondo de polietileno, con distintos porcentajes de sombreado. El porcentaje de sombreado de la malla depende de la apertura del tejido del monofilamento por lo que la apertura determina la cantidad de luz que recibió la caja Petri. Para el tratamiento de 0% de luz, las cajas Petri fueron envueltas con doble capa de papel aluminio. Todas las cajas Petri se colocaron dentro de una cámara

ra de crecimiento vegetal (LAB-LINE Biotronette, Illinois, USA) a una temperatura constante de $24\pm 3^{\circ}\text{C}$ (desviación estándar) y un fotoperiodo 12/12 hrs luz/oscuridad. Las semillas germinadas se registraron diariamente. Se consideró una semilla germinada cuando mostró alguna porción de la radícula. Para el tratamiento de 0% luz, las semillas germinadas fueron contadas después de 14 días. Se evaluó: a) el porcentaje de germinación (G), el cual indica el porcentaje de semillas germinadas al final del proceso de germinación; b) el tiempo medio de germinación (TMG), el cual es calculado como el promedio ponderado del tiempo de germinación; y c) índice de sincronización (IS), el cual evalúa el grado de superposición de una semilla germinada con otra incluida en la misma réplica de un tratamiento (Ranal y Santana, 2006). Estos parámetros se calcularon utilizando el paquete “GerminaR” (Lozano-Isla *et al.*, 2019) en el entorno y lenguaje de programación R versión 3.4.4 (R Core Team, 2019). Los resultados se compararon con un GLM con distribución binomial para los parámetros G y IS, mientras que para el TMG se utilizó un GLM con distribución Poisson. Las diferencias entre tratamientos fueron evaluadas con una prueba de comparaciones múltiples. Los análisis estadísticos se llevaron a cabo con el programa estadístico JMP [®] versión 10.0.0 (SAS Institute Inc., 2012).

2.4. Resultados

2.4.1. Fenología reproductiva

Leonotis nepetifolia se comportó como una especie anual que completó su ciclo de vida en 7 meses (de junio a diciembre de 2017). El número de individuos reproductivos aumentó con el tiempo (Figura 2.2). En promedio se observaron 7, 430 \pm 2,345 (error estándar) botones, 3,466 \pm 1,152 flores, 17,694 \pm 11,331 frutos y 70,775 \pm 45,325 semillas para el total de la población. La producción de estructuras reproductivas fue estacional, con una fecha promedio en octubre para los botones y las flores ($Z = 35,203.81$; $p < 0.01$; $r = 0.82$ y $Z = 15,940.25$; $p < 0.01$; $r = 0.81$, respectivamente), y una fecha promedio en noviembre para los frutos ($Z = 96,760.03$; $p < 0.01$; $r = 0.88$) (Figura 2.3, Cuadro 2.1). En promedio para cada individuo se observó 111 \pm 7 (error estándar) botones, 55 \pm 3 flores, 434 \pm 30 frutos y 1,445 \pm 132 semillas. La producción de botones, flores y frutos no se correlacionó con la temperatura ni con la precipitación promedio ($p > 0.05$ para todos los casos).

Cuadro 2.1: Resultados del análisis estadístico circular para la estacionalidad de la fenología reproductiva de *Leonotis nepetifolia* en la localidad San Pedro Tlatemalco. La prueba de Rayleigh fue realizada para evaluar la importancia de la fecha promedio.

Fenofase	Ángulo medio (μ)	Fecha promedio	Error estándar de la media	Vector medio (r)	Prueba de Rayleigh (p)
Botones	282.041°	Octubre	0.156°	0.823	$< 1 \times 10^{-12}$
Flores	287.301°	Octubre	0.236°	0.811	$< 1 \times 10^{-12}$
Frutos	328.615°	Noviembre	0.081°	0.884	$< 1 \times 10^{-12}$

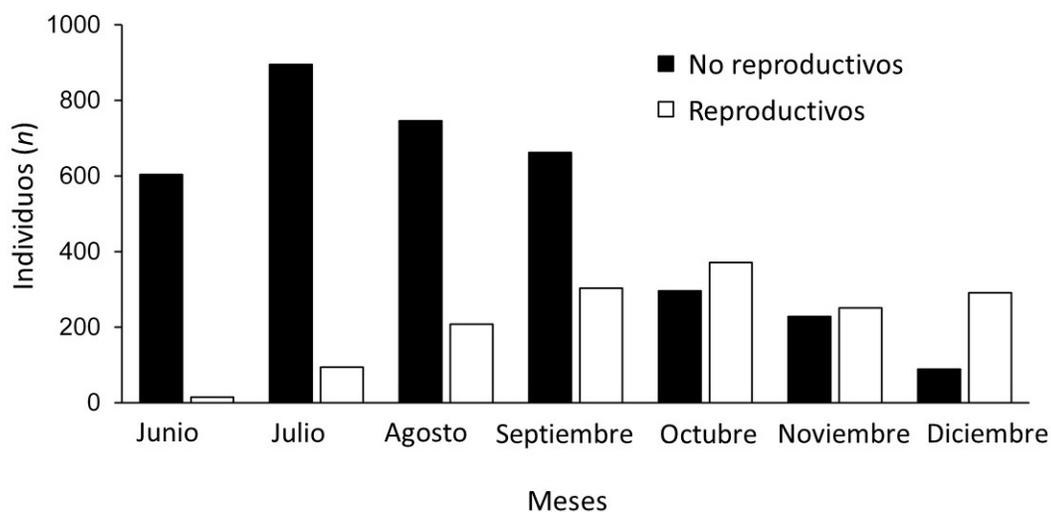


Figura 2.2: Individuos de *Leonotis nepetifolia* observados cada mes durante 2017 en San Pedro Tlatemalco, RBBM, Hidalgo, México.

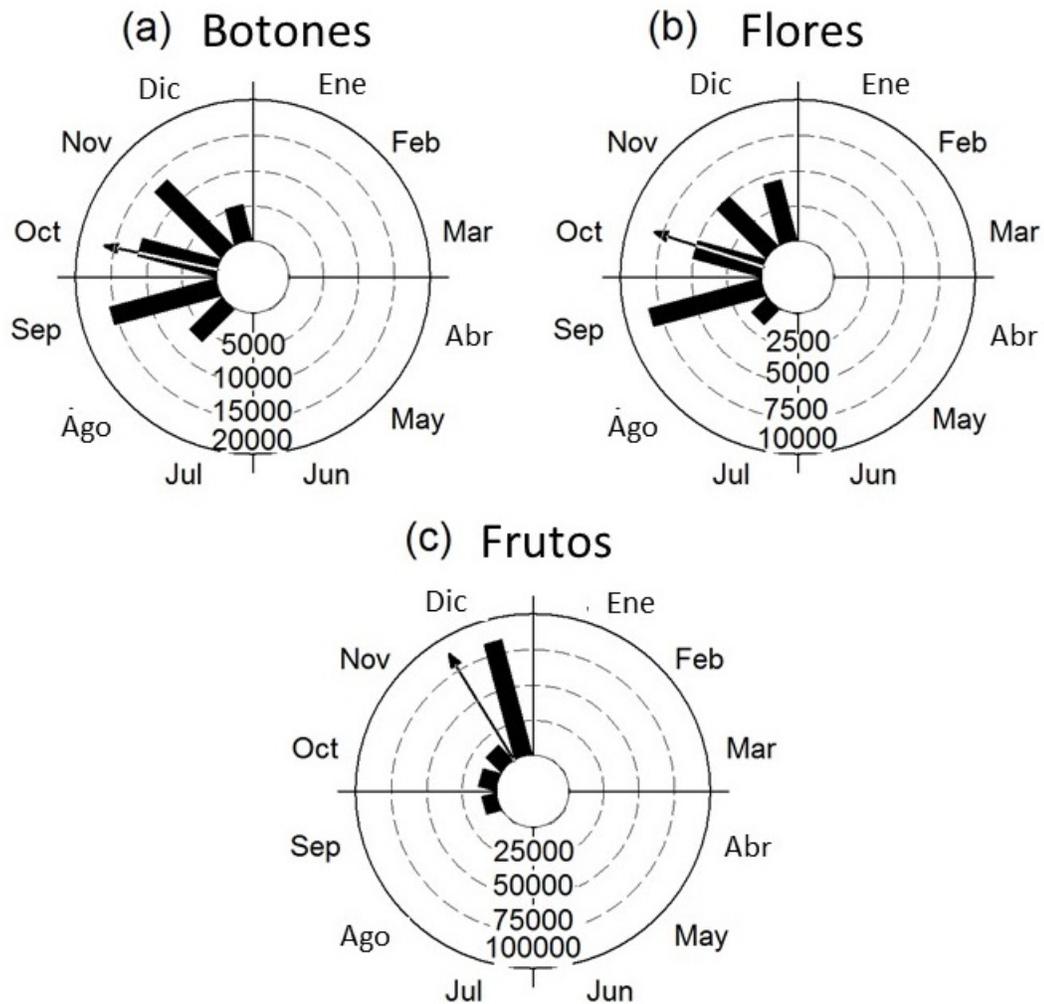


Figura 2.3: Gráficos circulares para (a) botones, (b) flores y (c) frutos. Las barras negras indican la suma de las frecuencias para un mes determinado. La flecha en negrita representa al vector r la cual indica la concentración de frecuencia alrededor de la fecha promedio. Los valores altos de r indican una actividad fenológica agregada.

2.4.2. Comportamiento floral y recompensas

La antesis comenzó a las 07:00 hrs. y las flores permanecieron abiertas durante aproximadamente 36 horas. La apertura máxima de las flores fue a las 11:00 hrs. del primer día y permanecieron prácticamente sin cambios hasta que se marchitaron y cayeron. La dehiscencia de las anteras y el inicio de la receptividad del estigma fueron eventos que ocurrieron con un rezago temporal, sugiriendo protoginia. La funcionalidad del estigma ocurrió primero, seguida de la dehiscencia de las anteras (Figura 2.4). Después de 36 horas, la cantidad de néctar obtenido fue de $10,3 \mu\text{l} \pm 1,16$ (error

estándar).

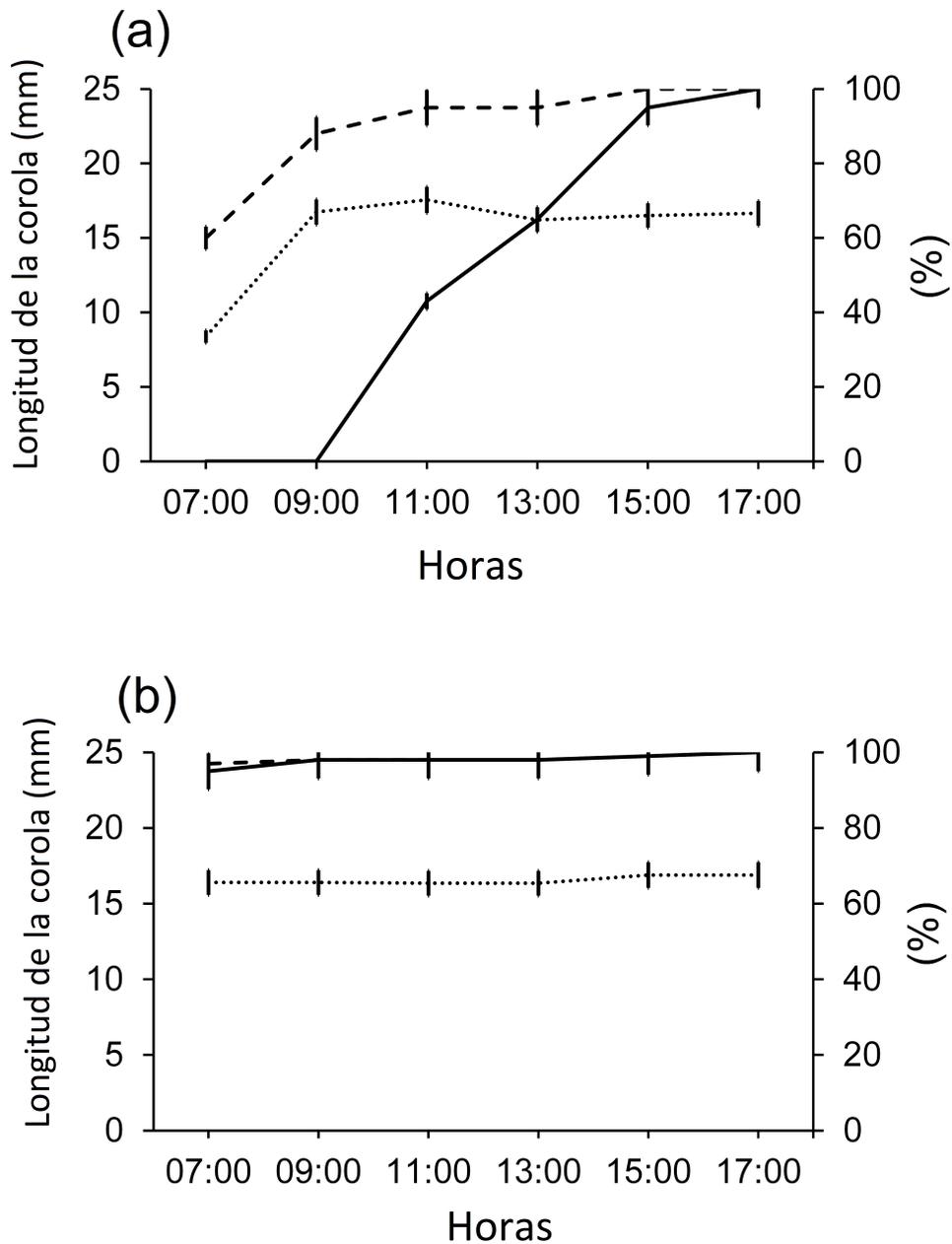


Figura 2.4: Comportamiento floral de *Leonotis nepetifolia* durante la antesis en la RBBM, Hidalgo, México (n = 66 flores, media \pm error estandar). (a) Comportamiento floral del día 1, (b) comportamiento floral del día 2. Las líneas punteadas (...) representan la apertura de la corola en mm; líneas discontinuas (- - -) representan el porcentaje de flores con estigmas receptivos; las líneas sólidas (—) representan el porcentaje de individuos con polen.

2.4.3. Visitantes florales

Diez taxa fueron identificados como visitantes florales de *Leonotis nepetifolia* (cuatro Lepidoptera, tres Hymenoptera, dos Apodiformes y un Thysanoptera). Todos son nativos de América, excepto la abeja europea *Apis mellifera*. Todos realizaron varias actividades sobre la flor (Cuadro 2.2). La chinche africana *Agonoscelis puberula* (Hemiptera) se encontró sobre las plantas, aunque nunca en la flor.

Cuadro 2.2: Actividad de los visitantes florales de *Leonotis nepetifolia*. (CN) Colecta de néctar, (CP) colecta de polen, (FOF) volar sobre las flores, (WP) caminando/esperando sobre la planta.

Orden	Familia	Género	Especie	Nombre común	Abundancia relativa (%)	Actividades	Ubicación en la planta	Distribución
Apodiformes	Trochilidae	<i>Calothorax</i>	<i>Calothorax lucifer</i>	Colibrí lucifer	3.7	CN, FOF	Flores	Nativa de América
	Trochilidae	<i>Cynanthus</i>	<i>Cynanthus latirostris</i>	Colibrí pico ancho	9.26	CN, FOF	Flores	Nativa de América
Hemiptera	Pentatomidae	<i>Agonoscelis</i>	<i>Agonoscelis puberula</i>	Chinche hedionda	–	WP	Hojas, tallos y verticilos	Exótica
Hymenoptera	Apidae	<i>Apis</i>	<i>Apis mellifera</i>	Abeja europea	24.07	CN, CP, FOF	Flores	Exótica
	Formicidae	<i>Solenopsis</i>	sp.	Hormigas	14.81	WP	Flores, hojas, tallos y verticilos	Nativa de América
	Vespidae	<i>Brachygastra</i>	<i>Brachygastra mellifica</i>	Avispa mexicana de la miel	9.26	CN, CP, FOF	Flores	Nativa de América
		<i>Polybia</i>	<i>Polybia occidentalis</i>	Camotatí de bandas amarillas	24.07	CN, FOF	Flores	Nativa de América
Lepidoptera	Nymphalidae	<i>Dione</i>	<i>Dione moneta</i>	Pasionaria mexicana	3.7	CN, FOF	Flores	Nativa de América
	Pieridae	<i>Dione</i>	<i>Dione juno</i>	Pasionaria de alas largas	3.7	CN, FOF	Flores	Nativa de América
	Thripidae	<i>Leptophobia</i>	sp.	Mariposa	1.85	CN, FOF	Flores	Nativa de América
Thysanoptera	Thripidae	<i>Frankliniella</i>	sp.	Thrips, trips o arañuelas	5.56	CP	Flores	Nativa de América

2.4.4. Sistema de apareamiento

La producción de frutos (fruit set) difirió significativamente entre los tratamientos de polinización ($\chi^2 = 11.41$; $gl = 2$; $p = 0.003$). La producción de frutos fue mas alta en las flores polinizadas naturalmente que en la entrecruza artificial y la autocruza natural ($\chi^2 = 11.3$; $gl = 1$; $p < 0.001$), lo cual podría indicar que no hay limitación por polen (Cuadro 2.3). El fruit set de la entrecruza artificial y la autocruza natural fue similar ($\chi^2 = 0.06$, $gl = 1$, $p = 0.81$). La producción de semillas por fruto y el seed set fueron altos en los tres tratamientos y no difirieron significativamente ($\chi^2 = 6.37$; $gl = 2$; $p = 0.0415$; $\chi^2 = 1.4521$; $gl = 2$; $p = 0.484$ respectivamente), lo que indica una gran capacidad para garantizar la formación de semillas (Cuadro 2.3).

Cuadro 2.3: Producción de frutos y semillas de *Leonotis nepetifolia* en experimentos de polinización controlada (media \pm error estandar). Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos ($p < 0.005$).

Experimento de polinización	Fruit set	Semillas por fruto	Seed set
Control	0.93 \pm 0.04 ^a	3.7 \pm 0.09 ^a	0.92 \pm 0.02 ^a
Entrecruza artificial	0.68 \pm 0.08 ^b	3.9 \pm 0.05 ^a	0.98 \pm 0.01 ^a
Autocruza natural	0.65 \pm 0.08 ^b	3.9 \pm 0.09 ^a	0.96 \pm 0.02 ^a

2.4.5. Sistema de cruza

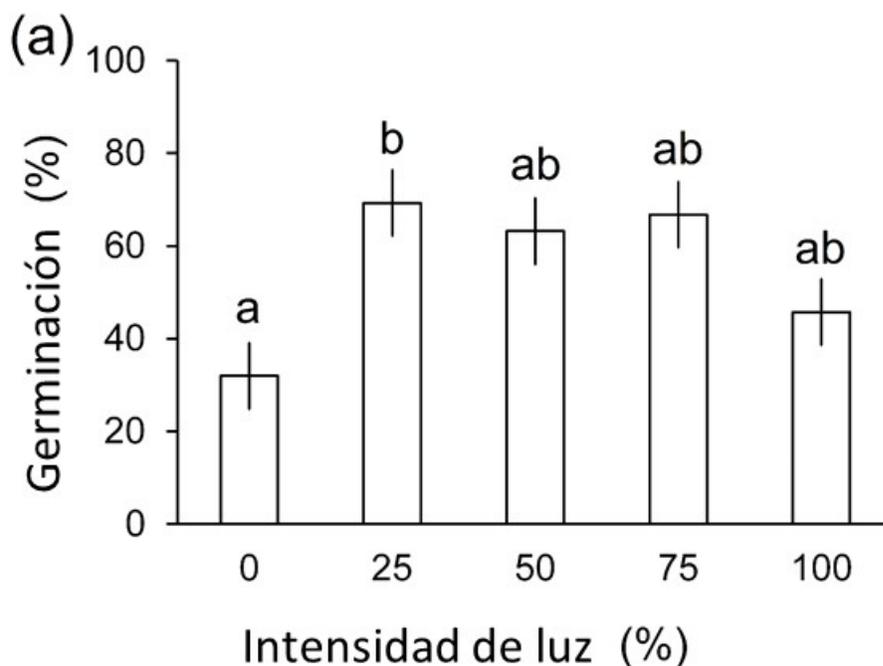
La apertura máxima de la corola fue de 14.61 \pm 1.8 mm. Se observó protoginia (la función del estigma comenzó antes que la producción de polen) sin hercogamia, por lo que el índice de entrecruza de Cruden tuvo un valor de 3, lo que indica un sistema xenógamo facultativo. La relación P/O por flor fue de 1806:1, lo que concuerda con lo estimado por el OIC (Cruden, 1977) (Cuadro 2.4).

Cuadro 2.4: Características morfométricas florales de *Leonotis nepetifolia*.

Carácter floral	Media	\pm Error estándar
1. Apertura del perianto (mm)	14.61	0.3
2. Separación espacial entre los estambres y el estigma (hercogamia) (mm)	0	0
3. Número de óvulos	4	0
4. Número de granos de polen por flor	7225	624

2.4.6. Potencial de germinación

Las semillas de uno y dos años de edad tuvieron la capacidad de germinar, mostrando un incremento en las tasas de germinación para las semillas de mayor edad (semillas de 1 año de edad = $55.33 \pm 4.40\%$; semillas de 2 años de edad = $94.18 \pm 0.59\%$; $\chi^2 = 765.6648$, $gl = 1$, $p < 0.0001$). Las semillas fueron fotoblásticas neutras, es decir, germinaron en luz ($77.83 \pm 2.66\%$) y en oscuridad ($62.44 \pm 8.21\%$). Para las semillas de un año de edad, hubo diferencias significativas en el porcentaje de germinación promedio entre 0% luz y 25% luz, germinando en menor proporción las semillas que no tuvieron incidencia de luz ($\chi^2 = 209.1704$, $gl = 1$, $p < 0.0001$; Figura 2.5). Para las semillas de dos años de edad no hubo diferencias significativas en el porcentaje de germinación promedio a distintas intensidades de luz ($\chi^2 = 1.2602$, $gl = 4$, $p = 0.8681$; Figura 2.5). Se presentaron diferencias significativas en el tiempo promedio de germinación entre las semillas de un año de edad y las de dos años ($\chi^2 = 5.2612$, $gl = 1$, $p = 0.0218$); en promedio, las semillas de 1 año de edad germinaron un poco más tarde (2.6 ± 0.11 días) que las semillas de dos años de edad (1.9 ± 0.02 días). Las semillas fueron sincrónicas en su germinación para ambos años (2017, 0.88 ± 0.03 ; 2016, 0.82 ± 0.02) y no hubo diferencias significativas entre los años ($\chi^2 = 0.8278$, $gl = 1$, $p = 0.3629$).



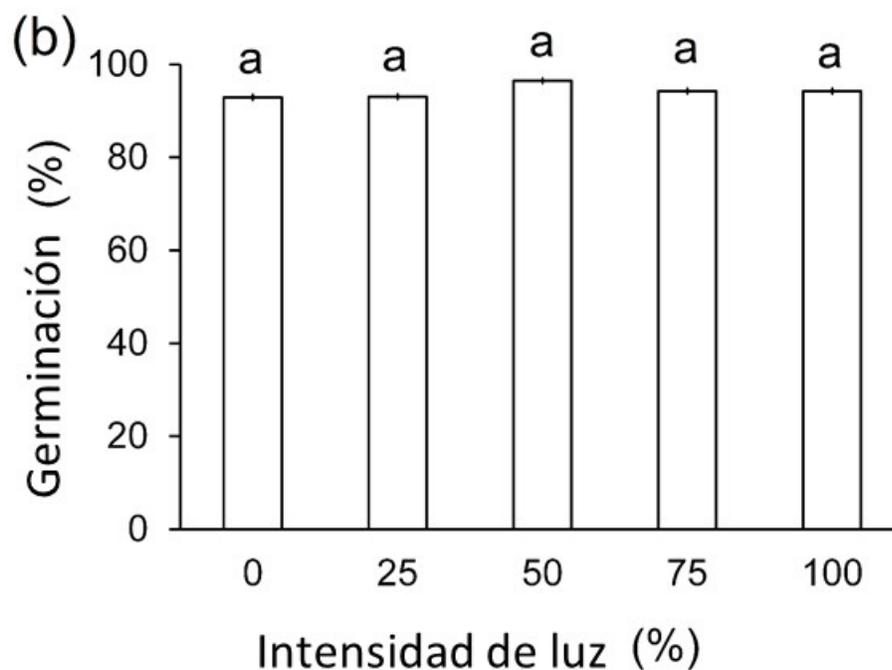


Figura 2.5: Porcentaje de germinación de *Leonotis nepetifolia* a diferentes intensidades de luz. (a) Semillas de 1 año de edad (2017) y (b) semillas de 2 años de edad (2016). Letras diferentes indican diferencias significativas $p < 0.05$.

2.5. Discusión

Una serie de características asociadas a la reproducción tienden a ser elementos clave del potencial de invasión (Baker, 1974; Rejmanek y Richardson, 1996; Yan *et al.*, 2016). Según Baker (1974), las características reproductivas fundamentales para el éxito en las invasiones biológicas son el despliegue continuo de recursos florales, con largos períodos de floración, los cuales deberían proporcionar una gran cantidad de germoplasma para asegurar la supervivencia y el establecimiento de nuevos individuos. Distintos estudios muestran que las plantas exóticas que florecen por periodos largos, de cuatro meses o más, tienden a ser invasoras exitosas, comparadas con especies nativas y con sus congéneres no invasivos, los cuales presentan menores periodos de floración (Cadotte y Lovett-Doust, 2001; Pyšek *et al.*, 2003; Lake y Leishman, 2004; Lloret *et al.*, 2005; Cadotte *et al.*, 2006; Pyšek y Richardson, 2007). *Leonotis nepetifolia* es una especie que vive alrededor de siete meses y la mayor parte de su vida se encuentra en periodo reproductivo, lo que implica una constante aportación de germoplasma en los sitios que habita. La duración del período reproductivo es similar con lo citado por López-Grether (2017) para una población en la región central

de México, en donde el periodo reproductivo se presenta por nueve meses (enero a marzo y julio a diciembre). También es similar a lo encontrado en África (Vos, 1995) y en Australia (Weeds of Australia, 2016) en donde se extiende por siete meses (febrero a junio y de septiembre a octubre) y ocho meses (diciembre a julio) respectivamente, aunque en algunas zonas, como en la India, se reduce a cuatro meses (octubre a enero) (Aluri y Reddi, 1994). De acuerdo con Wolkovich y Cleland (2011), un período reproductivo amplio podría beneficiar a las especies exóticas a través del acceso extendido a diversos recursos, por ejemplo polinizadores, los cuales, en este caso, podrían aumentar la capacidad reproductiva. Individualmente, la duración de la antesis floral también resulta ser un atributo importante porque influye en varios factores que determinan la cantidad y la calidad de la progenie, por ejemplo, influye en el número total de visitas de polinizadores, que a su vez, también pueden afectar la cantidad y diversidad de polen que recibe y dispersa (Ashman, 2004). Gill y Conway (1979) mencionan que en África, la vida media de las flores de *L. nepetifolia* es de 50 horas y que el inicio de la antesis ocurre a las 8:00 hrs. Asimismo, Vos *et al.* (1994) mencionan que las flores viven de 1 a 3 días; y Aluri y Reddi (1994) mencionan que en la India, la antesis es nocturna y ocurre entre las 21:00 y las 2:00 hrs. En este estudio se encontró que las flores de *L. nepetifolia* tienen una vida aproximada de 36 horas, una clara protoginia con la función masculina desplazada temporalmente y una alta producción de néctar como recompensa floral que atrae una amplia variedad de visitantes florales. Siguiendo la hipótesis de la extensión del nicho (Wolkovich y Cleland, 2011), un período de antesis floral más largo podría asegurar la descendencia debido a que aumenta la probabilidad de ser visitado por algún tipo de polinizador.

Los invasores exitosos deberían beneficiarse por tener un sistema de polinización generalista (Baker, 1974; Richardson *et al.*, 2000) puesto que el éxito reproductivo podría verse condicionado por la falta de polinizadores específicos (Stout *et al.*, 2002, 2006). En su distribución nativa, las flores de *L. nepetifolia* son visitadas por miembros de la familia Nectariniidae (pájaros sol), miembros del orden Lepidoptera (mariposas y polillas) e Hymenoptera (*Apis mellifera*) (Gill y Conway, 1979). Aunque en este estudio no se pudo confirmar la eficiencia de los polinizadores, la actividad de las especies que visitaron las flores de *L. nepetifolia* indicaron contacto y por lo tanto transporte de polen. Los visitantes florales registrados pertenecen a los mismos grupos funcionales que los visitantes de *L. nepetifolia* en su área de distribución nativa. La mayoría de éstos son nativos del continente americano, tales como los colibríes *Calothorax lucifer* y *Cynanthus latirostris*, así como las mariposas nativas *Dione juno*, *Dione moneta* y miembros del género *Leptophobia*, todos ellos consumiendo néctar. También se encuentran las avispas americanas *Brachygastra mellifica* y *Polybia occidentalis* consumiendo polen y néctar. Además, se registró la presencia de la especie exótica generalista *Apis mellifera*, lo que sugeriría una retroalimentación positiva entre

dos especies exóticas. Otros grupos menores pero comunes como visitantes de flora nativa son los Thripidae, los cuales han sido citados como consumidores de polen; Formicidae, los cuales aparentemente buscan insectos como presa o residuos de néctar en las bractéolas y los Pentatómidos *Agonoscelis puberula* chinches exóticas en México provenientes de África (Vos, 1995; Thomas *et al.*, 2003). Se ha mencionado que el pentatómido se encuentra asociado a *Marrubium vulgare* L. (Lamiaceae) pero también ha sido descrito sobre *Leonotis nepetifolia* (Ortega-León *et al.*, 2006). No se observó una clara o aparente actividad, sin embargo, parece que *L. nepetifolia* funciona como hospedero y proporciona espacio para la reproducción y el crecimiento (Ortega-León *et al.*, 2006) (Obs. Pers.). Todos estos visitantes de *L. nepetifolia* podrían estar facilitando la polinización y, por lo tanto, maximizando la formación de frutos. Además, *L. nepetifolia* podría, potencialmente, estar compitiendo por polinizadores con la flora nativa.

Leonotis nepetifolia presenta un sistema de apareamiento mixto, a través de un sistema de cruce xenógamo facultativo, lo que sugiere que el éxito reproductivo de la especie es consecuencia de la entrecruza y la autocruza. Esto indica una gran habilidad reproductiva pues asegura la producción de progenie por cualquiera de los dos sistemas reproductivos. Si bien, la autocruza ayuda en contra de las limitaciones que se presentan al colonizar un nuevo ambiente, como la falta de pareja reproductiva y la disponibilidad de polinizadores, restringe la recombinación, lo que puede traer consecuencias genéticas como la depresión endogámica y la reducción en el tamaño efectivo de la población haciéndolos más susceptibles a la deriva genética, todo lo cual puede impactar significativamente la trayectoria de la invasión (Sakai *et al.*, 2001; Novak y Mack, 2005). El sistema de apareamiento mixto se encuentra en medio del continuo evolutivo de los sistemas reproductivos, pues las poblaciones que colonizan un nuevo ambiente deberían beneficiarse de la autofecundación, seguido de un sistema de cruce mixto para finalmente entrecruzarse, lo que conlleva a una mayor variabilidad genética y supervivencia a largo plazo (Cruden, 1977). La Ley de Baker (Baker, 1967) sugiere que uno de los atributos de las especies invasoras debería ser la autocompatibilidad; sin embargo, esta característica puede no ser determinante y las especies podrían ser invasoras exitosas independientemente de su estado de autocompatibilidad, de tal manera que el éxito en la invasión podría depender de otros factores como los morfológicos, fisiológicos y de la historia de vida (Pyšek y Richardson, 2007; Petanidou *et al.*, 2012). Dentro del género *Leonotis*, la autofecundación no es común, con la excepción de *L. nepetifolia*; las otras especies presentan protandria y hercogamia, mecanismos que impiden la autofecundación (Vos *et al.*, 1994). En este estudio, *L. nepetifolia* presentó protoginia, mecanismo que, en especies autocompatibles como es el caso, privilegia en primera instancia la entrecruza, lo cual podría prevenir la endogamia (Routley *et al.*, 2004) y luego asegurar la autofecundación por la apertura retardada de los estambres. Esto difiere a

lo referido por Vos *et al.* (1994) para *L. nepetifolia* en África, en donde documentan homogamia; y por Aluri y Reddi (1994) en India, en donde documentan protandria. Las diferencias en el sistema de cruce entre poblaciones pueden deberse a la plasticidad fenotípica (Petanidou *et al.*, 2012), a la adaptación local (van Boheemen *et al.*, 2019) o a la introducción de sistemas reproductivos fenotípicamente distintos (Rambuda y Johnson, 2004). Desafortunadamente, no hay manera fácil de desenredar los factores causales de la variación observada. Parece que en México, *L. nepetifolia* se beneficia tanto de la entrecruza como de la autocruza para asegurar la producción de la progenie.

La germinación en especies invasoras generalmente ocurre de manera anticipada, durante un corto período de tiempo, es extremadamente sincrónica y tiene una amplia tolerancia ambiental. Además, los porcentajes de germinación son bajos, por lo que se sugiere la generación de un banco de semillas para mitigar los efectos de condiciones ambientales adversas (Baker, 1974; Seger y Brockmann, 1987; Gremer y Venable, 2014; Gioria y Pyšek, 2017). Estos atributos son consistentes con las hipótesis referidas por Wolkovich y Cleland (2011), en donde los nichos vacíos son utilizados para explotar los recursos no ocupados por especies nativas. En este estudio, *Leonotis nepetifolia* presentó una germinación rápida y sincrónica. La capacidad de germinar rápidamente es importante para mitigar los efectos de la competencia interespecífica porque puede inhibir la posterior germinación de especies vecinas (Gioria y Pyšek, 2017). La germinación sincrónica es benéfica en ambientes predecibles y aumenta la probabilidad de establecimiento; sin embargo, en ambientes impredecibles, podría ser una estrategia riesgosa (Gioria *et al.*, 2016; Gioria y Pyšek, 2017). Asimismo, las semillas de *Leonotis nepetifolia* fueron indiferentes a la luz y mostraron diferencias en el porcentaje de germinación, aumentando la capacidad germinativa de un año a otro. Los estudios que evaluaron la germinación de semillas de *L. nepetifolia* muestran una tendencia similar; por ejemplo, Tomaz *et al.* (2004) informan que las semillas recién recolectadas tienen una tasa de germinación del 15 %, mientras que las semillas de 15 meses de edad tienen una tasa de germinación del 70 % (papel como sustrato; 20/30° C; 16/8 hrs, oscuridad/luz). López-Grether (2017) menciona que las semillas son indiferentes a la luz y el porcentaje de germinación es de 69.5 % para las semillas de uno y dos meses de edad, y del 94 % tanto para semillas de 3 a 18 meses de edad, como para semillas de cuatro años de edad (sustrato de agar al 1 %; temperatura constante, 26°C; 12/12 hrs, oscuridad/luz). La latencia de las semillas es una característica común en plantas anuales, malezas y especies de plantas invasoras, tal como *L. nepetifolia*, y a menudo permite la formación de bancos de semillas en el suelo (Thompson y Grime, 1979; Fenner y Thompson, 2005; Gioria *et al.*, 2016; Gioria y Pyšek, 2017). Además, este tipo de especies cuenta con semillas ortodoxas, las cuales se caracterizan por tener una alta tolerancia a la deshidratación, lo que podría brindarles una ventaja en ambientes en donde la persistencia en el tiempo es un factor clave para

la supervivencia y mantenimiento de sus poblaciones (Vázquez-Yanes y Toledo, 1989). Lal y Am-basht (1982) mencionan que las semillas recién producidas de *L. nepetifolia* son latentes debido a un inhibidor soluble en agua que se encuentra en la cubierta de la semilla, y que cerca del 100% de la germinación se logra con semillas de seis meses de edad a temperaturas entre 28 y 32°C, con humedad del suelo del 40 al 60%. Experimentos realizados por el Royal Botanic Gardens Kew (RBGK, 2020) indican que el porcentaje de germinación para semillas de 11 años de edad es del 92%, y categorizan las semillas como ortodoxas (sustrato de agar al 1%; diferentes condiciones ambientales). Aunque los experimentos aquí realizados y las investigaciones referidas no evalúan la formación y la dinámica de un banco de semillas de *L. nepetifolia*, advierten del potencial de supervivencia que podrían tener las semillas en un ambiente óptimo y por lo tanto del potencial invasor que pueden brindar.

2.6. Conclusión

Los atributos reproductivos que caracterizan a *L. nepetifolia*, entre ellos la presentación de una reproducción continua y prolongada, con antesis floral expuesta a una diversidad de visitantes, un sistema de apareamiento mixto, una abundante producción de semillas, la longevidad potencial de las semillas y la capacidad de germinar rápidamente y sincrónicamente en diferentes condiciones de luz, fortalecen su capacidad invasiva. Comprender estas características puede, en última instancia, ayudar a diseñar estrategias para su manejo que puedan aplicarse a lo largo de su distribución.

Referencias

- Aizen, M. A. y Vázquez, D. P. (2006). Flower performance in human-altered habitats. En Harder, L. D. y Barrett, S. C. H., editores, *Ecology and Evolution of Flowers*, pp. 159–179. Oxford University Press.
- Aluri, R. J. S. y Reddi, C. S. (1994). Pollination ecology and mating system of the weedy mint *Leonotis nepetaefolia* R. Br. in India. *Proceedings of the Indian National Science Academy*, 60:255–268.
- Ashman, T.-L. (2004). Flower longevity. En Noodén, L. D., editor, *Plant Cell Death Processes*, pp. 349–362. Elsevier Academic Press.
- Baker, H. (1959). Reproductive methods as factors in speciation in flowering plants. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 24:177–191.
- Baker, H. (1974). The evolution of weeds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 5:1–24.
- Baker, H. G. (1955). Self-compatibility and establishment after “long-distance” dispersal. *Evolution*, 9:347–349.
- Baker, H. G. (1967). Support for Baker’s law-as a rule. *Evolution*, 21:853–856.
- Barrett, S. (2011). Why reproductive systems matter for the invasion biology of plants. En Richardson, D. M., editor, *Fifty Years of Invasion Ecology: The Legacy of Charles Elton*, pp. 195–210. Wiley-Blackwell.
- Barrett, S., Colautti, R., y Eckert, C. (2008). Plant reproductive systems and evolution during biological invasion. *Molecular Ecology*, 17:373–383.
- CABI (2018). *Leonotis nepetifolia*. in: Invasive species compendium. Wallingford, UK: CAB International.
- Cadotte, M. W. y Lovett-Doust, J. (2001). Ecological and taxonomic differences between native and introduced plants of southwestern Ontario. *Écoscience*, 8:230–238.
- Cadotte, M. W., Murray, B. R., y Lovett-Doust, J. (2006). Evolutionary and ecological influences of plant invader success in the flora of ontario. *Écoscience*, 13:388–395.

- Calderón de Rzedowski, G. y Rzedowski, J. (2005). *Flora Fanerogámica del Valle de México*. Instituto de Ecología, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, 2 edición.
- CONANP (2003). *Programa de Manejo de la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán*. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. México, D. F.
- Contreras-Paredes, C. A. (2005). *Caracterización Parcial de los Virus Asociados a Leonotis nepetifolia (L.) R. Brown en Atlixco, Puebla que Inducen Amarillamiento y Deformación Foliar en Plantas de Jitomate Lycopersicon esculentum Mill.*). Tesis de Licenciatura en Biología. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Cruden, R. W. (1977). Pollen/ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution*, 31:32–46.
- Dafni, A. (1992). *Pollination ecology: a practical approach*. Oxford University Press. New York.
- Dlugosch, K. M. y Parker, I. M. (2008). Invading populations of an ornamental shrub show rapid life history evolution despite genetic bottlenecks. *Ecology Letters*, 11:701–709.
- Ebrahimi, E. y Eslami, S. V. (2012). Effect of environmental factors on seed germination and seedling emergence of invasive *Ceratocarpus arenarius*. *Weed Research*, 52:50–59.
- Fenner, M. y Thompson, K. (2005). *The Ecology of Seeds*. Cambridge University Press.
- Friedman, J. y Barrett, S. C. H. (2008). High outcrossing in the annual colonizing species *Ambrosia artemisiifolia* (Asteraceae). *Annals of Botany*, 101:1303–1309.
- Gill, F. B. y Conway, C. A. (1979). Floral biology of *Leonotis nepetifolia* (L.) R. Br. (Labiatae). *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 131:244–256.
- Gioria, M. y Pyšek, P. (2017). Early bird catches the worm: germination as a critical step in plant invasion. *Biological Invasions*, 19:1055–1080.
- Gioria, M., Pyšek, P., y Osborne, B. (2016). Timing is everything: does early and late germination favor invasions by alien plants? *Journal of Plant Ecology*, 11:4–16.
- Gremer, J. R. y Venable, D. L. (2014). Bet hedging in desert winter annual plants: optimal germination strategies in a variable environment. *Ecology Letters*, (2014) 17: 380–387, 17:380–387.

- Hao, J. H., Qiang, S., Chrobock, T., van Kleunen, M., y Liu, Q. Q. (2011). A test of baker's law: breeding systems of invasive species of Asteraceae in China. *Biological Invasions*, 13:571–580.
- Harmon-Threatt, A. N., Burns, J. H., Shemyakina, L. A., y Knight, T. M. (2009). Breeding system and pollination ecology of introduced plants compared to their native relatives. *American Journal of Botany*, 96:1544–1550.
- Hong, L., Shen, H., ye, W. H., Cao, H. L., y Wang, Z. M. (2007). Self-incompatibility in *Mikania micrantha* in south China. *Weed Research*, 47:280–283.
- Iwarsson, M. y Harvey, Y. (2003). Monograph of the Genus *Leonotis* (Pers.) R. Br. (Lamiaceae). *Kew Bulletin*, 58:597–645.
- Jacquemart, A. L., Somme, L., Colin, C., y Quinet, M. (2015). Floral biology and breeding system of *Impatiens balfourii* (Balsaminaceae): An exotic species in extension in temperate areas. *Flora*, 214:70–75.
- Kovach., W. (2011). Oriana – circular statistics for windows. ver. 4. Kovach computing services. Pentraeth, Wales, U.K.
- Kralemann, L. E., Scalone, R., Andersson, L., y Hennig, L. (2018). North european invasion by common ragweed is associated with early flowering and dominant changes in *FT/TFL1* expression. *Journal of Experimental Botany*, 69(10):2647–2658.
- Kumari, D. S. (1986). Evolution of floral nectary in Lamiaceae. *Proceedings: Plant Sciences*, 96(4):281–288.
- Lafuma, L. y Maurice, S. (2007). Increase in mate availability without loss of self-incompatibility in the invasive species *Senecio inaequidens* (Asteraceae). *Oikos*, 116:201–208.
- Lake, J. C. y Leishman, M. R. (2004). Invasion success of exotic plants in natural ecosystems: the role of disturbance, plant attributes and freedom from herbivores. *Biological Conservations*, 117:215–226.
- Lal, B. y Ambasht, R. S. (1982). Ecological studies on seed germination of *Leonotis nepetifolia* (L) Ait. f. in relation to environmental factors, with emphasis on fluoride polluted soils. *Geo-Eco-Trop*, 6:229–237.

- Lloret, F., Médail, F., Brundu, G., Camarda, I., Moragues, E., Rita, J., Lambdon, P., y Hulme, P. E. (2005). Species attributes and invasion success by alien plants on mediterranean islands. *Journal of Ecology*, 93:512–520.
- Lockwood, J. L., Cassey, P., y Blackburn, T. (2005). The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends in Ecology and Evolution*, 20:223–228.
- Lopezaraiza-Mikel, M. E., Hayes, R. B., R. Whalley, M., y Memmott, J. (2007). The impact of an alien plant on a native plant–pollinator network: an experimental approach. *Ecology Letters*, 10:539–550.
- Lozano-Isla, F., Benítez-Alfaro, O., y Pompelli, M. (2019). Germinar: An R package for germination analysis with the interactive web application “GerminaQuant for R.”. *Ecological Research*, 34:339–346.
- López-Grether, S. (2017). Estudio demográfico de la población de *Leonotis nepetifolia* en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA), D.F., México. Tesis de Licenciatura en Biología, Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Mazzolari, A. C., Marrero, H. J., y Vázquez, D. P. (2017). Potential contribution to the invasion process of different reproductive strategies of two invasive roses. *Biological Invasions*, 19:615–623.
- Montero-Castaño, A., Vilà, M., y Ortiz-Sánchez, J. (2014). Pollination ecology of a plant in its native and introduced areas. *Acta Oecologica*, 56:1–9.
- Morais, M. y Freitas, H. (2015). Phenological dynamics of the invasive plant *Acacia longifolia* in Portugal. *Weed Research*, 55:555–564.
- Morellato, L., Alberti, L. F., y Hudson, I. L. (2010). Applications of circular statistics in plant phenology: a case studies approach. En Hudson, I. L. y Keatley, M. R., editores, *Phenological Research: Methods for Environmental and Climate Change Analysis*, pp. 339–359. Springer.
- Novak, S. J. y Mack, R. N. (2005). Genetic bottlenecks in alien plant species. Influence of mating systems and introduction dynamics. En Sax, D. F., Stachowicz, J. J., y Gaines, S. D., editores, *Species Invasions Insights into Ecology, Evolution and Biogeography*, pp. 201–228. Sinauer and Associates.

- Ortega-León, G., Thomas, D. B., y González-Soriano, E. (2006). A description of the nymphal stages of the african cluster bug *Agonoscelis puberula* Stål. *Southwestern Entomologist*, 31:245–249.
- Petanidou, T., Godfree, R. C., Song, D. S., Kantsa, A., Dupont, Y. L., y Waser, N. M. (2012). Self-compatibility and plant invasiveness: Comparing species in native and invasive ranges. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 14:3–12.
- Pheloung, P. C., Williams, A. P., y Halloy, S. R. (1999). A weed risk assessment model for use as a biosecurity tool evaluating plant introductions. *Journal of Environmental Management*, 57:239–251.
- Piedra-Ibarra, E., de la Torre Almaraz, R., Zúñiga, G., Xoconostle-Cázares, B., y Ruiz-Medrano, R. (2005). *Leonotis nepetaefolia*: An important plant virus reservoir in central Mexico. *Phytoparasitica*, 33:480–494.
- Pyšek, P. y Richardson, D. M. (2007). Traits associated with invasiveness in alien plants: where do we stand? En Nentwig, W., editor, *Biological Invasions*, pp. 97–125. Springer-Verlag.
- Pyšek, P., Sadlo, J., Mandak, B., y Jarosik, V. (2003). Czech alien flora and the historical pattern of its formation: what came first to central Europe? *Oecologia*, 135:122–130.
- R Core Team (2019). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rambuda, T. D. y Johnson, S. D. (2004). Breeding systems of invasive alien plants in South Africa: Does Baker's rule apply? *Diversity and Distributions*, 10:409–416.
- Ranal, M. A. y Santana, D. G. D. (2006). How and why to measure the germination process? *Revista Brasileira de Botânica*, 29:1–11.
- Rathcke, B. y Lacey, E. (1985). Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16:179–214.
- RBGK (2020). *Seed information database (SID), Version 7.1*. UK. Royal Botanic Gardens Kew.
- Redmond, C. M. y Stout, J. C. (2018). Breeding system and pollination ecology of a potentially invasive alien *Clematis vitalba* L. in Ireland. *Journal of Plant Ecology*, 11:56–63.

- Rejmanek, M. y Richardson, D. M. (1996). What attributes make some plants species more invasive? *Ecology*, 77:1655–1661.
- Richardson, D. M., Allsopp, N., D’Antonio, C. M., Milton, S. J., y Rejmánek., M. (2000). Plant invasions –the role of mutualisms. *Biological Reviews*, 75:65–93.
- Roché, C. T., Thill, D. C., y Shafii, B. (1997). Prediction of flowering in common crupina (*Crupina vulgaris*). *Weed Science*, 45(4):519–528.
- Routley, M. B., Bertin, R. I., y Husband, B. C. (2004). Correlated evolution of dichogamy and self-incompatibility: A phylogenetic perspective. *International Journal of Plant Sciences*, 165:983–993.
- Rzedowski, J. (2006). *Vegetación de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Sakai, A. K., Allendorf, F. W., Holt, J. S., Lodge, D. M., Molofsky, J., With, K. A., S.Baughman, Cabin, R. J., Cohen, J. E., Ellstrand, N. C., McCauley, D. E., O’Neil, P., Parker, I. M., Thompson, J. N., y Weller, S. G. (2001). The population biology of invasive species. *Annual Review in Ecology and Systematics*, 32:305–332.
- SAS Institute Inc. (2012). *JMP Version 10.0.0*. Cary, NC.
- Seger, J. y Brockmann, H. J. (1987). What is bet-hedging? En Harvey, P. H. y Partridge, L., editores, *Oxford Surveys in Evolutionary Biology* 4, pp. 182–211. Oxford University Press.
- Sheley, R. L. y Smith, B. S. (2012). Ecologically based invasive plant management: Step by step. *Rangelands*, 34:6–10.
- Souza, V. C., Andrade, L. A., y Maciel-Quirino, Z. G. (2016). Floral biology of *Sesbania virgata*: an invasive species in the Agreste of Paraíba, northeastern Brazil. *Rodriguésia*, 67(4):871–878.
- Stout, J., Kells, A. R., y Goulson, D. (2002). Pollination of the invasive exotic shrub *Lupinus arboreus* (Fabaceae) by introduced bees in Tasmania. *Biological Conservation*, 106:425–434.
- Stout, J. C., Parnell, J. A. N., Arroyo, J., y Crowe, T. P. (2006). Pollination ecology and seed production of *Rhododendron ponticum* in native and exotic habitats. *Biodiversity and Conservation*, 15:755–777.

- Stout, J. C. y Tiedeken, E. J. (2017). Direct interactions between invasive plants and native pollinators: evidence, impacts and approaches. *Functional Ecology*, 31:38–46.
- Sutherland, S. (2004). What makes a weed a weed: Life history traits of native and exotic plants in the USA. *Oecologia*, 141:24–39.
- Thomas, D. B., Eger, J. E., Jones, W., y Ortega-León, G. (2003). The african cluster bug (*Agonoscelis puberula*) (Heteroptera: Pentatomidae), established in the new world. *The Florida Entomologist*, 86:151–153.
- Thompson, K. y Grime, J. P. (1979). Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *Journal of Ecology*, 67(3):893–921.
- Tomaz, M. A., Araujo, E. F., Ferreira, F. A., y Sagrilo, E. (2004). Germination of *Leonotis nepetifolia* seeds as a function of maturity stadium and globe position in the plant. *Planta Daninha*, 22:359–364.
- van Boheemen, L. A., Atwater, D. Z., y Hodgins, K. A. (2019). Rapid and repeated local adaptation to climate in an invasive plant. *The New Phytologist*, 222:614–627.
- Vázquez-Yanes, C. y Toledo, J. R. (1989). Seed stage and conservation of plant species. *Botanical Sciences*, 49:61–69.
- Vervoort, A., Cawoy, V., y Jacquemart, A.-L. (2011). Comparative reproductive biology in co-occurring invasive and native *Impatiens* species. *International Journal of Plant Sciences*, 172:366–377.
- Vieira, D. C., Socolowski, F., y Takaki, M. (2010). Seed germination and seedling emergence of the invasive exotic species, *Clausena excavata*. *Brazilian Journal of Biology*, 70:1015–1020.
- Villaseñor, J. L. y Espinosa-García, F. J. (1998). *Catálogo de Malezas de México*. Universidad Nacional Autónoma de México. Consejo Nacional Consultivo Fitosanitario. Fondo de Cultura Económica.
- Vos, W. (1995). *A systematic study of Leonotis (Pers.) R. Br. (Lamiaceae) in southern Africa*. Tesis doctoral, University of Natal Pietermaritzburg.
- Vos, W. T., Edwards, T. J., y Staden, J. V. (1994). Pollination biology of annual and perennial *Leonotis* species (Lamiaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 192:1–9.

- Ward, M., Johnson, S. D., y Zalucki, M. P. (2012). Modes of reproduction in three invasive milkweeds are consistent with Baker's rule. *Biological Invasions*, 14:1237–1250.
- Weeds of Australia (2016). *Leonotis nepetifolia*. Queensland Government. http://keyserver.lucidcentral.org/weeds/data/media/Html/leonotis_nepetifolia.htm.
- Wolkovich, E. M. y Cleland, E. E. (2011). The phenology of plant invasions: a community ecology perspective. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 9:287–294.
- Yan, X. H., Zhou, B., Yin, Z. F., Wang, N., y Zhang, Z. G. (2016). Reproductive biological characteristics potentially contributed to invasiveness in an alien invasive plant *Bidens frondosa*. *Plant Species Biology*, 31:107–116.
- Zhou, B., Yan, X. H., Xiao, Y. A., Zhang, Z. G., Li, X. H., y Yang, J. G. (2013). Traits of reproductive biology associated with invasiveness in alien invasive plant *Phytolacca americana*. *Ecology and Environmental Sciences*, 22:567–574.

Parte III

DEMOGRAFÍA, DINÁMICA POBLACIONAL Y ESTRATEGIAS DE CONTROL PARA *Leonotis nepetifolia* (L.) R. Br.

**DEMOGRAFÍA, DINÁMICA
POBLACIONAL Y ESTRATEGIAS DE
CONTROL PARA *Leonotis nepetifolia* (L.)**

R. Br.

Resumen

El proceso de invasión biológica se caracteriza por varias etapas (*i. e.*, introducción, establecimiento y dispersión), y el nivel poblacional se encuentra implícito en las mismas, por lo tanto, el estudio de las invasiones biológicas debería enfocarse en los patrones resultantes de la dinámica poblacional ya que es en este nivel en donde las invasiones fracasan o tienen éxito. En una población de *Leonotis nepetifolia*, en el estado de Hidalgo, se determinó para dos años, la densidad, la estructura poblacional, la tasa finita de crecimiento poblacional (λ), la estructura estable de tamaños (w) y el valor reproductivo por categoría (v). Asimismo, se determinaron los procesos demográficos y las categorías de tamaño que mayormente influyen en el crecimiento poblacional para, posteriormente, realizar simulaciones numéricas de reducción sobre éstos procesos y estas categorías con la finalidad de reducir el crecimiento poblacional. La densidad poblacional fue de 14 ± 5 ind/m² para el primer año y de 16 ± 5 ind/m² para el segundo año. La estructura poblacional muestra que los individuos aumentan de tamaño conforme pasa el tiempo. Las tasas finitas de crecimiento poblacional promedio fueron de $\lambda = 1.61$ y $\lambda = 1.28$, primer y segundo año respectivamente. En general, para los dos años de estudio, las estructuras observadas difirieron de las estructuras estables, los valores reproductivos aumentan conforme aumenta el tamaño de las plantas. Los procesos demográficos más importantes son la supervivencia seguido del crecimiento y la categoría Adultos 4 es la que

mayormente contribuye con estos procesos. Las acciones de control poblacional para *L. nepetifolia* deben estar enfocadas en reducir la supervivencia y el crecimiento, a partir de la remoción de un 75 %, de los individuos de la categoría A4 (individuos mayores a 120 cm) simultáneamente con cualquier otra categoría de adultos (A1 = 22.1-50 cm; A2 = 50.1-80 cm; A3 = 80.1-120 cm).

3.1. Introducción

El proceso de invasión biológica se caracteriza por varias etapas (*i. e.*, introducción, establecimiento y dispersión), y éstas se encuentran vinculadas por distintas barreras ya sean bióticas o abióticas (Blackburn *et al.*, 2011). Dentro de este marco conceptual, el nivel poblacional se encuentra implícito en las tres etapas y, por lo tanto, el estudio de las invasiones biológicas debería enfocarse en los patrones resultantes de la dinámica poblacional, ya que es en este nivel en donde las invasiones fracasan o tienen éxito (Parker, 2000). Una de las hipótesis que explica el éxito en la etapa de introducción es la “Presión del propágulo” (Lockwood *et al.*, 2005). La presión del propágulo se refiere a la cantidad de individuos introducidos en una región y la frecuencia con la que estos individuos se introducen. Es importante en términos demográficos, ya que, al incrementar la presión del propágulo, la probabilidad de establecimiento de las nuevas poblaciones aumenta y, por lo tanto, disminuye la probabilidad de que las poblaciones sufran la estocasticidad demográfica y la estocasticidad ambiental; asimismo, incrementa la variabilidad genética de las poblaciones introducidas y evita la extinción por depresión endogámica y deriva genética (Lockwood *et al.*, 2005). Durante la etapa de establecimiento, las especies introducidas deben de completar su ciclo de vida (*i. e.* sobrevivir, crecer y reproducirse) para que puedan mantener sus poblaciones en la región receptora. Las características de historia de vida de las especies podrían jugar un papel determinante para el éxito en esta etapa (Sakai *et al.*, 2001). Una de las hipótesis referidas en las invasiones de plantas es la de “Maleza ideal”, propuesta por Baker (1974), la cual indica que el éxito de invasión dependerá de las características específicas de historia de vida que posee la especie. Entre las características que discute se encuentran, una alta producción de semillas, con gran longevidad y con capacidad para germinar en varios ambientes, rápido crecimiento entre la fase vegetativa y la floración, sistema reproductivo autocompatible, alta capacidad competitiva por recursos y gran plasticidad fenotípica. Según Baker (1974), las especies de plantas que presentan varias de éstas características tienen mayor probabilidad de ser malezas o plantas invasoras.

En términos de historia de vida, en cuanto a la selección r y K , en donde las especies con estrategia r son relativamente de vida corta, con rápido desarrollo y rápida madurez sexual, una elevada tasa reproductiva, con altas tasas de crecimiento poblacional debido a que éste no está limitado por la disponibilidad de recursos y con una dispersión extensa; y en donde las especies con estrategia K son de vida relativamente larga, con lento desarrollo y extenso tiempo para alcanzar la madurez sexual, con bajas tasas reproductivas, con crecimiento poblacional limitado por la disponibilidad de recursos y con limitada dispersión; se espera que las plantas invasoras presenten una estrategia de selección semejante a la de tipo r , pues las cualidades de ésta les permitirían aprovechar al máxi-

mo los recursos disponibles y, por lo tanto, ser buenas colonizadoras y tolerantes a los ambientes inestables o impredecibles (Pianka, 1970; Smith y Smith, 2007).

Una vez que ha ocurrido la introducción al nuevo ambiente y las especies se encuentran en la etapa de establecimiento se esperaría que las tasas de crecimiento poblacional sean elevadas debido a varios factores como la ausencia de enemigos (Keane y Crawley, 2002) o al aprovechamiento de nichos vacíos en el ambiente (Elton, 1958; Johnstone, 1986; Sher y Hyatt, 1999), entre otros. Sin embargo, después de la introducción, y antes de un crecimiento poblacional acelerado, suele presentarse un lapso que corresponde a un crecimiento poblacional lento, conocido como “fase de latencia” (fase lag) (Crooks y Soulé, 1999; Crooks, 2005) (Figura 3.1). Esta fase de latencia es de esperarse si los cambios evolutivos son parte importante del proceso de colonización, es decir, si se necesita la evolución de ciertas características para la adaptación al nuevo hábitat, la evolución de ciertas características invasivas en la historia de vida de la especie o la purga de la carga genética responsable de la depresión endogámica (Crooks y Soulé, 1999; Mack *et al.*, 2000; Sakai *et al.*, 2001; Ellstrand y Schierenbeck, 2006).

Después de la fase de latencia, se produce un crecimiento poblacional acelerado y es en este momento en dónde ocurre el proceso de expansión del rango de distribución de la especie exótica, conocido como etapa de dispersión (Figura 3.1). En esta etapa, se espera que el éxito de la especie exótica dependa del modo de reproducción, de altas tasas de fecundidad (presión del propágulo), de la forma de dispersión y de las tasas vitales (nacimientos y muertes) para producir altas tasas de crecimiento poblacional (Sakai *et al.*, 2001; Lockwood *et al.*, 2005; Smith y Smith, 2007; Eminniyaz *et al.*, 2013).

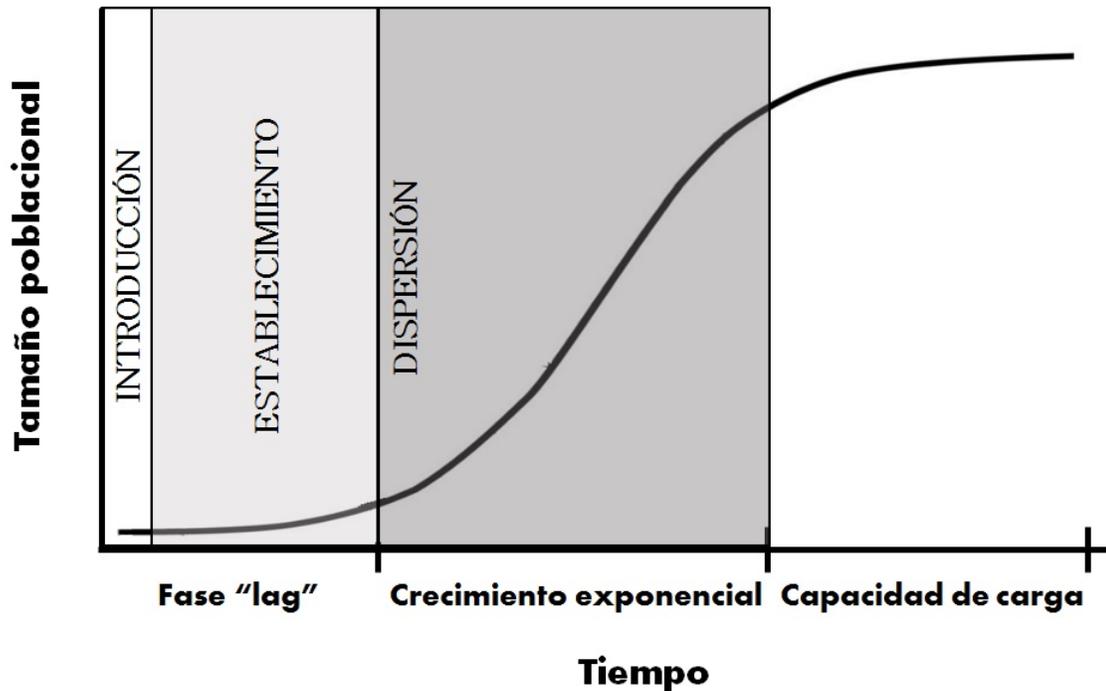


Figura 3.1: Etapas del proceso de invasión que las especies exóticas deben superar para lograr el éxito en la invasión. Modificado de Mendoza y Koleff (2014).

Una herramienta útil para estudiar la demografía y comprender los patrones resultantes de la dinámica poblacional de las especies invasoras son los modelos matriciales de proyección poblacional. Estos modelos ayudan a estimar las tasas vitales específicas, es decir, las tasas de supervivencia, crecimiento y reproducción, por cada etapa del ciclo de vida, además, facilitan el cálculo de la tasa finita de crecimiento poblacional λ la cual indica el crecimiento poblacional a través del tiempo (Caswell, 2001; Crone *et al.*, 2013). Es decir, estos modelos ayudan a conocer si la población invasora se propagará y la tasa a la que lo hará; además, permiten identificar los procesos vitales fundamentales para el crecimiento de la población los cuales pueden ser sometidos a un análisis de perturbación prospectivo con el fin de conocer cuales de ellos ofrecen resultados potenciales para el control o manejo de la población invasora (Parker, 2000; Koop y Horvitz, 2005; Ramula *et al.*, 2008; Kerr *et al.*, 2016).

Los estudios demográficos, a través de modelos matriciales, indican que las plantas invasoras presentan tasas finitas de crecimiento poblacional (λ) significativamente mayores en comparación con las de especies de plantas nativas. Además, los procesos demográficos que mayormente influyen sobre los valores de λ son el crecimiento y la fecundidad, mientras que en las especies nativas influye más la supervivencia (Ramula *et al.*, 2008). Se ha observado que la longevidad de las espe-

cies invasoras influye en la contribución de los procesos demográficos a λ . Las especies que tienen una vida menor a 11 años presentan mayores valores para la fecundidad y el crecimiento, mientras que las especies de vida longeva, presentan mayores valores para la supervivencia, similares a los encontrados en especies nativas. Esto indica que los procesos demográficos son diferentes entre especies invasoras de larga y corta vida lo que podría implicar una estrategia diferente de manejo (Ramula *et al.*, 2008).

Con el fin de sintetizar la información disponible sobre la demografía de especies de plantas invasoras y añadir información a las síntesis realizadas por Ramula *et al.* (2008) y Tabares-Mendoza (2016), se realizó una búsqueda bibliográfica que comprendió, principalmente, los estudios realizados entre los años 2013 y 2020, aunque también se añadieron trabajos anteriores que presentaron información sobre la dinámica poblacional. La búsqueda se realizó con la ayuda de los buscadores Scopus, Google Scholar, Tesiunam y Tesiuam y se incluyeron las palabras, “demografía”, “dinámica poblacional”, “modelos matriciales de proyección poblacional”, “tasa finita de crecimiento poblacional” y “planta invasora”, tanto en español como en inglés. Se encontraron diez trabajos de los cuales siete presentaron λ 's por arriba de la unidad (Cuadro 3.1). Algunos trabajos no presentaron la contribución de los procesos demográficos a λ pero con los datos citados fue posible hacer su cálculo. De manera general, la especie *Lespedeza cuneata* fue la que presentó la mayor tasa finita de crecimiento poblacional $\lambda = 22.5$; y la especie *Picris hieracioides* fue la que presentó la menor tasa, $\lambda = 0.5$. En cuanto a los trabajos encontrados en la búsqueda bibliográfica, la especie *Cestrum aurantiacum* fue la que presentó la mayor tasa finita de crecimiento poblacional $\lambda = 4.0$. Las especies *Hieracium lepidulum*, *Kochia scoparia* y *Syzygium jambos* presentaron una $\lambda = 1.0$, es decir, su población se mantuvo estable (Cuadro 3.1). Cabe señalar que López-Grether (2017) calculó una tasa intrínseca de crecimiento poblacional (r) para *Leonotis nepetifolia* en la Ciudad de México de 22.7 individuos por individuo por año, lo que se traduce en una λ mucho mayor a uno, lo que es un indicio de que la población se encuentra creciendo a una tasa alarmante.

De los trabajos demográficos antes señalados, sólo seis de ellos pertenecen a especies de plantas que han sido reconocidas como invasoras por el Gobierno Mexicano (*Asphodelus fistulosus*, *Bromus tectorum*, *Cirsium vulgare*, *Heracleum mantegazzianum*, *Kalanchoe delagoensis* y *Leonotis nepetifolia*), de un total de 134, por lo que se vuelve indispensable el conocimiento demográfico como insumo para poder reconocer y realizar un manejo adecuado de las poblaciones de plantas invasoras en México (SEMARNAT, 2016).

Cuadro 3.1: Datos demográficos existentes para especies de plantas exóticas invasoras. Las especies sin algún distintivo pertenecen a la revisión realizada por Ramula *et al.* (2008). Las especies que están subrayadas pertenecen a la revisión realizada por Tabares-Mendoza (2016). Las especies marcadas en negritas representan nuevas aportaciones de información resultado de una búsqueda bibliográfica como parte de este trabajo.

Especies Invasoras	Supervivencia	Crecimiento	Fecundidad	λ	Estudio
<i>Agropyron cristatum</i>	0.07	0.57	0.36	3.6	Hansen y Wilson 2006
<i>Alliaria petiolata</i>	0.02	0.53	0.45	1.4	Davis <i>et al.</i> 2006
<i>Ardisia elliptica</i>	0.69	0.27	0.05	1.2	Koop y Horvitz 2005
<i>Carduus nutans</i>	0.03	0.45	0.53	1.8	Shea <i>et al.</i> 2005; Shea y Kelly 1998
<i>Centaurea maculosa</i>	0.30	0.50	0.20	1.1	Emery y Gross 2005
<i>Cirsium vulgare</i>	0.05	0.56	0.39	1.5	Tenhumberg <i>et al.</i> 2008
<i>Clidemia hirta</i>	0.38	0.44	0.18	1.7	DeWalt 2006
<i>Cytisus scoparius</i>	0.25	0.58	0.18	1.9	Parker 2000; Stokes <i>et al.</i> 2006
<i>Dipsacus sylvestris</i>	0.05	0.61	0.34	2.3	Caswell 2001
<i>Echium vulgare</i>	-	-	-	1.3	Klemow y Raynal (1985a)
<i>Gleditsia triacanthos</i>	0.19	0.65	0.16	2.2	Marco y Páez 2000
<i>Heracleum mantegazzianum</i>	0.24	0.54	0.22	1.2	Hüls <i>et al.</i> 2007
<i>Lespedeza cuneata</i>	0.00	0.07	0.93	22.5	Schutzenhofer <i>et al.</i> 2009
<i>Molinia caerulea</i>	0.25	0.56	0.19	1.9	Jacquemyn <i>et al.</i> 2005
<i>Parkinsonia aculeata</i>	0.31	0.54	0.15	1.4	Raghu <i>et al.</i> 2006
<i>Picris hieracioides</i>	-	-	-	0.5	Klemow y Raynal 1985a
<i>Pinus nigra</i>	0.13	0.75	0.12	2.3	Buckley <i>et al.</i> 2005
<i>Polygonum perfoliatum</i>	-	-	-	1.5	Hyatt y Araki 2006
<i>Prosopis glandulosa</i>	-	-	-	1.4	Golubov <i>et al.</i> 1999
<i>Prunus serotina</i>	0.92	0.07	0.01	1.0	Sebert-Cuvillier <i>et al.</i> 2007
<i>Rubus discolor</i>	0.42	0.52	0.06	1.1	Lambrech-McDowell y Radosevich 2005
<i>Alliaria petiolata</i>	0.05	0.79	0.16	1.4	Meekins y McCarthy 2002
<i>Alternanthera philoxeroides</i>	0.86	0.14	0.00	1.0	Erwin <i>et al.</i> 2012
<i>Centaurea stoebe</i>	0.42	0.46	0.12	2.6	Hahn <i>et al.</i> 2012
<i>Eschscholzia californica</i>	-	-	-	1.1	Peña-Gómez y Bustamante 2012
<i>Kalanchoe delagoensis</i>	0.18	0.46	0.36	2.1	Golubov 2012
<i>Lantana camara</i>	0.10	0.65	0.25	3.5	Osunkoya <i>et al.</i> 2013
<i>Pinus strobus</i>	0.90	0.09	0.01	1.0	Münzbergová <i>et al.</i> 2013
<i>Asphodelus fistulosus</i>	0.12	0.56	0.32	1.4	Guerrero-Eloisa 2019
<i>Bromus tectorum</i>	-	-	-	1.5	Prevéy y Seastedt 2015
<i>Cestrum aurantiacum</i>	0.08	0.59	0.33	4.0	Ojunga <i>et al.</i> 2020
<i>Hieracium lepidulum</i>	-	-	-	1.0	Miller 2006
<i>Kochia scoparia</i>	0.99	0.01	0.00	1.0	Flores-Larios 2008
<i>Leonotis nepetifolia</i>	-	-	-	$\gg 1$	López-Grether 2017
<i>Leonotis nepetifolia</i>	-	-	-	1.4	López-Grether 2020
<i>Ligustrum sinense</i>	0.30	0.52	0.18	2.0	Klock 2009
<i>Spathoglottis plicata</i>	0.55	0.37	0.07	1.1	Falcón <i>et al.</i> 2017
<i>Syzygium jambos</i>	-	-	-	1.0	Brown <i>et al.</i> 2008

En este estudio se investigaron las características poblacionales de *Leonotis nepetifolia*, tales como, la densidad, la estructura poblacional, la tasa finita de crecimiento poblacional (λ) y la importancia de los procesos demográficos, con el fin de identificar las características más importantes

que influyen en su dinámica poblacional y poder revelar información que pueda ser utilizada, en un futuro, dentro de un plan de manejo para el control o erradicación de sus poblaciones.

3.2. Objetivos

- Conocer la densidad y la estructura poblacional de *Leonotis nepetifolia* en el sitio de estudio.
- Calcular la tasa finita de crecimiento poblacional (λ), la estructura estable de tamaños (w) y el valor reproductivo por categoría de tamaño (v).
- Conocer los procesos demográficos y las categorías de tamaño que tienen mayor importancia sobre los valores de λ .
- Realizar simulaciones numéricas de reducción sobre los procesos demográficos y categorías de tamaño más importantes para el crecimiento de la población con la finalidad de reducir la tasa finita de crecimiento poblacional (λ).

3.3. Materiales y métodos

3.3.1. Sitio de estudio

El estudio se llevó a cabo en una parcela de un área aproximada de 1 hectárea, en una zona aledaña a tierras destinadas al cultivo de hortalizas, en la localidad de San Pedro Tlatemalco, dentro de la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán, Hidalgo, México (RBBM) (20.5069° N; 98.7136° O, 1293 m s.n.m.) (Figura 3.2). El clima es seco, semiseco cálido, con lluvias de verano. Presenta una temperatura media anual entre 18 y 22°C con una precipitación total anual de 437 mm (CONANP, 2003). En la figura 3.3 se presentan los datos de la temperatura media mensual y la precipitación mensual para los años 2017 y 2019 (INIFAP, 2021).

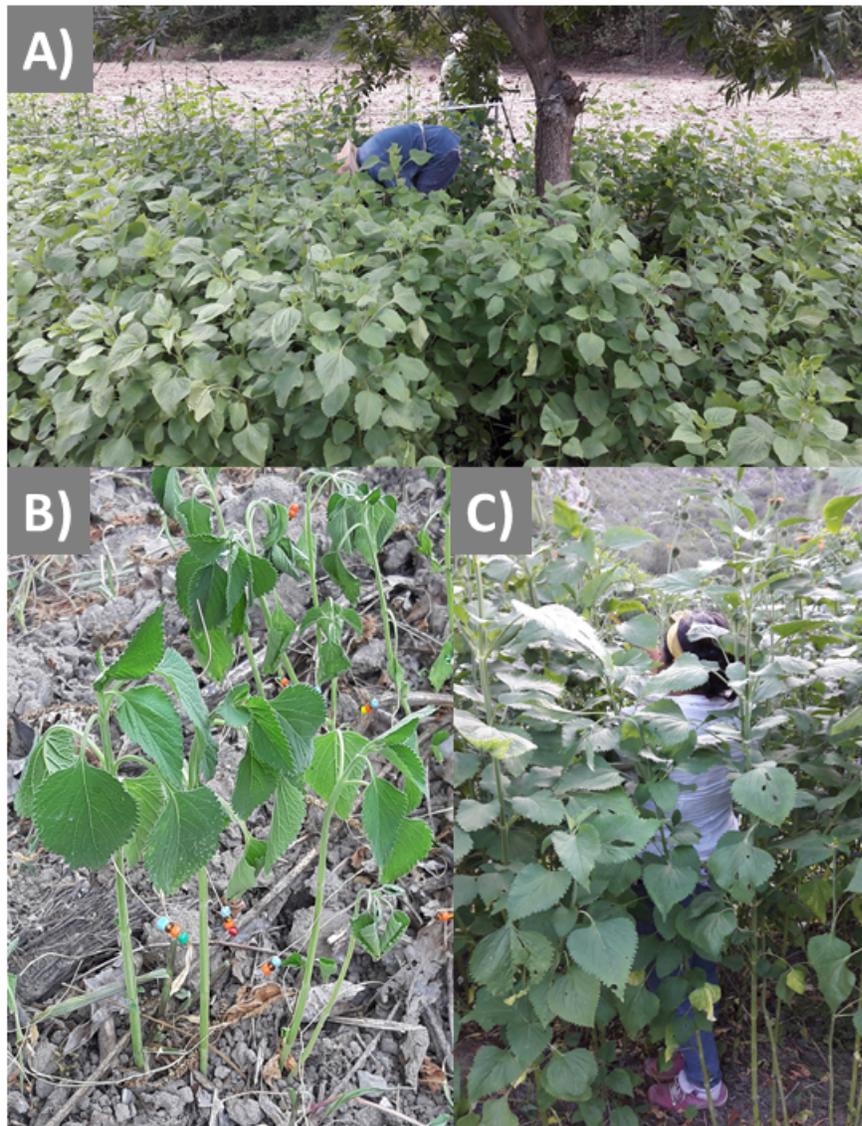


Figura 3.2: A) Sitio de estudio en San Pedro Tlatemalco, Hidalgo. B) Individuos juveniles de *Leonotis nepetifolia* etiquetados para su seguimiento a través del tiempo. C) Toma de datos de individuos adultos de *L. nepetifolia*. Fotografías: Omar Díaz-Segura.

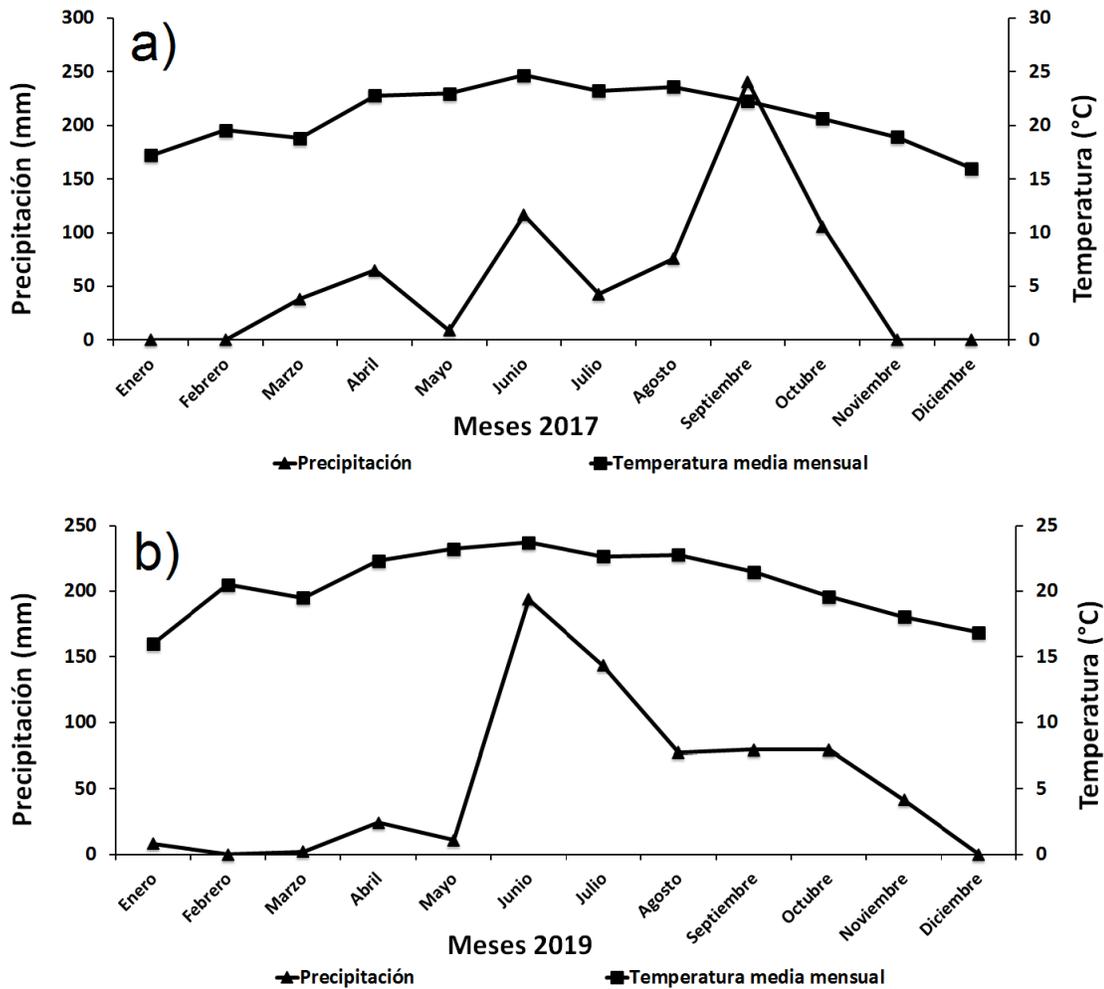


Figura 3.3: Temperatura media mensual y precipitación mensual en el sitio de estudio. a) año 2017, b) año 2019. INIFAP (2021).

3.3.2. Densidad poblacional

En el sitio de estudio se seleccionó un área con presencia de la especie y en dos años distintos (2017 y 2019) se establecieron varias parcelas de observación permanente (Cuadro 3.2). Para cada año se llevaron a cabo censos mensuales para realizar el seguimiento de los individuos a lo largo de su ciclo de vida (excepto dos censos bimestrales, noviembre-enero 2019-2020 y enero-marzo 2020). En cada parcela de estudio, todos los individuos de *L. nepetifolia* fueron marcados con etiquetas con números consecutivos atadas a su tallo (Figura 3.2). Para cada año, la densidad se estimó con base en el número total de individuos presentes cada mes dentro de las parcelas de estudio y el área ocupada. Para el primer censo (2017), el área ocupada por los individuos fue de

53.5 m²; para el segundo censo (2019-2020) el área ocupada fue de 67.5 m² (Cuadro 3.2).

Cuadro 3.2: Parcelas de estudio para los censos de *Leonotis nepetifolia* en 2017 y 2019-2020, en la localidad de San Pedro Tlatemalco

Parcelas 2017	Dimensiones m	Total m²	Parcelas 2019-2020	Dimensiones m	Total m²
1	12 x 1.5	18	1	2.1 x 2.2	4.6
2	10 x 1.5	15	2	2.1 x 2.1	4.4
3	5 x 2	10	3	2.1 x 1.8	3.7
4	4 x 1.5	6	4	2 x 2	4
5	3 x 1.5	4.5	5	4 x 1.8	7.2
			6	1.8 x 2	3.6
			7	2.3 x 2.1	4.8
			8	2.7 x 2.4	6.4
			9	2 x 1	2
			10	2.3 x 3	6.9
			11	2.3 x 2.3	5.2
			12	1.5 x 3.3	4.9
			13	2 x 2.7	5.4
			14	2 x 2	4
Total		53.5			67.5

3.3.3. Estructura poblacional

Para estructurar a la población, en cada año de estudio, se midió la altura total del tallo principal de los individuos de *L. nepetifolia* presentes en las parcelas. A partir de los datos obtenidos, los individuos fueron ordenados en cinco categorías, más una categoría de semillas. En la categorización se consideró una categoría en donde los individuos no son reproductivos (Juveniles) y cuatro categorías en donde los individuos son reproductivos (Adultos). Las categorías se establecieron de la siguiente manera: Juveniles, individuos que midieron de 0.1 a 22 cm de altura; Adultos 1, individuos que midieron de 22.1 a 50 cm de altura; Adultos 2, individuos que midieron de 50.1 a 80 cm de altura; Adultos 3, individuos que midieron de 80.1 a 120 cm de altura; y Adultos 4, individuos que midieron >120.1 cm de altura. Asimismo, se registró el reclutamiento y la muerte de los individuos durante el periodo de vida de la especie.

3.3.4. Dinámica poblacional

Para el análisis de la dinámica poblacional de *Leonotis nepetifolia* para cada año (2017 y 2019), se construyeron matrices de Lefkovitch mensuales durante su tiempo de vida (excepto noviembre-enero 2019-2020 y enero-marzo 2020, las cuales son bimestrales). El modelo de Lefkovitch considera un número inicial de individuos en cada categoría de tamaño, los cuales conforman el vector \mathbf{n}_t , es decir, el número de individuos iniciales por categoría de tamaño en el tiempo t , el cual es multiplicado por una matriz “A” para determinar el número de individuos en el tiempo $t+1$. La matriz “A” está constituida por los elementos a_{ij} , donde la j indica el punto de partida de los elementos y la letra i indica su destino. La matriz “A” representa las probabilidades de que un elemento de una categoría determinada realice alguno de los procesos demográficos, esto es, crecimiento, permanencia y fecundidad, en un intervalo de tiempo. Esta matriz es cuadrada, es decir, contiene el mismo número de filas que de columnas, y no negativa (Lefkovitch, 1965; Caswell, 2001). La proyección de la distribución de las categorías, a través del tiempo, están dadas por la siguiente ecuación:

$$n_{t+1} = (A)(n_t)$$

En el modelo matricial de Lefkovitch, los individuos pueden permanecer en la categoría inicial, retroceder o transitar a una o más categorías en el periodo de tiempo considerado (es decir, de t a $t+1$). De tal forma que la matriz de proyección “A” contendrá en la primera fila las fecundidades por categoría, en la diagonal principal las probabilidades de permanencia o supervivencia, en las subdiagonales las probabilidades de crecimiento y en las supradiagonales las probabilidades de retrocesos a categorías anteriores (Lefkovitch, 1965; Caswell, 2001).

Los modelos matriciales poblacionales permiten el cálculo de la tasa finita de crecimiento poblacional conocida como lambda (λ), la cual corresponde al eigenvalor dominante (el de mayor valor) de la matriz; la estructura estable de tamaños (\mathbf{w}) y el valor reproductivo por categoría (\mathbf{v}), los cuales corresponden a los eigenvectores derecho e izquierdo respectivamente. Si λ es menor a uno, indica que la población de estudio está decreciendo, si λ es igual a uno, el tamaño de la población es constante y, si λ es mayor a uno, la población está creciendo. Cabe señalar que el valor de λ es válido únicamente para el periodo de tiempo en el cual se estudió la población (Lefkovitch, 1965; Caswell, 2001).

En un ambiente en condiciones constantes, la proporción de los individuos de las diferentes categorías de tamaños de la población tiende hacia una distribución estable, de tal manera que la estructura estable por categorías o eigenvector derecho (\mathbf{w}) se alcanza cuando las iteraciones de la matriz son suficientes para que los valores internos de este vector se estabilicen. Multiplicar la

matriz por el vector w es equivalente a multiplicar el vector por un escalar, siendo dicho escalar la tasa de crecimiento poblacional λ (Caswell, 2001). Esto es:

$$(A)(w) = (\lambda)(w)$$

El valor reproductivo, el cual estima la contribución reproductiva esperada de cada categoría para el crecimiento de la población, se obtiene de iteraciones de la matriz transpuesta, es decir, las filas se convierten en columnas, y se define como el eigenvalor izquierdo v' de la matriz. Esto es:

$$(v')(A) = (\lambda)(v')$$

en donde v' es el vector transpuesto de v y A es la matriz (Caswell, 2001).

Adicionalmente, el uso de los modelos matriciales permite identificar a los elementos de la matriz con mayor efecto proporcional sobre los procesos demográficos (supervivencia, crecimiento y fecundidad) sobre la tasa de crecimiento poblacional, por medio de el análisis de elasticidad (Caswell, 2001). El análisis de elasticidad se expresa en una nueva matriz, la cual está definida por los elementos e_{ij} , como:

$$e_{ij} = a_{ij} \partial \lambda / \lambda \partial a_{ij} = (a_{ij} / \lambda) (s_{ij})$$

esto es, se divide cada una de las entradas de la matriz original (a_{ij}) entre λ y después se multiplica el resultado por la entrada correspondiente de la matriz de sensibilidades (s_{ij}). La suma de las elasticidades siempre es igual a uno ($\sum e_{ij} = 1$) y cada uno de los valores de elasticidad (e_{ij}) corresponden a cada una de las entradas de la matriz original (a_{ij}) y por consiguiente nos manifiestan su contribución al valor de λ .

Para calcular las tasas finitas de crecimiento poblacional (λ), las estructuras estables de tamaños (w) y los valores reproductivos (v), así como las matrices de elasticidad, para los meses de estudio durante los dos años (2017 y 2019), se utilizó el paquete "Popbio" (Stubben y Milligan, 2007) en R versión 3.4.4 (R Core Team, 2018). Se utilizó el método analítico propuesto por Caswell (2001) para estimar el intervalo de confianza al 95 % de los valores lambda.

La fecundidad utilizada para las matrices de transición representa la suma de todos los frutos producidos por cada categoría de tamaño, multiplicados por el seed set obtenido de los experimentos de polinización (ver capítulo 2) y este resultado se dividió entre el número total de individuos por cada categoría. Los valores de elasticidad se expresaron en porcentajes.

3.3.5. Simulaciones de control

Se elaboraron simulaciones de control para la especie, realizando reducciones numéricas en las entradas de las matrices principales, tomando en cuenta los valores de mayor importancia de las matrices de elasticidad. Las reducciones numéricas realizadas, simulan acciones ejecutadas sobre los individuos de la población que perturban el proceso demográfico o la categoría de tamaño más importante con la finalidad de reducir el crecimiento poblacional de la especie. Las reducciones realizadas en las entradas de la matriz principal fueron del 25 %, 50 %, 75 % y 100 %.

3.4. Resultados

3.4.1. Densidad poblacional

La densidad promedio encontrada en las parcelas de estudio durante el primer censo poblacional (julio-diciembre 2017) fue de 14 ind/m². La densidad máxima encontrada fue de 19 ind/m² en el mes de julio y la densidad mínima encontrada fue de 7 ind/m² en el mes de diciembre. La densidad promedio encontrada en las parcelas de estudio durante el segundo censo poblacional (Mayo 2019-Marzo 2020) fue de 16 ind/m². La densidad máxima encontrada fue de 21 ind/m² en el mes de julio y la densidad mínima encontrada fue de 8 ind/m² en el mes de enero. La variación de las densidades durante el tiempo de muestreo se presentan en el cuadro 3.3.

Cuadro 3.3: Densidad poblacional de *Leonotis nepetifolia* encontrada durante los censos poblacionales en San Pedro Tlatemalco, RBBM, Hidalgo, México. (Promedio \pm D.E.).

Meses 2017	Número de individuos	Densidad ind/m ²	Meses 2019-2020	Número de individuos	Densidad ind/m ²
Julio	991	19	Mayo	1174	17
Agosto	954	18	Junio	1321	20
Septiembre	953	18	Julio	1395	21
Octubre	664	12	Agosto	1376	20
Noviembre	477	9	Septiembre	1343	20
Diciembre	379	7	Octubre	1063	16
			Noviembre	801	12
			Enero	551	8
			Marzo	656	10
Promedio		14 \pm 5			16 \pm 5

3.4.2. Características demográficas, estructura y dinámica poblacional

Durante el primer censo poblacional (junio-diciembre 2017) se encontraron individuos de distintos tamaños. El tamaño mínimo encontrado fue de 2 cm (Juveniles) y el tamaño máximo fue de 342 cm (A4). La cantidad de hojas que presentaron los individuos es variable, presentando desde 0 hojas (plantas juveniles con algún daño, sin embargo las hojas vuelven a brotar), hasta 2242 hojas. Los individuos comenzaron a ser reproductivos a partir de los 22.1 cm de altura. En promedio, los individuos adultos presentaron 4 ± 0.8 (desviación estándar) ramas reproductivas, aunque el número máximo presentado fue de 25 ramas. En promedio, las plantas reproductivas presentaron 3 ± 1.1 verticilos, aunque el número máximo presentado fue de 39 verticilos.

Durante el segundo censo poblacional (mayo 2019-marzo 2020) la altura mínima encontrada fue de 2 cm y la altura máxima fue de 397 cm. La cantidad mínima de hojas presentadas fue de 0 y la máxima de 1020. En promedio, los individuos adultos presentaron 4 ± 0.9 ramas reproductivas, aunque el número máximo presentado fue de 19 ramas. En promedio, las plantas reproductivas presentaron 3 ± 0.6 verticilos, aunque el número máximo presentado fue de 27 verticilos.

La estructura poblacional observada durante el primer censo mostró una mayor representación de individuos Juveniles, Adultos 1, Adultos 2 y Adultos 3, en comparación con Adultos 4, en el mes de julio. A partir del mes de agosto, la categoría mejor representada fue Adultos 4 y conforme pasó el tiempo se encontraron menos individuos Juveniles (Figura 3.4). Hubo diferencias significativas en el número de individuos observados por categoría por mes (julio, $\chi^2 = 175.07$, $g.l. = 9$, $p < 0.0001$; agosto, $\chi^2 = 65.00$, $g.l. = 9$, $p < 0.0001$; septiembre, $\chi^2 = 111.78$, $g.l. = 9$, $p < 0.0001$; octubre, $\chi^2 = 175.20$, $g.l. = 9$, $p < 0.0001$; noviembre, $\chi^2 = 253.23$, $g.l. = 9$, $p < 0.0001$; diciembre, $\chi^2 = 280.41$, $g.l. = 9$, $p < 0.0001$). Al comparar las estructuras poblacionales registradas durante el primer censo, hubo diferencias significativas entre la estructura del mes de julio y la de agosto ($\chi^2 = 44.19$, $g.l. = 4$, $p < 0.0001$); entre la estructura del mes de septiembre y octubre ($\chi^2 = 16.42$, $g.l. = 4$, $p = 0.0025$); entre la estructura de octubre y noviembre ($\chi^2 = 17.91$, $g.l. = 4$, $p = 0.0013$); y finalmente, entre la estructura de julio y diciembre ($\chi^2 = 537.74$, $g.l. = 4$, $p < 0.0001$), las cuales correspondieron a la estructura inicial y final del censo respectivamente (Figura 3.4).

La estructura poblacional observada durante el segundo censo mostró una mayor representación de individuos Juveniles durante los meses de mayo y junio, seguida de una mayor representación de Adultos 1 en julio; después se observa una estructura relativamente similar para finalmente, en los meses de enero y marzo, observar una mayor cantidad de individuos en la categoría Adultos 4 (Figura 3.5). Hubo diferencias significativas en el número de individuos observados por categoría por mes (mayo, $\chi^2 = 117185.63$, $g.l. = 9$, $p < 0.0001$; junio, $\chi^2 = 53107.80$, $g.l. = 9$, $p < 0.0001$; julio, $\chi^2 = 3669.31$, $g.l. = 9$, $p < 0.0001$; agosto, $\chi^2 = 135.88$, $g.l. = 9$, $p < 0.0001$; septiembre, χ^2

= 78.95, *g.l.* = 9, $p < 0.0001$; octubre, $\chi^2 = 51.21$, *g.l.* = 9, $p < 0.0001$; noviembre, $\chi^2 = 38.87$, *g.l.* = 9, $p < 0.0001$; enero, $\chi^2 = 19.71$, *g.l.* = 9, $p = 0.020$; marzo, $\chi^2 = 190.87$, *g.l.* = 9, $p < 0.0001$) (Figura 3.5).

Al comparar las estructuras poblacionales del segundo censo, hubo diferencias significativas entre la estructura del mes de mayo y la del mes de junio ($\chi^2 = 19.09$, *g.l.* = 4, $p = 0.0008$); entre la estructura de junio y julio ($\chi^2 = 79.58$, *g.l.* = 4, $p < 0.0001$); entre la estructura de julio y agosto ($\chi^2 = 24.79$, *g.l.* = 4, $p < 0.0001$); entre la estructura de noviembre y enero ($\chi^2 = 18.81$, *g.l.* = 4, $p = 0.0009$); entre la estructura de enero y marzo ($\chi^2 = 32.86$, *g.l.* = 4, $p = 0.0001$); y finalmente, entre la estructura de mayo y marzo ($\chi^2 = 175.47$, *g.l.* = 4, $p < 0.0001$), las cuales correspondieron a la estructura inicial y final del censo respectivamente (Figura 3.5).

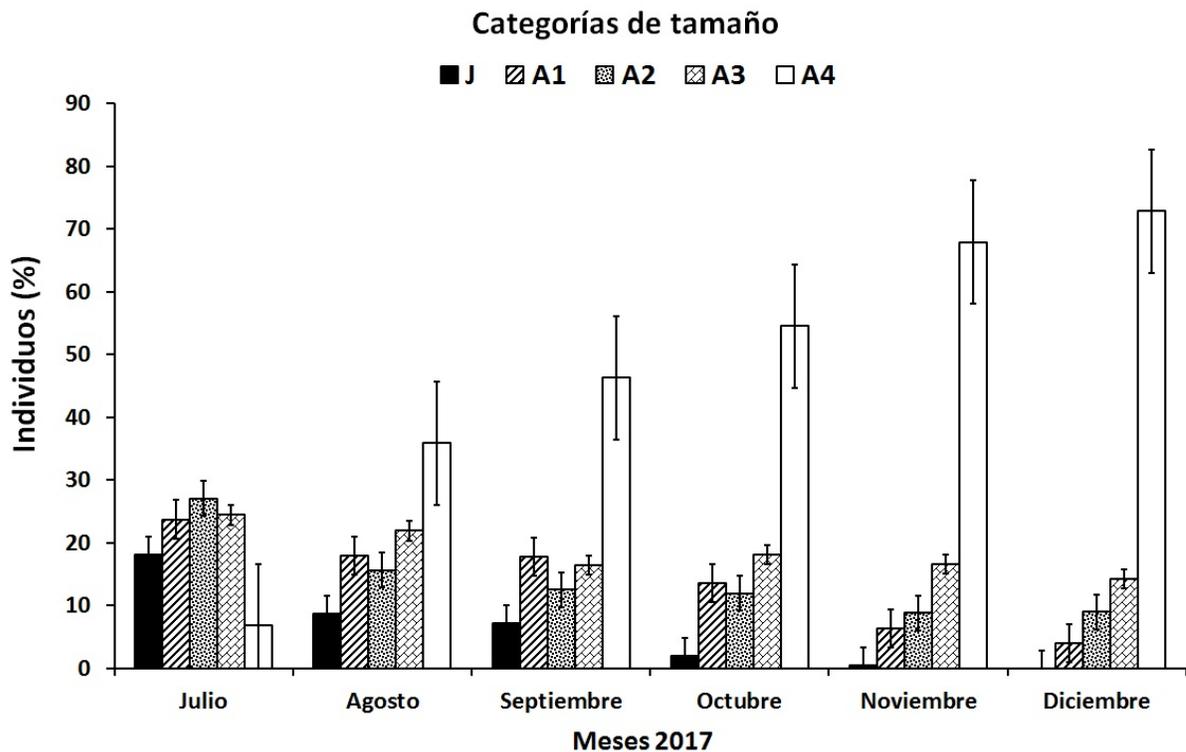


Figura 3.4: Estructura poblacional observada (%) para el primer censo poblacional (2017). J = Juveniles, A1 = Adultos 1, A2 = Adultos 2, A3 = Adultos 3, A4 = Adultos 4.

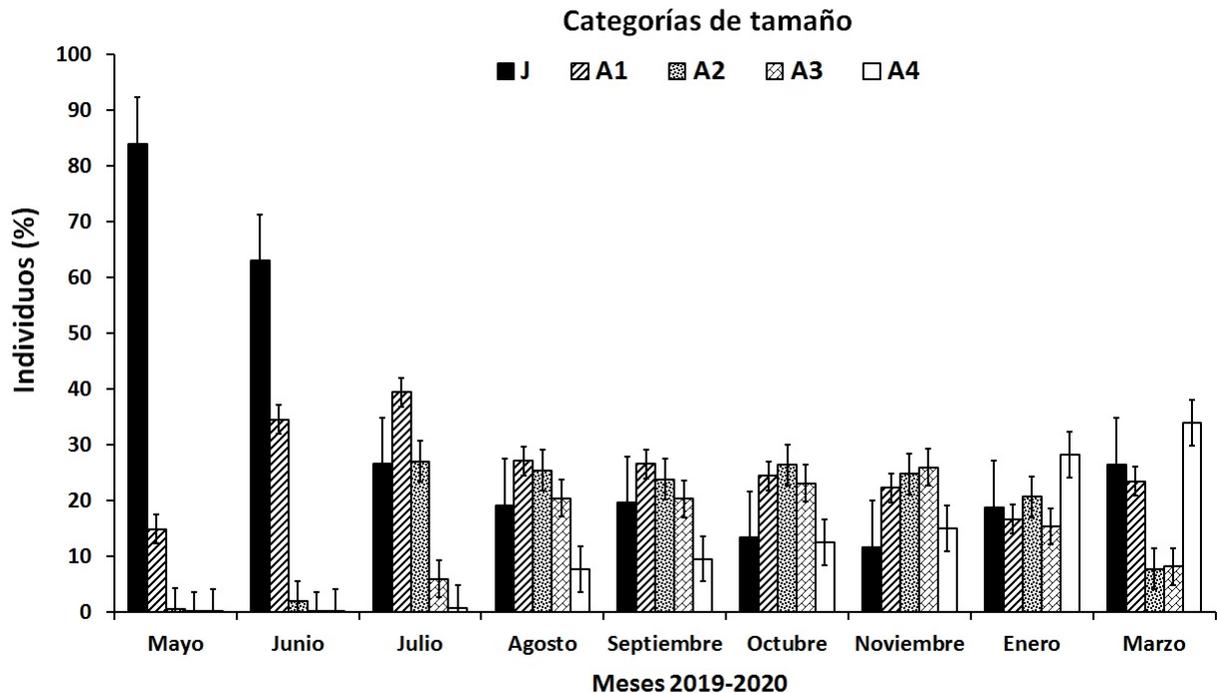


Figura 3.5: Estructura poblacional observada (%) para el segundo censo poblacional (2019-2020). J = Juveniles, A1 = Adultos 1, A2 = Adultos 2, A3 = Adultos 3, A4 = Adultos 4.

Para el primer censo (2017), la tasa finita de crecimiento poblacional (λ) obtenida para *Leonotis nepetifolia* en el periodo julio-agosto fue de 1.03 ± 0.11 , esto es, la población creció 3%, sin embargo, al tomar en cuenta el intervalo de confianza, la población podría haberse reducido en un 8%, o bien, crecido en un 14%. Para el periodo agosto-septiembre se obtuvo una λ de 1.02 ± 0.17 , lo que indicó un crecimiento poblacional del 2%, sin embargo, el intervalo de confianza muestra una reducción del 15%, o bien, un crecimiento del 19%. Para los periodos septiembre-octubre, octubre-noviembre y noviembre-diciembre, la población decreció entre 32% y 12%. La matriz promedio muestra una tasa finita de crecimiento poblacional mayor a la unidad, $\lambda = 1.61$, lo que indica que la población creció en un 61% (Cuadro 3.4). El ciclo de vida promedio para el primer censo poblacional (Julio-Diciembre, 2017) se encuentra en la figura 3.6.

Cuadro 3.4: Matrices de proyección poblacional mensuales y promedio para el primer censo poblacional (2017) de *Leonotis nepetifolia*. Matrices: A^1 (Julio-Agosto), A^2 (Agosto-Septiembre), A^3 (Septiembre-Octubre), A^4 (Octubre-Noviembre), A^5 (Noviembre-Diciembre). Categorías: Juveniles (J), Adultos 1 (A1), Adultos 2 (A2), Adultos 3 (A3), Adultos 4 (A4). Lambda (λ), estructura estable (w) y valor reproductivo por intervalo (v), número de individuos en cada categoría (n_x) y probabilidad de muerte en cada categoría (q_x). Las entradas de la diagonal principal están subrayadas.

Matriz A^1		Julio-Agosto 2017					$\lambda = 1.03 \pm 0.11$	
Etapas	Semillas	J	A1	A2	A3	A4	w	v
Semillas	<u>0.000</u>	0.000	0.087	0.074	0.000	0.065	0.0560	1
J	0.707	<u>0.268</u>	0.004	0.000	0.000	0.000	0.0522	1
A1	0.208	0.385	<u>0.379</u>	0.004	0.008	0.000	0.0491	2
A2	0.000	0.006	0.447	<u>0.157</u>	0.004	0.000	0.0255	2
A3	0.000	0.000	0.094	0.638	<u>0.066</u>	0.000	0.0216	2
A4	0.000	0.000	0.000	0.194	0.921	<u>1.000</u>	0.7955	2
n_x		179	235	268	242	67		
q_x		0.341	0.077	0.007	0.000	0.000		

Matriz A^2		Agosto-Septiembre 2017					$\lambda = 1.02 \pm 0.17$	
Etapas	Semillas	J	A1	A2	A3	A4	w	v
Semillas	<u>0.000</u>	0.000	0.000	12.188	1.447	89.228	0.9824	1
J	0.001	<u>0.482</u>	0.012	0.007	0.000	0.000	0.0012	431
A1	0.001	0.217	<u>0.696</u>	0.020	0.005	0.000	0.0030	1073
A2	0.000	0.000	0.164	<u>0.591</u>	0.005	0.003	0.0012	2025
A3	0.000	0.000	0.006	0.362	<u>0.464</u>	0.012	0.0011	2218
A4	0.000	0.000	0.000	0.013	0.512	<u>0.971</u>	0.0111	2383
n_x		83	171	149	209	342		
q_x		0.301	0.123	0.007	0.014	0.015		

Matriz A^3		Septiembre-October 2017 $\lambda = 0.73 \pm 0.05$						
Etapas	Semillas	J	A1	A2	A3	A4	w	v
Semillas	<u>0.000</u>	0.000	17.596	7.353	68.635	224.300	0.9967	0
J	0.000	<u>0.191</u>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.0000	1
A1	0.000	0.147	<u>0.467</u>	0.008	0.000	0.000	0.0000	4
A2	0.000	0.000	0.077	<u>0.555</u>	0.000	0.000	0.0000	12
A3	0.000	0.000	0.006	0.235	<u>0.564</u>	0.007	0.0001	9
A4	0.000	0.000	0.000	0.000	0.295	<u>0.717</u>	0.0032	5
n_x		68	169	119	156	441		
q_x		0.662	0.450	0.202	0.141	0.277		

Matriz A^4		October-Noviembre 2017 $\lambda = 0.78 \pm 0.05$						
Etapas	Semillas	J	A1	A2	A3	A4	w	v
Semillas	<u>0.000</u>	0.000	0.000	0.000	70.441	307.431	0.9974	0
J	0.000	<u>0.077</u>	0.011	0.000	0.000	0.000	0.0000	1
A1	0.000	0.154	<u>0.300</u>	0.013	0.000	0.000	0.0000	2
A2	0.000	0.077	0.122	<u>0.354</u>	0.017	0.000	0.0000	5
A3	0.000	0.000	0.033	0.278	<u>0.417</u>	0.011	0.0000	7
A4	0.000	0.000	0.000	0.025	0.375	<u>0.765</u>	0.0025	7
n_x		13	90	79	120	362		
q_x		0.692	0.533	0.329	0.192	0.224		

Matriz A^5		Noviembre-Diciembre 2017 $\lambda = 0.83 \pm 0.05$						
Etapas	Semillas	J	A1	A2	A3	A4	w	v
Semillas	<u>0.000</u>	0.000	0.000	0.000	300.111	1269.529	0.9993	0
J	0.000	<u>0.000</u>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.0000	0
A1	0.000	0.000	<u>0.433</u>	0.048	0.000	0.000	0.0000	1
A2	0.000	0.000	0.067	<u>0.643</u>	0.063	0.000	0.0000	6
A3	0.000	0.000	0.000	0.048	<u>0.532</u>	0.031	0.0001	22
A4	0.000	0.000	0.000	0.000	0.165	<u>0.812</u>	0.0006	38
n_x		2	30	42	79	324		
q_x		1.000	0.500	0.262	0.241	0.157		

Matriz promedio							λ promedio = 1.61	
Etapa	Semillas	J	A1	A2	A3	A4	w	v
Semillas	<u>0.000</u>	0.000	3.536	3.923	88.127	378.111	0.8554	1
J	0.141	<u>0.204</u>	0.005	0.001	0.000	0.000	0.0863	4
A1	0.042	0.181	<u>0.455</u>	0.019	0.003	0.000	0.0446	24
A2	0.000	0.017	0.175	<u>0.460</u>	0.018	0.001	0.0081	97
A3	0.000	0.000	0.028	0.312	<u>0.409</u>	0.012	0.0032	266
A4	0.000	0.000	0.000	0.047	0.454	<u>0.853</u>	0.0024	505
q_x		0.599	0.336	0.161	0.118	0.134		

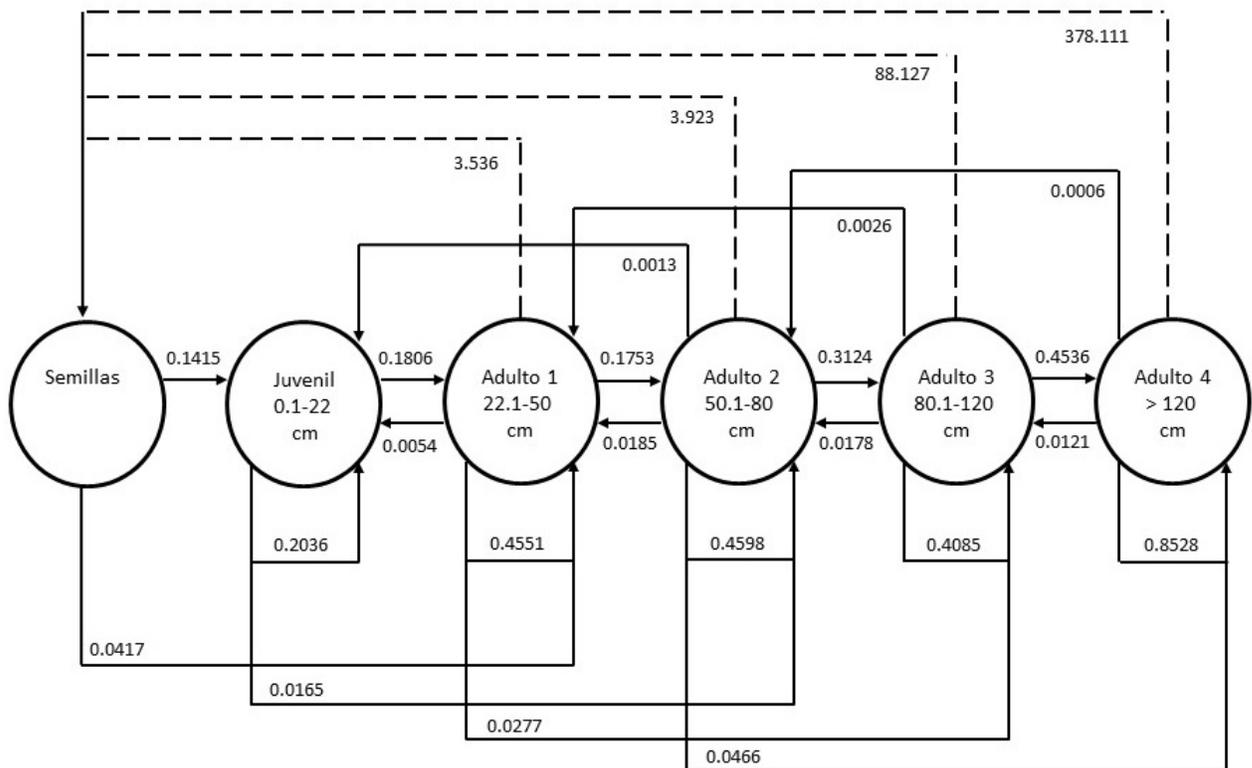


Figura 3.6: Ciclo de vida promedio para el primer censo poblacional (Julio-Diciembre, 2017) de *Leonotis nepetifolia*. Los círculos representan las categorías de tamaño. Las flechas hacia la derecha indican crecimiento, las flechas hacia la izquierda indican regresión. Las flechas discontinuas indican la contribución de semillas por categoría de tamaño (fecundidad). Las flechas que caen sobre el mismo círculo indican permanencia en la misma categoría. Los números representan la probabilidad de los procesos demográficos.

Para el segundo censo (mayo 2019-marzo 2020), la tasa finita de crecimiento poblacional (λ) para el periodo mayo-junio fue de 1.41 ± 0.21 , esto es, la población creció en un 41 %, sin embargo, al tomar en cuenta el intervalo de confianza, la población podría haberse incrementado en un 20 %, o bien, en un 62 %. Para el periodo junio-julio se obtuvo una λ de 1.73 ± 0.00 , esto es, la población creció en un 73 %. Para el periodo julio-agosto, la λ fue de 1.12 ± 0.24 , es decir, la población creció en un 12 %, aunque, el intervalo de confianza indica, que la población pudo haber disminuido en un 12 %, o bien, aumentado en 36 %. Para el periodo agosto-septiembre la λ fue de 1.00 ± 0.07 , es decir, la población se mantuvo estable, sin embargo, pudo haber disminuido o aumentado en un 7 %. Para los periodos septiembre-octubre, octubre-noviembre y noviembre-enero, la población decreció entre 48 % y 2 %. Finalmente, para el periodo enero-marzo, se obtuvo una λ de 1.07, esto es, la población creció en un 7 %, sin embargo, pudo haber disminuido 22 %, o bien, un aumentado en 36 %. La matriz promedio muestra una tasa finita de crecimiento poblacional mayor a la unidad, $\lambda = 1.28$, lo que indica que la población creció en un 28 % (Cuadro 3.5). El Ciclo de vida promedio para el segundo censo poblacional (Mayo 2019-Marzo 2020) se encuentra en la figura 3.7.

Cuadro 3.5: Matrices de proyección poblacional mensuales y promedio para el segundo censo poblacional (2019-2020) de *Leonotis nepetifolia*. Matrices: B^1 (Mayo-Junio), B^2 (Junio-Julio), B^3 (Julio-Agosto), B^4 (Agosto-Septiembre), B^5 (Septiembre-Octubre), B^6 (Octubre-Noviembre), B^7 (Noviembre-Enero), B^8 (Enero-Marzo). Categorías: Juveniles (J), Adultos 1 (A1), Adultos 2 (A2), Adultos 3 (A3), Adultos 4 (A4). Lambda (λ), estructura estable (w) y valor reproductivo por intervalo (v), número de individuos en cada categoría (n_x) y probabilidad de muerte en cada categoría (q_x). Las entradas de la diagonal principal están subrayadas.

Matriz B^1		Mayo-Junio 2019					$\lambda = 1.41 \pm 0.21$	
Etapa	Semillas	J	A1	A2	A3	A4	w	v
Semillas	<u>0.000</u>	0.000	0.000	8.222	146.150	403.300	0.7899	1
J	0.114	<u>0.646</u>	0.063	0.000	0.000	0.000	0.1230	12
A1	0.002	0.310	<u>0.834</u>	0.000	0.000	0.000	0.0693	28
A2	0.000	0.002	0.103	<u>0.875</u>	0.000	0.000	0.0137	151
A3	0.000	0.000	0.000	0.125	<u>0.750</u>	0.000	0.0026	587
A4	0.000	0.000	0.000	0.000	0.250	<u>1.000</u>	0.0016	975
n_x		986	175	8	4	1		
q_x		0.042	0.000	0.000	0.000	0.000		

Matriz B^2		Junio-Julio 2019					$\lambda = 1.73 \pm 0.00$	
Etapa	Semillas	J	A1	A2	A3	A4	w	v
Semillas	<u>0.000</u>	0.000	0.000	0.000	0.000	82.325	0.8410	1
J	0.137	<u>0.282</u>	0.002	0.000	0.000	0.000	0.0797	11
A1	0.008	0.518	<u>0.243</u>	0.000	0.000	0.000	0.0324	22
A2	0.000	0.127	0.594	<u>0.000</u>	0.250	0.000	0.0186	41
A3	0.000	0.000	0.140	0.741	<u>0.000</u>	0.000	0.0106	55
A4	0.000	0.000	0.000	0.259	0.750	<u>1.000</u>	0.0176	113
n_x		832	456	27	4	2		
q_x		0.072	0.020	0.000	0.000	0.000		

Matriz B^3		Julio-Agosto 2019					$\lambda = 1.12 \pm 0.24$	
Etapa	Semillas	J	A1	A2	A3	A4	w	v
Semillas	<u>0.000</u>	0.000	0.000	0.000	0.000	12.147	0.7852	1
J	0.047	<u>0.523</u>	0.015	0.003	0.000	0.000	0.0636	18
A1	0.008	0.310	<u>0.427</u>	0.034	0.012	0.000	0.0388	33
A2	0.000	0.013	0.435	<u>0.275</u>	0.024	0.000	0.0215	44
A3	0.000	0.000	0.071	0.574	<u>0.310</u>	0.000	0.0187	51
A4	0.000	0.000	0.000	0.106	0.655	<u>0.917</u>	0.0722	60
n_x		371	550	378	84	12		
q_x		0.154	0.053	0.008	0.000	0.083		

Matriz B^4		Agosto-Septiembre 2019					$\lambda = 1.00 \pm 0.07$	
Etapa	Semillas	J	A1	A2	A3	A4	w	v
Semillas	<u>0.000</u>	0.000	0.000	0.000	0.976	165.955	0.9759	1
J	0.001	<u>0.777</u>	0.070	0.020	0.000	0.000	0.0071	315
A1	0.001	0.049	<u>0.807</u>	0.071	0.021	0.000	0.0056	1232
A2	0.000	0.004	0.056	<u>0.806</u>	0.057	0.000	0.0026	2758
A3	0.000	0.000	0.013	0.094	<u>0.819</u>	0.038	0.0029	4760
A4	0.000	0.000	0.000	0.000	0.099	<u>0.953</u>	0.0059	6944
n_x		264	374	350	282	106		
q_x		0.170	0.053	0.009	0.004	0.009		

Matriz B^5		Septiembre-Octubre 2019 $\lambda = 0.93 \pm 0.05$						
Etapas	Semillas	J	A1	A2	A3	A4	w	v
Semillas	<u>0.000</u>	0.000	0.000	2.502	3.685	284.320	0.9934	1
J	0.000	<u>0.420</u>	0.067	0.003	0.000	0.000	0.0004	1255
A1	0.000	0.064	<u>0.577</u>	0.097	0.007	0.000	0.0006	7078
A2	0.000	0.008	0.090	<u>0.719</u>	0.055	0.016	0.0009	24922
A3	0.000	0.000	0.003	0.063	<u>0.806</u>	0.039	0.0014	74825
A4	0.000	0.000	0.000	0.000	0.062	<u>0.907</u>	0.0032	131300
n_x		264	357	320	273	129		
q_x		0.508	0.263	0.119	0.070	0.039		

Matriz B^6		Octubre-Noviembre 2019 $\lambda = 0.86 \pm 0.06$						
Etapas	Semillas	J	A1	A2	A3	A4	w	v
Semillas	<u>0.000</u>	0.000	0.000	5.950	7.702	283.921	0.99351	1
J	1.62E-04	<u>0.559</u>	0.027	0.004	0.000	0.000	0.00058	2431
A1	2.69E-05	0.042	<u>0.604</u>	0.050	0.004	0.000	0.00035	17245
A2	0.000	0.000	0.031	<u>0.630</u>	0.057	0.000	0.00057	139782
A3	0.000	0.000	0.000	0.039	<u>0.772</u>	0.052	0.00207	788822
A4	0.000	0.000	0.000	0.000	0.041	<u>0.828</u>	0.00293	1445915
n_x		143	260	281	246	134		
q_x		0.399	0.338	0.278	0.126	0.119		

Matriz B^7		Noviembre 2019-Enero 2020 $\lambda = 0.70 \pm 0.18$						
Etapas	Semillas	J	A1	A2	A3	A4	w	v
Semillas	<u>0.000</u>	0.000	0.000	0.000	6.094	86.784	0.9588	1
J	0.004	<u>0.415</u>	0.017	0.000	0.000	0.000	0.0153	153
A1	0.000	0.170	<u>0.385</u>	0.025	0.000	0.000	0.0089	261
A2	0.000	0.000	0.268	<u>0.327</u>	0.005	0.000	0.0063	301
A3	0.000	0.000	0.000	0.246	<u>0.168</u>	0.008	0.0030	387
A4	0.000	0.000	0.000	0.025	0.428	<u>0.512</u>	0.0076	468
n_x		94	179	199	208	121		
q_x		0.415	0.330	0.377	0.399	0.479		

Matriz B^8		Enero-Marzo 2020					$\lambda = 1.07 \pm 0.29$	
Etapa	Semillas	J	A1	A2	A3	A4	w	v
Semillas	<u>0.000</u>	0.000	0.000	3.265	2.193	598.969	0.9943	1
J	0.001	<u>0.192</u>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.0013	481
A1	0.001	0.471	<u>0.283</u>	0.000	0.000	0.000	0.0015	868
A2	0.000	0.010	0.391	<u>0.123</u>	0.000	0.000	0.0006	1217
A3	0.000	0.000	0.152	0.307	<u>0.059</u>	0.000	0.0004	1345
A4	0.000	0.000	0.000	0.395	0.729	<u>0.744</u>	0.0018	1855
n_x		104	92	114	85	156		
q_x		0.327	0.174	0.175	0.212	0.256		

Matriz promedio		λ promedio = 1.28						
Etapa	Semillas	J	A1	A2	A3	A4	w	v
Semillas	<u>0.000</u>	0.000	0.000	2.492	20.850	239.715	0.9231	1
J	0.038	<u>0.477</u>	0.033	0.004	0.000	0.000	0.0447	28
A1	0.002	0.242	<u>0.520</u>	0.035	0.006	0.000	0.0176	79
A2	0.000	0.020	0.246	<u>0.469</u>	0.056	0.002	0.0067	181
A3	0.000	0.000	0.047	0.274	<u>0.460</u>	0.017	0.0034	306
A4	0.000	0.000	0.000	0.098	0.377	<u>0.858</u>	0.0046	582
q_x		0.261	0.154	0.121	0.101	0.123		

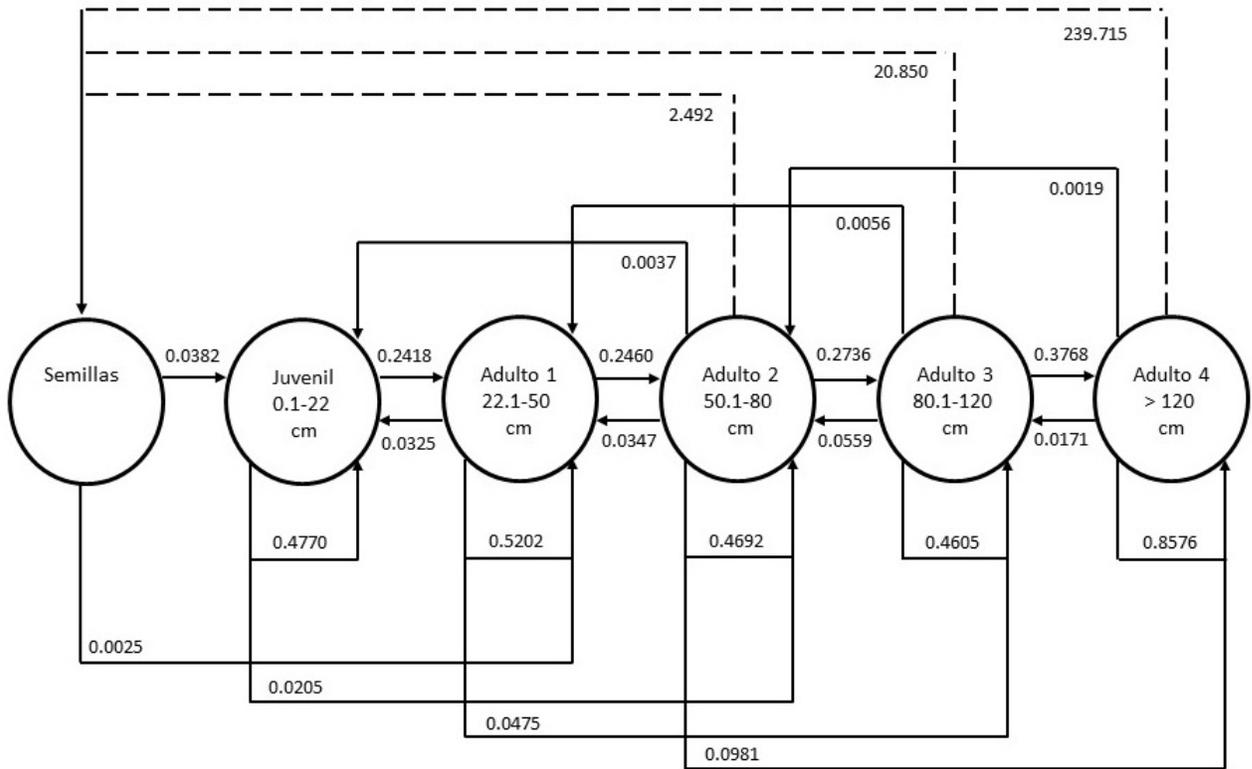


Figura 3.7: Ciclo de vida promedio para el segundo censo poblacional (Mayo 2019-Marzo 2020) de *Leonotis nepetifolia*. Los círculos representan las categorías de tamaño. Las flechas hacia la derecha indican crecimiento, las flechas hacia la izquierda indican regresión. Las flechas discontinuas indican la contribución promedio de semillas por categoría de tamaño (fecundidad). Las flechas que caen sobre el mismo círculo indican permanencia en la misma categoría. Los números representan la probabilidad de los procesos demográficos que se producen.

En las figuras 3.8 y 3.9, se comparan las estructuras observadas con las estructuras estables por intervalo (w), para los dos censos poblacionales 2017 y 2019-2020. Para el primer censo hubo diferencias significativas entre la estructura observada y la estructura esperada en todos los periodos (agosto $\chi^2 = 290.39$, $g.l. = 4$, $p < 0.0001$; septiembre $\chi^2 = 26.23$, $g.l. = 4$, $p < 0.0001$; octubre $\chi^2 = 68.08$, $g.l. = 1$, $p < 0.0001$; noviembre $\chi^2 = 16273.90$, $g.l. = 4$, $p < 0.0001$; diciembre $\chi^2 = 45.15$, $g.l. = 3$, $p < 0.0001$) (Figura 3.8).

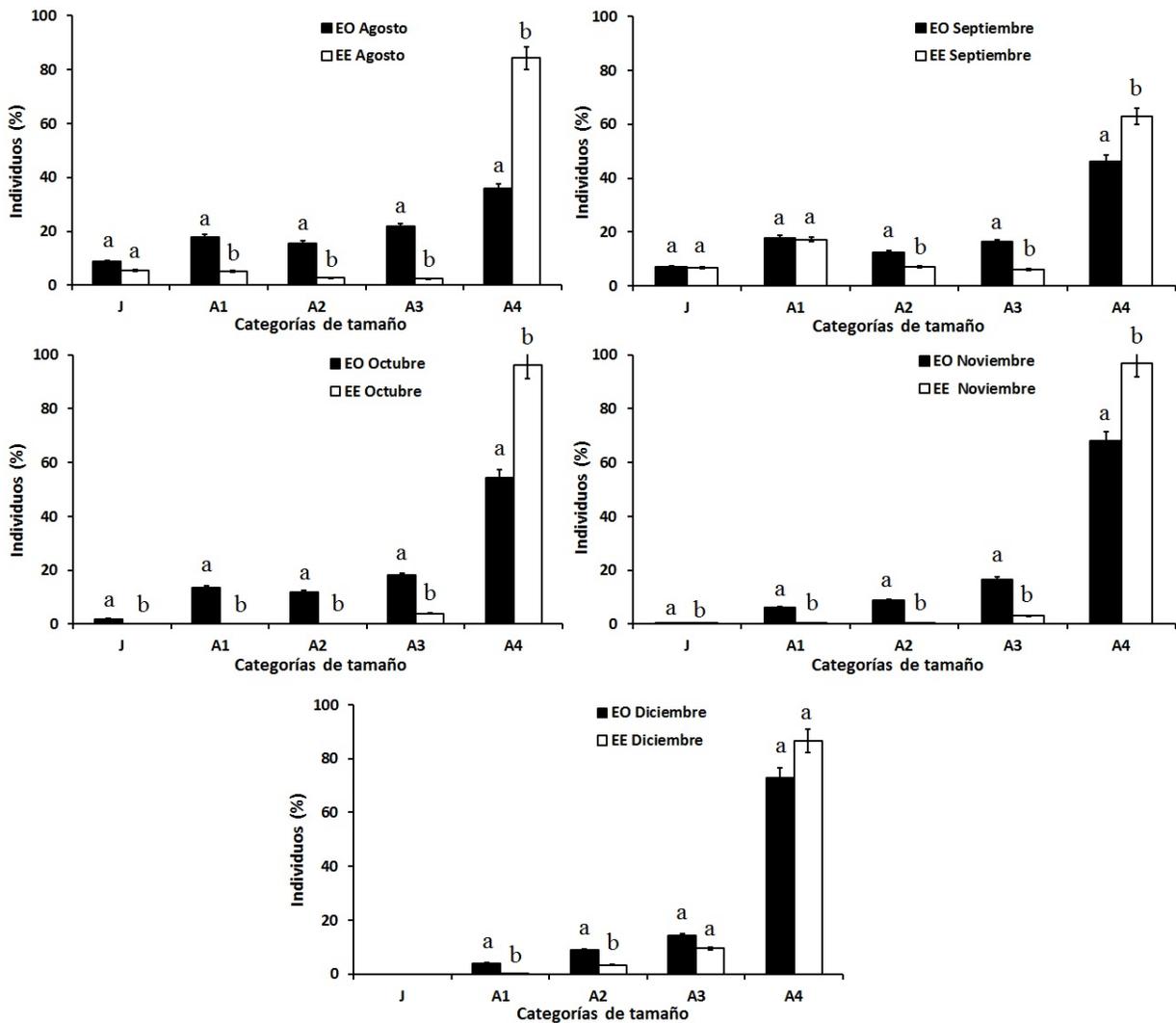


Figura 3.8: Estructura poblacional observada (EO) y estructura estable calculada (EE) para *L. nepetifolia* durante el censo 2017. Letras diferentes en cada categoría indican diferencias significativas $p < 0.05$.

Para el segundo censo, hubo diferencias significativas entre las estructura observada y la estructura esperada prácticamente para todos los periodos excepto para los periodos junio y marzo (junio $\chi^2 = 4.64$, $g.l. = 4$, $p = 0.33$; julio $\chi^2 = 58.53$, $g.l. = 4$, $p < 0.0001$; agosto $\chi^2 = 67.92$, $g.l. = 4$, $p < 0.0001$; septiembre $\chi^2 = 34.21$, $g.l. = 4$, $p < 0.0001$; octubre $\chi^2 = 71.56$, $g.l. = 4$, $p < 0.0001$; noviembre $\chi^2 = 106.25$, $g.l. = 4$, $p < 0.0001$; enero $\chi^2 = 26.19$, $g.l. = 4$, $p < 0.0001$; marzo $\chi^2 = 2.50$, $g.l. = 4$, $p = 0.64$) (Figura 3.9).

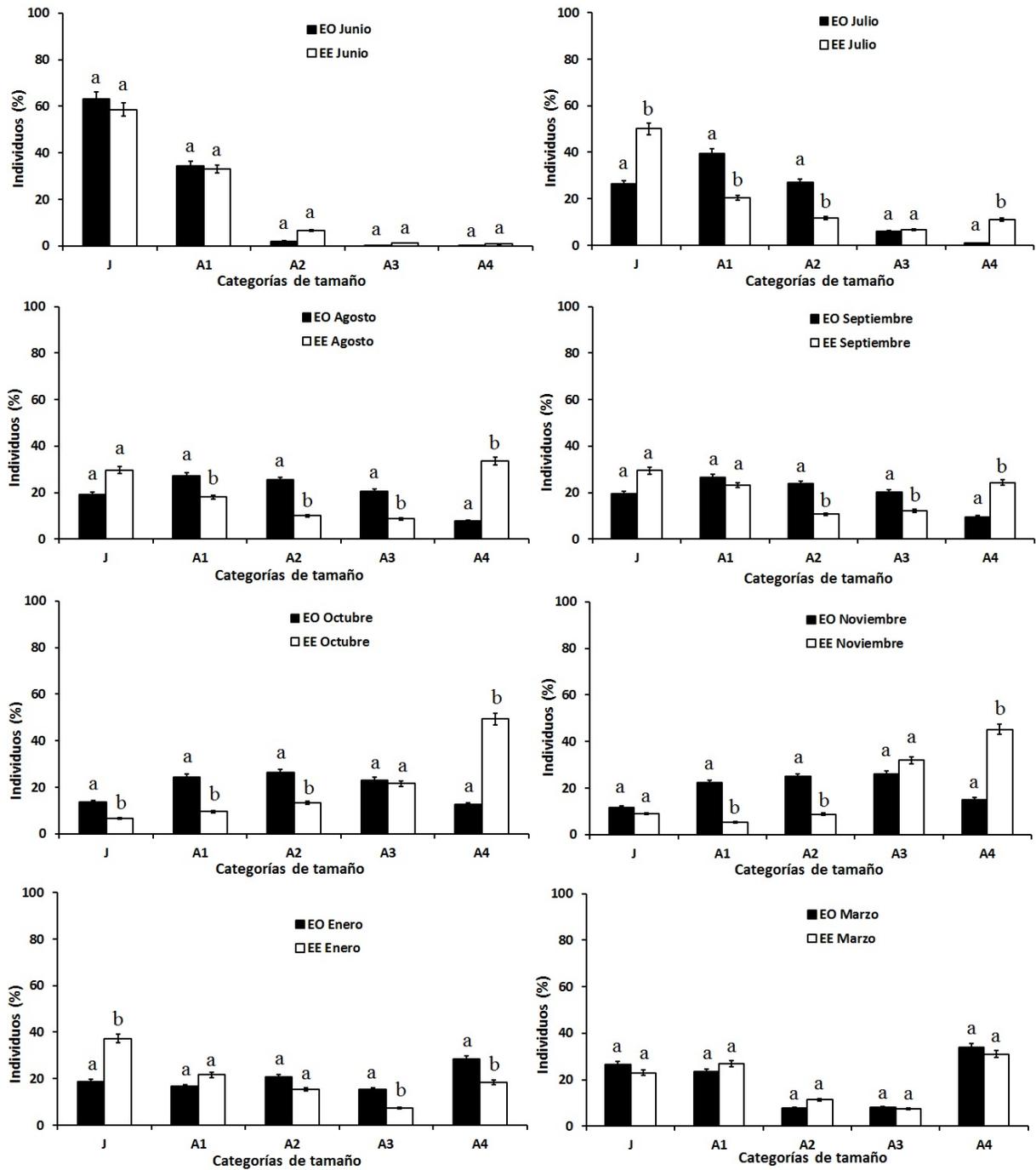


Figura 3.9: Estructura poblacional observada (EO) y estructura estable calculada (EE) para *L. ne-petifolia* durante el censo 2019-2020. Letras diferentes en cada categoría indican diferencias significativas $p < 0.05$.

Para los dos censos de estudio (2017 y 2019-2020), de manera general, se observa que los

valores reproductivos se incrementan hacia los últimos intervalos de tamaños, siendo la categoría Adultos 4 la más importante, es decir, es la categoría que más aporta a la fecundidad. Para el censo 2017, la mayor contribución al valor reproductivo ocurrió en el periodo agosto-septiembre, seguido del periodo noviembre-diciembre. Hubo diferencias significativas entre los valores reproductivos de cada periodo ($p < 0.05$) (Figura 3.10).

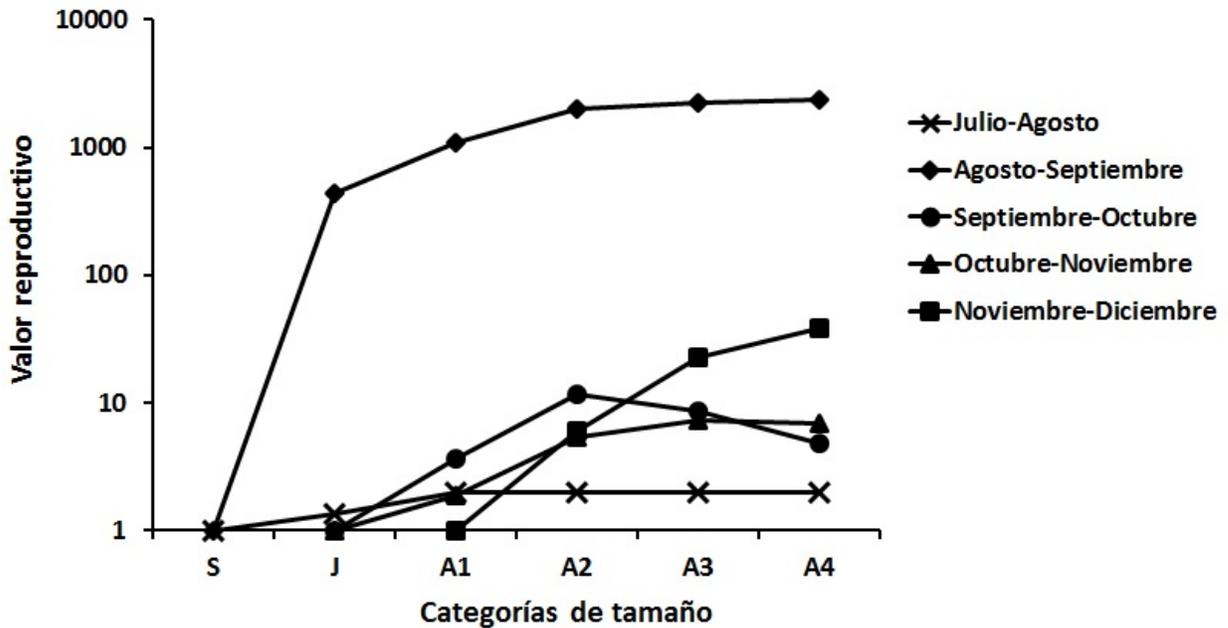


Figura 3.10: Valores reproductivos de *L. nepetifolia* por categoría de tamaño para el censo 2017.

Para el censo 2019-2020, la mayor contribución al valor reproductivo ocurrió en el periodo octubre-noviembre, seguido del periodo septiembre-octubre. Hubo diferencias significativas entre los valores reproductivos de cada periodo ($p < 0.05$)(Figura 3.11).

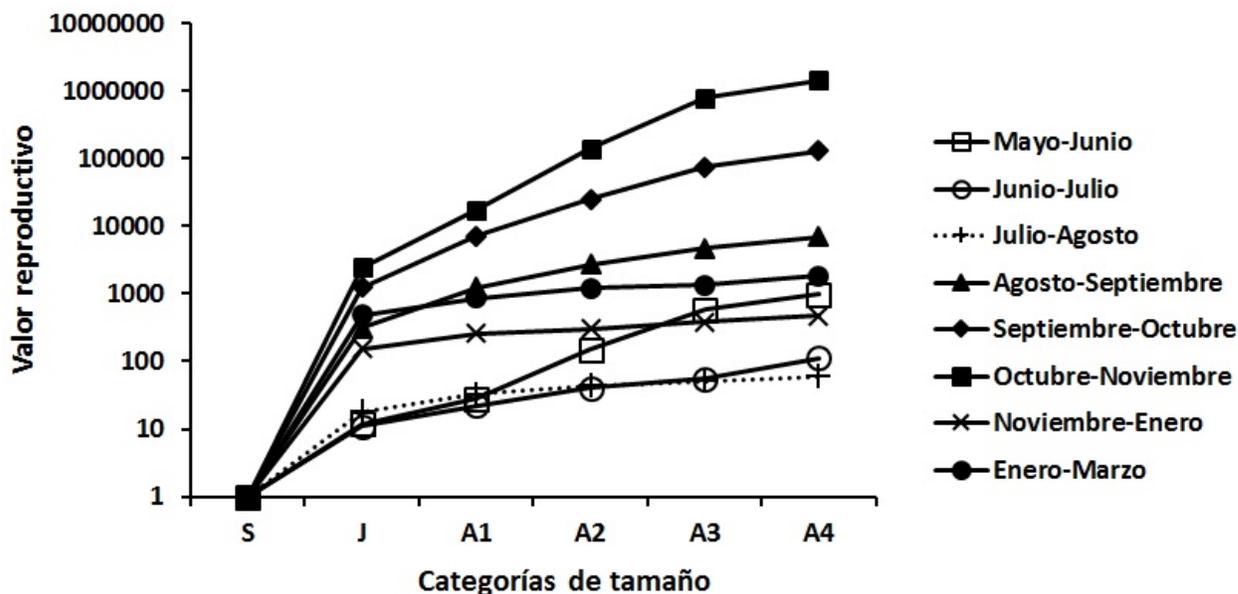


Figura 3.11: Valores reproductivos de *L. nepetifolia* por categoría de tamaño para el censo 2019-2020.

En las figuras 3.12 y 3.13 se presentan los porcentajes de mortalidad por categoría de tamaño para el censo 2017 y 2019-2020 respectivamente. En el primer censo se observa que los mayores porcentajes de mortalidad los presenta la categoría Juveniles, seguido de la categoría Adultos 1. La mortalidad de los Juveniles fue significativa en todos los periodos (julio-agosto, $\chi^2 = 3718.77$, $g.l. = 1$, $p < 0.0001$; agosto-septiembre, $\chi^2 = 5336.46$, $g.l. = 3$, $p < 0.0001$; septiembre-octubre, $\chi^2 = 208.49$, $g.l. = 3$, $p < 0.0001$, octubre-noviembre, $\chi^2 = 138.92$, $g.l. = 3$, $p < 0.0001$; noviembre-diciembre, $\chi^2 = 439.33$, $g.l. = 3$, $p < 0.0001$). La mortalidad de los Adultos 1 también fue significativa en todos los periodos (julio-agosto, $\chi^2 = 150.75$, $g.l. = 1$, $p < 0.0001$; agosto-septiembre, $\chi^2 = 789.27$, $g.l. = 2$, $p < 0.0001$; septiembre-octubre, $\chi^2 = 62.91$, $g.l. = 2$, $p < 0.0001$, octubre-noviembre, $\chi^2 = 59.09$, $g.l. = 2$, $p < 0.0001$; noviembre-diciembre, $\chi^2 = 57.51$, $g.l. = 2$, $p < 0.0001$). No hubo diferencias significativas en la mortalidad entre las categorías Adultos 2, Adultos 3 y Adultos 4 en cada periodo, excepto en el periodo octubre-noviembre entre las categorías Adultos 2 y Adultos 3 ($\chi^2 = 5.00$, $g.l. = 1$, $p = 0.025$) (Figura 3.12).

Hubo diferencias significativas en la mortalidad entre periodos ($p < 0.0001$), excepto entre los periodos septiembre-octubre y octubre-noviembre ($\chi^2 = 3.99$, $g.l. = 4$, $p = 0.41$; y entre octubre-noviembre y noviembre-diciembre ($\chi^2 = 7.53$, $g.l. = 4$, $p = 0.11$) (Figura 3.12).

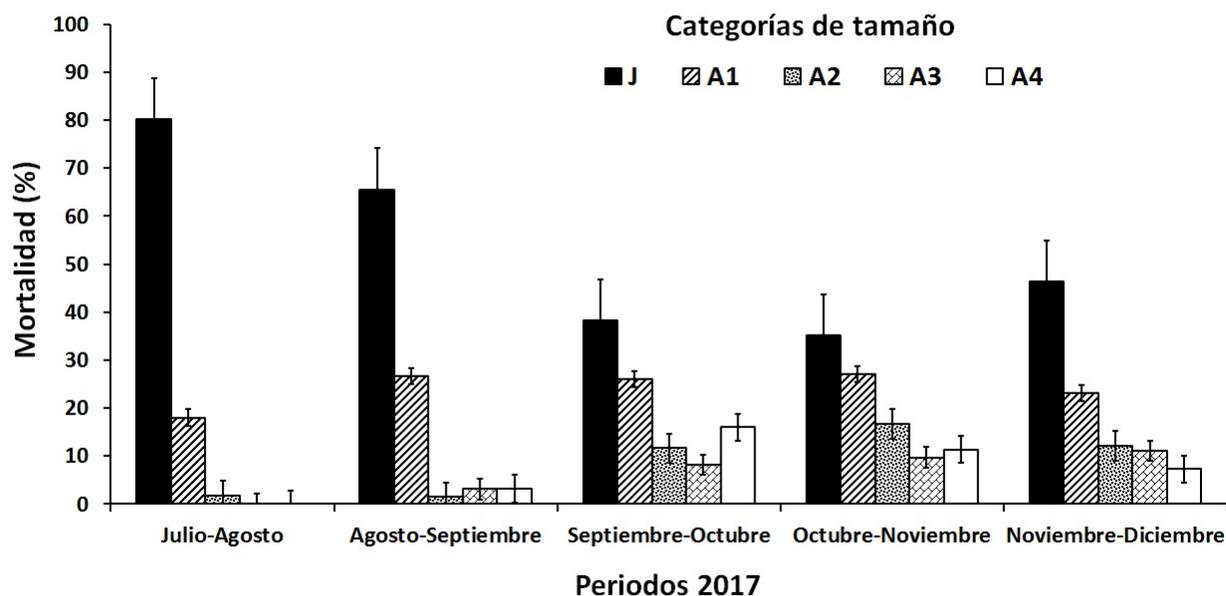


Figura 3.12: Porcentaje de mortalidad para *L. nepetifolia* durante el censo 2017.

En el segundo censo, se observa que la categoría Juveniles tuvo el mayor porcentaje de mortalidad, excepto en el periodo noviembre-enero, donde lo tuvo la categoría Adultos 4. La mortalidad de los Juveniles fue significativa en todos los periodos (mayo-junio, $\chi^2 = 3718.77$, $g.l. = 1$, $p < 0.0001$; junio-julio, $\chi^2 = 5336.46$, $g.l. = 3$, $p < 0.0001$; agosto-septiembre, $\chi^2 = 208.49$, $g.l. = 3$, $p < 0.0001$, septiembre-octubre, $\chi^2 = 138.92$, $g.l. = 3$, $p < 0.0001$; octubre-noviembre, $\chi^2 = 439.33$, $g.l. = 3$, $p < 0.0001$; enero-marzo, $\chi^2 = 439.33$, $g.l. = 3$, $p < 0.0001$). La mortalidad de los Adultos 1 también fue significativa en todos los periodos (julio-agosto, $\chi^2 = 150.75$, $g.l. = 1$, $p < 0.0001$; agosto-septiembre, $\chi^2 = 789.27$, $g.l. = 2$, $p < 0.0001$; septiembre-octubre, $\chi^2 = 62.91$, $g.l. = 2$, $p < 0.0001$, octubre-noviembre, $\chi^2 = 59.09$, $g.l. = 2$, $p < 0.0001$; noviembre-diciembre, $\chi^2 = 57.51$, $g.l. = 2$, $p < 0.0001$). No hubo diferencias significativas en la mortalidad entre las categorías Adultos 2, Adultos 3 y Adultos 4 en cada periodo, excepto en el periodo octubre-noviembre entre las categorías Adultos 2 y Adultos 3 ($\chi^2 = 5.00$, $g.l. = 1$, $p = 0.025$) (Figura 3.13).

Hubo diferencias significativas en la mortalidad entre periodos ($p < 0.0001$), excepto entre los periodos septiembre-octubre y octubre-noviembre ($\chi^2 = 3.99$, $g.l. = 4$, $p = 0.41$; y entre octubre-noviembre y noviembre-diciembre ($\chi^2 = 7.53$, $g.l. = 4$, $p = 0.11$) (Figura 3.13).

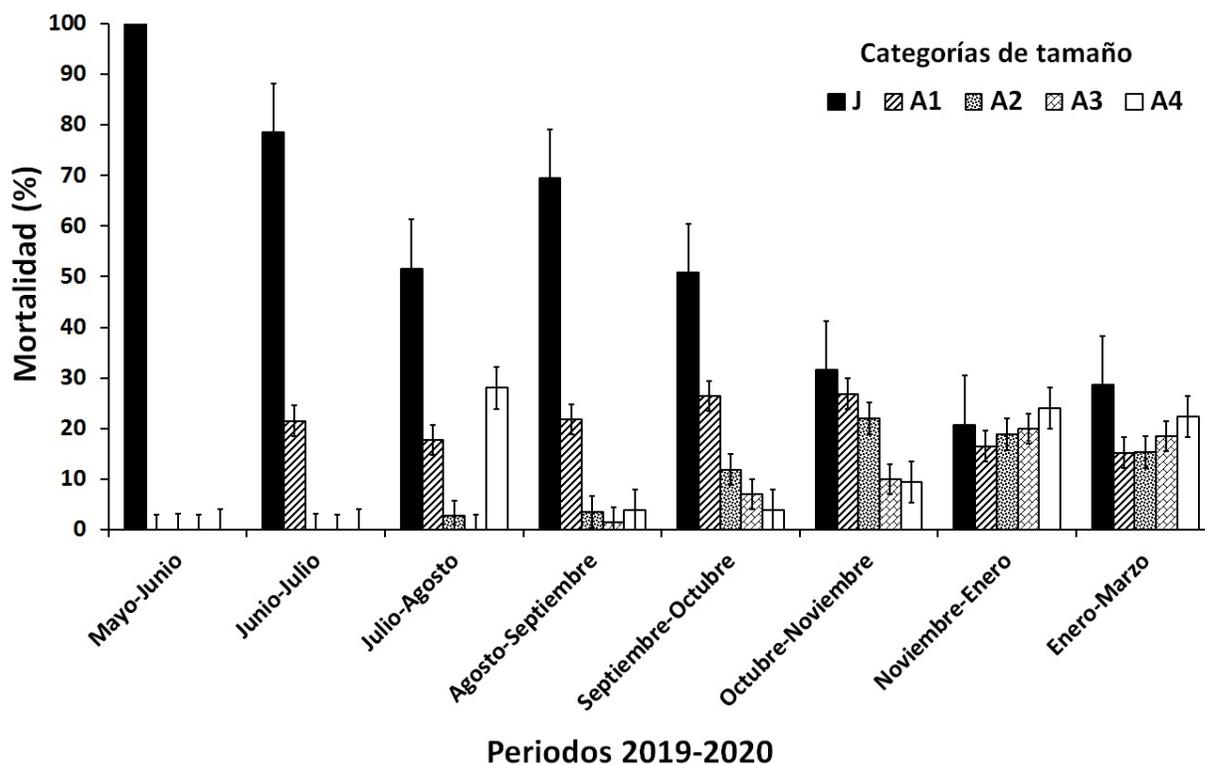


Figura 3.13: Porcentaje de mortalidad para *L. nepetifolia* durante el censo 2019-2020.

En los Cuadros 3.6 y 3.7 se presentan las matrices de elasticidad de *L. nepetifolia* para los dos censos, 2017 y 2019-2020, respectivamente. Para el primer censo, en todos los períodos se observa que el proceso demográfico más importante fue la supervivencia y que los individuos pertenecientes a la categoría Adultos 4 son los que mayormente contribuyeron a este proceso. Esto indica que las alteraciones realizadas a la supervivencia de estos individuos pueden modificar la tasa finita de crecimiento poblacional, especialmente en los periodos julio-agosto y agosto-septiembre que es en dónde se observaron tasas que podrían indicar un crecimiento poblacional (Cuadro 3.6). Hubo diferencias significativas entre las elasticidades de los períodos julio-agosto y octubre-noviembre ($\chi^2 = 851018.6$, $g.l. = 4$, $p < 0.0001$), julio-agosto y noviembre-diciembre ($\chi^2 = 1837.7$, $g.l. = 3$, $p < 0.0001$), agosto-septiembre y septiembre-octubre ($\chi^2 = 4.22$, $g.l. = 1$, $p = 0.040$), agosto-septiembre y octubre-noviembre ($\chi^2 = 361329.5$, $g.l. = 4$, $p < 0.0001$), agosto-septiembre y noviembre-diciembre ($\chi^2 = 7169.3$, $g.l. = 3$, $p < 0.0001$) (Figura 3.14). En cuanto a los procesos demográficos, hubo diferencias significativas entre los períodos julio-agosto y septiembre-octubre ($\chi^2 = 67.96$, $g.l. = 2$, $p < 0.0001$), julio-agosto y octubre-noviembre ($\chi^2 = 69.65$, $g.l. = 2$, $p < 0.0001$), julio-agosto y noviembre-diciembre ($\chi^2 = 44.65$, $g.l. = 2$, $p < 0.0001$), agosto-septiembre

y septiembre-octubre ($\chi^2 = 81.17$, $g.l. = 2$, $p < 0.0001$), agosto-septiembre y octubre-noviembre ($\chi^2 = 83.21$, $g.l. = 2$, $p < 0.0001$), agosto-septiembre y noviembre-enero ($\chi^2 = 53.09$, $g.l. = 2$, $p < 0.0001$) (Figura 3.15).

La matriz de elasticidad promedio indica que el proceso demográfico más importante, durante el primer censo, es el crecimiento (55.25%), seguido de la supervivencia (27.87%) y que los individuos pertenecientes a las categorías Adultos 4 (0.2358) y Adultos 1 (0.2099) son los que mayormente contribuyen con estos procesos (Cuadro 3.6). La elasticidad promedio difirió con la elasticidad de todos los periodos ($p < 0.0001$ para todos los casos) (Figura 3.14). De igual forma, los procesos demográficos promedio difirieron significativamente con los procesos demográficos de todos los períodos ($p < 0.0001$ para todos los casos) (Figura 3.15).

Cuadro 3.6: Matrices de elasticidad para el primer censo poblacional (2017) de *Leonotis nepetifolia*. Matrices: EA^1 (Julio-Agosto), EA^2 (Agosto-Septiembre), EA^3 (Septiembre-Octubre), EA^4 (Octubre-Noviembre), EA^5 (Noviembre-Diciembre). Categorías: Juveniles (J), Adultos 1 (A1), Adultos 2 (A2), Adultos 3 (A3), Adultos 4 (A4). Los valores de cada una de las entradas de las matrices de elasticidad están expresados en proporción y la suma de ellos, para cada matriz, es igual a 1. La suma de los valores de la diagonal principal indican el valor relativo de la permanencia de los individuos en su misma categoría, la suma de los valores de la primera fila indican la importancia relativa de la fecundidad, la suma de los valores que se encuentran por debajo de la diagonal principal muestran el valor relativo del crecimiento y la suma de los valores que se encuentran por arriba de la diagonal principal nos muestra el valor relativo de las regresiones de los individuos a categorías anteriores. Las entradas de la diagonal principal están subrayadas. Se resaltan con negrita los valores más altos. PD = Procesos demográficos. Los valores por PD están expresados en porcentaje.

Matriz de elasticidad EA^1		Julio-Agosto 2017							
Etapas	Semillas	J	A1	A2	A3	A4	PD	Elasticidad (%)	
Semillas	<u>0.0000</u>	0.0000	0.0021	0.0010	0.0000	0.0258	Supervivencia	85.44	
J	0.0184	<u>0.0065</u>	0.0001	0.0000	0.0000	0.0000	Fecundidad	2.89	
A1	0.0105	0.0182	<u>0.0168</u>	0.0001	0.0002	0.0000	Crecimiento	11.63	
A2	0.0000	0.0003	0.0221	<u>0.0040</u>	0.0001	0.0000	Regresión	0.04	
A3	0.0000	0.0000	0.0046	0.0163	<u>0.0014</u>	0.0000			
A4	0.0000	0.0000	0.0000	0.0051	0.207	<u>0.8256</u>			
Total	0.0289	0.0250	0.0458	0.0265	0.0224	0.8515	Total	100	

Matriz de elasticidad EA^2		Agosto-Septiembre 2017						
Etapa	Semillas	J	A1	A2	A3	A4	PD	Elasticidad (%)
Semillas	<u>0.0000</u>	0.0000	0.0000	0.0004	0.0000	0.0269	Supervivencia	83.48
J	0.0070	<u>0.0067</u>	0.0004	0.0001	0.0000	0.0000	Fecundidad	2.73
A1	0.0203	0.0075	<u>0.0613</u>	0.0007	0.0001	0.0000	Crecimiento	12.66
A2	0.0000	0.0000	0.0272	<u>0.0401</u>	0.0003	0.0018	Regresión	1.13
A3	0.0000	0.0000	0.0011	0.0270	<u>0.0299</u>	0.0078		
A4	0.0000	0.0000	0.0000	0.0011	0.0354	<u>0.6967</u>		
Total	0.0273	0.0143	0.0901	0.0694	0.0657	0.7332	Total	100

Matriz de elasticidad EA^3		Septiembre-October 2017						
Etapa	Semillas	J	A1	A2	A3	A4	PD	Elasticidad (%)
Semillas	<u>0.0000</u>	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	Supervivencia	96.89
J	0.0000	<u>0.0000</u>	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	Fecundidad	0.00
A1	0.0000	0.0000	<u>0.0000</u>	0.0000	0.0000	0.0000	Crecimiento	1.56
A2	0.0000	0.0000	0.0000	<u>0.0000</u>	0.0000	0.0000	Regresión	1.56
A3	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	<u>0.0533</u>	0.0156		
A4	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0156	<u>0.9155</u>		
Total	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0689	0.9311	Total	100

Matriz de elasticidad EA^4		October-Noviembre 2017						
Etapa	Semillas	J	A1	A2	A3	A4	PD	Elasticidad (%)
Semillas	<u>0.0000</u>	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	Supervivencia	96.94
J	0.0000	<u>0.0000</u>	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	Fecundidad	0.00
A1	0.0000	0.0000	<u>0.0000</u>	0.0000	0.0000	0.0000	Crecimiento	1.53
A2	0.0000	0.0000	0.0000	<u>0.0004</u>	0.0005	0.0000	Regresión	1.53
A3	0.0000	0.0000	0.0000	0.0005	<u>0.0176</u>	0.0148		
A4	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0147	<u>0.9514</u>		
Total	0.0000	0.0000	0.0000	0.0009	0.0329	0.9662	Total	100

Matriz de elasticidad EA^5		Noviembre-Diciembre 2017						
Etapa	Semillas	J	A1	A2	A3	A4	PD	Elasticidad (%)
Semillas	<u>0.0000</u>	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	Supervivencia	95.68
J	0.0000	<u>0.0000</u>	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	Fecundidad	0.00
A1	0.0000	0.0000	<u>0.0001</u>	0.0001	0.0000	0.0000	Crecimiento	2.16
A2	0.0000	0.0000	0.0001	<u>0.0044</u>	0.0012	0.0000	Regresión	2.16
A3	0.0000	0.0000	0.0000	0.0012	<u>0.0384</u>	0.0203		
A4	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0203	<u>0.9139</u>		
Total	0.0000	0.0000	0.0001	0.0056	0.0600	0.9343	Total	100

Matriz de elasticidad promedio EAP		2017							
Etapa	Semillas	J	A1	A2	A3	A4	PD	Elasticidad (%)	
Semillas	<u>0.0000</u>	0.0000	0.0191	0.0038	0.0338	0.1099	Supervivencia	27.87	
J	0.0622	<u>0.0090</u>	0.0001	0.0000	0.0000	0.0000	Fecundidad	16.66	
A1	0.1044	0.0456	<u>0.0594</u>	0.0004	0.0000	0.0000	Crecimiento	55.25	
A2	0.0000	0.0167	0.0915	<u>0.0436</u>	0.0007	0.0000	Regresión	0.22	
A3	0.0000	0.0000	0.0398	0.0814	<u>0.0416</u>	0.0009			
A4	0.0000	0.0000	0.0000	0.0231	0.0878	<u>0.1251</u>			
Total	0.1666	0.0713	0.2099	0.1524	0.1638	0.2359	Total	100	

Para el segundo censo, en los periodos mayo-junio, junio-julio, julio-agosto, agosto-septiembre y enero-marzo, que son aquellos en donde se presentan tasas que pueden indicar un crecimiento poblacional, los procesos demográficos más importantes, en general, son la supervivencia y el crecimiento y, principalmente, los individuos pertenecientes a las categorías de Adultos, son los que mayormente contribuyen con estos procesos. Para mayo-junio, los procesos demográficos más importantes son la supervivencia (53.50%) y el crecimiento (37.61%), principalmente por parte de los individuos pertenecientes a las categorías Adultos 2 (0.2231) y Adultos 1 (0.2099). Para el periodo junio-julio, los procesos más importantes fueron el crecimiento (60.10%) y la supervivencia (24.28%) principalmente por parte de los individuos correspondientes a las categorías Adultos 4 (0.3454) y Juveniles (0.1562). Para julio-agosto, los procesos más importantes fueron la supervivencia (53.88%) y el crecimiento (37.24%) principalmente por parte de los individuos de las categorías Adultos 4 (0.4608) y Adultos 1 (0.1351). Para agosto-septiembre, el proceso más importante fue la supervivencia (87.77%) principalmente por parte de los individuos de las categorías Adultos 4 (0.5662) y Adultos 3 (0.1945). Para enero-marzo, el proceso demográfico más importante fue el crecimiento (49.12%) seguido de la supervivencia (37.80%) principalmente por parte de los individuos Adultos 4 (0.4308) y Adultos 1 (0.1754). Esto indica que las alteraciones realizadas en los procesos demográficos y en las categorías especificadas anteriormente, para cada periodo en particular, pueden reducir la tasa finita de crecimiento poblacional (Cuadro 3.7). Para los periodos septiembre-octubre, octubre-noviembre y noviembre-enero, en los cuales se presentan λ 's por debajo de la unidad, la dinámica poblacional está determinada por la supervivencia de los individuos pertenecientes a la categoría Adultos 4 (Cuadro 3.7) (Figuras 3.16 y 3.17).

Hubo diferencias significativas entre las elasticidades de, prácticamente, todos los periodos ($p < 0.05$) excepto entre junio-julio y julio-agosto ($\chi^2 = 9.71$, $g.l. = 5$, $p = 0.08$), junio-julio y noviembre-enero ($\chi^2 = 10.37$, $g.l. = 5$, $p = 0.07$), julio-agosto y enero-marzo ($\chi^2 = 5.53$, $g.l. = 5$, $p = 0.35$) (Figura 3.16). En cuanto a los procesos demográficos, hubo diferencias significativas en a mayoría de los períodos ($p < 0.05$) excepto entre mayo-junio y julio-agosto ($\chi^2 = 0.08$, $g.l. = 3$,

$p = 0.99$), mayo-junio y noviembre-enero ($\chi^2 = 0.57$, $g.l. = 3$, $p = 0.90$), julio-agosto y noviembre-enero ($\chi^2 = 0.38$, $g.l. = 3$, $p = 0.95$), septiembre-octubre y octubre-noviembre ($\chi^2 = 1.77$, $g.l. = 3$, $p = 0.62$) (Figura 3.17).

La matriz de elasticidad promedio indica que el proceso demográfico más importante, durante el segundo censo, fue el crecimiento (45.35%), seguido de la supervivencia (42.87%) y que los individuos pertenecientes a las categorías Adultos 4 (0.3135) y Adultos 1 (0.1636) son los que mayormente contribuyen con estos procesos (Cuadro 3.7). La elasticidad promedio difirió significativamente con los periodos mayo-junio ($\chi^2 = 14.97$, $g.l. = 5$, $p = 0.01$), agosto-septiembre ($\chi^2 = 46.71$, $g.l. = 5$, $p < 0.0001$), septiembre-octubre ($\chi^2 = 115.54$, $g.l. = 5$, $p < 0.0001$) y octubre-noviembre ($\chi^2 = 123.44$, $g.l. = 5$, $p < 0.0001$) (Figura 3.16). En cuanto a los procesos demográficos promedio, éstos difirieron significativamente con los procesos demográficos de junio-julio ($\chi^2 = 14.13$, $g.l. = 3$, $p = 0.003$), agosto-septiembre ($\chi^2 = 89.60$, $g.l. = 3$, $p < 0.0001$), septiembre-octubre ($\chi^2 = 112.62$, $g.l. = 3$, $p < 0.003$) y octubre-noviembre ($\chi^2 = 116.70$, $g.l. = 3$, $p < 0.0001$) (Figura 3.17).

Cuadro 3.7: Matrices de elasticidad para el segundo censo poblacional (2019-2020) de *Leontotis nepetifolia*. Matrices: EB^1 (Mayo-Junio), EB^2 (Junio-Julio), EB^3 (Julio-Agosto), EB^4 (Agosto-Septiembre), EB^5 (Septiembre-Octubre), EB^6 (Octubre-Noviembre), EB^7 (Noviembre-Enero), EB^8 (Enero-Marzo). Categorías: Juveniles (J), Adultos 1 (A1), Adultos 2 (A2), Adultos 3 (A3), Adultos 4 (A4). Los valores de cada una de las entradas de las matrices de elasticidad están expresados en proporción y la suma de ellos, para cada matriz, es igual a 1. La suma de los valores de la diagonal principal indican el valor relativo de la permanencia de los individuos en su misma categoría, la suma de los valores de la primera fila indican la importancia relativa de la fecundidad, la suma de los valores que se encuentran por debajo de la diagonal principal muestran el valor relativo del crecimiento y la suma de los valores que se encuentran por arriba de la diagonal principal nos muestra el valor relativo de las regresiones de los individuos a categorías anteriores. Las entradas de la diagonal principal están subrayadas. Se resaltan con negrita los valores más altos. PD = Procesos demográficos. Los valores por PD están expresados en porcentaje.

Matriz de elasticidad EB^1		Mayo-Junio 2019							
Etapa	Semillas	J	A1	A2	A3	A4	PD	Elasticidad (%)	
Semillas	<u>0.0000</u>	0.0000	0.0000	0.0086	0.0287	0.0478	Supervivencia	53.50	
J	0.0808	<u>0.0713</u>	0.0039	0.0000	0.0000	0.0000	Fecundidad	8.50	
A1	0.0042	0.0818	<u>0.1239</u>	0.0000	0.0000	0.0000	Crecimiento	37.61	
A2	0.0000	0.0029	0.0821	<u>0.1380</u>	0.0000	0.0000	Regresión	0.39	
A3	0.0000	0.0000	0.0000	0.0764	<u>0.0864</u>	0.0000			
A4	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0478	<u>0.1155</u>			
Total	0.0850	0.1560	0.2099	0.2231	0.1628	0.1632	Total	100	

Matriz de elasticidad EB^2		Junio-Julio 2019						
Etapa	Semillas	J	A1	A2	A3	A4	PD	Elasticidad (%)
Semillas	<u>0.0000</u>	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.1452	Supervivencia	24.28
J	0.1305	<u>0.0256</u>	0.0001	0.0000	0.0000	0.0000	Fecundidad	14.52
A1	0.0147	0.0892	<u>0.0171</u>	0.0000	0.0000	0.0000	Crecimiento	60.10
A2	0.0000	0.0414	0.0787	<u>0.0000</u>	0.0108	0.0000	Regresión	1.09
A3	0.0000	0.0000	0.0252	0.0761	<u>0.0000</u>	0.0000		
A4	0.0000	0.0000	0.0000	0.0548	0.0905	<u>0.2002</u>		
Total	0.1452	0.1562	0.1210	0.1309	0.1013	0.3454	Total	100

Matriz de elasticidad EB^3		Julio-Agosto 2019						
Etapa	Semillas	J	A1	A2	A3	A4	PD	Elasticidad (%)
Semillas	<u>0.0000</u>	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0829	Supervivencia	53.88
J	0.0639	<u>0.0571</u>	0.0010	0.0001	0.0000	0.0000	Fecundidad	8.29
A1	0.0190	0.0614	<u>0.0516</u>	0.0023	0.0007	0.0000	Crecimiento	37.24
A2	0.0000	0.0035	0.0693	<u>0.0244</u>	0.0018	0.0000	Regresión	0.59
A3	0.0000	0.0000	0.0132	0.0592	<u>0.0277</u>	0.0000		
A4	0.0000	0.0000	0.0000	0.0130	0.0699	<u>0.3779</u>		
Total	0.0829	0.1221	0.1351	0.0990	0.1001	0.4608	Total	100

Matriz de elasticidad EB^4		Agosto-Septiembre 2019						
Etapa	Semillas	J	A1	A2	A3	A4	PD	Elasticidad (%)
Semillas	<u>0.0000</u>	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0135	Supervivencia	87.77
J	0.0051	<u>0.0241</u>	0.0017	0.0002	0.0000	0.0000	Fecundidad	1.35
A1	0.0084	0.0060	<u>0.0771</u>	0.0031	0.0011	0.0000	Crecimiento	8.16
A2	0.0000	0.0010	0.0120	<u>0.0795</u>	0.0064	0.0000	Regresión	2.71
A3	0.0000	0.0000	0.0049	0.0160	<u>0.1589</u>	0.0146		
A4	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0281	<u>0.5381</u>		
Total	0.0135	0.0311	0.0958	0.0989	0.1945	0.5662	Total	100

Matriz de elasticidad EB^5		Septiembre-October 2019						
Etapa	Semillas	J	A1	A2	A3	A4	PD	Elasticidad (%)
Semillas	<u>0.0000</u>	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0018	Supervivencia	93.76
J	0.0004	<u>0.0004</u>	0.0001	0.0000	0.0000	0.0000	Fecundidad	0.18
A1	0.0014	0.0004	<u>0.0049</u>	0.0011	0.0001	0.0000	Crecimiento	3.52
A2	0.0000	0.0002	0.0027	<u>0.0298</u>	0.0037	0.0024	Regresión	2.55
A3	0.0000	0.0000	0.0002	0.0078	<u>0.1634</u>	0.0180		
A4	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0222	<u>0.7391</u>		
Total	0.0018	0.010	0.0079	0.0387	0.1895	0.7612	Total	100

Matriz de elasticidad EB^6		Octubre-Noviembre 2019						
Etapa	Semillas	J	A1	A2	A3	A4	PD	Elasticidad (%)
Semillas	<u>0.0000</u>	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0002	Supervivencia	94.50
J	0.0001	<u>0.0002</u>	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	Fecundidad	0.02
A1	0.0001	0.0001	<u>0.0007</u>	0.0001	0.0000	0.0000	Crecimiento	2.78
A2	0.0000	0.0000	0.0003	<u>0.0097</u>	0.0032	0.0000	Regresión	2.70
A3	0.0000	0.0000	0.0000	0.0034	<u>0.2469</u>	0.0237		
A4	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0238	<u>0.6876</u>		
Total	0.0002	0.0002	0.0010	0.0133	0.2740	0.7114	Total	100

Matriz de elasticidad EB^7		Noviembre 2019-Enero 2020						
Etapa	Semillas	J	A1	A2	A3	A4	PD	Elasticidad (%)
Semillas	<u>0.0000</u>	0.0000	0.0000	0.0000	0.0021	0.0761	Supervivencia	52.18
J	0.0762	<u>0.1129</u>	0.0026	0.0000	0.0000	0.0000	Fecundidad	7.83
A1	0.0021	0.0788	<u>0.1035</u>	0.0048	0.0000	0.0000	Crecimiento	38.92
A2	0.0000	0.0000	0.0831	<u>0.0722</u>	0.0005	0.0000	Regresión	1.08
A3	0.0000	0.0000	0.0000	0.0701	<u>0.0229</u>	0.0028		
A4	0.0000	0.0000	0.0000	0.0086	0.0703	<u>0.2103</u>		
Total	0.0783	0.1917	0.1892	0.1558	0.0958	0.2892	Total	100

Matriz de elasticidad EB^8		Enero 2020-Marzo 2020						
Etapa	Semillas	J	A1	A2	A3	A4	PD	Elasticidad (%)
Semillas	<u>0.0000</u>	0.0000	0.0000	0.0003	0.0001	0.1304	Supervivencia	37.80
J	0.0679	<u>0.0149</u>	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	Fecundidad	13.08
A1	0.0629	0.0661	<u>0.0465</u>	0.0000	0.0000	0.0000	Crecimiento	49.12
A2	0.0000	0.0019	0.0902	<u>0.0120</u>	0.0000	0.0000	Regresión	0.00
A3	0.0000	0.0000	0.0388	0.0331	<u>0.0042</u>	0.0000		
A4	0.0000	0.0000	0.0000	0.0587	0.0717	<u>0.3004</u>		
Total	0.1308	0.0829	0.1754	0.1040	0.0760	0.4308	Total	100

Matriz de elasticidad promedio EBP		2019-2020						
Etapa	Semillas	J	A1	A2	A3	A4	PD	Elasticidad (%)
Semillas	<u>0.0000</u>	0.0000	0.0000	0.0015	0.0065	0.1009	Supervivencia	42.87
J	0.0924	<u>0.0559</u>	0.0015	0.0001	0.0000	0.0000	Fecundidad	10.89
A1	0.0165	0.0787	<u>0.0665</u>	0.0017	0.0001	0.0000	Crecimiento	45.35
A2	0.0000	0.0153	0.0720	<u>0.0525</u>	0.0031	0.0001	Regresión	0.89
A3	0.0000	0.0000	0.0235	0.0519	<u>0.0437</u>	0.0022		
A4	0.0000	0.0000	0.0000	0.0353	0.0679	<u>0.2102</u>		
Total	0.1089	0.1498	0.1636	0.1430	0.1213	0.3135	Total	100

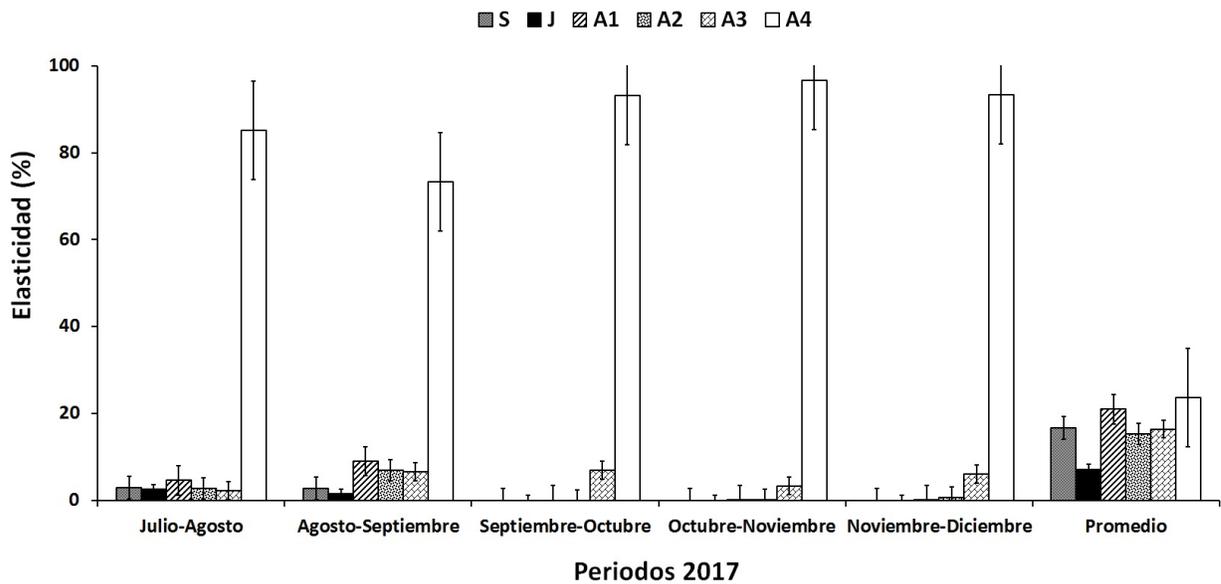


Figura 3.14: Valores de elasticidad (%) por categoría de tamaño para *L. nepetifolia* para los periodos del año 2017.

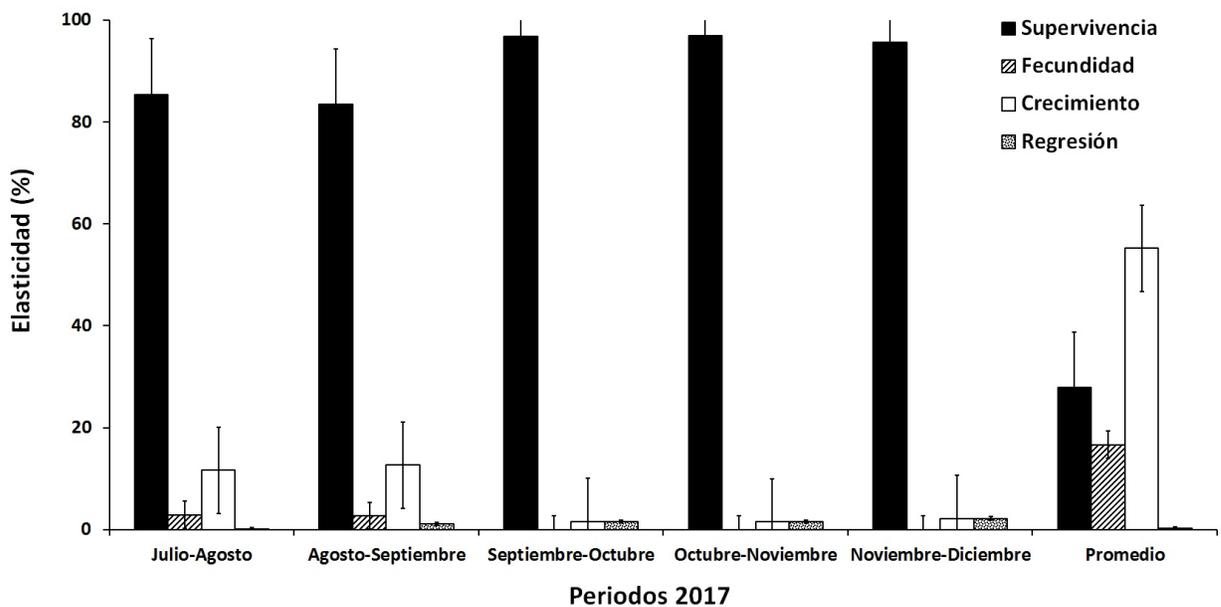


Figura 3.15: Valores de elasticidad (%) por proceso demográfico para *L. nepetifolia* para los periodos del año 2017.

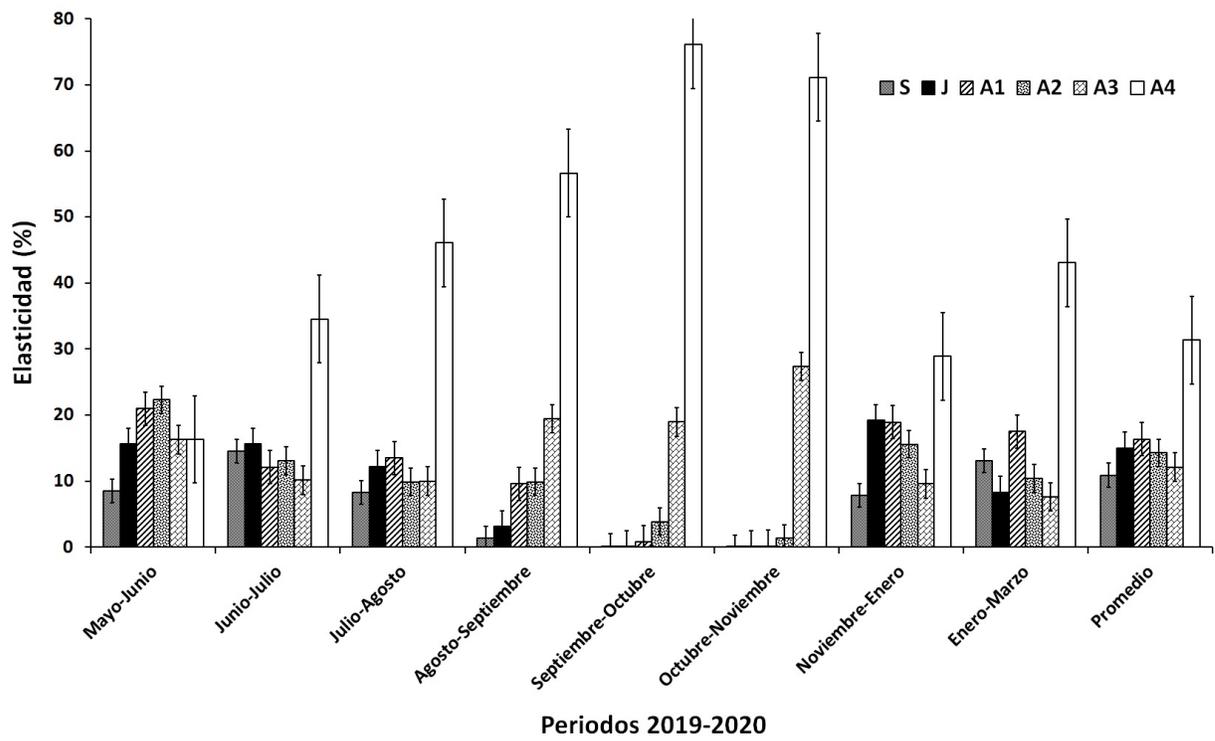


Figura 3.16: Valores de elasticidad (%) por categoría de tamaño para *L. nepetifolia* para los periodos del año 2019-2020.

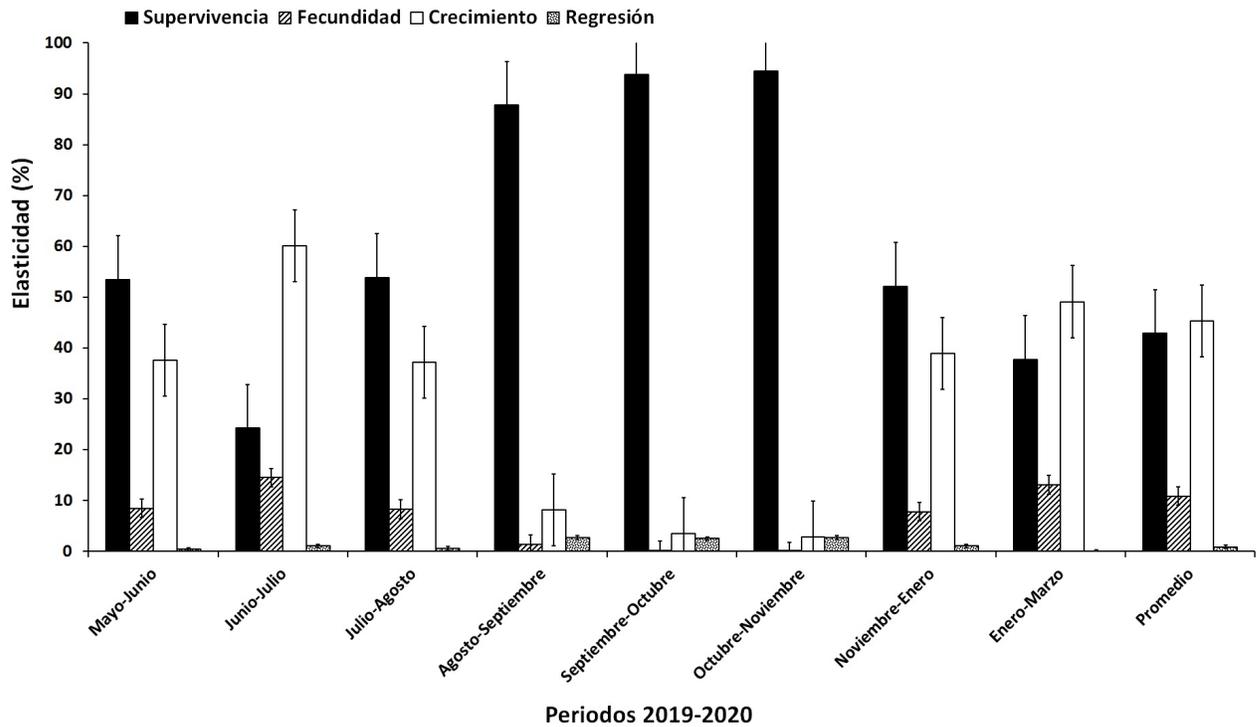


Figura 3.17: Valores de elasticidad (%) por proceso demográfico para *L. nepetifolia* para los períodos del año 2019-2020.

La ubicación de los diferentes períodos en el triángulo demográfico de Silvertown *et al.* (1992), muestran el comportamiento poblacional de *L. nepetifolia* en el tiempo. En el censo 2017, los comportamientos mensuales se ubicaron en la esquina inferior derecha del triángulo, correspondiente a altos valores de supervivencia (Figura 3.18, A). Según Silvertown *et al.* (1993) este comportamiento es común en especies de plantas leñosas, en donde su tasa de crecimiento poblacional depende, en gran medida, de la supervivencia de individuos adultos. A pesar de que *L. nepetifolia* es una hierba, esto nos indica como la población depende, en gran parte, de la supervivencia de sus individuos. La ubicación promedio, según Silvertown *et al.* (1993), estaría indicando el comportamiento de una hierba iterópara, en donde los valores de la fecundidad y la supervivencia van de bajos a intermedios y el valor de crecimiento es intermedio. *Leonotis nepetifolia* es una hierba semélpara, aunque su reproducción se puede extender por varios meses, por lo que a lo largo de su ciclo de vida, la permanencia de su población estaría dependiendo fuertemente del crecimiento y de la supervivencia (Figura 3.18, A). En el censo 2019-2020, los comportamientos mensuales de la población se ubicaron a lo largo del eje de la supervivencia. De manera muy general se pueden observar dos grupos, uno correspondiente a los meses de Agosto-Septiembre, Septiembre-Octubre

y Octubre-Noviembre, en donde nos indica que la población depende en gran medida de la supervivencia de sus individuos; el otro grupo, el cual también incluye el comportamiento poblacional promedio, muestra bajos valores de fecundidad y valores intermedios de supervivencia y crecimiento, lo que indica que la población gran parte del año dependió de éstos procesos demográficos (Figura 3.18, B). El triángulo demográfico elaborado por López-Grether (2020), para *L. nepetifolia* en una población en Cadereyta de Montes, Querétaro, muestra que el comportamiento poblacional se divide en dos grupos a lo largo del año; el primer grupo (noviembre-enero, enero-marzo y marzo-mayo) se caracteriza por presentar altos valores de supervivencia y bajos valores de fecundidad y crecimiento, por lo que se ubicaron hacia la esquina inferior derecha del triángulo demográfico; el segundo grupo (mayo-julio, julio-septiembre y septiembre noviembre) se caracterizó por presentar valores altos en el crecimiento, valores intermedios en la supervivencia y valores bajos en la fecundidad. El comportamiento poblacional de *L. nepetifolia* es similar entre el estudio de López-Grether (2020) y el presente; se presentan periodos en donde la supervivencia influye en gran medida en la dinámica poblacional y periodos en donde el crecimiento y la supervivencia presentan valores intermedios y la fecundidad siempre se encuentra con valores bajos; la diferencia está en los meses en donde se presentan estos comportamientos lo cual podría estar influenciado por las diferencias en las condiciones climáticas de los dos sitios de estudio (Figura 3.18, C).

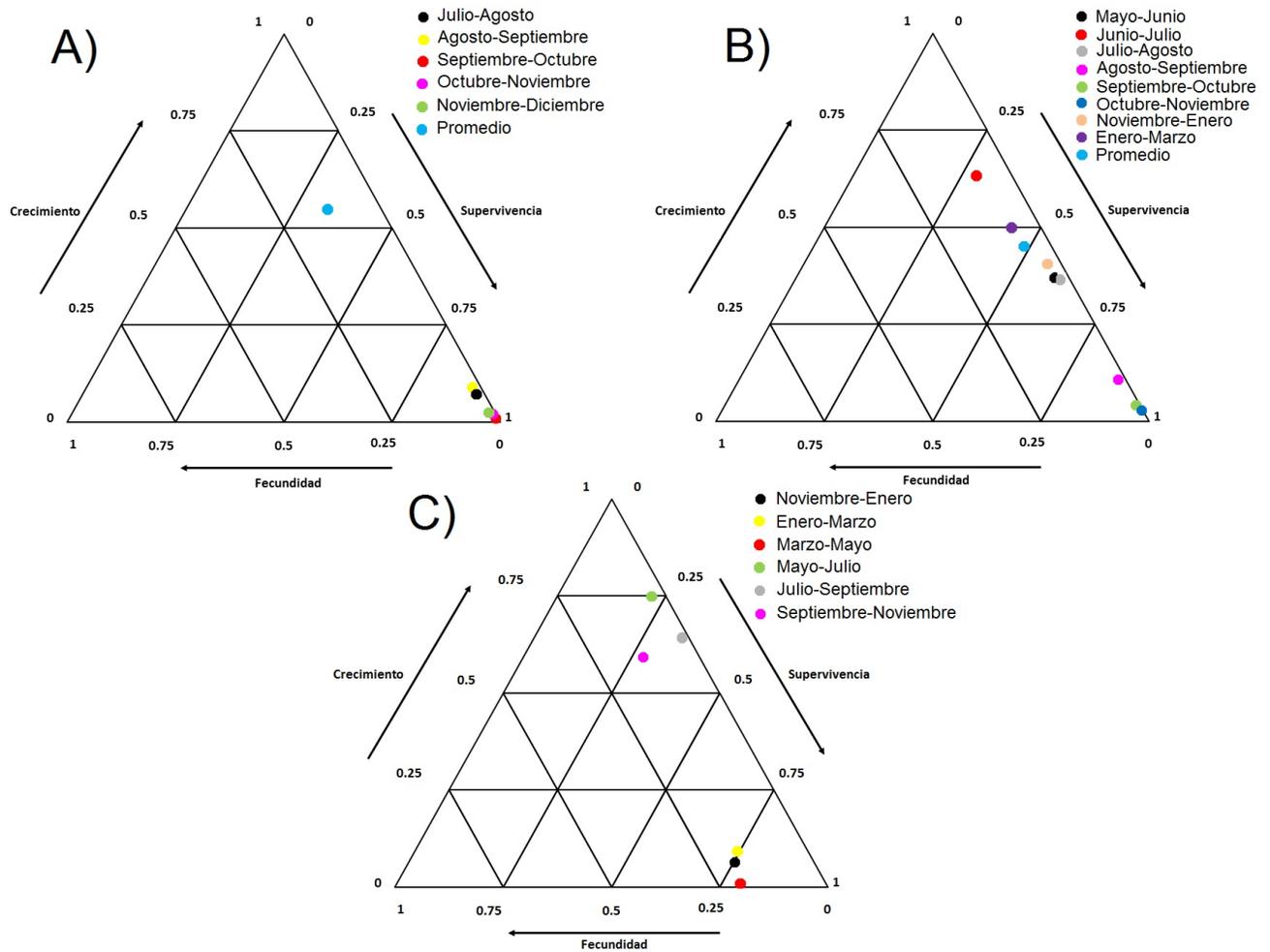


Figura 3.18: Triángulos demográficos de Silvertown *et al.* (1992) para *Leonotis nepetifolia*. A) Triángulo demográfico para el censo 2017; B) Triángulo demográfico para el censo 2019-2020; C) Triángulo demográfico para una población en Querétaro, México (López-Grether, 2020).

3.4.3. Simulaciones de control

Para el censo 2017, en el periodo julio-agosto, la reducción de un 25% en la entrada de la matriz que representa la supervivencia de los Adultos 4, logró la disminución de la tasa finita de crecimiento poblacional a $\lambda = 0.85$, es decir un decremento poblacional del 15%. Si se afecta esta misma entrada al 100% se logra disminuir la tasa de crecimiento a $\lambda = 0.70$, es decir, una disminución poblacional del 30%. Para el periodo agosto-septiembre, la reducción de un 25% en la entrada de la matriz que representa la supervivencia de los Adultos 4, logró la disminución de la tasa finita de crecimiento poblacional a $\lambda = 0.91$, es decir, una disminución poblacional del 9%. Si

se afecta esta misma entrada al 100 % se logra disminuir la tasa de crecimiento a $\lambda = 0.81$, es decir, una disminución del 19 % (Cuadro 3.8; Figura 3.19). Los periodos de septiembre-octubre, octubre-noviembre y noviembre-diciembre, tuvieron una tasa finita de crecimiento poblacional menor a la unidad, aún así, si se afecta la supervivencia de los Adultos 4 al 100 % se logra una mayor disminución poblacional, $\lambda = 0.57$, $\lambda = 0.47$ y $\lambda = 0.68$ respectivamente (Figura 3.19). Para la matriz promedio, las disminuciones en las entradas de la matriz que representan la supervivencia y el crecimiento de los Adultos 1 y Adultos 4, no lograron disminuir la tasa de crecimiento poblacional. Sólo la disminución de las entradas de crecimiento de todos los individuos al 75 % y al 100 % lograron disminuir la tasa de crecimiento a $\lambda = 0.92$ y $\lambda = 0.85$, respectivamente; es decir una disminución entre el 8 % y el 15 % de la población (Figura 3.19). Aunque el mayor efecto sobre lambda lo tuvo la disminución de las entradas correspondientes a la supervivencia y el crecimiento de todos los individuos al 50 %, 75 % y 100 %, $\lambda = 0.91$, $\lambda = 0.52$ y $\lambda = 0$, respectivamente (Cuadro 3.8; Figura 3.19).

Cuadro 3.8: Entradas de las matrices sometidas a una reducción numérica, para el censo 2017, de acuerdo con los resultados obtenidos en los análisis de elasticidad. A^1 = Julio-Agosto, A^2 = Agosto-Septiembre, MP^1 = Matriz promedio. PD = Proceso demográfico. CT = Categoría de tamaño. S = Supervivencia. A4 = Adultos 4. TC = Todas las categorías. λ = Tasa finita de crecimiento poblacional.

Matriz/ Entrada	Valor de la entrada	PD/ CT	% mínimo de reducción	λ inicial	λ final
$A_{6,6}^1$	1.00	S, A4	25	1.03	0.85
$A_{6,6}^2$	0.97	S, A4	25	1.02	0.91
$MP_{1,2}^1$	0.14				
$MP_{1,3}^1$	0.04				
$MP_{2,2}^1$	0.20				
$MP_{2,3}^1$	0.18				
$MP_{2,4}^1$	0.02				
$MP_{3,3}^1$	0.46				
$MP_{3,4}^1$	0.18	C, S; TC	50	1.61	0.91
$MP_{3,5}^1$	0.03				
$MP_{4,4}^1$	0.46				
$MP_{4,5}^1$	0.31				
$MP_{4,6}^1$	0.05				
$MP_{5,5}^1$	0.41				
$MP_{5,6}^1$	0.45				
$MP_{6,6}^1$	0.85				

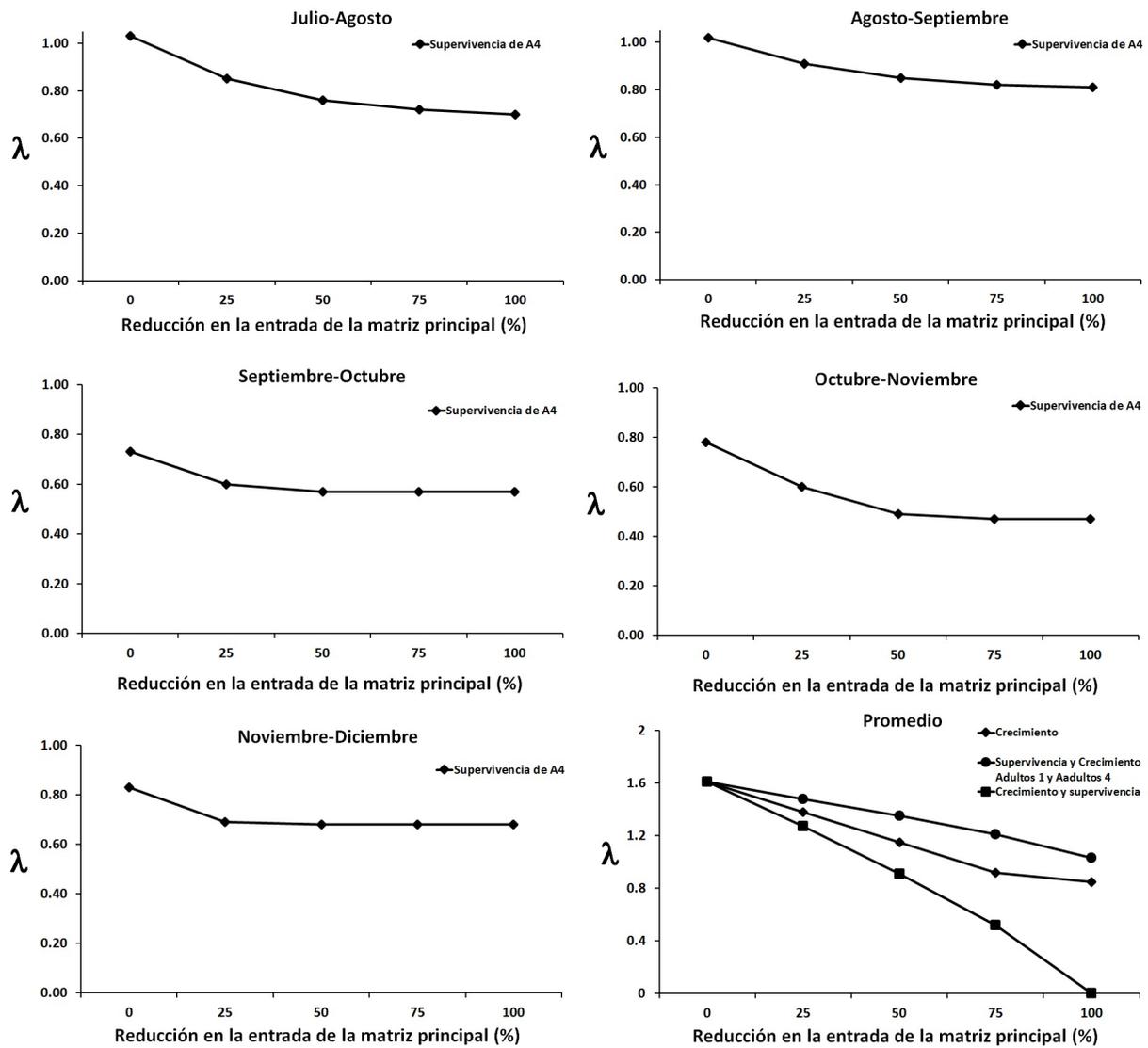


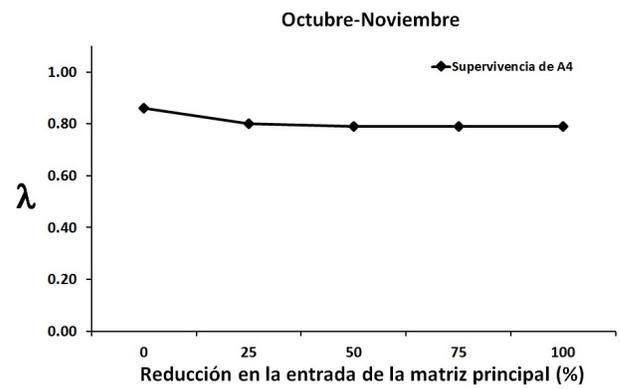
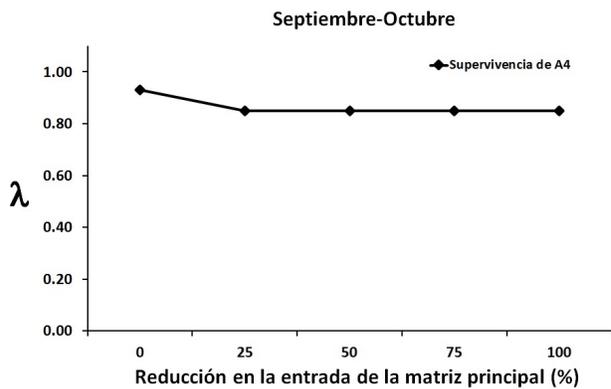
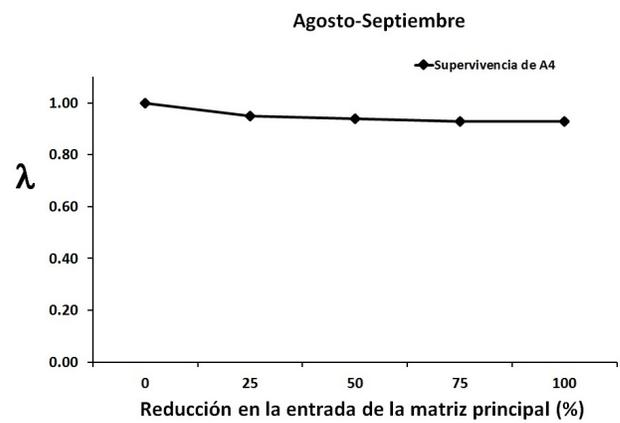
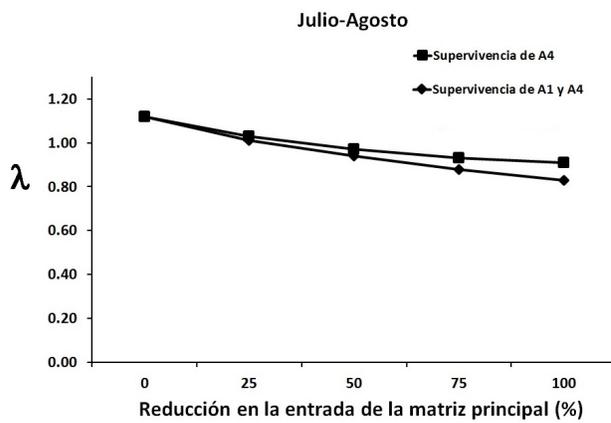
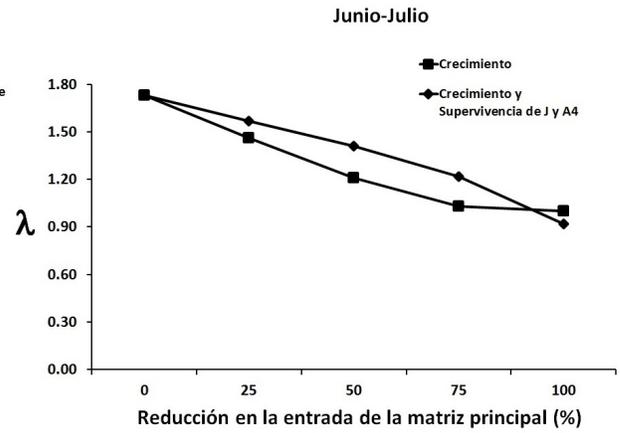
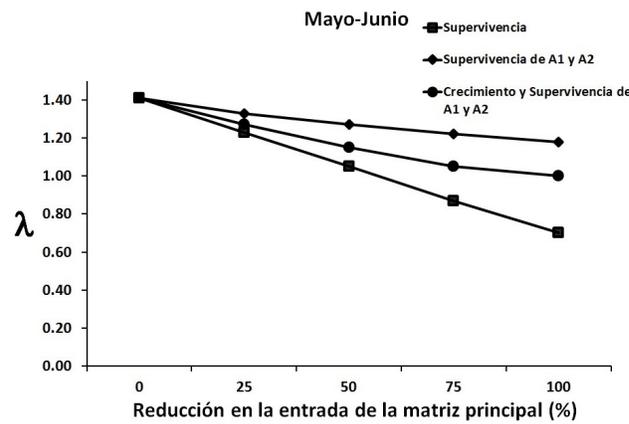
Figura 3.19: Valores de lambda (λ) de acuerdo con la reducción porcentual en las entradas más importantes de la matriz para los períodos correspondientes al censo 2017 de *L. nepetifolia*. A1 = Adultos 1; A4 = Adultos 4.

Para el censo 2019-2020, durante el período mayo-junio, la disminución en las entradas de la matriz que representan la supervivencia de Adultos 1 y Adultos 2, no lograron disminuir la λ por debajo de la unidad. Tampoco lo hicieron las reducciones simultaneas a la supervivencia y al crecimiento de las mismas categorías. Sólo se logró un decremento en lambda reduciendo al 75% y al 100% las entradas correspondientes a la supervivencia de todos los individuos, $\lambda = 0.87$ y $\lambda = 0.70$ respectivamente, lo que indica una reducción poblacional entre 13% y 30% (Cuadro 3.9; Figura 3.20). Para el período junio-julio, la disminución en las entradas de la matriz que representan

el crecimiento de todos los individuos, no logró la reducción de λ por debajo de la unidad. Sólo reduciendo las entradas correspondientes al crecimiento y a la supervivencia de los individuos Juveniles y los Adultos 4 al 100% se pudo obtener una de $\lambda = 0.92$, es decir, una disminución poblacional del 8% (Cuadro 3.9; Figura 3.20). En la etapa julio-agosto, la reducción en 50%, 75% y 100% de la entrada correspondiente a la supervivencia de Adultos 4 logró la disminución de λ , $\lambda = 0.97$, $\lambda = 0.93$ y $\lambda = 0.91$, respectivamente, es decir, una disminución poblacional entre el 3% y el 9%. Sin embargo, el mayor efecto sobre λ lo tuvo la reducción de 50%, 75% y 100%, en las entradas correspondientes a la supervivencia de los individuos de las categorías Adultos 1 y Adultos 4, $\lambda = 0.94$, $\lambda = 0.88$ y $\lambda = 0.83$, respectivamente, es decir, una disminución poblacional entre el 6% y el 17% (Cuadro 3.9; Figura 3.20). Para la etapa agosto-septiembre la reducción de un 25% en la entrada de la matriz que representa la supervivencia de los Adultos 4, logró la disminución de la tasa finita de crecimiento poblacional a $\lambda = 0.95$, es decir un decremento poblacional del 5%. Si se afecta esta misma entrada al 100% se logra disminuir la tasa de crecimiento a $\lambda = 0.93$, es decir, una disminución poblacional del 7%. Los períodos de septiembre-octubre, octubre-noviembre y noviembre-enero, tuvieron una tasa finita de crecimiento poblacional menor a la unidad, aún así, si se afecta la supervivencia de los Adultos 4 al 100% se logra una mayor disminución poblacional, $\lambda = 0.85$, $\lambda = 0.79$ y $\lambda = 0.63$ respectivamente; es decir, disminuciones poblacionales entre 15% (septiembre-octubre) y 37% (noviembre-enero) (Figura 3.20). En el periodo enero-marzo, la reducción en 50%, 75% y 100% de la entrada correspondiente a la supervivencia de Adultos 4 logró la disminución de λ , $\lambda = 0.94$, $\lambda = 0.90$ y $\lambda = 0.86$, respectivamente, es decir, una disminución poblacional entre el 6% y el 14%. Sin embargo, el mayor efecto sobre λ lo tuvo la reducción de 25%, 50%, 75% y 100%, en las entradas correspondientes al crecimiento y la supervivencia de los individuos de las categorías Adultos 1 y Adultos 4, $\lambda = 0.94$, $\lambda = 0.81$, $\lambda = 0.67$ y $\lambda = 0.38$, respectivamente, es decir, una disminución poblacional entre el 6% y el 62% (Cuadro 3.9; Figura 3.20). Para la matriz promedio, las disminuciones en las entradas que representan sólo la supervivencia de los Adultos 1 y Adultos 4, no lograron disminuir la tasa de crecimiento poblacional. La disminución se logró a través de la reducción de las entradas de los procesos de crecimiento y supervivencia de los individuos Adultos 1 y Adultos 4 al 75% y al 100%, $\lambda = 0.96$ y $\lambda = 0.84$, respectivamente; es decir una disminución entre el 4% y el 16% poblacional (Cuadro 3.9; Figura 3.20).

Cuadro 3.9: Entradas de las matrices sometidas a una reducción numérica, para el censo 2019-2020, de acuerdo con los resultados obtenidos en los análisis de elasticidad. B^1 = Mayo-Junio, B^2 = Junio-Julio, B^3 = Julio-Agosto, B^4 = Agosto-Septiembre, B^8 = Enero-Marzo, MP^2 = Matriz promedio. PD = Proceso demográfico. CT = Categoría de tamaño. S = Supervivencia. C = Crecimiento. J = Juveniles. A1 = Adultos 1. A4 = Adultos 4. TC = Todas las categorías. λ = Tasa finita de crecimiento poblacional.

Matriz/ Entrada	Valor de la entrada	PD/ CT	% mínimo de reducción	λ inicial	λ final
$B_{2,2}^1$	0.65				
$B_{3,3}^1$	0.83				
$B_{4,4}^1$	0.88	S, TC	75	1.41	0.87
$B_{5,5}^1$	0.75				
$B_{6,6}^1$	1.00				
$B_{2,2}^2$	0.28				
$B_{2,3}^2$	0.52	C, S;	100	1.73	0.92
$B_{2,4}^2$	0.13	J, A4			
$B_{6,6}^2$	1.00				
$B_{6,6}^3$	0.92	S, A4	50	1.12	0.97
$B_{6,6}^4$	0.95	S, A4	25	1.00	0.95
$B_{6,6}^8$	0.74	S, A4	50	1.07	0.94
$MP_{3,3}^2$	0.52	C, S;			
$MP_{3,4}^2$	0.25	A1,	75	1.28	0.96
$MP_{3,5}^2$	0.05	A4			
$MP_{6,6}^2$	0.86				



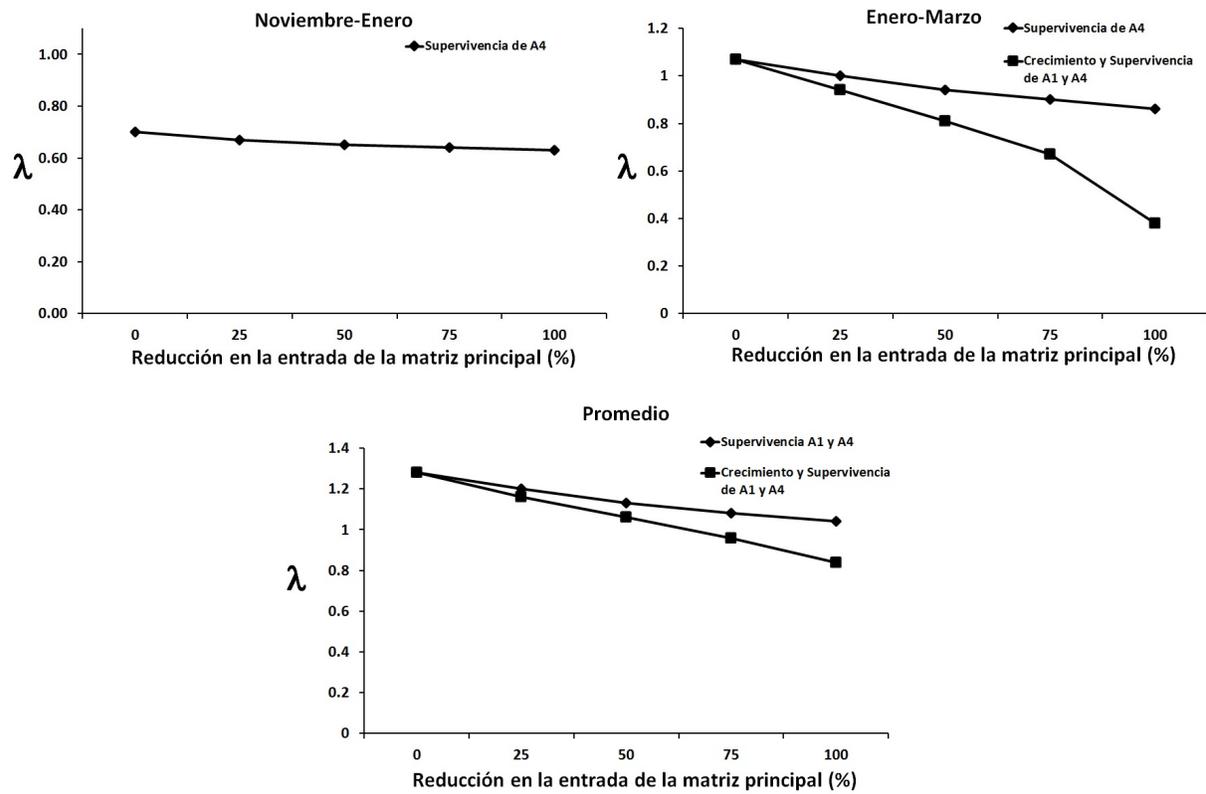


Figura 3.20: Valores de lambda (λ) de acuerdo con la reducción porcentual en las entradas más importantes de la matriz para los periodos correspondientes al censo 2019-2020 de *L. nepetifolia*. J= Juveniles; A1 = Adultos 1; A2 = Adultos 2; A4 = Adultos 4.

3.5. Discusión

Leonotis nepetifolia es una especie que completa su ciclo de vida a lo largo de un año. La estructura poblacional observada en el sitio de estudio, para el censo 2017, mostró una población que crece o madura a través del tiempo. Conforme pasa el tiempo hay menos individuos pertenecientes a las primeras categorías de tamaño, Juveniles, Adultos 1, Adultos 2 y Adultos 3, y más individuos pertenecientes a la categoría Adultos 4. La estructura poblacional observada en el censo 2019-2020, de manera similar, muestra una gran cantidad de individuos pertenecientes a las primeras categorías de tamaño para los primeros meses del censo y conforme pasa el tiempo la población se vuelve madura, encontrándose mayor cantidad de individuos en las categorías de Adultos en términos generales. La estructura poblacional de *Leonotis nepetifolia* se podría dividir en dos partes; la primer parte correspondería a los primeros meses en donde encontramos, mayormente, individuos pertenecientes a las primeras categorías de tamaño. Este tipo de estructura poblacional, conocido como forma de “J invertida”, indica un crecimiento poblacional potencialmente viable y sostenible de la población; además, también se asocia con poblaciones que se encuentran en regeneración o en establecimiento (Leak, 1965; Silvertown, 1987; Condit *et al.*, 1998; Palacios-Wassenaar *et al.*, 2016). Con base en lo anterior, se puede señalar que el período importante durante el año para el establecimiento de *L. nepetifolia* es en la primavera (abril, mayo y junio, Figura 3.3), que es cuando ocurren las primeras lluvias en la región. La segunda parte corresponde a los últimos meses en donde encontramos mayor cantidad de individuos pertenecientes a las últimas categorías de tamaños, es decir, a los Adultos. Este tipo de estructura poblacional conocido como “J”, indica una población en declive o en proceso de extinción (Silvertown, 1987; Condit *et al.*, 1998). Este comportamiento podría estar relacionado con los períodos de otoño e invierno en el sitio de estudio, que es cuando ocurre una disminución tanto de la temperatura como de las precipitaciones. En este período se observó el marchitamiento de los individuos de la población, lo que quizá fue resultado de eventos esporádicos de heladas. La estructura poblacional observada es similar a la encontrada en una población de *L. nepetifolia* en la Ciudad de México en donde López-Grether (2017) describe la presencia de plántulas en mayo de 2014 y mayo de 2015, mes en donde se comienza a registrar las primeras precipitaciones en la zona. Además indica que la mayor mortalidad de individuos sucede en los meses de enero a mayo. Otro estudio realizado por López-Grether (2020), en Cadereyta de Montes, Querétaro, México, muestra la presencia de plántulas desde el mes de junio, julio y septiembre, meses en donde ocurren las precipitaciones en la zona. Además, indica una disminución en la cantidad de individuos de la población de noviembre a mayo, época en donde la precipitación es menor. Al parecer, *Leonotis nepetifolia* es una especie que responde a la estacionalidad climática

y, salvo la realización de más estudios que muestren su estructura poblacional en distintas partes de México y el mundo, en términos de manejo de la especie, la estructura poblacional podría indicarnos los momentos para llevar a cabo acciones de control o erradicación de la especie, por ejemplo, antes de la temporada de mayor reclutamiento o antes de alcanzar la etapas adultas en donde los individuos son reproductivos.

Leonotis nepetifolia mostró distintos valores en cuanto a la tasa finita de crecimiento poblacional (λ) a lo largo de los dos censos (2017 y 2019-2020). En el primer censo, los valores de lambda por arriba de la unidad estuvieron en los periodos julio-agosto y agosto-septiembre; mientras que para el segundo censo los valores de lambda por arriba de la unidad estuvieron en los periodos de mayo-junio, junio-julio, julio-agosto y enero-marzo. En términos generales, al llevar un seguimiento prácticamente mensual, para una especie que completa su ciclo de vida en un año, se podría esperar un comportamiento así de las tasas finitas de crecimiento poblacional, es decir, que en los primeros meses de vida la especie presente λ 's por arriba de la unidad y conforme pasa el tiempo estas λ 's disminuyan. Ahora bien, el análisis matricial promedio indica que la población de *L. nepetifolia* se encuentra creciendo entre 28% y 61%, lo cual es similar a lo descrito para otras especies de plantas exóticas invasoras, las cuales presentan, generalmente, tasas por arriba de la unidad, lo que significa que las poblaciones se encuentran en crecimiento (Ramula *et al.*, 2008). Pocos estudios contrastan con esta generalidad, tal es el caso de *Picris hieracioides*, planta bianual, que muestra un decrecimiento poblacional ($\lambda = 0.5$), o *Kochia scoparia*, hierba anual y *Hieracium lepidulum*, hierba perenne, que muestran poblaciones en equilibrio ($\lambda = 1$) (Klemow y Raynal, 1985b; Miller, 2006; Flores-Larios, 2008). Las tasas finitas de crecimiento poblacional citadas para *Leonotis nepetifolia* en Ciudad de México y en Querétaro, México, indican un crecimiento poblacional del 22% (tomando en cuenta reclutamiento de 0.4% de las semillas) y 40% anual, respectivamente (López-Grether, 2020). Sería necesario llevar a cabo más estudios que detallen el comportamiento poblacional de *L. nepetifolia* en otras partes de México; sin embargo, parece que la especie se encuentra en la fase de expansión. Ramula *et al.* (2008) indican que las tasas de crecimiento poblacional son consecuencia del momento en el que son calculadas, de tal manera que, una alta tasa decrecimiento poblacional indicaría que la especie invasora se encuentra en la fase de crecimiento exponencial y, por lo tanto, sería una reciente invasora, la cual su población no presenta una densodependencia; mientras que una baja tasa de crecimiento poblacional, para una especie nativa, indicaría que la población se encuentra en una dinámica estable o decreciente.

La mortalidad registrada en los dos censos indica que los individuos juveniles son los que mayormente mueren de un período a otro y, de manera general, conforme se incrementa el tamaño de las plantas, el porcentaje de mortalidad es menor. Este tipo de patrón coincide con el esperado para

las malezas, las cuales, en términos de supervivencia, presentan una curva de tipo III, la cual exhibe mayor mortalidad de individuos juveniles que de individuos adultos a lo largo del ciclo de vida (Smith y Smith, 2007). Cabe señalar que el establecimiento es una de las etapas más vulnerables en el ciclo de vida de las plantas (Harper y White, 1974). La alta mortalidad puede ser debido a factores como la sequía, la depredación, la competencia con vegetación pre existente o con otros miembros de la misma cohorte, o las enfermedades (Meekins y McCarthy, 2002). Una posible explicación de la muerte de los individuos pertenecientes a las primeras etapas del ciclo de vida de *L. nepetifolia* es la posible competencia intraespecífica debida a la densidad. *Leonotis nepetifolia* presentó altas densidades por metro cuadrado y se observaron en campo plántulas marchitas o con falta de vigor que más adelante en el tiempo murieron, quizá la competencia pueda ocurrir por recursos como el agua y por luz conforme pasan los meses; sin embargo, serían necesarios estudios para comprobar esta suposición. Un estudio realizado por Meekins y McCarthy (2002) muestra cómo la baja densidad poblacional de una especie invasora, como *Alliaria petiolata*, permite aumentar la supervivencia hasta la etapa de floración, provocar la producción de plantas más grandes y con mayor producción de frutos que las plantas que se encontraron en altas densidades.

Las diferencias encontradas entre la estructura poblacional observada y la estructura poblacional calculada para los dos censos, indican que la población de *L. nepetifolia* no ha alcanzado una estructura estable. Esto significa que las tasas de los procesos vitales se encuentran en constante cambio a través del tiempo, lo que conlleva a que la tasa de crecimiento poblacional también se encuentre en constante cambio (Bierzychudek, 1982; Caswell, 2001; Koons *et al.*, 2005). La diferencia entre las tasas finitas de crecimiento poblacional, entre un censo y otro, podrían ser reflejo de la falta de una estructura estable. El que una población no muestre una estructura estable puede ser debido a diferentes presiones del ambiente, por ejemplo, cambios en las condiciones ambientales, enfermedades, herbivoría, entre otras (Bierzychudek, 1982; Koons *et al.*, 2005; Williams *et al.*, 2011). Para el caso de la población estudiada de *L. nepetifolia*, la inestabilidad en la estructura poblacional podría deberse, por una parte, a los cambios drásticos que posiblemente ocurren en el sitio de estudio; por ejemplo, aunque no sucedió en los años de muestreo, se sabe por el dueño de la parcela que el lugar es el paso de una corriente de agua que remueve el suelo y derriba individuos de la especie que, con el paso del tiempo, mueren. Por otra parte, los propietarios de la parcela ocasionalmente arrancan las plantas, limpian y labran la tierra para sembrar hortalizas, lo que hace que se modifique la estructura de la población.

Los individuos de *L. nepetifolia* tienen la capacidad de alcanzar la madurez reproductiva a los 22.1 cm de altura. Los valores reproductivos se incrementan conforme aumenta el tamaño de las plantas, esto indica que los individuos más grandes son de especial importancia para la producción

de semillas y por lo tanto para la preservación de la población. Por lo anterior, se debe de dar especial importancia, en términos de manejo, a los individuos juveniles de la población (< 22.1 cm), o bien, que los individuos adultos no alcancen tamaños mayores que conlleven mayor producción de propágulos. El crecimiento de los individuos podría ser manejado a través de control mecánico, es decir, extrayendo o arrancando las plantas; o bien, a través de control químico mediante la aplicación de herbicidas.

Los análisis de elasticidad indicaron, de manera general, que la supervivencia es el proceso demográfico más importante, seguido del crecimiento y que la categoría de adultos 4 es la que generalmente contribuye con estos procesos. Esto difiere un poco con lo señalado por Ramula *et al.* (2008), en donde mencionan que los procesos demográficos más importantes para especies de corta vida son el crecimiento y la fecundidad. Además, indican que las simulaciones de reducción realizadas entre 60% y 80%, en cualquiera de éstos dos procesos logran disminuir λ . También mencionan que la realización de reducciones simultaneas en dos procesos demográficos cualquiera pueden reducir λ enormemente. En el caso de *Leonotis nepetifolia* se puede observar, de manera general, un período en donde se presentan λ 's por arriba de la unidad que es de mayo a septiembre y es en donde se deben de aplicar acciones de control. Se recomienda intervenir en dos procesos, en la supervivencia y el crecimiento, disminuyendo el 75% de los Adultos 4 simultáneamente con la disminución de cualquier otra categoría de adultos. Cabe señalar que diversas estrategias de manejo enfocadas a un proceso demográfico específico también pueden reducir otros procesos indirectamente (Shea *et al.*, 2006; Ramula *et al.*, 2008). En este caso, podría esperarse que una intervención a la supervivencia de las plantas podría también afectar el crecimiento de las mismas.

Existen distintos métodos para el control de las hierbas como: el control mecánico, en donde se eliminan las plantas o se dañan físicamente los órganos de las mismas hasta el punto que ya no puedan sobrevivir; las prácticas de control cultural, las cuales incluyen el fuego controlado, pastoreo o establecimiento de vegetación deseable; el control biológico, el cual implica la reubicación de los enemigos naturales de la planta invasora, por lo general insectos, de sus hábitats nativos a las plantas en sus hábitats invadidos; y el control químico, en el cuál se ocupan herbicidas (DiTomaso *et al.*, 2010). Para el caso de *Leonotis nepetifolia* se ha aplicado el fuego controlado sin algún éxito aparente; además se ha tratado de controlar por métodos químicos utilizando Picloram + triclopyr, los cuales parecen funcionar, sin embargo, Clarkson *et al.* (2012) destacan la dificultad de erradicar a la especie una vez establecida; además, también indican que no hubo un seguimiento sistemático debido a cuestiones laborales, económicas y técnicas; así como vacíos existentes en el conocimiento de la biología y ecología de la especie, especialmente sobre la longevidad del banco de semillas y a la forma de dispersión a corta y larga distancia que determinan su distribución y abundancia.

3.6. Conclusión

- La densidad promedio fue de 14 ± 5 ind/m² para el censo 2017. La densidad promedio fue de 16 ± 5 ind/m² para el censo 2019-2020.
- La estructura poblacional observada mostró una población que crece o madura a través del tiempo. La estructura observada difirió de la estructura estable; lo que indica que las tasas de los procesos vitales de *L. nepetifolia* se encuentran en constante cambio a través del tiempo. Los valores reproductivos aumentan conforme aumenta el tamaño de los individuos.
- La tasa finita de crecimiento poblacional (λ) estuvo por arriba de la unidad en los meses de julio-agosto y agosto-septiembre del censo 2017. La λ promedio obtenida para este censo fue de $\lambda = 1.61$, esto indica que la población creció en un 61 %.
- La tasa finita de crecimiento poblacional (λ) estuvo por arriba de la unidad en los meses de mayo-junio, junio-julio, julio-agosto y enero-marzo del censo 2019-2020. La λ promedio obtenida para este censo fue de $\lambda = 1.28$, esto indica que la población creció en un 28 %.
- Las elasticidades muestran, de manera general, que el proceso demográfico más importante es la supervivencia, seguido del crecimiento. En general, la categoría de tamaño que más contribuye a estos procesos es la A4 es decir, los individuos que alcanzan alturas de 120 cm o más.
- Las acciones de control poblacional para *L. nepetifolia* deben estar enfocadas en eliminar al menos 3/4 partes de los individuos de la población, de preferencia, en la temporada de lluvias que es cuando se presentan las plántulas, o bien, antes de otoño que es cuando las plantas producen la mayor cantidad de estructuras reproductivas.
- Los datos obtenidos en este estudio son insumos que pueden ser utilizados para la realización de un plan de manejo que tenga la finalidad de controlar o erradicar las poblaciones de *Leonotis nepetifolia* en México.

Referencias

- Baker, H. (1974). The evolution of weeds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 5:1–24.
- Bierzychudek, P. (1982). The demography of jack-in-the-pulpit, a forest perennial that changes sex. *Ecological Monographs*, 52(4):335–351.
- Blackburn, T. M., Pyšek, P., Bacher, S., Carlton, J. T., Duncan, R. P., Jarošík, V., Wilson, J. R., y Richardson, D. M. (2011). A proposed unified framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, 26(7):333–339.
- Brown, K. A., Spector, S., y Wu, W. (2008). Multi-scale analysis of species introductions: Combining landscape and demographic models to improve management decisions about non-native species. *Journal of Applied Ecology*, 45:1639–1648.
- Buckley, Y. M., Brockerhoff, E., Langer, L., Ledgard, N., North, H., y Rees, M. (2005). Slowing down a pine invasion despite uncertainty in demography and dispersal. *Journal of Applied Ecology*, 42:1020–1030.
- Caswell, H. (2001). *Matrix Population Models: Construction, Analysis and Interpretation*. Sinauer Associates.
- Clarkson, J. R., Grice, A. C., y Dollery, C. (2012). Chasing the lion's tail. The value of program review: a case study from the management of *Leonotis nepetifolia* (L.) R. Br. in Rinyirru (Lakefield) National Park. En *Developing solutions to evolving weed problems. 18th Australasian Weeds Conference, Melbourne, Victoria, Australia*, pp. 53–56. Weed Science Society of Victoria Inc.
- CONANP (2003). *Programa de Manejo de la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán*. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. México, D. F.
- Condit, R., Sukumar, R., Hubbell, S. P., y Foster, R. B. (1998). Predicting population trends from size distributions: A direct test in a tropical tree community. *The American Naturalist*, 152(4):495–509.
- Crone, E. E., Ellis, M. M., Morris, W. F., Stanley, A., Bell, T., Bierzychudek, P., Ehrlén, J., Kaye, T. N., Knight, T. M., Lesica, P., Oostermeijer, G., Quintana-Ascencio, P. F., Ticktin, T., Valverde, T., Williams, J. L., Doak, D. F., Ganesan, R., McEachern, K., Thorpe, A. S., y Menges, E. S.

- (2013). Ability of matrix models to explain the past and predict the future of plant populations. *Conservation Biology*, 27:968–978.
- Crooks, J. A. (2005). Lag times and exotic species: The ecology and management of biological invasions in slow-motion. *Ecoscience*, 12(3):316–329.
- Crooks, J. A. y Soulé, M. E. (1999). Lag times in population explosions of invasive species: causes and implications. En Sandlund, O. T., Schei, P. J., y Åslaug Viken, editores, *Invasive Species and Biodiversity Management*, pp. 103–125. Kluwer Academic Publishers.
- Davis, A. S., Landis, D. A., Nuzzo, V., Blossey, B., Gerber, E., y Hinz, H. L. (2006). Demographic models inform selection of biocontrol agents for garlic mustard (*Alliaria petiolata*). *Ecological Applications*, 16:2399–2410.
- DeWalt, S. J. (2006). Population dynamics and potential for biological control of an exotic invasive shrub in hawaiian rainforests. *Biological Invasions*, 8:1145–1158.
- DiTomaso, J. M., Masters, R. A., y Peterson, V. F. (2010). Rangeland invasive plant management. *Rangelands*, 32:43–47.
- Ellstrand, N. C. y Schierenbeck, K. A. (2006). Hybridization as a stimulus for the evolution of invasiveness in plants? *Euphytica*, 148:35–46.
- Elton, C. S. (1958). *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. Methuen, London.
- Emery, S. M. y Gross, K. L. (2005). Effects of timing of prescribed fire on the demography of an invasive plant, spotted knapweed *Centaurea maculosa*. *Journal of Applied Ecology*, 42:60–69.
- Eminniyaz, A., Qiu, J., Tan, D., Baskin, C. C., Baskin, J. M., y Nowak, R. S. (2013). Dispersal mechanisms of the invasive alien plant species buffalobur (*Solanum rostratum*) in cold desert sites of northwest china. *Weed Science*, 61(4):557–563.
- Erwin, S., Huckaba, A., He, K. S., y McCarthy, M. (2012). Matrix analysis to model the invasion of alligatorweed (*Alternanthera philoxeroides*) on Kentucky lakes. *Journal of Plant Ecology*, 6:150–157.
- Falcón, W., Ackerman, J. D., y Tremblay, R. L. (2017). Quantifying how acquired interactions with native and invasive insects influence population growth rates of a non-indigenous plant. *Biological Invasions*, 19:895–911.

- Flores-Larios, J. C. (2008). Demografía y distribución de *Kochia scoparia* (L.) Schrad una posible planta invasora en el valle de México. Tesis de maestría, Colegio de Postgraduados. Institución de Enseñanza e Investigación en Ciencias Agrícolas. Campus Montecillo.
- Golubov, J. (2012). Especies ornamentales invasoras: el caso de *Kalanchoe delagoensis*. Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Xochimilco. Informe final SNIB-CONABIO, proyecto No. GN047. México.
- Golubov, J., Mandujano, M. C., Franco, M., Montana, C., Eguiarte, L. E., y López-Portillo, J. (1999). Demography of the invasive woody perennial *Prosopis glandulosa* (honey mesquite). *Journal of Ecology*, 87:955–962.
- Guerrero-Eloisa, O. S. (2019). Evaluación en el establecimiento y control mecánico de la especie exótica invasora *Asphodelus fistulosus* (L.) en el municipio de Cadereyta de Montes, Querétaro. Tesis de Maestría en Ecología Aplicada, Universidad Autónoma Metropolitana-Xochimilco.
- Hahn, M. A., Buckley, Y. M., y Müller-Schärer, H. (2012). Increased population growth rate in invasive polyploid *Centaurea stoebe* in a common garden. *Ecology Letters*, 15:947–954.
- Hansen, M. J. y Wilson, S. D. (2006). Is management of an invasive grass *Agropyron cristatum* contingent on environmental variation? *Journal of Applied Ecology*, 43:269–280.
- Harper, J. L. y White, J. (1974). The demography of plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 5:419–463.
- Hyatt, L. A. y Araki, S. (2006). Comparative population dynamics of an invading species in its native and novel ranges. *Biological Invasions*, 8:261–275.
- Hüls, J., Otte, A., y Eckstein, R. L. (2007). Population life-cycle and stand structure in dense and open stands of the introduced tall herb *Heracleum mantegazzianum*. *Biological Invasions*, 9:799–811.
- INIFAP (2021). *Estación Venados-Municipio de Metztitlán, Hidalgo*. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias. <http://clima.inifap.gob.mx/redinifap/>.
- Jacquemyn, H., Brys, R., y Neubert, M. G. (2005). Fire increases invasive spread of *Molinia caerulea* mainly through changes in demographic parameters. *Ecological Applications*, 15:2097–2108.

- Johnstone, I. M. (1986). Plant invasion windows—a time-based classification of invasion potential. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 61:369–394.
- Keane, R. M. y Crawley, M. J. (2002). Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology and Evolution*, 17:164–170.
- Kerr, N. Z., Baxter, P. W. J., Salguero-Gómez, R., Wardle, G. M., y Buckley, Y. M. (2016). Prioritizing management actions for invasive populations using cost, efficacy, demography and expert opinion for 14 plant species world-wide. *Journal of Applied Ecology*, 53:305–316.
- Klemow, K. M. y Raynal, D. J. (1985a). Demography of two facultative biennial plant species in an unproductive habitat. *Journal of Ecology*, 73:147–167.
- Klemow, K. M. y Raynal, D. J. (1985b). Demography of two facultative biennial plant species in an unproductive habitat. *Journal of Ecology*, 73:147–167.
- Klock, M. M. (2009). Using demographic models to manage chinese privet (*Ligustrum sinense* Lour.). Tesis de maestría, Louisiana State University.
- Koons, D. N., Grand, J. B., Zinner, B., y Rockwell, R. F. (2005). Transient population dynamics: Relations to life history and initial population state. *Ecological Modelling*, 185:283–297.
- Koop, A. L. y Horvitz, C. C. (2005). Projection matrix analysis of demography of an invasive, nonnative shrub (*Ardisia elliptica*). *Ecology*, 86:2661–2672.
- Lambrecht-McDowell, S. C. y Radosevich, S. R. (2005). Population demographics and trade-offs to reproduction of an invasive and noninvasive species of *Rubus*. *Biological Invasions*, 7:281–295.
- Leak, W. B. (1965). The j-shaped probability distribution. *Forest Science*, 11:405–409.
- Lefkovitch, L. P. (1965). The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrika*, 21:1–18.
- Lockwood, J. L., Cassey, P., y Blackburn, T. (2005). The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends in Ecology and Evolution*, 20:223–228.
- López-Grether, S. (2017). Estudio demográfico de la población de *Leonotis nepetifolia* en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA), D.F., México. Tesis de Licenciatura en Biología, Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.

- López-Grether, S. (2020). Biología de poblaciones de una especie exótica invasora en el semi-desierto, Querétaro, México. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas, Posgrado en Ciencias Biológicas, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Mack, R. N., Simberloff, D., Lonsdale, W. M., Evans, H., Clout, M., y Bazzaz, F. A. (2000). Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences and control. *Ecological Applications*, 10:689–710.
- Marco, D. E. y Páez, S. A. (2000). Invasion of *Gleditsia triacanthos* in *Lithraea ternifolia* montane forests of central Argentina. *Environmental Management*, 26:409–419.
- Meekins, J. F. y McCarthy, B. C. (2002). Effect of population density on the demography of an invasive plant (*Alliaria petiolata*, Brassicaceae) population in a southeastern Ohio forest. *The American Midland Naturalist*, 147:256–278.
- Mendoza, R. y Koleff, P. (2014). Introducción de especies exóticas acuáticas en México y en el mundo. En Mendoza, R. y Koleff, P., editores, *Especies Acuáticas Invasoras en México*, pp. 17–41. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Miller, A. L. (2006). *Untangling spatial distribution patterns of the invasive herb Hieracium lepidulum Stenstr. (Asteraceae) in a New Zealand mountain landscape*. Tesis doctoral, Lincoln University.
- Münzbergová, Z., Hadincová, V., Wild, J., y Kindlmannová, J. (2013). Variability in the contribution of different life stages to population growth as a key factor in the invasion success of *Pinus strobus*. *PLOS ONE*, 8(2):1–12.
- Ojunga, S. O., Nyakinda, J. O., Okuto, E., y Mullah, J. A. (2020). Extensions of Lefkovitch matrix for modeling invasive *Cestrum aurantiacum* population dynamics. *Mathematical Theory and Modeling*, 10(7):62–69.
- Osunkoya, O. O., Perrett, C., Fernando, C., Clark, C., y Raghu, S. (2013). Modeling population growth and site specific control of the invasive *Lantana camara* L. (Verbenaceae) under differing fire regimes. *Population Ecology*, 55:291–303.
- Palacios-Wassenaar, O., Castillo-Campos, G., y Vázquez-Torres, S. M. (2016). Análisis de la estructura poblacional como indicador rápido del estado de conservación de especies arbóreas amenazadas. el caso de *Resinanthus aromaticus* en el centro de Veracruz, México. *Botanical Sciences*, 94(2):241–252.

- Parker, I. M. (2000). Invasion dynamics of *Cytisus scoparius*: A matrix model approach. *Ecological Applications*, 10:726–743.
- Peña-Gómez, F. T. y Bustamante, R. O. (2012). Life history variation and demography of the invasive plant *Eschscholzia californica* Cham. (Papaveraceae), in two altitudinal extremes, Central Chile. *Gayana Botánica*, 69:113–122.
- Pianka, E. R. (1970). On r and K selection. *The American Naturalist*, 104:592–597.
- Prevéy, J. S. y Seastedt, T. R. (2015). Effects of precipitation change and neighboring plants on population dynamics of *Bromus tectorum*. *Oecologia*, 179:765–775.
- Raghu, S., Wilson, J. R., y Dhileepan, K. (2006). Refining the process of agent selection through understanding plant demography and plant response to herbivory. *Australian Journal of Entomology*, 45:308–316.
- Ramula, S., Knight, T. M., Burns, J. H., y Buckley, Y. N. (2008). General guidelines for invasive plant management based on comparative demography of invasive and native plant populations. *Journal of Applied Ecology*, 45:1124–1133.
- Sakai, A. K., Allendorf, F. W., Holt, J. S., Lodge, D. M., Molofsky, J., With, K. A., S. Baughman, Cabin, R. J., Cohen, J. E., Ellstrand, N. C., McCauley, D. E., O’Neil, P., Parker, I. M., Thompson, J. N., y Weller, S. G. (2001). The population biology of invasive species. *Annual Review in Ecology and Systematics*, 32:305–332.
- Schutzenhofer, M. R., Valone, T. J., y Knight, T. M. (2009). Herbivory and population dynamics of invasive and native *Lespedeza*. *Oecologia*, 161:57–66.
- Sebert-Cuvillier, E., Paccaut, F., Chabrierie, O., Endels, P., Goubet, O., y Decocq, G. (2007). Local population dynamics of an invasive tree species with a complex life-history cycle: A stochastic matrix model. *Ecological modelling*, 201:127–143.
- SEMARNAT (2016). *Acuerdo por el que se determina la Lista de las Especies Exóticas Invasoras para México*. Diario Oficial de la Federación. 07 de diciembre de 2017. México.
- Shea, K. y Kelly, D. (1998). Estimating biocontrol agent impact with matrix models: *Carduus nutans* in New Zealand. *Ecological Applications*, 8:824–832.
- Shea, K., Kelly, D., Sheppard, A. W., y Woodburn, T. L. (2005). Context-dependent biological control of an invasive thistle. *Ecology*, 86:3174–3181.

- Shea, K., Sheppard, A., y Woodburn, T. (2006). Seasonal life-history models for the integrated management of the invasive weed nodding thistle *Carduus nutans* in Australia. *Journal of Applied Ecology*, 43:517–526.
- Sher, A. A. y Hyatt, L. A. (1999). The disturbed resource-flux invasion matrix: A new framework for patterns of plant invasion. *Biological Invasions*, 1:107–114.
- Silvertown, J., Franco, M., y McConway, K. (1992). A demographic interpretation of Grime's triangle. *Functional Ecology*, 6(2):130–136.
- Silvertown, J., Franco, M., 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(3):465–476.
- Silvertown, J. W. (1987). *Introduction to Plant Population Ecology*. Longman Scientific & Technical, England, UK.
- Smith, T. M. y Smith, R. L. (2007). *Ecología*. Pearson Educación.
- Stokes, K. E., Buckley, Y. M., y Sheppard, A. W. (2006). A modelling approach to estimate the effect of exotic pollinators on exotic weed population dynamics: Bumblebees and broom in Australia. *Diversity and Distributions*, 12:593–600.
- Stubben, C. J. y Milligan, B. G. (2007). Estimating and analyzing demographic models using the popbio package in R. *Journal of Statistical Software*, 22(11):1–23.
- Tabares-Mendoza, O. (2016). Criterios para el manejo de un híbrido invasor, *Kalanchoe x houghtonii* (Crassulaceae) mediante el uso de análisis demográficos prospectivos y retrospectivos. Tesis de maestría, Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México.
- Tenhumberg, B., Louda, S. M., Eckberg, J. O., y Takahashi, M. (2008). Monte carlo analysis of parameter uncertainty in matrix models for the weed *Cirsium vulgare*. *Journal of Applied Ecology*, 45:438–447.
- Williams, J. L., Ellis, M. M., Bricker, M. C., Brodie, J. F., y Parsons, E. W. (2011). Distance to stable stage distribution in plant populations and implications for near-term population projections. *Journal of Ecology*, 99:1171–1178.

Parte IV

EVALUACIÓN DE RIESGO DE INVASIÓN DE LA ESPECIE *Leonotis nepetifolia* (L.) R. Br.

**EVALUACIÓN DE RIESGO DE
INVASIÓN DE LA ESPECIE *Leonotis
nepetifolia* (L.) R. Br.**

Resumen

Aunque las invasiones biológicas pueden ser parte de un proceso natural de dispersión y colonización de nuevos hábitats, en las últimas décadas las actividades humanas han acelerado la dispersión de especies de diferentes grupos taxonómicos. Aunado a lo anterior, los incrementos en el cambio en el uso del suelo, la alteración de los ecosistemas y el cambio climático, han aumentado la vulnerabilidad de muchos hábitats a las invasiones biológicas. Aunque existe la probabilidad de que las especies introducidas no encuentren las condiciones necesarias para convertirse en especies exóticas invasoras, es necesario evaluar los riesgos asociados con su introducción. Los análisis de riesgo de invasión son una herramienta que permite clasificar y categorizar el riesgo asociado con la entrada de especies exóticas a un país o una región específica y priorizar acciones y recursos para su prevención, manejo y control. Se determinó la distribución actual de la especie *Leonotis nepetifolia* en México a través de la realización de un mapa de distribución, tomando en cuenta los registros de presencia de la especie en el Global Biodiversity Information Facility y a través de registros tomados en recorridos de campo. Además, se determinó la distribución potencial de la especie en México con el programa MaxEnt, el cual utiliza los datos de presencia de la especie y 19 variables climáticas correspondientes a su distribución original. También, se evaluó el riesgo de invasión de la especie a través del Sistema Australiano de Evaluación de Riesgo de Malezas modificado para México, el cual comprende tres secciones: biogeografía e historia de la especie, rasgos indeseables y biología y ecología. *Leonotis nepetifolia* se encuentra en 29 estados de la República Mexicana.

El modelo predictivo muestra una gran similitud climática (0.8) entre los puntos de presencia de la especie en México y su lugar de origen (África). La idoneidad ambiental para la especie es prácticamente nula en las zonas áridas y semiáridas. La evaluación de riesgo indicó que se debe rechazar la introducción de *Leonotis nepetifolia* a los ecosistemas naturales de México.

4.1. Introducción

Aunque las invasiones biológicas pueden ser parte de un proceso natural de dispersión y colonización de nuevos hábitats, en las últimas décadas las actividades humanas han acelerado la dispersión de especies de diferentes grupos taxonómicos (Sakai *et al.*, 2001; Koleff, 2017). Se ha determinado que las rutas o vías de introducción de las especies invasoras a una nueva área, son múltiples y variadas, esto debido a la deficiencia de los mecanismos de vigilancia de los sistemas fronterizos y a la falta de medidas de prevención y control. Una ruta de introducción se define como el proceso por el que una especie es trasladada, a través de vectores transportadores, de la región donde es nativa a una nueva área a la que no llegaría por dispersión natural (Lockwood *et al.*, 2007; Koleff, 2017). De forma general, se han citado tres principales rutas de movimiento e introducción: 1) **Escape**: Se refiere a la fuga de especies que se encuentran en confinamiento, potencialmente invasoras, hacia el ambiente natural. En este caso, las especies fueron introducidas intencionalmente, posteriormente transportadas a condiciones de confinamiento y finalmente escaparon accidentalmente o de forma intencional. Ejemplo de ello son las especies para mascotas, jardines botánicos, acuicultura, investigación científica, entre otras (González Martínez *et al.*, 2017). 2) **Transporte de contaminantes**: Se refiere al transporte no intencional de especies como contaminantes de un producto en donde dicho producto se mueve de forma intencional a través del comercio internacional. Esto incluye plagas y enfermedades de alimentos, productos de agricultura, pesquerías, entre otros (González Martínez *et al.*, 2017). 3) **Transporte de polizontes**: Se refiere al movimiento de especies adheridas a medios de transporte, por ejemplo, barcos, trenes, automóviles; a través de agua de lastre, bioincrustaciones de lanchas, adhesión a llantas, entre otras (González Martínez *et al.*, 2017). Uno de los factores que ha incrementado la movilización de las especies, a través de los diversos vectores, es la acelerada globalización, la cual ha generado el incremento y la frecuencia del transporte (terrestre, aéreo y acuático). Aunado a lo anterior, los incrementos en el cambio en el uso del suelo, la alteración de los ecosistemas y el cambio climático, han aumentado la vulnerabilidad de muchos hábitats a las invasiones (Koleff, 2017).

Por lo anterior, es indispensable el conocimiento de la distribución de las especies invasoras para implementar acciones de prevención de introducción, control o erradicación. Un enfoque importante para la comprensión y gestión de las especies invasoras es determinar su distribución potencial, es decir, conocer las áreas que describan las condiciones ambientales adecuadas para la supervivencia de las mismas (Anderson *et al.*, 2003; Guisan y Thuiller, 2005). Varios modelos y metodologías se han propuesto para llevar a cabo dicha tarea, los cuales han sido sujetos a comparaciones en diversos estudios (Anderson *et al.*, 2003; Segurado y Araújo, 2004; Guisan y Thuiller, 2005; Qiao

et al., 2015). Uno de los modelos más utilizados es el algoritmo de máxima entropía “MaxEnt”, debido a su fácil utilización y su buen desempeño en estudios comparativos (Qiao *et al.*, 2015). El método es relativamente sencillo y ventajoso, básicamente sólo requiere datos de presencia de la especie e información ambiental (Phillips *et al.*, 2006).

El conocimiento sobre la distribución potencial de las especies invasoras sirve de insumo para mejorar la predicción de los “análisis de riesgo para invasiones biológicas”. Los análisis de riesgo permiten clasificar y categorizar el riesgo asociado con la entrada de especies exóticas a un país o región específica y priorizar acciones y recursos para su prevención, manejo y control. El análisis de riesgo implica una evaluación interdisciplinaria que involucra, por mencionar algunas, la Biología, la Ecología, la Economía, entre otras. El resultado de este análisis representa el primer acercamiento al punto de control o filtro para la prevención de introducción de especies que pueden ser potencialmente perjudiciales a los hábitats a los que pudiera llegar (González Martínez *et al.*, 2017).

4.2. Objetivos

- Determinar la distribución actual y potencial de *Leonotis nepetifolia* en México.
- Estimar el riesgo de invasión de *Leonotis nepetifolia* a través de la Evaluación de Riesgo de Malezas (Australian Weed Risk Assessment - AWRA), modificado por Sifuentes (2021), a través del Sistema Automático de Captura de Información de Malezas (SACIM).

4.3. Materiales y métodos

4.3.1. Distribución actual y potencial de *Leonotis nepetifolia*

Para la elaboración del mapa de distribución actual, se realizó una base de datos con los registros de presencia de la especie en México. Los registros de presencia fueron tomados del Global Biodiversity Information Facility (GBIF, 2020) y se agregaron los registros obtenidos en recorridos de campo en los estados de Hidalgo y Querétaro. La lista de registros fue depurada, eliminando los puntos de presencia duplicados y aquellos que no correspondieron a la especie. En el programa QGIS (versión 3.12.3), se colocaron los puntos correspondientes a los registros sobre la carta topográfica de la República Mexicana del INEGI con escala 1:250,000 (INEGI, 2019).

Para conocer la distribución potencial de la especie se tomaron los registros de presencia utilizados para la elaboración del mapa de distribución actual y 19 variables climáticas correspondientes a

su área de distribución original (África), las cuales se obtuvieron de la base de datos de WorldClim (WorldClim, 2020). Para obtener un mejor modelo de predicción se realizaron correlaciones entre las 19 variables y sólo se utilizaron las que tuvieron valores bajos de correlación. Una vez obtenida la información necesaria, se utilizó el programa de predicción MaxEnt, el cual determina la relación entre las variables climáticas y los registros de las especies (Guisan y Thuiller, 2005; Phillips *et al.*, 2006). Se asume que el clima en los puntos de observación de una especie es representante de la gama ambiental del organismo; de esta forma, el clima se utiliza como el sistema de calibración para proponer un modelo de la probabilidad de presencia con base en el clima (Palma-Ordaz y Delgadillo-Rodríguez, 2014). MaxEnt trata de encontrar la distribución de probabilidad de máxima entropía (cercana a la uniforme), sujeta a limitaciones impuestas por la información disponible en torno a la distribución observada en el ambiente original de la especie (en este caso su distribución en África), y las condiciones ambientales del área de estudio (en este caso México). Al tener datos sólo de presencia, MaxEnt crea puntos de pseudoausencias y divide la base de datos de registros de presencia en dos grupos: el primero se utiliza para construir el modelo mediante los datos de entrenamiento, mientras que el segundo es para evaluar el modelo al utilizar los datos de prueba (Phillips *et al.*, 2006; Palma-Ordaz y Delgadillo-Rodríguez, 2014). El modelo de distribución potencial fue generado con las características predeterminadas por MaxEnt. El resultado obtenido fue proyectado en un mapa de la República Mexicana (1:250,000) mediante el programa QGIS versión 3.12.3 (INEGI, 2019). El modelo de distribución potencial muestra valores de baja (0) y alta (1) probabilidad de ocurrencia de la especie. Con MaxEnt se obtuvo la prueba Jackknife y la curva ROC/AUC (acrónimo del término en inglés Area Under the Curve) para el modelo. La prueba Jackknife determina la contribución relativa de cada variable al modelo generado. El resultado es expresado con una medida llamada “ganancia”, la cual evidencia los requerimientos ecológicos de la especie. La curva ROC/AUC evalúa la habilidad predictiva del modelo de distribución generado por medio de un gráfico, indicando el área bajo la curva (AUC), la cual representa la relación entre el porcentaje de presencia correctamente predicha (sensibilidad) y, uno menos el porcentaje de ausencias correctamente predichas (especificidad). El AUC mide la capacidad del modelo para clasificar correctamente a una especie como presente o ausente (Palma-Ordaz y Delgadillo-Rodríguez, 2014). Los valores de AUC pueden ser interpretados como la probabilidad de que, cuando se seleccione al azar un punto de presencia y uno de ausencia, el punto de presencia tendrá un valor mayor de idoneidad o probabilidad sobre el modelo. Una guía general para la clasificación de la precisión del modelo tomando en cuenta el AUC es: 0.50-0.60 = insuficiente; 0.60-0.70 = pobre; 0.70-0.80 = promedio; 0.80-0.90 = bueno; 0.90-1 = excelente.

4.3.2. Evaluación del riesgo de invasión de *Leonotis nepetifolia*

Para evaluar el riesgo de invasión de la especie, se utilizó el sistema australiano de Evaluación de Riesgo de Malezas (Australian Weed Risk Assessment - AWRA) (Pheloung *et al.*, 1999), modificado por Sifuentes (2021), a través del Sistema Automático de Captura de Información de Malezas (SACIM) (Sifuentes, 2021). Este método determina el grado de amenaza o riesgo que representa una maleza al ser ingresada a una zona. Este sistema se basa en estimaciones cualitativas, semi-cuantitativas o cuantitativas de la probabilidad y la magnitud de los daños causados por la amenaza que representa la introducción de las plantas no nativas; para ello, se emplea información biológica, ecológica y geográfica. Con la información recopilada, se generan predicciones relacionadas con el potencial de la invasividad de la especie, su impacto y su distribución en la zona de introducción (Groves *et al.*, 2001).

El sistema considera 49 criterios divididos en tres secciones: Sección A. Biogeografía e Historia; Sección B. Rasgos indeseables; y Sección C. Biología y Ecología. Como mínimo, se requiere responder a 10 criterios, de los cuales, al menos dos deben ser de la sección de biogeografía, dos de la sección de rasgos indeseables y 6 de la sección de Biología/Ecología. Las respuestas se califican como si/no/se desconoce, y éstas se asocian a un índice numérico en donde el no puede ser asociado al valor de -1 ó 0, y el sí a un valor de 1. El resultado final lleva a una decisión de introducir (< 1), rechazar la introducción al país o a un ecosistema (> 6) o recomendaciones de más estudios (1-6). Sin embargo, se recomienda que para la realización de mejores evaluaciones, al menos se conteste un 30% de las preguntas (Krivánek y Pyšek, 2006; Sifuentes, 2021).

Para la realización de la evaluación de riesgo de invasión de *L. nepetifolia*, a través de este sistema, se utilizó la información obtenida en esta investigación doctoral y la información obtenida a través de la revisión de diversas fuentes bibliográficas que aportaron datos sobre los diversos aspectos requeridos.

4.4. Resultados

4.4.1. Distribución actual y potencial de *Leonotis nepetifolia*

El modelo de distribución actual indica que la especie tiene presencia en 29 estados de la República Mexicana. Los estados de Baja California, Chihuahua y Coahuila son los únicos que no registran presencia de la especie (Figura 4.1).

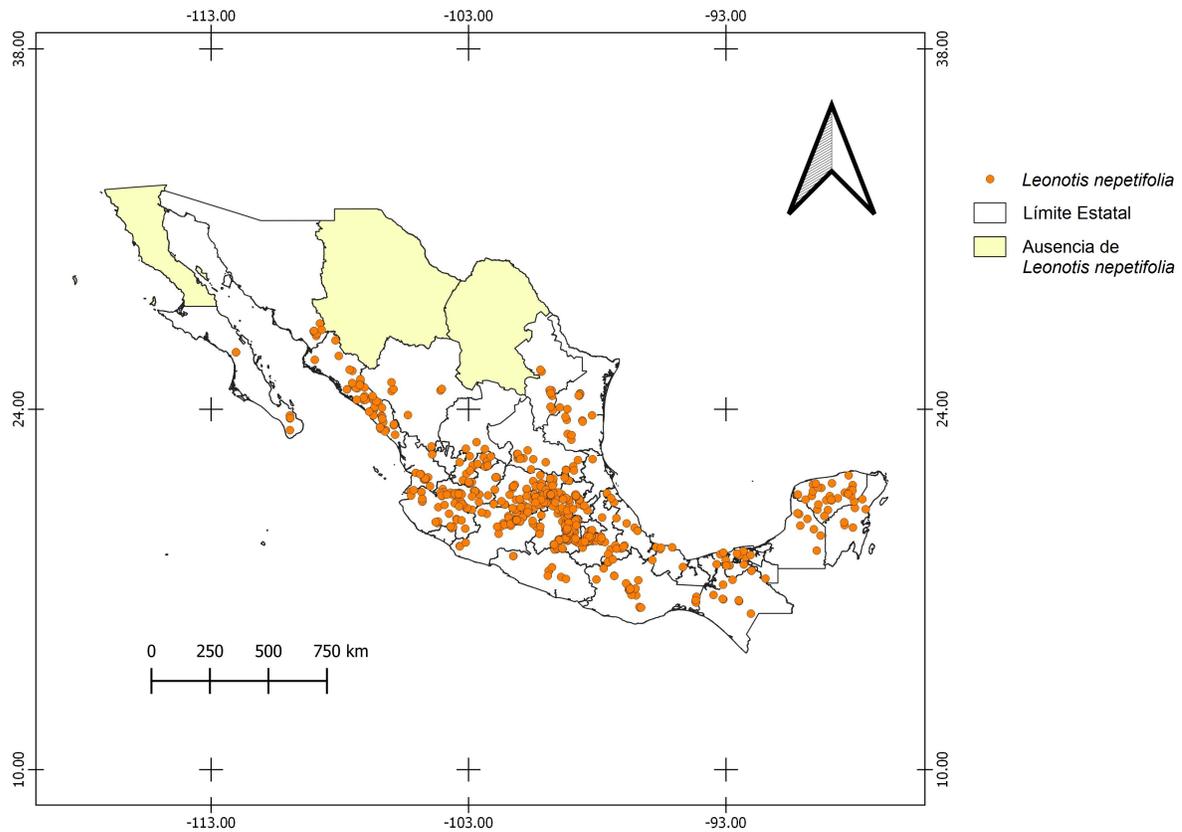


Figura 4.1: Mapa de distribución actual de *Leonotis nepetifolia* en la República Mexicana (QGIS versión 3.12.3; carta topográfica de la República Mexicana escala 1:250,000, INEGI (2019)).

El modelo predictivo muestra una gran similitud climática (0.8) entre los puntos de presencia de la especie en México y su lugar de origen, África; sin embargo, el promedio de idoneidad ambiental fue de 0.45 (Figura 4.2). El valor del AUC fue de 0.86, es decir, el modelo presentó una buena calidad. Al parecer la estacionalidad de la temperatura, el rango anual de la temperatura y la isothermalidad, son las variables que más influyen en la idoneidad, seguido de la precipitación del mes más húmedo y la precipitación del cuarto más húmedo. En el modelo proyectado para México, se observa que las altas temperaturas y las bajas precipitaciones son las variables limitantes ya que, en México, la idoneidad ambiental para la especie es prácticamente nula en las zonas áridas y semiáridas (Figura 4.2).

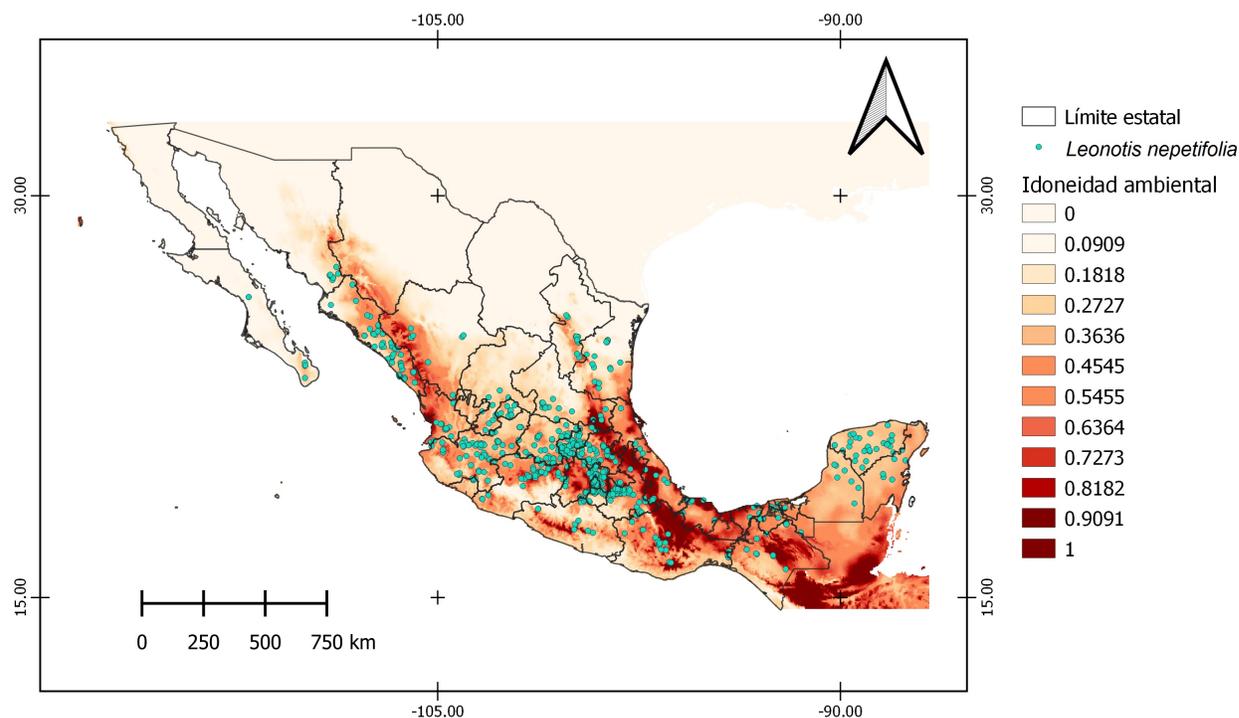


Figura 4.2: Distribución actual y potencial de *Leonotis nepetifolia* en la República Mexicana (QGIS versión 3.12.3; carta topográfica de la República Mexicana escala 1:250,000, INEGI (2019)).

4.4.2. Evaluación del riesgo de invasión de *L. nepetifolia*

A continuación se presentan los 49 criterios de la evaluación que estiman el riesgo de invasión de *Leonotis nepetifolia*.

Nombre Botánico: *Leonotis nepetifolia* (L.) R. Br.

Nombre Común: Bastón de San Francisco, Bola africana del rey, Castilleja, Cordón de San Francisco, Flor africana de mundo, Hierba del burro, Rienda, Vara de San José, Vara de San Juan. Christmas candlestick, Devil's pincushion, Lion's ear, Lion's ears, Mint lion's ear.

Nombre de la Familia: Lamiaceae

Evaluador: Omar Díaz Segura

SECCIÓN A. BIOGEOGRAFÍA/HISTORIA			
Criterio/cuestionamiento	Respuesta	Argumento	Valor
1.01 ¿Es una especie domesticada? Si la respuesta es "no", entonces vaya a la pregunta 2.01	No	Es una especie originaria de África tropical y subtropical, con distribución pantropical, reportada como exótica invasora para México. No es una especie domesticada ya que el taxón no ha sido seleccionado intencionalmente durante varias generaciones para reducir alguno de los atributos que la hace maleza. La domesticación se refiere a una planta que es aprovechada y explotada.	No = 0; Sí = -3
1.02 ¿La especie se ha naturalizado en el lugar donde se ha sembrado o cultivado?	No aplica	Esta pregunta no se contesta si la respuesta a la pregunta 1.01 fue "no".	
1.03 ¿La especie tiene razas o variedades que sean malezas?	No aplica	Si la respuesta a 1.01 es "no" o si el taxón no es una subespecie cultivada o variedad registrada de una especie domesticada, entonces esta pregunta no se responde.	
2.01 ¿Es una especie adecuada a climas en México? Esta pregunta puede tener valores de 0 a 2. Donde 2 es una alta similitud climática y 0 es una similitud climática baja o nula. Ejemplo del umbral de corte 0 = Similitud nula, 0.01-0.199 = Similitud baja, 0.2-0.499 = Similitud intermedia, 0.5-1 = Similitud alta	Alta	<i>Leonotis nepetifolia</i> presenta una similitud climática alta (0.8). El mapa muestra que la especie puede establecerse en distintos climas en los estados de Aguascalientes, Baja California Sur, Campeche, Chiapas, Ciudad de México, Colima, Durango, Estado de México, Guanajuato, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Morelos, Nayarit, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, Querétaro, Quintana Roo, San Luis Potosí, Sinaloa, Sonora, Tabasco, Tamaulipas, Tlaxcala, Veracruz, Yucatán, Zacatecas (Villaseñor y Espinosa-García, 1998; Díaz-Segura <i>et al.</i> , 2020).	Alta similitud = 2; Intermedio = 1; Baja o nula = 0.

Criterio/cuestionamiento	Respuesta	Argumento	Valor
<p>2.02 ¿Cómo es la calidad de la similitud climática? La calidad de la similitud climática incrementa con datos puntuales georreferenciados de fuentes confiables. Si hay datos confiables, entonces se usa un modelo correlativo siguiendo los lineamientos para generar un modelo de distribución de especies (SDM o Species Distribution Modelling). Un valor alto = 2 indica que se conoce bien el intervalo de distribución natural y en donde se ha introducido y coincide con el clima de la zona en la que se va a introducir el taxón; Intermedio = 1 indica que el intervalo de distribución.</p>	Alta	<p>La calidad del modelo utilizado para la predicción es alta (2) ya que se contó con georreferencias confiables que permitieron utilizar el modelo predictivo Maxent, el cual permitió la realización de un mapa que indica que el clima de los sitios de su distribución natural coinciden con el clima de la zona en la que se encuentra el taxón fuera de su área de distribución natural.</p>	<p>Alta = 2; Intermedia = 1; Baja o nula = 0</p>
<p>2.03 ¿Es una especie adaptada a un intervalo ambiental muy amplio? Una especie que se encuentra en más de tres tipos de climas tendría una respuesta afirmativa “sí”. Si crece en menos de 3 tipos climáticos, entonces es “no” o si no hay información se contesta “se desconoce”.</p>	Sí	<p>La especie se cita en más de tres tipos de climas: (A)C(m), (A)C(m)(f), (A)C(w1), (A)C(w2), (A)C(wo), (A)C(wo)x', A(f), Am, Am(f), Aw1, Aw1(x'), Aw2, Aw2(x'), Awo, Awo(x'), BS1(h')w, BS1h(x'), BS1hw, BS1kw, BSo(h')w, BSohw, BSokw, BW(h')w, BWh(x'), C(m)(f), C(w1), C(w2), C(wo), Cb'(w2), Cb'(w2)x' (García, 1964) (Díaz-Segura, Obs. Pers.).</p>	<p>No= 0; Sí= 1</p>

Criterio/cuestionamiento	Respuesta	Argumento	Valor
<p>2.04 ¿Es nativo o naturalizada en hábitats con clima seco (clima tipo B)? Naturalizado se refiere al proceso de establecimiento de una especie exótica en el área donde fue introducida. Este establecimiento está asociado a un área o lugar que por su similitud ambiental al área de distribución original o condiciones adecuadas, permite el establecimiento de poblaciones autosuficientes en vida libre.</p>	Sí	<p>Esta pregunta se refiere a la influencia climática sobre el establecimiento de la especie. Se debe pensar en variables climáticas extremas que determinen el éxito o fracaso del establecimiento del taxón. Para México se usan climas B. <i>Leonotis nepetifolia</i> se cita en climas BS1(h')w, BS1h(x'), BS1hw, BS1kw, BSo(h')w, BSohw, BSokw, BW(h')w, BWh(x') (Díaz-Segura <i>et al.</i>, 2020; López-Grether, 2020).</p>	No = 0; Sí = 1
<p>2.05 ¿Hay evidencia de introducciones repetidas fuera de su intervalo de distribución natural? Para responder a esta pregunta se debe considerar la evidencia de que la especie puede establecerse en áreas fuera de su área geográfica de distribución natural con una o pocas introducciones realizadas por el hombre en el medio silvestre. Si en México hay venta o introducción por invernaderos, entonces puede ser evidencia de introducción.</p>	Sí	<p><i>Leonotis nepetifolia</i> ha sido introducida en diversas ocasiones como planta ornamental a través de su venta en invernaderos y se ha logrado establecer con éxito (CONABIO, 2016b). Actualmente existe oferta de plantas, tinturas, semillas y flores secas en internet (Mercado Libre, eBay).</p>	<p>S. Esta respuesta es de utilidad para asignar valores a las preguntas 3.01 a 3.05</p>

Criterio/cuestionamiento	Respuesta	Argumento	Valor
<p>3.01 ¿Se encuentra naturalizado fuera de su intervalo nativo de distribución?</p>	<p>Sí</p>	<p>Un taxón naturalizado es aquel que puede generar poblaciones autosustentables en ambientes naturales fuera de su área natural de distribución sin la intervención humana. Si el taxón es un producto hortícola, o hay evidencia de naturalización en cualquier parte de se debe considerar una respuesta positiva a la pregunta. Si el intervalo de distribución nativo no es claro entonces se contesta “Se desconoce”. <i>L. nepetifolia</i> es una especie naturalizada en varias partes de América tropical (CONABIO, 2016b; Vibrans, 2009).</p>	<p>2</p>
<p>3.02 ¿Es una maleza de jardines o de espacios de uso público urbano? Se define como maleza en este apartado si el taxón puede completar su ciclo de vida en ambientes urbanos o de invernadero generando algún impacto. Una respuesta negativa o “se desconoce” dependerá de la cantidad y la calidad de la información disponible.</p>	<p>No</p>	<p>La respuesta a este criterio debe considerarse como “No” debido a que en el criterio 3.04 se respondió “Si”.</p>	<p>0</p>

Criterio/cuestionamiento	Respuesta	Argumento	Valor
<p>3.03 ¿Es una maleza agrícola, hortícola o forestal? El taxón altera la composición, estructura o funcionamiento de ecosistemas naturales.</p>	Sí	<p>Crece dentro de terrenos para cultivo (Iwarsson y Harvey, 2003). En Australia se ha mencionado como maleza de sistemas agrícolas (Clarkson <i>et al.</i>, 2012; CABI, 2018), y como causante de problemas para los cultivos de caña de azúcar (Parsons y Cuthbertson, 2001). En Sudamérica es considerada una maleza importante en cultivos de arroz y de caña de azúcar (Parsons y Cuthbertson, 2001). En Brasil es una planta dañina para los cultivos de azúcar (Brighenti, 2010), maíz (Lorenzi, 2000) y soya (Gazziero <i>et al.</i>, 2015). En Paraguay es una maleza de diversos cultivos aunque su aparición no es muy frecuente (de Egea <i>et al.</i>, 2018). En México se ha citado en sitios aledaños a tierras de cultivo (Piedra-Ibarra <i>et al.</i>, 2005; Díaz-Segura <i>et al.</i>, 2020).</p>	2
<p>3.04 ¿El taxón es reconocido por ser una maleza ambiental? Si el taxón es una maleza conocida, pero su estado de invasividad no es claro o muy bajo, entonces conteste “Sí” en esta pregunta, pero “No” para la pregunta 3.02</p>	Sí	<p>Se establece en altas densidades a lo largo de las riberas de los ríos y en las llanuras aluviales en las regiones tropicales secas y húmedas del norte de Australia. Desplaza a especies autóctonas. Altera los niveles tróficos y los servicios ecosistémicos (Weeds of Australia, 2016; CABI, 2018). Se encuentra en bordes de carreteras, áreas sobrepastoreadas, sitios perturbados, áreas de desechos y vías fluviales (Weeds of Australia, 2016). En México se encuentra cerca de terrenos de cultivo, bordes de carreteras y en espacios urbanos (Piedra-Ibarra <i>et al.</i>, 2005; Díaz-Segura <i>et al.</i>, 2020).</p>	2

Criterio/cuestionamiento	Respuesta	Argumento	Valor
3.05 ¿Existe relación filogenética cercana con especies de malezas?	No	El género <i>Leonotis</i> comprende nueve especies de las cuales sólo <i>L. nepetifolia</i> tiene una distribución pantropical y es la única considerada exótica invasora (Iwarsson y Harvey, 2003; CONABIO, 2016b; CABI, 2018).	0
SECCIÓN B. BIOLOGÍA/ECOLOGÍA. Rasgos indeseables			
Criterio/cuestionamiento	Respuesta	Argumento	Valor
4.01 ¿Produce espinas o estructuras ganchudas?	Sí	La planta produce verticilos globosos los cuales portan bractéolas que terminan en una punta rígida (Calderón de Rzedowski y Rzedowski, 2005). En la descripción de la especie Iwarsson y Harvey (2003), mencionan que las bractéolas son acuminadas. <i>Leonotis nepetifolia</i> impide el acceso a los cursos de agua para el ganado debido a la naturaleza puntiaguda de la inflorescencia (Smith, 2002; Weeds of Australia, 2016). En zonas con alta densidad se dificulta el paso debido a la naturaleza puntiaguda de las bractéolas que pueden llegar a punzar y rasgar la piel (Obs Pers.).	No = 0; Sí = 1
4.02 ¿Produce un efecto alelopático? La pregunta se asocia a la supresión de alguna fase del ciclo de vida de las especies asociadas por compuestos producidos por el taxón introducido. Si no hay evidencia, se contesta como “Se Desconoce”.	Se desconoce	No existen estudios científicos que demuestren que la especie produzca sustancias alelopáticas.	No = 0; Sí = 1; No se asignó valor
4.03 ¿El taxón es parásito, o semi parásito de posibles hospederos en la zona de introducción?	Se desconoce	No existen estudios científicos que demuestren que la especie es parásita o semi parásita.	No = 0; Sí = 1; No se asignó valor

Criterio/cuestionamiento	Respuesta	Argumento	Valor
4.04 ¿El taxón es desagradable para los animales de pastoreo?	Se desconoce	No hay evidencia de que los animales de pastoreo consuman a la especie.	No = -1; Sí = 1; No se asignó valor
4.05 ¿Es tóxico para animales?	Se desconoce	No hay evidencia científica. <i>Glechoma hederacea</i> L. y <i>Salvia reflexa</i> Hornem (Lamiaceae), son tóxicas para el ganado (Fuller y McClintock., 1986; Román-Miranda <i>et al.</i> , 2017).	No = 0; Sí = 1; No se asignó valor
4.06 ¿Es hospedero de plagas o patógenos reconocidos?	Sí	Piedra-Ibarra <i>et al.</i> (2005) indican que la especie es un hospedero importante para la supervivencia, y fuente primaria de inóculo del virus del mosaico de la alfalfa (AMV), del virus del mosaico del pepino (CMV) y del virus del mosaico del tabaco (TMV), los cuales ocasionan enfermedades en diversos cultivos de importancia económica. Contreras-Paredes (2005), aisló el virus del mosaico del tabaco (TMV) de plantas de <i>Leonotis nepetifolia</i> . Se ha citado que funciona como hospedero y provee espacio para la reproducción y crecimiento del pentatomido, <i>Agonoscelis puberula</i> , chinche exótica en México, proveniente de África (Ortega-León <i>et al.</i> , 2006; Díaz-Segura <i>et al.</i> , 2020).	No = 0; Sí = 1
4.07 ¿Causa alergias o es tóxico para los humanos?	No	No hay información de que la especie cause daños a la salud (Vibrans, 2009); por el contrario, se ha mencionado que posee propiedades medicinales y se ha utilizado para tratar el asma bronquial, la diarrea, la fiebre, la influenza y la malaria en la India. Se informa que la especie es analgésica y exhibe actividades antifúngicas y antibacterianas (CABI, 2018).	No = 0; Sí = 1

Criterio/cuestionamiento	Respuesta	Argumento	Valor
<p>4.08 ¿Crea riesgo de incendio en sistemas naturales? La pregunta se refiere a aquellas especies que acumulan biomasa que puede ser combustible para incendios o que tienen resinas o compuestos inflamables. Una respuesta negativa sería para aquellas especies con poca probabilidad de acumular biomasa inflamable.</p>	<p>No</p>	<p>No se hace alusión en el Fire effects information system (FEIS, 2021).</p>	<p>No = 0; Sí = 1</p>
<p>4.09 ¿Es una especie tolerante a la sombra en alguna fase de su ciclo de vida?</p>	<p>Sí</p>	<p>Crece en sol y sombra y sus semillas presentan fotoblastismo indistinto (Díaz-Segura <i>et al.</i>, 2020).</p>	<p>No = 0; Sí = 1</p>
<p>4.10 ¿Crece en suelos de México?</p>	<p>Sí</p>	<p>Crece en Cambisol vertico, Cambisol eútrico, Luvisol órtico, Fluvisol calcárico, Castañozem lúvico, Yermosol lúvico, Gleysol eútrico, Feozem háplico, Luvisol crómico, Acrisol órtico, Fluvisol eútrico, Acrisol férrico, Yermosol, Castañozem háplico, Vertisol pélico, Luvisol gléyico, Andosol ócrico, Xerosol lúvico, Litosol, Gleysol mólico, Regosol calcárico, Rendzina, Castañozem, Andosol vítrico, Luvisol férrico, Regosol eútrico, Xerosol cálcico, Nitosol eútrico, Cambisol crómico, Andosol húmico, Planosol, Andosol mólico, Luvisol vértico, Cambisol dístrico, Planosol eútrico, Nitosol dístrico, Cambisol cálcico, Xerosol húmico, Solonchak órtico, Histosol dístrico, Feozem lúvico, Planosol solódico (FAO-UNESCO, 1976) (Díaz-Segura, Obs. Pers.).</p>	<p>No = 0; Sí = 1</p>

Criterio/cuestionamiento	Respuesta	Argumento	Valor
4.11 ¿Tiene hábito trepador?	No	Es una planta herbácea anual. El tallo es simple aunque puede ser ramificado desde la base, es erecto, y puede alcanzar los dos metros de altura (Iwarsson y Harvey, 2003; Calderón de Rzedowski y Rzedowski, 2005).	No = 0; Sí = 1
4.12 ¿Presenta crecimiento cerrado denso?	Sí	Presenta altas densidades de hasta 21 ind/m ² .	No = 0; Sí = 1
Tipo de planta			
5.01 ¿Se encuentra en ambiente acuático?	No	Es una especie terrestre (Iwarsson y Harvey, 2003).	No = 0; Sí = 1
5.02 ¿Es un pasto (Poaceae)?	No	La especie pertenece a la Familia Lamiaceae.	No = 0; Sí = 1
5.03 ¿Es una planta fijadora de oxígeno?	Se desconoce	No hay reportes.	No = 0; Sí = 1
5.04 ¿Es una especie geófito?	No	Es una hierba anual, con raíz primaria gruesa que se estrecha abruptamente con numerosos laterales (Parsons y Cuthbertson, 2001).	No = 0; Sí = 1
Reproducción			
6.01 ¿Existe evidencia de bajo éxito reproductivo en lugares de origen?	No	Se distribuye en gran parte de África tropical (Iwarsson y Harvey, 2003).	No = 0; Sí = 1
6.02 ¿Produce semillas viables?	Sí	Lal y Ambasht (1982) mencionan que las semillas frescas están inactivas debido a un inhibidor soluble en agua en la cubierta de la semilla. Indican germinación seis meses después de la cosecha a temperaturas entre 28° y 32° C, con humedad en el suelo de 40 a 60%. Díaz-Segura <i>et al.</i> (2020), mencionan germinación rápida y sincrónica, indiferente a la luz y con % de germinación que aumenta de un año a otro. RBGK (2020) informan un 92% de germinación después de 11 años.	No = -1; Sí = 1

Criterio/cuestionamiento	Respuesta	Argumento	Valor
6.03 ¿El taxón puede hibridar de manera natural?	Sí	Gill y Conway (1979) señalaron una localidad en África, a 25 km al este de Kalou, distrito de Nyan-darua, a 2700 m s.n.m., dos plantas híbridas aparentes de <i>Leonotis mollissima</i> x <i>Leonotis nepetifolia</i> . El polen de los híbridos era entre amarillo y anaranjado intermedio; la densidad de tricomas en el envés de sus hojas fue intermedia; la concentración de azúcar del néctar promedió 20.5 % de sacarosa.	No = -1; Sí = 1
6.04 ¿Se presenta autofecundación?	Sí	Díaz-Segura <i>et al.</i> (2020) mencionan que la especie presenta un sistema reproductivo mixto lo que significa que la formación de semillas es consecuencia tanto de la autofecundación como de la fecundación cruzada.	No = 0; Sí = 1
6.05 ¿Requiere polinizadores especialistas?	No	En su distribución nativa, las flores son visitadas por miembros de la familia Nectariniidae (sui-mangas), miembros del Orden Lepidoptera (mariposas y polillas) e Hymenoptera (<i>Apis mellifera</i>) (Gill y Conway, 1979). En México, Díaz-Segura <i>et al.</i> (2020), mencionan visitantes florales de la familia Trochilidae (colibríes), Apidae (<i>Apis mellifera</i>), Vespidae (Avispas), Formicidae, Nymphalidae, Pieridae (mariposas) y Thripidae (Trips).	No = 0 ; Sí = -1
6.06 ¿Presenta reproducción vegetativa?	No	Sólo se reproduce por semilla. (Weeds of Australia, 2016; CABI, 2018; Díaz-Segura <i>et al.</i> , 2020).	No = 0 ; Sí = 1

Criterio/cuestionamiento	Respuesta	Argumento	Valor
6.07. ¿Cuál es el tiempo generacional mínimo? Integra un concepto de dinámica de poblaciones y representa el tiempo transcurrido desde la germinación hasta que el individuo produzca semillas, o el tiempo en el que una planta genera propágulos vegetativos o asexuales.	Anual	La especie es capaz de establecerse, crecer y reproducirse en menos de un año (López-Grether, 2017, 2020; Díaz-Segura <i>et al.</i> , 2020), (Obs. Pers.)	1 año = 1 (incluye a todas las especies anuales); 2-3 años = 0 (especies bianuales o de corta vida); Más de 4 años = -1
Mecanismos de dispersión			
7.01 ¿Los propágulos probablemente pueden ser dispersados no intencionalmente?	Sí	Parsons y Cuthbertson (2001) mencionan que las semillas se mueven en el lodo que se adhiere a la maquinaria agrícola y a otros tipos de vehículos.	No = -1; Sí = 1
7.02 ¿Los propágulos se dispersan intencionalmente por el humano?	Sí	Actualmente existe oferta de semillas en internet (Mercado Libre, eBay)	No = -1; Sí = 1
7.03 ¿Los propágulos pueden ser dispersados como contaminantes de productos?	Se desconoce	No existe evidencia	No = - 1; Sí = 1; No se asignó valor
7.04 ¿Los propágulos pueden ser dispersados por el viento?	Se desconoce	No existe evidencia	No = - 1; Sí = 1; No se asignó valor
7.05 ¿Los propágulos tienen la capacidad de flotar?	Sí	Parsons y Cuthbertson (2001) indican que las semillas son capaces de dispersarse mediante el agua y ponen en evidencia el establecimiento de los individuos en las riberas de los ríos. Los riachuelos formados por las lluvias trasladan rocas y sedimentos que con la fuerza de la corriente agitan o derriban plantas reproductivas lo que conlleva al traslado de las semillas (Obs. Pers.).	No = - 1; Sí = 1

Criterio/cuestionamiento	Respuesta	Argumento	Valor
7.06 ¿Los propágulos son dispersados por aves?	Se desconoce	No existe evidencia	No = -1; Sí = 1; No se asignó valor
7.07 ¿Los propágulos son dispersados por animales (de manera externa)?	Sí	Parsons y Cuthbertson (2001) mencionan que las semillas pueden moverse dentro del lodo adherido al ganado.	No = -1; Sí = 1
7.08 ¿Los propágulos son dispersados por animales (de forma interna)?	No	Las semillas no se encuentran dentro de un fruto carnoso.	No = -1 ; Sí = 1
Atributos de persistencia			
8.01 ¿Presenta abundante producción de semillas? El nivel de producción de semillas por vía sexual es un componente importante del crecimiento poblacional. Debe de considerarse únicamente la producción de semillas bajo condiciones naturales. Por lo general, se asume una producción de más de 5,000 semillas m^{-2} $año^{-1}$ para herbáceas y 1,000 m^{-2} $año^{-1}$ para leñosas.	Sí	Tomaz <i>et al.</i> (2004) citan una producción de 800 semillas por verticilo, mencionando que cada individuo puede llegar a formar más de 10 verticilos. Díaz-Segura <i>et al.</i> (2020), mencionan 1445 ± 132 semillas por individuo y una densidad máxima de 21 ind/m^2 , lo que se traduce en una producción aproximada de 30,000 semillas/ m^2 .	No = - 1; Sí = 1

Criterio/cuestionamiento	Respuesta	Argumento	Valor
<p>8.02 ¿Hay evidencia de que existe un banco de semillas persistente (de más de 1 año)? Más de 1% de las semillas producidas deben de ser viables en el suelo por un periodo mayor a 1 año. Se deben incluir bancos de semillas aéreas y del suelo. Los bancos de semillas incrementan el potencial invasor de una planta y hace que el control deba hacerse a largo plazo.</p>	<p>Sí</p>	<p>La latencia de las semillas es común en plantas anuales, malezas y plantas invasoras y con frecuencia permite la formación de bancos de semillas en el suelo (Thompson y Grime, 1979; Gioia y Pyšek, 2017; Díaz-Segura <i>et al.</i>, 2020). Lal y Ambasht (1982) mencionan que las semillas de <i>L. nepetifolia</i> permanecen inactivas debido a un inhibidor soluble en agua en la cubierta de la semilla. RBGK (2020) citan el 92% de germinación en semillas de 11 años de edad. Aunque hasta el momento no se ha evaluado la formación y la dinámica de un banco de semillas, la información advierte del potencial de supervivencia de las semillas en un ambiente óptimo lo que conlleva potencialmente a la formación de un banco de semillas (Díaz-Segura <i>et al.</i>, 2020).</p>	<p>No = - 1; Sí = 1</p>
<p>8.03 ¿Es controlada por herbicidas? Evidencia documentada que un buen control con herbicidas es posible. El control químico debe de ser suficiente para el manejo de la especie exótica invasora y con el menor daño a la vegetación asociada. Conteste con un 'no' si hay evidencia de que el control químico no es efectivo.</p>	<p>Sí</p>	<p>Clarkson <i>et al.</i> (2012) recomiendan picloram + triclopir para el control químico en Australia, sin embargo se destaca la dificultad de erradicar a la especie una vez establecida. Parsons y Cuthbertson (2001) indican que, en lugares en donde no se lleva a cabo el cultivo, el herbicida amina 2,4 D es un buen controlador durante la etapa vegetativa.</p>	<p>No = 1; Sí = - 1</p>

Criterio/cuestionamiento	Respuesta	Argumento	Valor
8.04 ¿Es tolerante o se beneficia de mutilación, corte, cultivo o fuego?	Sí	Se ha observado que la especie es tolerante del manejo físico del macheteo. Después de ser macheteada la especie no muere y es capaz de desarrollar nuevas ramas que potencialmente podrían producir estructuras reproductivas (López-Grether, 2020) (Obs. Pers.).	No = - 1; Sí = 1
8.05 ¿Tienes enemigos naturales efectivos en México?	Se desconoce	No existe evidencia	No = 1; Sí = - 1; No se asignó valor

Leonotis nepetifolia no es una especie domesticada en México. Se encuentra adecuada a los climas de México y existe alta similitud entre los climas donde se establece y los climas de su lugar de origen. Es una especie adaptada a un intervalo ambiental muy amplio, se encuentra en hábitats con climas A, B y C. Existe evidencia de introducciones repetidas fuera de su ámbito de distribución natural. Es una maleza agrícola, no tiene relación filogenética cercana (a nivel de Género) con especies de malezas. Es hospedera de patógenos reconocidos. No es tóxica y no causa alergias a los humanos. No crea riesgo de incendio en sistemas naturales. Algunas etapas de su ciclo de vida son tolerantes a la sombra, no tiene hábito trepador y presenta crecimiento cerrado o denso. No se encuentra en ambientes acuáticos y tampoco es una especie geófito. No existe evidencia de bajo éxito reproductivo en su lugar de origen. Produce semillas viables. Puede hibridar de manera natural. Presenta autofecundación y no requiere polinizadores especialistas. No presenta reproducción vegetativa. Su tiempo generacional es anual. Presenta abundante producción de semillas las cuales tienen la capacidad de flotar y pueden ser dispersadas no intencionalmente por el ser humano. Puede formar banco de semillas. La especie puede ser controlada por herbicidas y no tiene enemigos naturales en México.

SISTEMA AUTOMÁTICO DE CAPTURA DE INFORMACIÓN SOBRE MALEZAS (SACIM) - WRA-Mx

Nombre botánico:	<i>Leonotis nepetifolia</i> (L.) R. Br.	Respuesta	RECHAZAR
Nombre común:	Bola africana del rey	Puntuación total	29
Nombre familia:	Lamiaceae	03/06/2021	
Evaluador:	Omar Díaz Segura		
SECCION A. BIOGEOGRAFÍA/HISTORIA			
Domesticación	1.01	¿Es una especie domesticada?	N
	1.02	¿La especie se ha naturalizado en el lugar donde se ha sembrado o cultivado?	0
	1.03	¿La especie tiene razas o variedades que sean malezas?	0
Clima y distribución	2.01	Especie adecuada a climas en México	Alta
	2.02	Calidad de similitud climática	Alta
	2.03	Especie adaptable a un intervalo ambiental muy amplio	S
	2.04	Nativo o naturalizada en hábitats con clima seco (clima tipo B)	S
	2.05	Hay evidencias de introducciones repetidas fuera de su rango de distribución natural	S
Maleza	3.01	Naturalizado fuera de su intervalo nativo de distribución	S
	3.02	Maleza de jardines o de espacios de uso público urbano	N
	3.03	Maleza agrícola, hortícola o forestal	S
	3.04	Maleza ambiental	S
	3.05	Relación filogenética cercana con especies de malezas	N
SECCION B. RASGOS INDESEABLES			
Rasgos indeseables	4.01	Produce espinas o estructuras ganchudas	S
	4.02	Alelopática	?
	4.03	El taxón es parásita o semiparásita de posibles hospederos en la zona de introducción	?
	4.04	Desagradable para animales de pastoreo	?
	4.05	Tóxico a animales	?
	4.06	Hospedero de plagas o patógenos reconocidos	S
	4.07	Causa alergias o es tóxico para los humanos	N
	4.08	Crea un riesgo de incendio en sistemas naturales	N
	4.09	Es una especie tolerante a la sombra en alguna fase de su ciclo de vida	S
	4.10	Crece en suelos de México	S
	4.11	Hábito trepador	N
	4.12	Crecimiento cerrado o denso	S

SECCION C. BIOLOGÍA/ECOLOGÍA			
Tipo de planta	5.01	Acuática	N
	5.02	Pastos (Poaceae)	N
	5.03	Plantas fijadoras de nitrógeno	?
	5.04	Geófita	N
Reproducción	6.01	Evidencia de bajo éxito reproductivo en lugares de origen	N
	6.02	Produce semillas viables	S
	6.03	Hibridiza de manera natural	S
	6.04	Autofecundación	S
	6.05	Requiere de polinizadores especialistas	N
	6.06	Reproducción vegetativa	N
	6.07	Tiempo generacional mínimo	Anual
Mecanismos de dispersión	7.01	Los propágulos probablemente pueden ser dispersados no intencionalmente	S
	7.02	Los propágulos se dispersan intencionalmente por el humano	S
	7.03	Los propágulos pueden ser dispersados como contaminantes de productos	?
	7.04	Propágulos adaptados a dispersión por viento	?
	7.05	Propágulos con capacidad de flotar	S
	7.06	Propágulos dispersados por aves	?
	7.07	Propágulos dispersados por animales (de manera externa)	S
	7.08	Propágulos dispersados por animales (de forma interna)	N
Atributos de persistencia	8.01	Abundante producción de semillas	S
	8.02	Evidencia de que existe un banco de semillas persistente (de más de 1 año)	S
	8.03	Es controlado por herbicidas	S
	8.04	Es tolerante o se beneficia de mutilación, corte, cultivo o fuego	S
	8.05	Enemigos naturales efectivos en México	?
Bloques de puntuación		Biogeografía	16
		Atributos indeseables	5
		Biología/ecología	8
Preguntas contestadas		Biogeografía	11
		Atributos indeseables	8
		Biología/ecología	19
		Total	38
Sector afectado		Agrícola	20
		Ambiental	24

El Sistema Automático de Captura de Información sobre Malezas (SACIM) muestra un puntaje total de 29, lo que significa que se debe rechazar o impedir la introducción de la especie, *Leonotis nepetifolia*, en los ecosistemas naturales de México.

4.5. Discusión

Los registros considerados para determinar la distribución actual de *Leonotis nepetifolia*, en su mayoría, provienen de información proporcionada por la ciencia ciudadana, quienes han registrado que actualmente se encuentra casi en toda la República Mexicana con excepción de Baja California, Chihuahua y Coahuila. Esta información es similar con lo proyectado por el modelo de distribución potencial, aunque este modelo muestra áreas de alta idoneidad en donde aún no se registra la presencia de la especie. Esto posiblemente sea por la falta de muestreo o bien a que no ha logrado establecerse en esas áreas. Por otro lado el establecimiento de la especie se ve limitado por las zonas áridas y semiáridas, en donde al parecer las altas temperaturas y las bajas precipitaciones limitan el establecimiento de la especie. También podría deberse a que en estas zonas la actividad antropogénica es limitada, no obstante para poder mejorar la predicción de las áreas en donde podría establecerse la especie, habría que tomarse en cuenta información geográfica referente a las actividades humanas.

Una de las desventajas que presentan los modelos de distribución potencial es que podrían no reflejar las consecuencias de las particularidades del comportamiento poblacional, por ejemplo, la hipótesis de la dinámica fuente sumidero, la cual indica que existen poblaciones que se encuentran en un hábitat de alta calidad (conocidas como fuentes) y poblaciones que se encuentran en hábitats de muy baja calidad (conocidas como sumideros) y que por si solas no pueden mantener a la población, sin embargo un exceso de individuos de la población fuente podría dispersarse con frecuencia a la población sumidero, lo que podría hacer que la población sumidero persista indefinidamente a pesar de las restricciones del hábitat. Esto en el enfoque de las especies invasoras, podría estar relacionado con la hipótesis de la presión del propágalo, en la cual un alto número de propágulos frecuentes explican el éxito en el establecimiento.

Actualmente, se han incrementado los esfuerzos en la realización de evaluaciones de riesgo de invasión, los cuales han incluido el adaptar análisis de riesgos que resulten flexibles y fáciles de aplicar a las condiciones que presenta México, tal es el caso del Sistema Australiano de Evaluación de Riesgo de Malezas (Australian Weed Risk Assessment) modificado por Sifuentes (2021). Este sistema considera 49 criterios divididos en tres secciones: Sección A. Biogeografía e Historia; Sección B. Rasgos indeseables; y Sección C. Biología y Ecología. Con este método se ha logrado

realizar la evaluación de 31 especies, entre ellas *L. nepetifolia*. La evaluación de riesgo para *L. nepetifolia* realizada como parte de esta investigación, señaló que se debe rechazar la introducción a los ecosistemas naturales de México. Esto es similar a la evaluación de la especie realizada a través del MERI, el cuál la considera una especie altamente invasora (CONABIO, 2016a). Aunque estas evaluaciones resultan prácticas para proporcionar una respuesta inmediata de acción, pueden ser mejoradas con la inclusión de las características demográficas de las especies, pues resulta inherente el conocimiento de la dinámica poblacional para la toma de decisiones tanto en la introducción de una especie a un hábitat, como para su control o erradicación.

4.6. Conclusión

- *Leonotis nepetifolia* es una especie que actualmente se distribuye en 29 estados de la República Mexicana.
- El modelo de distribución potencial mostró una gran similitud climática entre los puntos de presencia de la especie y su lugar de origen, aunque en promedio la idoneidad es relativamente baja.
- Las altas temperaturas y las bajas precipitaciones limitan el establecimiento de la especie.
- La evaluación de Riesgo de Malezas (Australian Weed Risk Assessment - AWRA), modificada por Sifuentes (2020), indica que se debe rechazar la introducción de *Leonotis nepetifolia* a los ecosistemas naturales de México.

Referencias

- Anderson, R. P., Lew, D., y Peterson, A. T. (2003). Evaluating predictive models of species' distributions: criteria for selecting optimal models. *Ecological Modelling*, 162:211–232.
- Brighenti, A. M. (2010). *Manual de Identificação e Manejo de Plantas Daninhas em Cultivos de Cana-de-açúcar*. Juiz de Fora: Embrapa Gado de Leite.
- CABI (2018). *Leonotis nepetifolia*. in: Invasive species compendium. Wallingford, UK: CAB International.
- Calderón de Rzedowski, G. y Rzedowski, J. (2005). *Flora Fanerogámica del Valle de México*. Instituto de Ecología, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, 2 edición.
- Clarkson, J. R., Grice, A. C., y Dollery, C. (2012). Chasing the lion's tail. The value of program review: a case study from the management of *Leonotis nepetifolia* (L.) R. Br. in Rinyirru (Lakefield) National Park. En *Developing solutions to evolving weed problems. 18th Australasian Weeds Conference, Melbourne, Victoria, Australia*, pp. 53–56. Weed Science Society of Victoria Inc.
- CONABIO (2016a). *Método de Evaluación Rápida de Invasividad MERI para especies exóticas en México. Leonotis nepetifolia (L.) R. Br.* Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- CONABIO (2016b). Sistema de Información Sobre Especies Invasoras en México. <https://www.biodiversidad.gob.mx/especies/invasoras>. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Contreras-Paredes, C. A. (2005). *Caracterización Parcial de los Virus Asociados a Leonotis nepetifolia (L.) R. Brown en Atlixco, Puebla que Inducen Amarillamiento y Deformación Foliar en Plantas de Jitomate Lycopersicon esculentum Mill.*. Tesis de Licenciatura en Biología. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de México.
- de Egea, J., Mereles, F., y Céspedes, G. (2018). *Malezas comunes del Paraguay, manual de identificación*. Monsanto Paraguay S.A., Instituto de Biotecnología Agrícola, Dekalpar S.A y Agrofertil S.A.

- Díaz-Segura, O., Golubov, J., Mandujano, M. C., y Zavala-Hurtado, J. A. (2020). Reproductive characteristics that favor invasiveness in *Leonotis nepetifolia* (L.) R. Br. *Plant Species Biology*, 35(4):270–282.
- FAO-UNESCO (1976). *Mapa mundial de suelos 1:5 000 000*, volumen III. México y América Central. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. Organización de las Naciones Unidas para la Educación, la Ciencia y la Cultura.
- FEIS (2021). *Fire Effects Information System*. Disponible en: <https://www.feis-crs.org/feis/>.
- Fuller, T. C. y McClintock., E. (1986). *Poisonous Plants of California*. University of California Press, Berkeley.
- García, E. (1964). *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köpen*. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Gazziero, D. L., Lollato, R. P., Brighenti, A. M., Pitelli, R. A., y Voll, E. (2015). *Manual de identificação de plantas daninhas da cultura da soja*. Embrapa Soja.
- GBIF (2020). *Leonotis nepetifolia*. Global Biodiversity Information Facility. <https://www.gbif.org>.
- Gill, F. B. y Conway, C. A. (1979). Floral biology of *Leonotis nepetifolia* (L.) R. Br. (Labiatae). *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 131:244–256.
- Gioria, M. y Pyšek, P. (2017). Early bird catches the worm: germination as a critical step in plant invasion. *Biological Invasions*, 19:1055–1080.
- González Martínez, A. I., Barrios Caballero, Y., Morales Guerrero, N., y de Jesús de Jesús, S. (2017). Análisis de riesgo, sistemas de información y método de evaluación rápida de invasividad. En Born-Schmidt, G., de Alba, F., Parpal, J., y Koleff, P., editores, *Principales Retos que Enfrenta México ante las Especies Exóticas Invasoras*, pp. 155–170. Centro de Estudios Sociales y de Opinión Pública. Cámara de Diputados/LXIII Legislatura.
- Groves, R. H., Panetta, F. D., y Virtue, J. (2001). *Weed Risk Assessment*. CSIRO Publishing.
- Guisan, A. y Thuiller, W. (2005). Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, 8:993–1009.
- INEGI (2019). *División Política Estatal 1:250000*. Instituto Nacional de Estadística y Geografía. México.

- Iwarsson, M. y Harvey, Y. (2003). Monograph of the Genus *Leonotis* (Pers.) R. Br. (Lamiaceae). *Kew Bulletin*, 58:597–645.
- Koleff, P. (2017). Conceptos básicos sobre las invasiones biológicas y sus impactos a la biodiversidad. En Born-Schmidt, G., de Alba, F., Parpal, J., y Koleff, P., editores, *Principales Retos que Enfrenta México ante las Especies Exóticas Invasoras*, pp. 13–33. Centro de Estudios Sociales y de Opinión Pública. Cámara de Diputados/LXIII Legislatura.
- Krivánek, M. y Pyšek, P. (2006). Predicting invasions by woody species in a temperate zone: a test of three risk assessment schemes in the Czech Republic (Central Europe). *Diversity and Distributions*, 12:319–327.
- Lal, B. y Ambasht, R. S. (1982). Ecological studies on seed germination of *Leonotis nepetifolia* (L) Ait. f. in relation to environmental factors, with emphasis on fluoride polluted soils. *Geo-Eco-Trop*, 6:229–237.
- Lockwood, J., Hoopes, M., y Marchetti, M. (2007). *Invasion ecology*. Oxford: Blackwell Publishing.
- Lorenzi, H. (2000). *Plantas Daninhas do Brasil: Terrestres, Aquáticas, Parasitas e Tóxicas*. Instituto Plantarum.
- López-Grether, S. (2017). Estudio demográfico de la población de *Leonotis nepetifolia* en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA), D.F., México. Tesis de Licenciatura en Biología, Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.
- López-Grether, S. (2020). Biología de poblaciones de una especie exótica invasora en el semi-desierto, Querétaro, México. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas, Posgrado en Ciencias Biológicas, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Ortega-León, G., Thomas, D. B., y González-Soriano, E. (2006). A description of the nymphal stages of the african cluster bug *Agonoscelis puberula* Stål. *Southwestern Entomologist*, 31:245–249.
- Palma-Ordaz, S. y Delgadillo-Rodríguez, J. (2014). Distribución potencial de ocho especies exóticas de carácter invasor en el Estado de Baja California, México. *Botanical Sciences*, 92:587–597.
- Parsons, W. T. y Cuthbertson, E. G. (2001). *Noxious Weeds of Australia*. CSIRO Publishing.

- Pheloung, P. C., Williams, A. P., y Halloy, S. R. (1999). A weed risk assessment model for use as a biosecurity tool evaluating plant introductions. *Journal of Environmental Management*, 57:239–251.
- Phillips, S. J., Anderson, R. P., y Schapire, R. E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190:231–259.
- Piedra-Ibarra, E., de la Torre Almaraz, R., Zúñiga, G., Xoconostle-Cázares, B., y Ruiz-Medrano, R. (2005). *Leonotis nepetaefolia*: An important plant virus reservoir in central Mexico. *Phytoparasitica*, 33:480–494.
- Qiao, H., Soberón, J., y Peterson, A. T. (2015). No silver bullets in correlative ecological niche modelling: insights from testing among many potential algorithms for niche estimation. *Methods in Ecology and Evolution*, 6:1126–1136.
- RBGK (2020). *Seed information database (SID), Version 7.1. UK*. Royal Botanic Gardens Kew.
- Román-Miranda, M. L., Mora-Santacruz, A., y González-Cueva, G. (2017). Principales plantas tóxicas para el ganado en el Estado de Colima. *Revista de Ciencias Naturales y Agropecuarias*, 4(11):33–38.
- Sakai, A. K., Allendorf, F. W., Holt, J. S., Lodge, D. M., Molofsky, J., With, K. A., S. Baughman, Cabin, R. J., Cohen, J. E., Ellstrand, N. C., McCauley, D. E., O'Neil, P., Parker, I. M., Thompson, J. N., y Weller, S. G. (2001). The population biology of invasive species. *Annual Review in Ecology and Systematics*, 32:305–332.
- Segurado, P. y Araújo, M. B. (2004). An evaluation of methods for modelling species distributions. *Journal of Biogeography*, 31:1555–1568.
- Sifuentes, S. I. (2021). Implementación del sistema de evaluación de riesgo de malezas (WRA) para plantas exóticas invasoras en México. Tesis de Maestría en Ecología Aplicada, División de Ciencias Biológicas y de la Salud, Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Xochimilco.
- Smith, N. M. (2002). *Weeds of the Wet/Dry Tropics of Australia: A Field Guide*. Environment Centre NT.
- Thompson, K. y Grime, J. P. (1979). Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *Journal of Ecology*, 67(3):893–921.

Tomaz, M. A., Araujo, E. F., Ferreira, F. A., y Sagrilo, E. (2004). Germination of *Leonotis nepetifolia* seeds as a function of maturity stadium and globe position in the plant. *Planta Daninha*, 22:359–364.

Vibrans, H. (2009). *Leonotis nepetifolia*. Malezas de México. <http://www.conabio.gob.mx/malezasdemexico/lamiaceae/leonotisnepetifolia/fichas/ficha.htm>.

Villaseñor, J. L. y Espinosa-García, F. J. (1998). *Catálogo de Malezas de México*. Universidad Nacional Autónoma de México. Consejo Nacional Consultivo Fitosanitario. Fondo de Cultura Económica.

Weeds of Australia (2016). *Leonotis nepetifolia*. Queensland Government. http://keyserver.lucidcentral.org/weeds/data/media/Html/leonotis_nepetifolia.htm.

WorldClim (2020). *Global climate and weather data*. <http://www.worldclim.org>.

Parte V

DISCUSIÓN GENERAL

DISCUSIÓN GENERAL

Las invasiones biológicas se han convertido en un importante problema ambiental y, por lo tanto, en un objeto de investigación ecológica (Vitousek *et al.*, 1996; Pyšek y Richardson, 2007). Uno de los cuestionamientos fundamentales en el estudio de las especies invasoras es ¿qué características hacen que una especie exótica sea exitosa en un nuevo hábitat? El conocer y comprender estas características permitiría reconocer aquellas especies que podrían convertirse en un problema para los ambientes a los que llega, y así, prevenir su introducción (Alpert *et al.*, 2000). Además, la información sobre estas características forman los componentes centrales para las evaluaciones de riesgo que son fundamentales, tanto en la prevención, como en la mitigación de los efectos de las EEI (Hulme *et al.*, 2008). Aunque no es una idea nueva, no es hasta que se tiene el modelo conceptual de los estados por los que pasa una invasión biológica que se pueden identificar los diferentes atributos asociados al éxito de la invasión (Blackburn *et al.*, 2011). Esto implica que algunos atributos pueden ser importantes en el éxito de la invasión en la fase de introducción (por ejemplo, la presión del propágulo) (Lockwood *et al.*, 2005, 2009), y en las fases de establecimiento y expansión (por ejemplo, sistemas de dispersión, reproducción vegetativa, entre otros) (Kolar y Lodge, 2001). La investigación para la predicción de invasiones se ha centrado en tres componentes: 1) las características de la introducción (o elementos de la presión del propágulo); 2) el potencial de invasión que son atributos intrínsecos de las especies; y 3) la invasibilidad o las características del ambiente receptor (Kolar y Lodge, 2001; Catford *et al.*, 2009).

La presión del propágulo (frecuencia y cantidad de propágulos) es uno de los atributos que se relaciona positivamente con el éxito de una invasión (Kolar y Lodge, 2001). En cuanto al potencial de invasión (rasgos intrínsecos de las especies), de manera general, las plantas invasoras presentan: tasas de crecimiento rápido desde la fase vegetativa hasta la floración, tiempo generacional corto, amplio período reproductivo, autocompatibilidad pero no completamente autógena o apomítica, sin necesidad de polinizadores específicos, gran producción de semillas, germinación discontinua, viabilidad prolongada de las semillas, adaptaciones para la dispersión a corta y larga distancia, si

es perenne tiene una reproducción vegetativa vigorosa o se regenera a partir de fragmentos, alta capacidad de competir interespecíficamente por medios especiales (crecimiento en roseta, aleloquímicos) y gran plasticidad fenotípica (Baker, 1974; Williamson y Fitter, 1996; Goodwin *et al.*, 1999; Alpert *et al.*, 2000; Pyšek y Richardson, 2007). En cuanto a las características poblacionales, de manera general, las plantas invasoras presentan altas tasas de crecimiento poblacional con altos valores en los procesos demográficos de crecimiento y fecundidad (Ramula *et al.*, 2008) y la viabilidad de las poblaciones dependen fuertemente de los tamaños poblacionales iniciales (Iles *et al.*, 2016).

Leonotis nepetifolia es una especie considerada invasora en varias partes del mundo, y en México, es considerada como una invasora de alto riesgo, no obstante, son relativamente escasos los estudios a nivel mundial sobre su biología y ecología y, por lo tanto, las técnicas de manejo adecuado para controlar y erradicar sus poblaciones son prácticamente inexistentes (CONABIO, 2016; CABI, 2018). En esta investigación se pudo confirmar como algunas de las características reproductivas y poblacionales de *Leonotis nepetifolia* son consistentes con las características generales que presentan las plantas invasoras, además de coincidir con algunas de las hipótesis que intentan explicar el éxito de las invasiones biológicas. Por ejemplo, con respecto a las características reproductivas, *L. nepetifolia* produce una gran cantidad de estructuras reproductivas y, por lo tanto, gran cantidad de semillas, que son componentes de la presión del propágulo, y sugiere que esta condición está facilitando su establecimiento (Lockwood *et al.*, 2005). Además, el incremento en el número de propágulos permite que la población se establezca y baje la probabilidad de fracaso en la invasión (Lockwood *et al.*, 2005, 2009). Además, abre la posibilidad de generar bancos de semillas, lo que aumenta la presión del propágulo en el suelo (Gioria *et al.*, 2016; Gioria y Pyšek, 2017).

El éxito de una invasión biológica puede explicarse también por el componente fenológico. Se han propuesto cuatro hipótesis para explicar el papel de la fenología en el éxito (Wolkovich y Cleland, 2011). 1) la ocupación de nichos vacíos; 2) la anticipación de la fenología; 3) la ampliación de la fenología; y 4) la plasticidad y el clima. El comportamiento fenológico en *L. nepetifolia* se asocia a varias de estas hipótesis por lo que tiene ventajas competitivas. Por un lado presenta una temporada amplia de producción de estructuras reproductivas y larga duración de la antesis floral para asegurar el éxito en la formación de semillas y, por lo tanto, el éxito en el establecimiento (Baker, 1974; Wolkovich y Cleland, 2011). Esto supondría una ampliación temporal de la fenología, sin embargo, para poder ser más precisos se necesitaría hacer comparaciones entre el tiempo de las fenologías de las plantas de la comunidad. También concuerda con la hipótesis de plasticidad y clima ya que modifica su fenología dependiendo del sitio en donde se establece (ver Capítulo 2).

Por otra parte, los visitantes florales de *L. nepetifolia*, son variados y en su mayoría nativos, y éstos podrían estar asegurando la producción de frutos y semillas. Esto es consistente con la hipótesis de nuevas asociaciones en donde la relación de especies nativas con las no nativas estaría influyendo positivamente en el éxito de la invasión (Colautti *et al.*, 2006). También sería consistente con una de las características de la hipótesis de la maleza ideal de Baker (1974), en donde se menciona que las plantas invasoras no necesitarían de un polinizador específico. Cabe señalar que en este estudio, la especie que presentó mayor registro de visitas florales fue la abeja europea *Apis mellifera*, la cual es una especie exótica en México; además, se registró la presencia de la chinche africana *Agonoscelis puberula*, también especie exótica; esto sería consistente con la hipótesis de colapso por invasión, la cual, indica que la facilitación entre especies exóticas aumenta la probabilidad de supervivencia y establecimiento de las mismas (Simberloff y Holle, 1999), no obstante, es necesario estimar la eficiencia de la abeja europea en la polinización de la especie. La regla o hipótesis de Baker, indica que las plantas invasoras con reproducción sexual tenderán a ser autógamias, de tal manera que la probabilidad de establecimiento aumente sin la necesidad de un socio reproductivo. *Leonotis nepetifolia* es capaz de realizar entre cruza y autocruza, por lo que maximiza la probabilidad de formación de frutos y semillas, lo que conlleva al éxito en el establecimiento (Baker, 1967). En este sentido, las semillas también mostraron características favorables en términos de invasión. Por ejemplo, la posibilidad de aumentar el porcentaje de germinación en relación a su longevidad indica una posible formación de un banco de semillas, lo que estaría ayudando a mitigar los efectos adversos de las condiciones ambientales y estaría generando una presión de propágulo incorporada al suelo. Además, la germinación rápida y sincrónica, la cual ayuda a mitigar los efectos de competencia interespecífica, sería consistente con las hipótesis de nicho vacío y efectos prioritarios, en donde las semillas de *Leonotis nepetifolia* estarían aprovechando los recursos que no están ocupando las especies nativas para poder germinar (Wolkovich y Cleland, 2011).

En cuanto a las características poblacionales de *Leonotis nepetifolia*, éstas indican un notorio comportamiento invasor y el análisis de su dinámica poblacional, muestra los momentos en los que se puede hacer una intervención para controlar o erradicar sus poblaciones. Las tasas de crecimiento poblacional son altas y no hay una estructura estable, lo que es esperado en plantas invasoras recientes y que están en un proceso de adaptación a las condiciones locales (Koons *et al.*, 2005; Williams *et al.*, 2011). Los individuos de mayor tamaño son los que mayormente contribuyen a la reproducción por lo que se debe de evitar que las plantas crezcan y alcancen tamaños reproductivos para evitar la producción masiva de propágulos.

Para mejorar el conocimiento biológico y ecológico de *Leonotis nepetifolia* se necesitarían hacer más estudios enfocados a las características del hábitat que invade y las facilitaciones que

otorga el ser humano para su establecimiento. Por ejemplo, probar la hipótesis de comensalismo humano, la cual indica que las especies exóticas asociadas al ser humano aumentan la probabilidad de invasión (Jeschke y Strayer, 2006). Se ha documentado que *L. nepetifolia* crece en sitios perturbados cercanos a poblaciones humanas (Calderón de Rzedowski y Rzedowski, 2005; CABI, 2018); además, en varias partes del mundo se ha documentado su uso medicinal y alimenticio por lo que posiblemente esto esté influenciando la venta de semillas en la red, lo que conlleva a una amplia dispersión de la especie facilitada por los humanos (Bussmann *et al.*, 2011; Maobe *et al.*, 2013; Oliveira *et al.*, 2015).

A pesar de los avances obtenidos en cuanto la generación de conocimiento sobre especies invasoras en México y en particular, la información generada en este trabajo, aún existen aspectos que necesitan ser atendidos para aumentar las acciones de prevención en la atención de estas especies, entre estas acciones se encuentran:

- Destinar mayores recursos económicos para la realización de investigaciones que revelen diversos aspectos de las especies invasoras. Actualmente son escasos los estudios que abordan los aspectos ecológicos de estas especies, lo que limita la creación de estrategias para su control y erradicación.
- Realizar esfuerzos de difusión a través de la impartición de educación ambiental con la finalidad de que las personas sean capaces de reconocer a este tipo de especies, se concienticen del peligro que representan y se les capacite sobre como manejarlas. Un ejemplo de la poca importancia que se le da al manejo de estas especies y la falta de conocimiento de lo que económicamente representa el hecho de eliminarlas, es el caso de *Leonotis nepetifolia*, la cual ha ido tomando notoriedad con el paso del tiempo. Sin embargo, los pobladores que se encuentran alrededor de los sitios donde habita, no ven a la especie como una amenaza y la retiran al igual que otras hierbas, sin tener conciencia del tiempo y el esfuerzo que se realiza al ser retirada a mano, y tampoco del gasto que implica el uso de maquinaria, combustible y el pago al personal que la opera (Figura 5.1).
- Realizar estudios de la especie en otras partes de México para implementar estrategias de manejo adecuadas, ya que el clima del lugar donde se desarrolla, podría influenciar su comportamiento demográfico, lo que implicaría aplicar medidas de control en tiempos distintos a los propuestos para la especie en el sitio de estudio de esta investigación. Así mismo, se sugiere realizar estudios que aborden la persistencia de las semillas en el suelo debido a la longevidad potencial de estas estructuras.

- Mejorar las evaluaciones de riesgo de invasión con la inclusión de la información demográfica de las especies, la cual, es importante porque muestra la importancia de los procesos demográficos en el crecimiento poblacional.
- Realizar estudios que revelen los impactos económicos y los impactos a la salud.
- Realizar pruebas con técnicas adecuadas de control o erradicación para la especie.

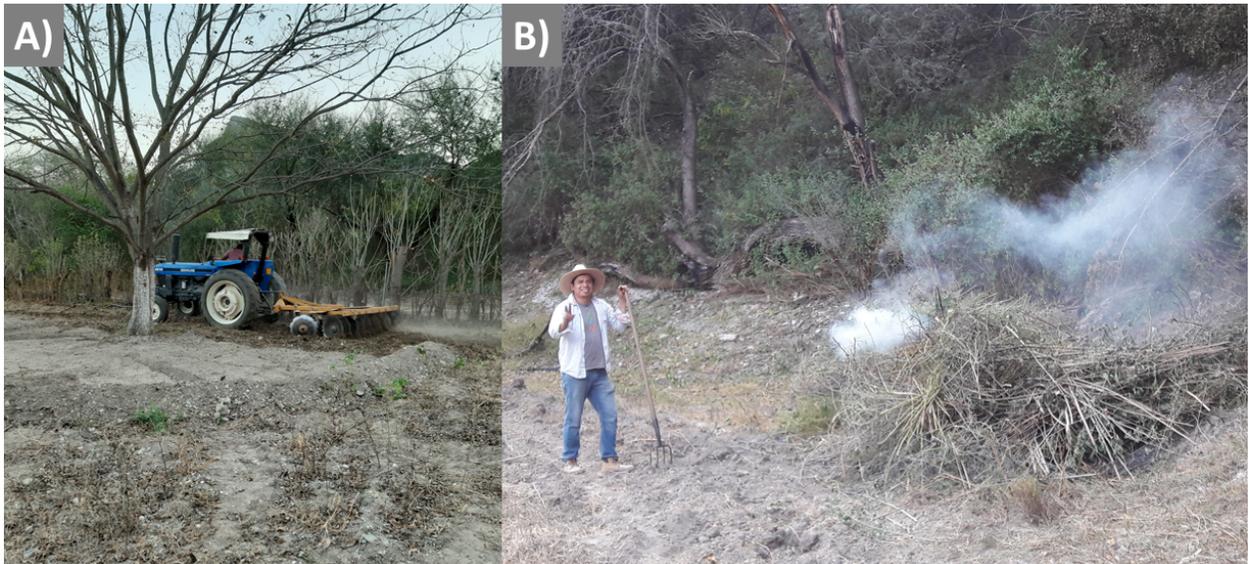


Figura 5.1: A) Remoción de *Leonotis nepetifolia* y otras hierbas en la parcela de estudio previo a la siembra de maíz y otras hortalizas. B) Guillermo Sánchez Cabrera, propietario de la parcela de estudio realizando quema de *Leonotis nepetifolia*. Fotografías: Omar Díaz-Segura.

Acciones a considerar para el manejo de *Leonotis nepetifolia*

En esta sección se proporcionan recomendaciones para controlar el crecimiento de *Leonotis nepetifolia*. Asimismo, se facilita una lista de especies de plantas nativas que pueden ser introducidas en los sitios en donde *Leonotis nepetifolia* sea removida. La introducción de plantas nativas podría evitar el crecimiento de la especie exótica invasora y suplir el recurso alimenticio que ésta provee a los visitantes florales.

■ Acciones de control mecánico

Se sugiere la técnica de arrancar con la mano, escardar o palear, debido a que son métodos efectivos en suelos sueltos y húmedos, además es efectivo para arrancar malezas con raíces poco profundas como es el caso de *Leonotis nepetifolia*. El arranque debe ser del organismo completo debido a que si sólo se troza la planta, ésta es capaz de formar tallos secundarios con potencial para producir estructuras reproductivas.

Después de haber arrancado las plantas, se sugiere que se agrupen y se quemén, debido a que éstas pueden enraizar fácilmente.

La época idónea para realizar la técnica es durante la época de lluvias, debido a que es cuando germinan las semillas y es más fácil arrancar las plántulas en comparación con las plantas adultas. Si no es posible arrancar las plántulas en la época de lluvias, se sugiere el arranque de las plantas antes de que produzcan verticilos florales, de tal manera que se evite la producción de semillas.

En el caso de que la población ya cuente con plantas reproductivas, se recomienda la remoción y la posterior quema de las mismas, de tal manera que se evite, en gran medida, mayor producción de estructuras reproductivas.

Se recomienda que el control mecánico se lleve a cabo de manera sistemática cada temporada debido a que las poblaciones de la especie pueden formar bancos de semillas. No se cuenta con datos precisos acerca de la latencia de las semillas y la longevidad; sin embargo, se ha documentado que las semillas almacenadas después de 11 años pueden germinar más del 90 % en condiciones de laboratorio (RBGK, 2020).

■ **Introducción de especies nativas**

Se presentan algunas especies nativas que pueden ser sembradas para remplazar a *L. nepetifolia* en los sitios donde sea removida:

Especie: *Agastache mexicana* (Kunth) Lint & Epling. (Lamiaceae).

Nombre común: Toronjil.

Es una planta herbácea, perenne, muy aromática al estrujarse. Llega a medir hasta 1.5 m de altura. Tiene las flores dispuestas en racimos terminales, en número de 5 hasta 20, con forma tubular, de color rojo vivo o rojo-morado y sus frutos son color café. Está presente en climas cálidos, semicálidos y templados. Está asociada a los bosques tropicales caducifolios, subcaducifolio y perennifolios y a bosques espinosos, mesófilo de montaña, de encino, de pino y mixto de encino-pino. Es polinizada por mariposas y colibríes (Figura 5.2) (Calderón de Rzedowski y Rzedowski, 2005).



Figura 5.2: *Agastache mexicana* (Toronjil). Fotografías: Naturalista (2021a).

Especie: *Agave salmiana* Otto ex Salm-Dyck. (Asparagaceae).

Nombre común: Maguey pulquero

Es una planta suculenta que crece en forma de roseta y mide hasta 3 m alto y 5 m diámetro. Sus hojas son ampliamente lanceoladas, a veces con una curvatura sigmoidea, verde opaco, verde claro, verde-amarillento a verde-glaucos. Sus flores se encuentran en inflorescencias panículas congestas, miden hasta 11 cm de longitud, son infundibuliformes y de color amarillento. Sus frutos son cápsulas de 7 cm largo, oblongas, rostradas y leñosas, con semillas de alrededor de 1 cm de longitud. Florece en la primavera, se ha documentado que es polinizada por murciélagos, mariposas, abejas y colibríes (Figura 5.3) (Calderón de Rzedowski y Rzedowski, 2005).



Figura 5.3: *Agave salmiana* (Maguey pulquero). Fotografías: Naturalista (2021b).

Especie: *Bouvardia ternifolia* (Cav.) Schltl. (Rubiaceae).

Nombre común: Trompetilla.

Es un arbusto perenne, de hasta 1.5 m de altura. Sus flores en inflorescencias, con 3 a 40 flores tubulares, son de color salmón, rojo o naranja, aunque excepcionalmente pueden ser blancas. Su fruto es una cápsula glabra o algo papilosa, con semillas de 2 a 3.5 mm de ancho. Es una especie que crece en matorrales y pastizales, pero preferentemente en lugares perturbados. Florece en verano e invierno y se ha documentado como una especie polinizada por abejas, colibríes y mariposas (Figura 5.4) (Calderón de Rzedowski y Rzedowski, 2005).



Figura 5.4: *Bouvardia ternifolia* (Trompetilla). Fotografías: Naturalista (2021c).

Especie: *Capsicum annuum* L. (Solanaceae).

Nombre común: Chile.

Es una planta herbácea, perenne, puede alcanzar los 2 m de altura. Las flores pueden ser solitarias o formar grupos de muy escaso número, son pequeñas (1 cm) de color blanco. El fruto es una baya hueca con 2-4 tabiques incompletos donde se alojan las semillas, de color amarillento y forma discoidal. Es una especie que crece en vegetación secundaria derivada de selva alta perennifolia y subperennifolia, selva baja caducifolia y bosque caducifolio; también como ruderal. Florece todo el año. Es polinizada por mariposas y colibríes (Figura 5.5) (Nee, 1986).



Figura 5.5: *Capsicum annuum* (Chile). Fotografías: Naturalista (2021d).

Especie: *Cosmos bipinnatus* Cav. (Asteraceae).

Nombre común: Girasol morado

Es una hierba anual, perenne, erecta y poco ramificada, de hasta 2 m de alto. Las flores son rosas, moradas o blancas. Florece en verano y en otoño. Se encuentra en zonas de pastizal, matorral xerófilo, bosque de *Quercus*, pero sobre todo como maleza ruderal y arvense. Es polinizada por abejas, abejorros y mariposas (Figura 5.6) (Calderón de Rzedowski y Rzedowski, 2005).



Figura 5.6: *Cosmos bipinnatus* (Girasol morado). Fotografías: Naturalista (2021e).

Especie: *Dahlia coccinea* Cav. (Asteraceae).

Nombre común: Dahlia o flor nacional.

Es una herbácea perenne de hasta 3 m de altura. La inflorescencia es una cabezuela grande, erecta o inclinada, con 8 lígulas rojas, anaranjadas o amarillentas. El capítulo incluye de 70 a 160 flores amarillas hermafroditas, de alrededor de 1 cm de largo. El fruto es un aquenio negruzco de 0.8 a 1.3 cm de largo. Crece en pastizales, matorrales y bosques de *Pinus* y *Quercus*, se desarrolla en lugares soleados. Florece entre junio y septiembre. Se ha documentado que es polinizada por abejorros y abejas (Figura 5.7) (Calderón de Rzedowski y Rzedowski, 2005).



Figura 5.7: *Dahlia coccinea* (Dahlía o flor nacional). Fotografías: Naturalista (2021f).

Especie: *Salvia leucantha* Cav. (Lamiaceae).

Nombre común: Salvia o Cordón de San Francisco.

Es una planta herbácea perenne de hasta 1 m de alto. El tallo es lanoso, sus flores son pequeñas pero llamativas, el cáliz es de color morado y la corola de color blanco, las cuales en su conjunto forman espigas. Los picos de floración ocurren en verano y en otoño. Principalmente cultivada como ornamental, aunque se encuentra en matorrales en Zacatecas y de San Luis Potosí a Morelos. Es polinizada por abejas (Figura 5.8) (Calderón de Rzedowski y Rzedowski, 2005).



Figura 5.8: *Salvia leucantha* (Salvia o Cordón de San Francisco). Fotografías: Naturalista (2021g).

Especie: *Salvia mexicana* L. (Lamiaceae).

Nombre común: Tlacote.

Es una planta herbácea perenne de hasta 3 m de altura por 1 m de ancho. La inflorescencia es una espiga con flores bilabiadas de color azul oscuro a morado, agrupadas en verticilos distanciados. El fruto es una núcula encerrada en el cáliz; se divide en 4 segmentos que contiene una semilla cada una. Es una planta ruderal que se ve favorecida por el disturbio, de modo que es común encontrarla a orillas de caminos o de campos de cultivo. De forma nativa se distribuye del noroeste hasta el sur de México, en bosques mixtos y pastizales, en regiones de clima templado. Es polinizada por abejas (Figura 5.9) (Calderón de Rzedowski y Rzedowski, 2005).



Figura 5.9: *Salvia mexicana* (Tlacote). Fotografías: Naturalista (2021h).

Especie: *Sedum moranense* Kunth (Crassulaceae).

Nombre común: Chisme

Es un subarbusto perenne. Los tallos son rastreros o colgantes de hasta 20 cm de largo, muy ramificados. Las flores son blancas o blanco-rojizas, tienen forma de estrella. Florece en primavera. Habita en matorral xerófilo, encinar arbustivo, bosques de encino o de coníferas. Sobre rocas. Es polinizada por abejas (Figura 5.10) (Calderón de Rzedowski y Rzedowski, 2005).



Figura 5.10: *Sedum moranense* (Chisme). Fotografías: Naturalista (2021i).

Especie: *Tagetes erecta* L. (Compositae).

Nombre común: Cempasúchil

Es una planta anual, erecta, de hasta de 2 m de alto, muy aromática al estrujarse. Las flores están agrupadas en cabezuelas o en inflorescencias solitarias, sobre pedúnculos de hasta 15 cm de largo, son liguladas de colores amarillo a rojo. Florece durante el verano y el otoño. Se encuentra en selvas tropicales de hoja caduca, bosques espinosos, bosques de niebla y en bosques de pino-encino. También se encuentra en lugares fuertemente perturbados. Es polinizada por abejas y abejorros (Figura 5.11) (Calderón de Rzedowski y Rzedowski, 2005).



Figura 5.11: *Tagetes erecta* (Cempasúchil). Fotografías: Naturalista (2021j).

Especie: *Tecoma stans* (L.) Juss. ex Kunth (Bignoniaceae).

Nombre común: Tronadora.

Es un arbusto siempre verde anual, con ramas y ramillas cilíndricas. Sus brotes y ramillas poseen pubescencia glandulares. Produce muchas flores de color amarillo en forma de embudo. Su fruto es en forma de cápsula linear, de color café, con semillas aplanadas. Se encuentra en matorrales y pastizales. Florece de junio a noviembre. Se ha documentado como una especie polinizada por abejas y abejorros (Figura 5.12) (Calderón de Rzedowski y Rzedowski, 2005).



Figura 5.12: *Tecoma stans* (Tronadora). Fotografías: Naturalista (2021k).

Referencias

- Alpert, P., Bone, E., y Holzapfel, C. (2000). Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 3:52–66.
- Baker, H. (1974). The evolution of weeds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 5:1–24.
- Baker, H. G. (1967). Support for Baker's law-as a rule. *Evolution*, 21:853–856.
- Blackburn, T. M., Pyšek, P., Bacher, S., Carlton, J. T., Duncan, R. P., Jarošík, V., Wilson, J. R., y Richardson, D. M. (2011). A proposed unified framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, 26(7):333–339.
- Bussmann, R. W., Swartzinsky, P., Worede, A., y Evangelista, P. (2011). Plant use in Odo-Bulu and Demaro, Bale region Ethiopia. *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine*, 7(28):1–21.
- CABI (2018). *Leonotis nepetifolia*. in: Invasive species compendium. Wallingford, UK: CAB International.
- Calderón de Rzedowski, G. y Rzedowski, J. (2005). *Flora Fanerogámica del Valle de México*. Instituto de Ecología, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, 2 edición.
- Catford, J. A., Jansson, R., y Nilsson, C. (2009). Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypotheses into a single theoretical framework. *Diversity and Distributions*, 15:22–40.
- Colautti, R. I., Grigorovich, I. A., y MacIsaac, H. J. (2006). Propagule pressure: A null model for biological invasions. *Biological Invasions*, 8:1023–1037.
- CONABIO (2016). Sistema de Información Sobre Especies Invasoras en México. <https://www.biodiversidad.gob.mx/especies/invasoras>. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Gioria, M. y Pyšek, P. (2017). Early bird catches the worm: germination as a critical step in plant invasion. *Biological Invasions*, 19:1055–1080.
- Gioria, M., Pyšek, P., y Osborne, B. (2016). Timing is everything: does early and late germination favor invasions by alien plants? *Journal of Plant Ecology*, 11:4–16.

- Goodwin, B. J., McAllister, A. J., y Fahrig, L. (1999). Predicting invasiveness of plant species based on biological information. *Conservation Biology*, 13:422–426.
- Hulme, P. E., Bacher, S., Klotz, K. S., Minchin, K., Nentwig, W., Olenin, S., Panov, V., Pergl, J., Pysek, P., Roques, A., Sol, D., Solarz, W., y Vilà, M. (2008). Grasping at the routes of biological invasions: a framework for integrating pathways into policy. *Journal of Applied Ecology*, 45:403–414.
- Iles, D. T., Salguero-Gómez, R., Adler, P. B., y Koons., D. N. (2016). Linking transient dynamics and life history to biological invasion success. *Journal of Ecology*, 104:399–408.
- Jeschke, J. M. y Strayer, D. L. (2006). Determinants of vertebrate invasion success in europe and north america. *Global Change Biology*, 12:1608–1619.
- Kolar, C. S. y Lodge, D. M. (2001). Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in Ecology and Evolution*, 16(4):199–204.
- Koons, D. N., Grand, J. B., Zinner, B., y Rockwelled, R. F. (2005). Transient population dynamics: Relations to life history and initial population state. *Ecological Modelling*, 185:283–297.
- Lockwood, J. L., Cassey, P., y Blackburn, T. (2005). The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends in Ecology and Evolution*, 20:223–228.
- Lockwood, J. L., Cassey, P., y Blackburn, T. M. (2009). The more you introduce the more you get: The role of colonization pressure and propagule pressure in invasion ecology. *Diversity and Distributions*, 15:904–910.
- Maobe, M. A., Gitu, L., Gatebe, E., Rotich, H., Karanja, P. N., Votha, D. M., Wambugu, J., y Muingai, C. (2013). Antimicrobial activities of eight selected medicinal herbs used for the treatment of diabetes, malaria and pneumonia in kisii region, southwest kenya. *Global Journal of Pharmacology*, 7:25–33.
- Naturalista (2021a). *Agastache mexicana*. <https://www.naturalista.mx/photos/1316536>.
- Naturalista (2021b). *Agave salmiana*. <https://www.naturalista.mx/photos/3784005>.
- Naturalista (2021c). *Bouvardia ternifolia*. <https://www.naturalista.mx/photos/4751607>.
- Naturalista (2021d). *Capsicum annuum*. <https://www.naturalista.mx/photos/1945022>.
- Naturalista (2021e). *Cosmos bipinnatus*. <https://www.naturalista.mx/photos/2637186>.

- Naturalista (2021f). *Dahlia coccinea*. <https://www.naturalista.mx/photos/48426841>.
- Naturalista (2021g). *Salvia leucantha*. <https://www.naturalista.mx/photos/62497>.
- Naturalista (2021h). *Salvia mexicana*. <https://www.naturalista.mx/photos/624843>.
- Naturalista (2021i). *Sedum moranense*. <https://www.naturalista.mx/photos/465038>.
- Naturalista (2021j). *Tagetes erecta*. <https://www.naturalista.mx/photos/47817098>.
- Naturalista (2021k). *Tecoma stans*. <https://www.naturalista.mx/photos/59333691>.
- Nee, M. (1986). Solanaceae I. En Sosa, V., editor, *Flora de Veracruz*. Fascículo 49. Instituto de Ecología. Xalapa, Veracruz, México.
- Oliveira, D. M., Melo, F. G., Balogun, S. O., Flach, A., Alexandre de Souza, E. C., Prado de Souza, G., Rocha, L. A., Mendonça Alves da Costa, L. A., Mendes, I., Silva, L. I., Donizeti, S., y Tabajara de Oliveira, D. (2015). Antibacterial mode of action of the hydroethanolic extract of *Leonotis nepetifolia* (L.) R. Br. involves bacterial membrane perturbations. *Journal of Ethnopharmacology*, 172:356–363.
- Pyšek, P. y Richardson, D. M. (2007). Traits associated with invasiveness in alien plants: where do we stand? En Nentwig, W., editor, *Biological Invasions*, pp. 97–125. Springer-Verlag.
- Ramula, S., Knight, T. M., Burns, J. H., y Buckley, Y. N. (2008). General guidelines for invasive plant management based on comparative demography of invasive and native plant populations. *Journal of Applied Ecology*, 45:1124–1133.
- RBGK (2020). *Seed information database (SID), Version 7.1. UK*. Royal Botanic Gardens Kew.
- Simberloff, D. y Holle, B. V. (1999). Positive interactions of nonindigenous species: Invasional meltdown? *Biological Invasions*, 1:21–32.
- Vitousek, P. M., D'Antonio, C. M., Loope, L. L., y Westbrooks, R. (1996). Biological invasions as global environmental change. *American Scientist*, 84:468–478.
- Williams, J. L., Ellis, M. M., Bricker, M. C., Brodie, J. F., y Parsons, E. W. (2011). Distance to stable stage distribution in plant populations and implications for near-term population projections. *Journal of Ecology*, 99:1171–1178.
- Williamson, M. y Fitter, A. (1996). The varying success of invaders. *Ecology*, 77:1661–1666.

Wolkovich, E. M. y Cleland, E. E. (2011). The phenology of plant invasions: a community ecology perspective. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 9:287–294.

Parte VI

CONCLUSIONES GENERALES

CONCLUSIONES GENERALES

- *Leonotis nepetifolia* se comportó como una especie anual. El periodo reproductivo es amplio y la producción de estructuras reproductivas fue estacional presentándose la mayor cantidad en otoño.
- *Leonotis nepetifolia* presentó un sistema de apareamiento mixto y un sistema de cruza xenógamo facultativo.
- La producción de semillas fue alta, 1445 ± 132 semillas/planta. Las semillas presentaron longevidad potencial, germinaron sincrónicamente y son fotoblásticas neutras.
- La densidad promedio fue alta, 14 ± 5 ind/m² para el censo 2017 y 16 ± 5 ind/m² para el censo 2019-2020.
- La estructura poblacional observada mostró una población que crece o madura a través del tiempo, esto es, conforme pasa el tiempo se observan gran cantidad de individuos adultos y una baja cantidad de individuos juveniles. La estructura observada difirió de la estructura estable; lo que indica que las tasas de los procesos vitales de *L. nepetifolia* se encuentran en constante cambio a través del tiempo. Los valores reproductivos aumentan conforme aumenta el tamaño de los individuos.
- Las tasas finitas de crecimiento poblacional promedio (λ) indicaron un incremento de la población por lo que la población se encuentra en una etapa de expansión.
- Las elasticidades muestran, de manera general, que el proceso demográfico más importante es la supervivencia, seguido del crecimiento. En general, la categoría de tamaño que más contribuye a estos procesos es la A4 es decir, los individuos que alcanzan alturas de 120 cm o más.

- Las acciones de control poblacional para *L. nepetifolia* deben enfocarse en eliminar al menos 3/4 partes de los individuos de la población, de preferencia, en la temporada de lluvias que es cuando se presentan las plántulas, o bien, antes de otoño que es cuando las plantas producen la mayor cantidad de estructuras reproductivas.
- La evaluación de Riesgo de Malezas indica que se debe rechazar la introducción de *Leonotis nepetifolia* a los ecosistemas naturales de México.
- Los datos obtenidos en este estudio son insumos que pueden ser utilizados para la realización de un plan de manejo que tenga la finalidad de controlar o erradicar las poblaciones de *Leonotis nepetifolia* en México.

Parte VII

ANEXO 1

Capítulo 7

REIMPRESO DEL ARTÍCULO
PUBLICADO EN LA REVISTA *Plant*
Species Biology

Reproductive characteristics that favor invasiveness in *Leonotis nepetifolia* (L.) R. Br.

Omar Díaz-Segura¹ | Jordan Golubov¹  | María C. Mandujano²  | José Alejandro Zavala-Hurtado³ 

¹Department Man and Environment, Metropolitan Autonomous University-Xochimilco, Graduate School of Biological and Health Sciences, Metropolitan Autonomous University- Xochimilco, Mexico City, Mexico

²Department of Ecology of Biodiversity, Institute of Ecology, National Autonomous University of Mexico, UNAM, Mexico City, Mexico

³Department of Biology, Metropolitan Autonomous University- Iztapalapa, Mexico City, Mexico

Correspondence

Jordan Golubov, Department Man and Environment, Metropolitan Autonomous University- Xochimilco, Graduate School of Biological and Health Sciences, Metropolitan Autonomous University-Xochimilco, Mexico City, Mexico 04960. Email: gfgordan@correo.xoc.uam.mx

María C. Mandujano, Department of Ecology of Biodiversity, Institute of Ecology, National Autonomous University of Mexico, UNAM, Mexico City, Mexico 04510. Email: mcmandujano@gmail.com; mcmandujano@ieciologia.unam.mx

Funding information

Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, Grant/Award Number: 374872; Global Environment Facility, project "Enhancing National Capacities to manage Invasive Alien Species (IAS) by implementing the National Strategy on IAS" by Dr. María C. Mandujano and Dr. Jordan Golubov executed by the "Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México", Grant/Award Number: 00089333

Abstract

Reproductive systems are life attributes important in defining the demography and genetic constitution of invasive alien species populations. We describe the phenology, floral behavior and floral visitors in Mexican populations of *Leonotis nepetifolia* considered invasive in America, Asia and Oceania. The mating system was determined through pollination experiments and, with a morphological analysis of flowers (outcrossing index, OCI) and pollen/ovule ratio, the breeding system was evaluated. Germination of 1 and 2-year-old seeds was tested to assess the potential characteristics of germination. *Leonotis nepetifolia* was reproductive for 7 months (June to December) and tended towards a specific season during autumn. Anthesis lasted 36 hr with protogyny and no herkogamy, with floral visitors of Apodiformes, Hymenoptera, Lepidoptera and Thysanoptera. Pollination experiments indicated a mixed mating system, whereas the OCI and the pollen/ovule ratio pointed towards a facultative xenogamous breeding system. Seed production was high ($1,445 \pm 132$ seeds/plant); the seeds had potential longevity and were neutral photoblastic. One-year-old seeds germinated slightly later ($\bar{x} = 2.6 \pm 0.11$ days) than 2-year-old seeds ($\bar{x} = 1.9 \pm 0.02$ days), both synchronously ($IS_{1yr} = 0.88 \pm 0.03$ and $IS_{2yr} = 0.82 \pm 0.02$). Germination percentage for 1-year-old seeds was lower ($55.33 \pm 4.40\%$) than that of 2-year-old seeds ($94.18 \pm 0.59\%$), suggesting a potential longevity of the seeds in an optimal environment. Reproductive characteristics, such as wide reproductive period, mixed breeding system, copious seed production, seeds with potential longevity, and quick and synchronic germination in different light conditions, favor the invasive capacity of *Leonotis nepetifolia*.

KEYWORDS

germination, invasive exotic species, *Leonotis nepetifolia*, phenology, reproductive systems

1 | INTRODUCTION

Among the questions addressed by studies on biological invasions is the ability to identify and define the characteristics that predispose an exotic species to become invasive (Baker, 1974; Pyšek & Richardson, 2007; Rejmánek & Richardson, 1996; Sutherland, 2004). Knowledge of these characteristics in invasive alien species (IAS) is very useful for improving the predictions of risk assessments, which are intended to prevent their introduction or establishment and minimize their impact (Pheloung, Williams, & Halloy, 1999; Sheley & Smith, 2012). Traits that contribute towards invasiveness, such as the reproductive system, are a key feature in the life history of IAS as they are a suite of factors that determine demographic behavior and the genetic constitution of populations (Barrett, 2011; Barrett, Colautti, & Eckert, 2008). An important component of reproductive systems is the moment in which reproduction occurs in the life cycle (reproductive phenology), which can be decisive for survival and reproduction in a new environment (Rathcke & Lacey, 1985; Wolkovich & Cleland, 2011). Wolkovich and Cleland (2011) mention that the success in invasive plants can lie in the phenotypic plasticity they possess to modify their phenology in a new environment, so they occupy empty niches, anticipate their phenology, and rapidly change or lengthen it to take advantage of available resources. IAS may be limited due to the decoupling of environmental factors at invaded sites (e.g., temperature, photoperiod) (Roché, Thill, & Shafii, 1997), or benefit by modifying their biological responses according to the new environmental conditions to which they are exposed (Dlugosch & Parker, 2008; Kralemann, Scalone, Andersson, & Hennig, 2018; Morias & Freitas, 2015). Furthermore, mating systems in plants with sexual reproduction, tend to be correlated with the successional stages; that is, those taxa that are in advanced successional stages in an ecosystem will tend to be xenogamous, whereas those taxa in early successional stages or colonizers of disturbed habitats will tend to be autogamous (Aizen & Vázquez, Aizen & Vázquez, 2006; Baker, 1959; Cruden, 1977). In invasive plants with sexual reproduction, reproduction is expected to be autogamous, in such a way that the probability for establishment and colonization from a single propagule is increased (“Baker’s Rule”, Baker, 1955, 1967, 1974). Studies have had contradicting results, with some evidence for self-compatible systems (Harmon-Threatt, Burns, Shemyakina, & Knight, 2009; Jacquemart, Somme, Colin, & Quinet, 2015; Mazzolari, Marrero, & Vázquez, 2017; Rambuda & Johnson, 2004; Redmond & Stout, 2018; Ward, Johnson, & Zalucki, 2012), self-incompatibility (Friedman & Barrett, 2008; Hao, Lv, Bhattacharya, & Fu, 2017; Hong, Shen, Ye, Cao, &

Wang, 2007; Lafuma & Maurice, 2007; Sutherland, 2004) and even mixed mating systems (Souza, de Andrade, & Maciel-Quirino, 2016; Yan, Zhou, Yin, Wang, & Zhang, 2016; Zhou et al., 2013). This indicates that the uniparental reproduction does not seem to be a key requirement for successful invasion. It is expected that invasive plants with a self-incompatible or mixed mating system do not require specialized pollination (Baker, 1974), as reproductive success would not be conditioned by the lack of specific pollinators (Stout, Kells, & Goulson, 2002; Stout, Parnell, Arroyo, & Crowe, 2006). Some studies reveal that pollinators attracted to these species are polylectic, native and exotic, in addition to being of functional groups similar to those that pollinate them in their native environment (Lopezaraiza-Mikel, Hayes, Whalley, & Memmott, 2007; Montero-Castaño, Vilá, & Ortiz-Sánchez, 2014; Richardson, Allsopp, D’antonio, Milton, & Rejmánek, 2000; Stout et al., 2002; Stout & Tiedeken, 2017; Vervoort, Cawoy, & Jacquemart, 2011).

The outcome of the different reproductive strategies is the production of seeds; the greater the number of seeds produced by an IAS, the greater the propagule pressure (quantity and frequency of individuals introduced into a new environment; Lockwood, Cassey, & Blackburn, 2005; Gioria & Pyšek, 2017). Seed-related attributes have also been considered as mechanisms that can favor the invasion process (Pyšek & Richardson, 2007). A review by Gioria and Pyšek (2017) showed that some attributes present in invasive plants are early germination, a short time for germination, synchronization in germination and a wide environmental tolerance, in addition to the possibility of generating seed banks, which generates a propagule pressure incorporated into the soil. The formation of a seed bank helps postpone germination, which leads to mitigating the effects of adverse environmental conditions and maximizing the compensatory bet (“bet hedging”, Seger & Brockmann, 1987; Gremer & Venable, 2014). Coupled with seed bank formation is the ability to germinate under different light intensities, providing a wide adaptive response, which allows IAS to colonize diverse light environments (Ebrahimi & Eslami, 2012; Vieira, Socolowski, & Takaki, 2010).

In this study, we investigated several characteristics of the reproductive ecology of *Leonotis nepetifolia* (L.) R. Br. (Lamiaceae), a species native to the African continent and which currently has a pantropical distribution (Iwarsson & Harvey, 2003). *Leonotis nepetifolia* is reported as invasive in America, Asia and Oceania (CABI, 2018). Among the impacts generated is the displacement of native species due to their ability to form large, dense colonies. In Australia, it causes problems for farmers (Weeds of Australia, 2016) and in South America, it is an important weed in rice and sugarcane crops (CABI, 2018). In Mexico, *L. nepetifolia* was introduced

as an ornamental plant and is now distributed in much of the country, found in nine vegetation types (Rzedowski, 2006) usually associated with sites with anthropogenic disturbance, such as cultivated land, induced grasslands, edges or paths in forests, roadsides and streams (Villaseñor & Espinosa-García, 1998). *Leonotis nepetifolia* can be a host of alfalfa mosaic virus, cucumber mosaic virus and tobacco mosaic virus, which affect crops of economic importance (Contreras-Paredes, 2005; Piedra-Ibarra, la Torre-Almaraz, Zuñiga, Xoconostle-Cázares, & Ruiz-Medrano, 2005).

Specifically, this study evaluated how the reproductive phenology, floral behavior, floral visitors, breeding system and mating system contribute to success in the production of fruits and seeds. In addition, to know the potential characteristics of germination, percentage of germination, mean germination time and the germination synchrony index were assessed for seeds of 1 and 2 years old at different light intensities.

2 | MATERIALS AND METHODS

2.1 | Study system

Leonotis nepetifolia, commonly known as “Christmas candlestick” or “lion’s tail”, is an annual or biannual herbaceous plant. It has a simple stem, although it can be branched from the base and can reach a height of over 2 m. It is characterized by having globose verticils of 3 to 7 cm diameter with orange and hairy tubular flowers arranged in a well-defined ring around the verticil. The number of flowers per ring varies from 1 to 20, although each verticil forms about 350 flowers during its reproductive lifespan. The corolla, orange, velvety and very colorful, measures between 2 and 4 cm long, and usually persists for 1 to 3 days. The fruits are mericarps, approximately 3 mm in length, and seeds have a gray and brown marble color and are not glossy, and the surface is slightly waxy (Gill & Conway, 1979; Iwarsson & Harvey, 2003; Rzedowski & Rzedowski, 2005).

2.2 | Study site

The study was carried out in a 1,000-m² plot within the “Barranca de Metztitlán” Biosphere Reserve (BMBR), Hidalgo, Mexico (20.5069° N; 98.7136° W, 1293 m a.s.l.). The climate is dry, semi-dry warm, with summer rains, with an average annual temperature between 18 and 22°C and 437 mm total annual rainfall (CONANP, 2003). Mean temperature from June to December (time from emergence to death of individuals) was 16°C and the mean rainfall was 59 mm.

2.3 | Reproductive phenology

In order to describe the reproductive period of *L. nepetifolia*, reproductive phenophases (buds, flowers and fruits) were recorded (June to December 2017) monthly on the individuals present in the study plot (starting with $n = 619$ and ending with $n = 380$). For each monthly period the number of reproductive individuals, total number of reproductive structures and average number of reproductive structures per individual were recorded for the entire population. Circular statistical analysis was used to determine seasonality in reproductive phenophases (Morellato, Alberti, & Hudson, 2010). For each phenophase the mean angle (μ) represented the mean dates of the phenological activity, and the mean vector (r), which varies from 0 to 1, indicated the frequency concentration around the mean date (Rayleigh test). High values of r indicate an aggregated phenological activity. The even distribution of phenophases throughout the year used the Rayleigh test and a seasonality index was considered if the mean date was significant (Morellato et al., 2010) and if the mean date was significant, (the null hypothesis of uniformity is rejected) a seasonal pattern was considered (Morellato et al., 2010). Seasonal analysis was performed with Oriana 4.0 software (Kovach Computing Services, Kovach, 2011). A Spearman correlation test was performed to associate the production of buds, flowers and fruits with the average temperature and precipitation in JMP[®] statistical program version 10.0.0 (SAS, Cary, NC, USA).

2.4 | Floral behavior and rewards

Flower duration was assessed in October 2017 on 20 flowers belonging to 20 different individuals. For each flower, the opening day and wilting day were recorded. Homogamy/dichogamy was evaluated on a total of 66 flowers belonging to 20 different individuals at 1.5-hr intervals. The length of the floral tube and the opening of the corolla were recorded for each flower with a digital caliper (to the nearest 0.01 mm). Stigmatic receptivity (through the observation of moisture on its surface) and the dehiscence of the anthers (through the observation of the presence of pollen inside the corolla) were also recorded (Dafni, 1992). Floral rewards in the form of nectar were quantified in 20 flowers belonging to 20 individuals that were marked and covered with mesh bagging before the onset of anthesis to prevent floral visitors. At the end of anthesis (36 hr later), total nectar volume was obtained with 10- μ L microcapillaries (Dafni, 1992).

2.5 | Floral visitors

Floral visitors were monitored during 30-min observation periods over 2-hr intervals on 143 flowers (16 verticils in 10 individual plants; two observers, five plants/observer), during the 2-day period of floral anthesis. The monitoring was carried out from 10:00 to 16:30. In each observation period, all organisms that visited flowers and their activity were recorded (Dafni, 1992). Activities were categorized as: pollen collection (PC), organisms with pollen in the body; nectar collection (NC), organisms that entered into the flower structure; waiting/walking on plant (WP), organisms that were observed with no apparent activity or walking on the plant structures and flying over flowers (FOF). A representative from each type of visitor was collected for identification.

2.6 | Mating system

To determine the mating system, controlled pollination experiments were carried out, which consisted of a control and two pollination treatments. Two flowers within a verticil were marked on 20 different individuals: (a) for the control treatment, flowers were marked with no further manipulation; (b) for artificial cross-pollination, flowers were manually pollinated with a pollen mixture of a total of 20 flowers from 20 individuals and covered with mesh bags; and (c) for natural self-pollination, flowers were isolated with mesh bags before anthesis. Four weeks after anthesis, ripe fruits were harvested to estimate fruit and seed set. Data were analysed with a generalized linear model (GLM) with a binomial distribution for the fruit set and seed set parameters, whereas the number of seeds used a GLM with a Poisson distribution. The differences between treatments were evaluated with multiple comparison tests. Statistical analyses were carried out in the JMP[®] statistical program version 10.0.0 (SAS, Cary, NC, USA).

2.7 | Breeding system

To determine whether the morphology and floral behavior of *L. nepetifolia* corresponds to that of an autogamous or xenogamous species, the outcrossing index (OCI) and the pollen/ovule ratio (P/O) were estimated (Cruden, 1977). The OCI was estimated through the sum of the values obtained from: (a) corolla opening: opening up to 1 mm in diameter = 0; 1.1 to 2 mm in diameter = 1; from 2.1 to 6 mm in diameter = 2 and more than 6 mm in diameter = 3; (b) the presence of dichogamy (temporal separation of sexes), where if there is homogamy or protogyny = 0, or

if protandry occurs = 1; and (c) the existence of hercogamy (spatial separation of sexes) = 1 or 0 if it does not occur. To determine the presence of dichogamy, the observations of the floral behavior were considered. To assign OCI values corresponding to the opening of the corolla and the hercogamy, as well as for the estimation of the P/O ratio, 40 flowers of 40 different individuals were collected and stored in FAA (formaldehyde, ethanol, acetic acid). For each flower (a) the opening of the perianth (mm) and (b) the separation between stigma and stamens was measured with a digital caliper to the nearest 0.001 mm. To estimate the number of pollen grains per flower, 20 flower buds were collected from 20 different individuals (Figure 1; Cruden, 1977). Two anthers were taken from each bud and each anther was placed in an Eppendorf tube with 2 mL of water and a detergent to release pollen grains. This solution was homogenized through manual stirring and two 10- μ L aliquots of solution were then taken. Each aliquot was placed in a Neubauer chamber to count pollen grains, averaged and multiplied by 1,000. This value was added to the same value obtained from the other anther of the bud, which finally was also multiplied by 2 to obtain the number of pollen grains for the four anthers (Cruden, 1977).

2.8 | Germination potential

To assess germination potential, experiments were carried out with 1-year-old (seeds collected in 2017) and 2-year-old (seeds collected in 2016) seeds under five light treatments: 0%, 25%, 50%, 75% and 100% light. Photosynthetically active radiation under the 100% treatment was light, $37.4 \pm 1.8 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (standard deviation [SD]; PAR, LI-COR Quantum sensor (Nebraska, USA), Light meter LI-COR LI-250A). All collected seeds were stored in kraft paper bags at room temperature prior to the onset of the experiment. Each treatment consisted of 15 experimental units, each with 30 seeds that had not been pretreated. Seeds were sown in Petri dishes with 1%

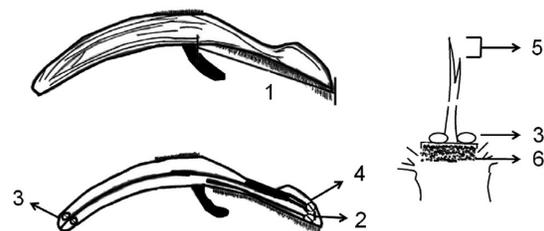


FIGURE 1 Flower diagram of *Leonotis nepetifolia*: (1) opening of the perianth, (2) spatial separation between stamens and stigma, (3) number of ovules, (4) number of pollen grains, (5) stigma, (6) nectaries

bacteriological agar and sealed to prevent evaporation. Petri dishes were then placed inside bags of glasshouse mesh having different monofilament grading that determined the amount of light received. For the 0% light treatment, Petri dishes were wrapped with a double layer of aluminum foil. All Petri dishes were placed in a plant growth chamber (LAB-LINE Biotronette, Illinois, USA) with a constant temperature of $24 \pm 3^\circ\text{C}$ (SD) and a 12/12 hr light/dark photoperiod. Germinated seeds were recorded daily, in which a seed was considered germinated when a portion of the radicle was visible. For the 0% light treatment, germinated seeds were counted after 14 days. We assessed: (a) percent germinability (G), which indicates the percentage of seeds germinated at the end of the germination process; (b) mean germination time (MGT), which is calculated as the weighted average germination time; and (c) the synchronization index (SI), which evaluates the degree of overlap of a germinated seed with another included in the same replica of a treatment (Ranal & Santana, 2006). These parameters were calculated using “GerminAR” (Lozano-Isla, Benitez-Alfaro, & Pompelli, 2019) in R version 3.4.4 (R Core Team, 2018). The results were compared with a GLM with a binomial distribution for parameters G and SI, whereas for the MGT a GLM with a Poisson distribution was used. The differences between treatments were evaluated with multiple comparison tests. Statistical analyses were carried out in the JMP® statistical program version 10.0.0 (SAS, Cary, NC, USA).

3 | RESULTS

3.1 | Reproductive phenology

Leonotis nepetifolia behaved as an annual species that completed its life cycle in 7 months (from June to December 2017). As expected, the number of

reproductive individuals increased with time (Figure 2); on average, $7,430 \pm 2,345$ (standard error [SE]) buds, $3,466 \pm 1,152$ flowers, $17,694 \pm 11,331$ fruits and $70,775 \pm 45,325$ seeds were found for the studied population. The production of reproductive structures was seasonal, with a mean date in October for buds and flowers ($Z = 35,203.81$; $p < .01$; $r = 0.82$ and $Z = 15,940.25$; $p < .01$; $r = 0.81$, respectively) and a mean date in November for fruits ($Z = 96,760.03$; $p < .01$; $r = 0.88$) (Figure 3, Table 1). On average, for each individual was observed 111 ± 7 (SE) floral primordia, 55 ± 3 flowers, 434 ± 30 fruits and $1,445 \pm 132$ seeds. The production of buds, flowers and fruits did not correlate with temperature or average rainfall ($p > .05$ for all cases).

3.2 | Floral behavior and rewards

Anthesis started at 07:00 and flowers remained open for approximately 36 hr. The maximum flower aperture was at 11:00 on the first day and remained virtually unchanged until they withered and fell. The dehiscence of the anthers and the onset of stigma receptivity were events that occurred with a temporary lag, suggesting protogyny. Stigma functionality occurred first, followed by anther dehiscence (Figure 4). After 36 hr, the amount of nectar obtained was $10.3 \mu\text{l} \pm 1.16$ (SE).

3.3 | Floral visitors

Ten taxa were identified as floral visitors of *L. nepetifolia* (four Lepidoptera, three Hymenoptera, two Apodiformes and one Thysanoptera). All are natives of America except the European honey bee *Apis mellifera*. All performed several activities on the flower (Table 2). The African cluster bug *Agonoscelis puberula* (Hemiptera) was found in plants although never in the flower.

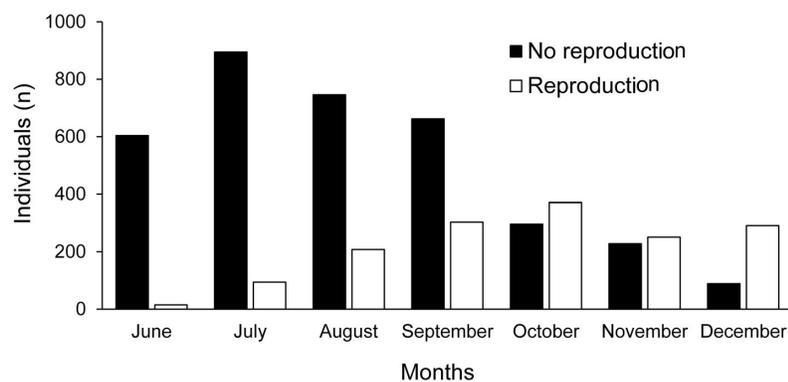


FIGURE 2 Individuals of *Leonotis nepetifolia* observed every month during 2017 in San Pedro Tlatemalco, BMRB, Hidalgo, Mexico

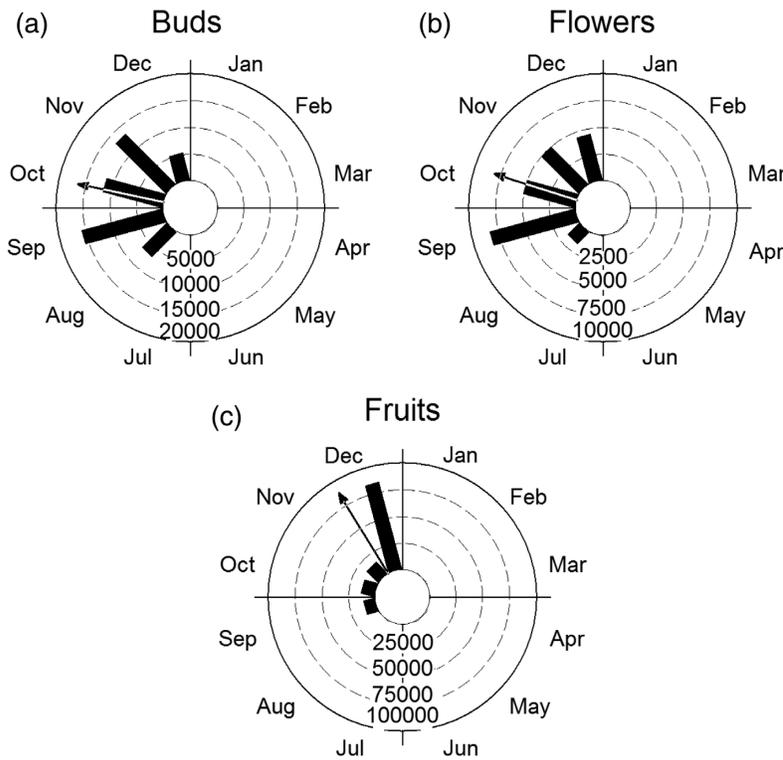


FIGURE 3 Circular plots of buds, flowers and fruits. Black bars indicate the sum of the frequencies for a given month. The bold arrow represents the vector r , which indicates the frequency concentration around the mean date. High values of r indicate an aggregated phenological activity. (a) Buds, (b) flowers, (c) fruits

TABLE 1 Results of the circular statistical analysis for the occurrence of seasonality in the reproductive phenological patterns of *Leonotis nepetifolia* in the San Pedro Tlatemalco locality. The Rayleigh test was performed to assess the importance of mean date

Phenophase	Mean angle (μ)	Mean date	Standard error of the mean	Mean vector (r)	Rayleigh test (p)
Buds	282.041°	October	0.156°	0.823	$< 1 \times 10^{-12}$
Flowers	287.301°	October	0.236°	0.811	$< 1 \times 10^{-12}$
Fruits	328.615°	November	0.081°	0.884	$< 1 \times 10^{-12}$

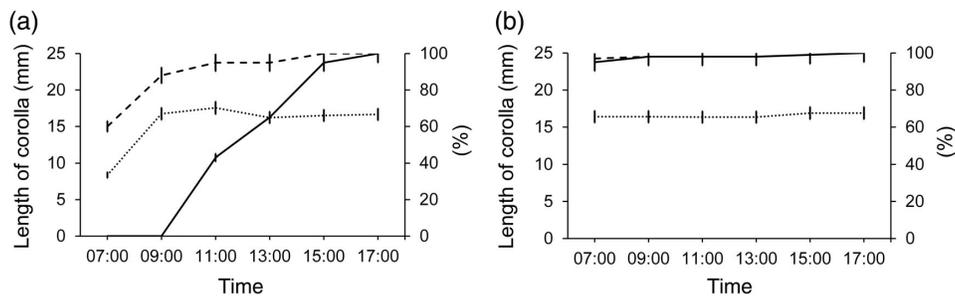


FIGURE 4 Floral behavior of *Leonotis nepetifolia* during anthesis in the BMRB, Hidalgo, Mexico ($n = 66$ flowers, mean \pm SE). (a) Floral behavior on day 1, (b) behavior on day 2. Dotted lines (.....) represent the opening of the corolla in mm; dashed lines (----) represent the percentage of flowers with receptive stigmas; solid lines (____) represent the percentage of individuals with pollen

TABLE 2 Activity of the floral visitors of *Leonotis nepetifolia*.

Order	Family	Genus	Species	Common name	Relative abundance (%)	Activities	Plant location	Distribution
Apodiformes	Trochilidae	<i>Calothorax</i>	<i>Calothorax lucifer</i>	Lucifer hummingbird	3.70	NC, FOF	Flowers	Native in America
	Trochilidae	<i>Cynanthus</i>	<i>Cynanthus latirostris</i>	Broad-billed hummingbird	9.26	NC, FOF	Flowers	Native in America
Hemiptera	Pentatomidae	<i>Agonoscelis</i>	<i>Agonoscelis puberula</i>	African cluster bug	–	WP	Leaves, stems and verticils	Exotic
Hymenoptera	Apidae	<i>Apis</i>	<i>Apis mellifera</i>	European honey bee	24.07	NC, PC, FOF	Flowers	Exotic
	Formicidae	<i>Solenopsis</i>	Unknown	Ants	14.81	WP	Flowers, leaves, stems and verticils	Native in America
Vespidae	Vespidae	<i>Brachygastra</i>	<i>Brachygastra mellifica</i>	Mexican honey wasp	9.26	NC, PC, FOF	Flowers	Native in America
		<i>Polybia</i>	<i>Polybia occidentalis</i>	Yellow-banded polybia wasp	24.07	NC, FOF	Flowers	Native in America
Lepidoptera	Nymphalidae	<i>Dione</i>	<i>Dione moneta</i>	Mexican silverspot	3.70	NC, FOF	Flowers	Native in America
	Pieridae	<i>Dione</i>	<i>Dione juno</i>	Juno longwing	3.70	NC, FOF	Flowers	Native in America
		<i>Leptophobia</i>	Unknown	Butterfly	1.85	NC, FOF	Flowers	Native in America
Thysanoptera	Thripidae	<i>Frankliniella</i>	Unknown	Thrips	5.56	PC	Flowers	Native in America

FOF, fly over flower; NC, nectar collection; PC, pollen collection; WP, walk plant.

3.4 | Mating system

Fruit set differed between pollination treatments ($\chi^2 = 11.41$; degree of freedom [df] = 2; $p = .003$); the fruit production was higher in naturally pollinated flowers than artificial cross-pollination and the natural self-pollination ($\chi^2 = 11.3$; $df = 1$; $p < .001$), which could indicate that there is no limitation of pollen (Table 3). The fruit set of the artificial cross-pollination and the natural self-pollination was similar ($\chi^2 = 0.06$, $df = 1$, $p = .81$).

The production of seeds by fruit and seed set was high in the three treatments and did not differ between treatments ($\chi^2 = 6.37$; $df = 2$; $p = .0415$; $\chi^2 = 1.4521$; $df = 2$; $p = .484$ respectively), which indicates a high capacity to guarantee the formation of the seeds (Table 3).

3.5 | Breeding system

The maximum opening of the corolla was 14.61 ± 1.8 mm. Protogyny (stigma function began before pollen production) was observed without herkogamy, so Cruden's outcrossing index has a value of 3, indicating a facultative xenogamy breeding system. The P/O ratio per flower was 1806:1, which is consistent with that estimated by the OCI (Cruden, 1977) (Table 4).

3.6 | Germination potential

One and 2-year-old seeds had the capacity to germinate, with an increase in germination rates for older seeds ($\bar{x}_{1yr} = 55.33 \pm 4.40\%$, $\bar{x}_{2yr} = 94.18 \pm 0.59\%$, $\chi^2 = 765.6648$, $df = 1$, $p < .0001$). Seeds were neutral photoblastic; that is, they germinated in light ($\bar{x} = 77.83 \pm 2.66\%$) and in darkness ($\bar{x} = 62.44 \pm 8.21\%$). For 1-year-old seeds, there were significant differences in the average germination percentage between 0% light and 25% light, the seeds that had no incidence of light germinating in a smaller proportion ($\chi^2 = 209.1704$, $df = 1$, $p < .0001$; Figure 5). Two-year-old seeds had no significant differences in the average germination percentage at different light intensities ($\chi^2 = 1.2602$, $df = 4$, $p = .8681$; Figure 5).

There were also significant differences in the mean germination time between the 1-year-old and 2-year-old seeds ($\chi^2 = 5.2612$, $df = 1$, $p = .0218$); on average, 1-year-old seeds germinated slightly later (2.6 ± 0.11 days) than 2-year-old seeds (1.9 ± 0.02 days). Seeds were synchronous for both years (2017, 0.88 ± 0.03 ; 2016, 0.82 ± 0.02) and were not significantly different ($\chi^2 = 0.8278$, $df = 1$, $p = .3629$).

Treatments	Fruit set	Seeds per fruit	Seed set
Control	0.93 ± 0.04 ^a	3.7 ± 0.09 ^a	0.92 ± 0.02 ^a
Artificial cross-pollination	0.68 ± 0.08 ^b	3.9 ± 0.05 ^a	0.98 ± 0.01 ^a
Natural cross-pollination	0.65 ± 0.08 ^b	3.9 ± 0.09 ^a	0.96 ± 0.02 ^a

TABLE 4 Floral morphometric characteristics of *Leonotis nepetifolia*

Floral character	Mean	± SE
1. Opening of the perianth (mm)	14.61	0.3
2. Spatial separation between stamens and stigma (hercogamy) (mm)	0.0	0.0
3. Number of ovules	4.0	0.0
4. Number of pollen grains per flower	7,225.0	624.0

4 | DISCUSSION

A number of traits associated with reproduction tend to be key elements of the potential for invasion (Baker, 1974; Rejmánek & Richardson, 1996; Yan et al., 2016). According to Baker (1974), the fundamental reproductive characteristics for success in biological invasions are the continuous deployment of floral resources, with long flowering periods that would provide a large amount of germplasm to ensure the survival and establishment of new individuals. Different studies have shown that IAS that bloom for periods of 4 or more months tend to be successful invaders, compared with native species and their non-invasive congeners, which have shorter flowering periods (Cadotte & Lovett-Doust, 2001; Cadotte, Murray, & Lovett-Doust, 2006; Lake & Leishman, 2004; Lloret et al., 2005; Pyšek & Richardson, 2007; Pyšek, Sadlo, Mandak, & Jarosik, 2003). *Leonotis nepetifolia* is a species that lives for approximately 7 months in this study and populations are reproductive most of this period, which implies a constant contribution of germplasm in the sites it inhabits. The duration of the reproductive period is similar to that reported by López-Grether (2017) for a population in the central region of Mexico, where the reproductive period was 9 months (January to March and July to December). It is also similar to what was found in Africa (Vos, 1995) and Australia (Weeds of Australia, 2016), where it extends for 7 months (February to June and September to October) and 8 months (December to July), respectively, although in some areas, such as in India, it is reduced to 4 months (October to January; Aluri & Reddi, 1994). According to Wolkovich and Cleland (2011), a broad reproductive period could benefit exotic species through extended access to various resources, for example

TABLE 3 Production of fruits and seeds of *Leonotis nepetifolia* in controlled pollination experiments. Mean (± SE). Different letters as superscript indicate significant differences between treatments ($p < .005$)

pollinators, which, in this case, could increase reproductive capacity.

Individually, the duration of floral anthesis also turns out to be an important attribute because it influences several factors that determine the quantity and quality of the progeny, for example, the total number of pollinator visits, which in turn may also affect the amount and diversity of pollen it receives and disperses (Ashman, 2004). Gill and Conway (1979) report that in Africa flower half-life of *L. nepetifolia* is 50 hr and that the onset of anthesis occurs at 08:00. Likewise, Vos, Edwards, and Staden (1994) report that in Africa, flowers live for 1 to 3 days and Aluri and Reddi (1994) mention that in India, the anthesis is nocturnal, occurs between 21:00 and 02:00 and lasts for 40 hr. Flowers of *L. nepetifolia* in this study have an approximate life span of 36 hr, a clear protogyny with the male function temporarily displaced, and high nectar production as a floral reward that attracts a wide variety of floral visitors. Following the niche extension hypothesis (Wolkovich & Cleland, 2011), a longer time period of floral anthesis could ensure offspring because the probability of being visited by some type of pollinator is increased.

Successful invaders would benefit from having a generalist pollination system (Baker, 1974; Richardson et al., 2000) because reproductive success would not be limited by the lack of specific pollinators (Stout et al., 2002; Stout et al., 2006). In their native distribution, *L. nepetifolia* flowers are visited by members of the Nectariniidae (sun birds), members of the order Lepidoptera (butterflies and moths) and Hymenoptera (*Apis mellifera*) (Gill & Conway, 1979). Although we cannot confirm the efficiency of pollination in our study, the activity of the species that visited the flowers of *L. nepetifolia* indicated contact and thus transport of pollen. Registered floral visitors were from the same functional groups as *L. nepetifolia* visitors in their native range (Gill & Conway, 1979; Vos, 1995; Vos et al., 1994). Most of these are native to the American continent, such as *Calothorax lucifer* and *Cynanthus latirostris*, as well as the native butterflies *Dione juno*, *Dione moneta* and members of the genus *Leptophobia*, all of them consuming nectar. American wasps *Brachygastra mellifica* and *Polybia occidentalis* consumed pollen and nectar. In addition, the presence of the exotic generalist species *Apis mellifera* was recorded, which would only suggest

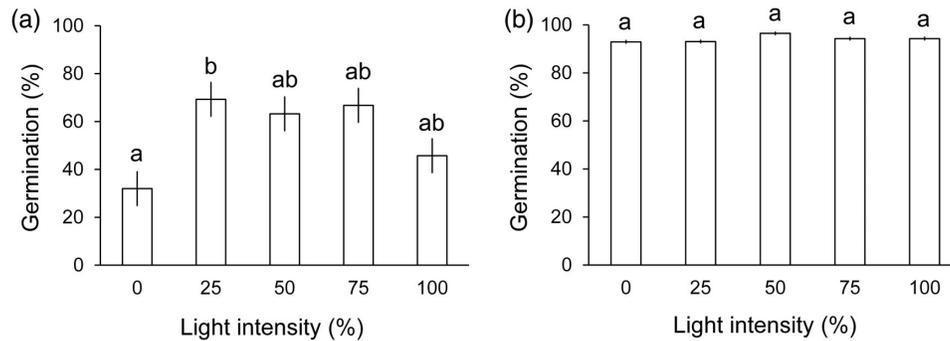


FIGURE 5 Percentage of germination of *Leonotis nepetifolia*: (a) 1-year old seeds (2017) and (b) 2-year-old seeds (2016) at different light intensities. Different letters indicate significant differences ($p < .05$)

positive feedback between two IAS. Other minor groups but common as visitors to native flora are the Thripidae, which have been reported as pollen consumers, Formicidae, which apparently look for insects as prey or nectar residues in the bracteole, and Pentatomids, *Agonoscelis puberula*, exotic bugs in Mexico from Africa (Thomas, Eger, Jones, & Ortega-Leon, 2003; Vos, 1995). The Pentatomid has been reported to be associated with *Marrubium vulgare* L. (Lamiaceae) but has also been described on *L. nepetifolia* (Ortega-León, Thomas, & Gonzalez-Soriano, 2006). No clear or apparent activity was seen; however, it seems that *L. nepetifolia* functions as a host and provides space for reproduction and growth (Ortega-León et al., 2006; pers. obs.). All of these *L. nepetifolia* visitors could be facilitating pollination and therefore maximizing fruit formation. Additionally, *L. nepetifolia* could potentially be competing for pollinators with native flora.

Leonotis nepetifolia presents a mixed mating system, which suggests that the species' reproductive success is a consequence of outcrossing and selfing. This indicates a significant reproductive ability because it ensures the production of progeny by either of the two mating systems. Although selfing avoids many of the limitations that arise when colonizing a new environment, such as the lack of a reproductive partner and the availability of pollinators, it also restricts recombination, which can bring genetic consequences, such as inbreeding depression and reduction in effective population size, making them more susceptible to genetic drift, all of which can significantly impact the invasion trajectory (Novak & Mack, 2005; Sakai et al., 2001). The mixed mating system is in the middle of the evolutionary continuum of the reproductive systems because populations that colonize a new environment would benefit from selfing followed by a mixed crossing system to finally outcrossing, which leads to greater genetic variability and long-term survival

(Cruden, 1977). Baker's Law (Baker, 1967) suggests that one of the attributes of invasive species should be self-compatibility; however, this characteristic may not be decisive and the species could be successful invaders regardless of their state of self-compatibility, in such a way that success in the invasion could depend on other morphological, physiological and life-history factors (Petanidou et al., 2012; Pyšek & Richardson, 2007).

Within the genus *Leonotis*, selfing is not common, with the exception of *L. nepetifolia*; the other species have protandry and herkogamy, mechanisms that prevent self-fertilization (Vos et al., 1994). In this study, *L. nepetifolia* presented protogyny, a mechanism that, in self-compatible species, as is the case, in the first instance privileges outcrossing, which could prevent inbreeding (Routley, Bertin, & Husband, 2004) and then assure selfing by the delayed aperture of the stamens. This differs from the report made by Vos et al. (1994) for *L. nepetifolia* in Africa, where it presented homogamy, and the report made by Aluri and Reddi (1994) in India, where they documented protandry. Differences in the breeding system between populations may be due to phenotypic plasticity (Petanidou et al., 2012), to the local adaptation (van Boheemen, Atwater & Hodgins, 2019) or phenotypically distinct introduced breeding systems (Rambuda & Johnson, 2004). Unfortunately, there is no easy means of disentangling the causal factors behind the observed variation. It seems that in Mexico, *L. nepetifolia* benefits from both outcrossing and selfing to ensure progeny production.

Germination in invasive species usually occurs early, over a short time period, is extremely synchronous and has a wide environmental tolerance. In addition, germination percentages are low, so the generation of a seed bank is suggested to mitigate the effects of adverse environmental conditions (Baker, 1974; Gioria & Pyšek, 2017; Gremer & Venable, 2014; Seger & Brockmann, 1987). These attributes are consistent with the hypotheses referred to by Wolkovich

and Cleland (2011), where empty niches are used to exploit resources not occupied by native species.

In this study, *Leonotis nepetifolia* presented fast and synchronous germination. The ability to germinate rapidly is important for mitigating the effects of interspecific competition because it can inhibit the subsequent germination of neighboring species (Gioria & Pyšek, 2017). Synchronous germination is beneficial in predictable environments and increases the probability of establishment; however, in unpredictable environments, it could be a risky strategy (Gioria & Pyšek, 2017; Gioria, Pyšek, & Osborne, 2016). Likewise, *Leonotis nepetifolia* seeds were indifferent to light and showed differences in the percentage of germination, increasing the germination capacity from one year to another. Reports that evaluated seed germination of *L. nepetifolia* show a similar trend; for example, Tomaz, Araujo, Ferreira, and Sagrilo (2004) report freshly collected seeds have a germination rate of 15%, whereas the 15-month-old seeds increase to 70% (germination paper substrate; 20/30°C; 16/8 hr dark/light). López-Grether (2017) reports that seeds are indifferent to the light and the germination percentage is 69.5% for 1 and 2-month-old seeds, and 94% for seeds from 3–18 months and 4 years old (1% agar substrate; constant temperature, 26°C; 12/12 hr dark/light).

Seed dormancy is a common characteristic in annual plants, weeds and invasive plant species, such as *L. nepetifolia*, and often allows seed banks to form in the soil (Fenner & Thompson, 2005; Gioria & Pyšek, 2016; Gioria & Pyšek, 2017; Thompson & Grime, 1979). In addition, this type of species has orthodox seeds, which are characterized by having a high tolerance for dehydration, which could provide them with an advantage in environments where persistence over time is a key factor for the survival and maintenance of their populations (Vazquez-Yanes & Toledo, 1989). Lal and Ambashat mention that fresh seeds of *L. nepetifolia* are dormant due to a water-soluble inhibitor on the seed coat and about 100% seed germination is achieved in 6-month-old seeds (temperature between 28 and 32°C; 40 to 60% soil moisture). Experiments conducted by the Royal Botanic Gardens Kew (2020) indicate that germination percentage for 11-year-old seeds is 92% and categorize the seeds as orthodox (1% agar substrate; different environmental conditions). Although our experiments and the referred investigations do not evaluate the formation and dynamics of a seed bank for *L. nepetifolia*, they warn of the survival potential that seeds could have in an optimal environment and therefore of the invasive potential they can provide.

The reproductive attributes that characterize *L. nepetifolia*, including presenting a continuous and prolonged reproduction, with floral anthesis exposed to a

diversity of visitors, a mixed mating system, abundant seed production, the potential longevity of the seeds, and the ability to germinate quickly and synchronously in different light conditions, strengthen their invasive capacity. Understanding these traits can ultimately help to design strategies for their management that may be applied throughout their distribution.

ACKNOWLEDGMENTS

This paper is part of the doctoral studies of Omar Díaz Segura, who is a PhD student in “Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud”, Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Xochimilco (UAM-X), México. Funding was provided by CONACyT (374872) for ODS and the GEF 00089333 project “Enhancing National Capacities to manage Invasive Alien Species (IAS) by implementing the National Strategy on IAS” by Dr. María C. Mandujano and Dr. Jordan Golubov, executed by the “Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México”. We thank two anonymous reviewers who made positive and encouraging comments that improved the manuscript significantly.

ORCID

Jordan Golubov  <https://orcid.org/0000-0002-5812-2524>

María C. Mandujano  <https://orcid.org/0000-0001-9855-6645>

José Alejandro Zavala-Hurtado  <https://orcid.org/0000-0003-3665-5159>

REFERENCES

- Aizen, M. A., & Vázquez, D. P. (2006). Flower performance in human-altered habitats. In L. D. Harder & S. C. H. Barrett (Eds.), *Ecology and evolution of flowers* (pp. 159–179). New York, NY: Oxford University Press.
- Aluri, R. J. S., & Reddi, C. S. (1994). Pollination ecology and mating system of the weedy mint *Leonotis nepetaefolia* R. Br. in India. *Proceedings of the Indian National Science Academy*, 60, 255–268.
- Ashman, T.-L. (2004). Flower longevity. In L. D. Nooden (Ed.), *Plant cell death processes* (pp. 349–362). Amsterdam, USA: Academic Press.
- Baker, H. G. (1955). Self-compatibility and establishment after “long-distance” dispersal. *Evolution*, 9, 347–349. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1955.tb01544.x>
- Baker, H. G. (1959). Reproductive methods as factors in speciation in flowering plants. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 24, 177–191. <https://doi.org/10.1101/SQB.1959.024.01.019>
- Baker, H. G. (1967). Support for Baker's law - as a rule. *Evolution*, 21, 853–856. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1967.tb03440.x>
- Baker, H. G. (1974). The evolution of weeds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 5, 1–24. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.05.110174.000245>
- Barrett, S. C. H. (2011). Why reproductive systems matter for the invasion biology of plants. In D. M. Richardson (Ed.), *Fifty*

- years of invasion ecology: *The legacy of Charles Elton* (pp. 195–210). Sussex, UK: Wiley-Blackwell.
- Barrett, S. C. H., Colautti, R. I., & Eckert, C. G. (2008). Plant reproductive systems and evolution during biological invasion. *Molecular Ecology*, *17*, 373–383. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03503.x>
- CABI (2018). *Leonotis nepetifolia*. In *Invasive species compendium*. Wallingford, UK: CAB International. <http://www.cabi.org/isc/datasheet/110266>.
- Cadotte, M. W., & Lovett-Doust, J. (2001). Ecological and taxonomic differences between native and introduced plants of southwestern Ontario. *Écoscience*, *8*, 230–238. <https://doi.org/10.1080/11956860.2001.11682649>
- Cadotte, M. W., Murray, B. R., & Lovett-Doust, J. (2006). Ecological patterns and biological invasions: Using regional species inventories in macroecology. *Biological Invasions*, *8*, 809–821. <https://doi.org/10.1007/s10530-005-3839-4>
- CONANP. (2003). *Programa de Manejo de la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztlán*. México City, Mexico: Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas.
- Contreras-Paredes, C. A. (2005). *Caracterización parcial de los virus asociados a Leonotis nepetifolia (L.) R. Br. en Atlixco, Puebla que inducen amarillamiento y deformación foliar en plantas de jitomate Lycopersicon esculentum (Mill.)*. Tesis Licenciatura en Biología, Facultad de estudios superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, México City, Mexico.
- Cruden, R. W. (1977). Pollen-ovule ratios: A conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution*, *31*, 32–46. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1977.tb00979.x>
- Dafni, A. (1992). *Pollination ecology: A practical approach*. New York, NY: Oxford University Press.
- Dlugosch, K. M., & Parker, I. M. (2008). Invading populations of an ornamental shrub show rapid life history evolution despite genetic bottlenecks. *Ecology Letters*, *11*, 701–709. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01181.x>
- Ebrahimi, E., & Eslami, S. V. (2012). Effect of environmental factors on seed germination and seedling emergence of invasive *Ceratocarpus arenarius*. *Weed Research*, *52*, 50–59. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.2011.00896.x>
- Fenner, M., & Thompson, K. (2005). *The ecology of seeds*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Friedman, J., & Barrett, S. C. H. (2008). High outcrossing in the annual colonizing species *Ambrosia artemisiifolia* (Asteraceae). *Annals of Botany*, *101*, 1303–1309. <https://doi.org/10.1093/aob/mcn039>
- Gill, F. B., & Conway, C. A. (1979). Floral Biology of *Leonotis nepetifolia* (L.) R. Br. (Labiatae). *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, *131*, 244–256.
- Gioria, M., & Pyšek, P. (2016). The legacy of plant invasions: Changes in the soil seed bank of invaded plant communities. *Bioscience*, *66*, 40–53. <https://doi.org/10.1093/biosci/biv165>
- Gioria, M., & Pyšek, P. (2017). Early bird catches the worm: Germination as a critical step in plant invasion. *Biological Invasions*, *19*, 1055–1080. <https://doi.org/10.1007/s10530-016-1349-1>
- Gioria, M., Pyšek, P., & Osborne, B. A. (2016). Timing is everything: Does early and late germination favor invasions by alien plants? *Journal of Plant Ecology*, *11*, 4–16. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtw105>
- Gremer, J. R., & Venable, D. L. (2014). Bet hedging in desert winter annual plants: Optimal germination strategies in a variable environment. *Ecology Letters*, *17*, 380–387. <https://doi.org/10.1111/ele.12241>
- Hao, J.-H., Lv, S.-S., Bhattacharya, S., & Fu, J.-G. (2017). Germination response of our alien congeneric *Amaranthus* species to environmental factors. *PLoS One*, *12*, e0170297. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0170297>
- Harmon-Threatt, A. N., Burns, J. H., Shemyakina, L. A., & Knight, T. M. (2009). Breeding system and pollination ecology of introduced plants compared to their native relatives. *American Journal of Botany*, *96*, 1544–1550. <https://doi.org/10.3732/ajb.0800369>
- Hong, L., Shen, H., Ye, W. H., Cao, H. L., & Wang, Z. M. (2007). Self-incompatibility in *Mikania micrantha* in South China. *Weed Research*, *47*, 280–283. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.2007.00575.x>
- Iwarsson, M., & Harvey, Y. (2003). Monograph of the genus *Leonotis* (Pers.) R. Br. (Lamiaceae). *Kew Bulletin*, *58*, 597–645. <https://doi.org/10.2307/4111146>
- Jacquemart, A.-L., Somme, L., Colin, C., & Quinet, M. (2015). Floral biology and breeding system of *Impatiens balfourii* (Balsaminaceae): An exotic species in extension in temperate areas. *Flora*, *214*, 70–75. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2015.06.001>
- Kovach, W. L. (2011). *Oriana – Circular statistics for windows, ver. 4*. Wales: Kovach Computing Services, Pentraeth.
- Kralemann, L. E. M., Scalone, R., Andersson, L., & Hennig, L. (2018). North European invasion by common ragweed is associated with early flowering and dominant changes in FT/TFL1 expression. *Journal of Experimental Botany*, *69*, 2647–2658. <https://doi.org/10.1093/jxb/ery100>
- Lafuma, L., & Maurice, S. (2007). Increase in mate availability without loss of self-incompatibility in the invasive species *Senecio inaequidens* (Asteraceae). *Oikos*, *116*, 201–208. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15220.x>
- Lake, J. C., & Leishman, M. R. (2004). Invasion success of exotic plants in natural ecosystems: The role of disturbance, plant attributes and freedom from herbivores. *Biological Conservation*, *117*, 215–226. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(03\)00294-5](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(03)00294-5)
- Lal, B., & Ambasht, R. S. (1982). Ecological studies on seed germination of *Leonotis nepetifolia* (L.) Ait. f. in relation to environmental factors, with emphasis on fluoride polluted soils. *Geo-Eco-Trop*, *6*, 229–237.
- Lloret, F., Médail, F., Brundu, G., Camarda, I., E., Moragues, J. R., Lambdon, P., & Hulme, P. E. (2005). Species attributes and invasion success by alien plants on Mediterranean islands. *Journal of Ecology*, *93*, 512–520. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2005.00979.x>
- Lockwood, J. L., Cassey, P., & Blackburn, T. (2005). The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, *20*, 223–228. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.02.004>
- López-Grether, S. (2017). *Estudio demográfico de la población de Leonotis nepetifolia en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA)*. D. F. México. Tesis Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México City, Mexico.

- Lopezaraiza-Mikel, M. E., Hayes, R. B., Whalley, M. R., & Memmott, J. (2007). The impact of an alien plant on a native plant–pollinator network: An experimental approach. *Ecology Letters*, *10*, 539–550. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01055.x>
- Lozano-Isla, F., Benitez-Alfaro, O. E., & Pompelli, M. F. (2019). GerminAR: An R package for germination analysis with the interactive web application GerminaQuant for R. *Ecological Research*, *34*, 339–346. <https://doi.org/10.1111/1440-1703.1275>
- Mazzolari, A. C., Marrero, H. J., & Vázquez, D. P. (2017). Potential contribution to the invasion process of different reproductive strategies of two invasive roses. *Biological Invasions*, *19*, 615–623. <https://doi.org/10.1007/s10530-016-1315-y>
- Montero-Castaño, A., Vilá, M., & Ortiz-Sánchez, J. (2014). Pollination ecology of a plant in its native and introduced areas. *Acta Oecologica*, *56*, 1–9. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2014.01.001>
- Morias, M. C., & Freitas, H. (2015). Phenological dynamics of the invasive plant *Acacia longifolia* in Portugal. *Weed Research*, *55*, 555–564. <https://doi.org/10.1111/wre.12177>
- Morellato, L. P. C., Alberti, L. F., & Hudson, I. L. (2010). Applications of circular statistics in plant phenology: A case studies approach. In I. L. Hudson & M. R. Keatley (Eds.), *Phenological research: Methods for environmental and climate change analysis* (pp. 357–371). Berlin, Germany: Springer.
- Novak, S. J., & Mack, R. N. (2005). Genetic bottlenecks in alien plant species. Influence of mating systems and introduction dynamics. In D. F. Sax, J. J. Stachowicz, & S. D. Gaines (Eds.), *Species invasions insights into ecology, evolution and biogeography* (pp. 201–228). Sunderland, MA: Sinauer and Associates.
- Ortega-León, G., Thomas, D. B., & Gonzalez-Soriano, E. (2006). A description of the nymphal stages of the African cluster bug *Agonoscelis puberula* Stål. *Southwestern Entomologist*, *31*, 245–249.
- Petanidou, T., Godfree, R. C., Song, D. S., Kantsa, A., Dupont, Y. L., & Waser, N. M. (2012). Self-compatibility and plant invasiveness: Comparing species in native and invasive ranges. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, *14*, 3–12. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2011.08.003>
- Pheloung, P. C., Williams, P. A., & Halloy, S. R. (1999). A weed risk assessment model for use as a biosecurity tool evaluating plant introductions. *Journal of Environmental Management*, *57*, 239–251. <https://doi.org/10.1006/jema.1999.0297>
- Piedra-Ibarra, E., la Torre-Almaraz, R. D., Zuñiga, G., Xoconostle-Cázares, B., & Ruiz-Medrano, R. (2005). *Leonotis nepetaefolia*: An important plant virus reservoir in Central Mexico. *Phytoparasitica*, *33*, 480–494. <https://doi.org/10.1007/BF02981397>
- Pyšek, P., & Richardson, D. M. (2007). Traits associated with invasiveness in alien plants: Where do we stand? In W. Nentwig (Ed.), *Biological invasions* (pp. 97–125). Berlin, Germany: Verlag-Springer.
- Pyšek, P., Sadlo, J., Mandak, B., & Jarosik, V. (2003). Czech alien flora and the historical pattern of its formation: What came first to Central Europe? *Oecologia*, *135*, 122–130. <https://doi.org/10.1007/s00442-002-1170-7>
- R Core Team. (2018). *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Retrieved from <https://www.R-project.org/>
- Rambuda, T. D., & Johnson, S. D. (2004). Breeding systems of invasive alien plants in South Africa: Does Baker's rule apply? *Diversity and Distributions*, *10*, 409–416. <https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2004.00100.x>
- Ranal, M. A., & Santana, D. G. (2006). How and why to measure the germination process? *Brazilian Journal of Botany*, *29*(1), 1–11. <https://doi.org/10.1590/S0100-84042006000100002>
- Rathcke, B., & Lacey, E. P. (1985). Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *16*, 179–214. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.16.110185.001143>
- Redmond, C. M., & Stout, J. C. (2018). Breeding system and pollination ecology of a potentially invasive alien *Clematis vitalba* L. in Ireland. *Journal of Plant Ecology*, *11*, 56–63. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtw137>
- Rejmánek, M., & Richardson, D. M. (1996). What attributes make some plant species more invasive? *Ecology*, *77*, 1655–1661. <https://doi.org/10.2307/2265768>
- Richardson, D. M., Allsopp, N., D'antonio, C. M., Milton, S. J., & Rejmánek, M. (2000). Plant invasions - the role of mutualisms. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, *75*, 65–93. <https://doi.org/10.1017/S0006323199005435>
- Roché, C. T., Thill, D. C., & Shafii, B. (1997). Prediction of flowering in common crupina (*Crupina vulgaris*). *Weed Science*, *45*, 519–528. <https://doi.org/10.1017/S0043174500088755>
- Routley, M. B., Bertin, R. I., & Husband, B. C. (2004). Correlated evolution of dichogamy and self-incompatibility: A phylogenetic perspective. *International Journal of Plant Sciences*, *165*, 983–993. <https://doi.org/10.1086/423881>
- Royal Botanic Gardens Kew. (2020). *Seed information database (SID), Version 7.1*. UK: Royal Botanical Gardens Kew. <http://data.kew.org/sid/>
- Rzedowski, J. (2006). *Vegetación de México* (1ra Edición digital ed.). México City, Mexico: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Rzedowski, G. C., & Rzedowski, J. (2005). *Flora Fanerogámica del valle de México* (2da. Edición ed.). Pátzcuaro, Mexico: Instituto de Ecología A. C., Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Sakai, A. K., Allendorf, F. W., Holt, J. S., Lodge, D. M., Molofsky, J., With, K. A., ... Weller, S. G. (2001). The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *32*, 305–332. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.32.081501.114037>
- Seger, J., & Brockmann, J. H. (1987). What is bet-hedging? In P. H. Harvey & L. Partridge (Eds.), *Oxford surveys in evolutionary biology* (pp. 182–211). Oxford, UK: Oxford University Press.
- Sheley, R. L., & Smith, B. (2012). Ecologically based invasive plant management: Step by step. *Rangelands*, *34*, 6–10. <https://doi.org/10.2111/RANGELANDS-D-12-00061.1>
- Souza, V. C., de Andrade, L. A., & Maciel-Quirino, Z. G. (2016). Floral biology of *Sesbania virgata*: An invasive species in the Agreste of Paraíba, northeastern Brazil. *Rodriguésia*, *67*, 871–878. <https://doi.org/10.1590/2175-7860201667402>
- Stout, J. C., & Tiedeken, E. J. (2017). Direct interactions between invasive plants and native pollinators: Evidence, impacts and approaches. *Functional Ecology*, *31*, 38–46. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12751>
- Stout, J. C., Kells, A. R., & Goulson, D. (2002). Pollination of the invasive exotic shrub *Lupinus arboreus* (Fabaceae) by introduced bees in Tasmania. *Biological Conservation*, *106*, 425–434. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(02\)00046-0](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(02)00046-0)

- Stout, J. C., Parnell, J. A. N., Arroyo, J., & Crowe, T. P. (2006). Pollination ecology and seed production of *Rhododendron ponticum* in native and exotic habitats. *Biodiversity and Conservation*, 15, 755–777. <https://doi.org/10.1007/s10531-004-1065-5>
- Sutherland, S. (2004). What makes a weed a weed: Life history traits of native and exotic plants in the USA. *Oecologia*, 141, 24–39. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1628-x>
- Thomas, D. B., Eger, J. E., Jones, W., & Ortega-Leon, G. (2003). The African cluster bug, *Agonoscelis puberula* (Heteroptera: Pentatomidae), established in the new world. *Florida Entomologist*, 86, 151–153.
- Thompson, K., & Grime, J. P. (1979). Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *Journal of Ecology*, 67, 893–921. <https://doi.org/10.2307/2259220>
- Tomaz, M. A., Araujo, E. F., Ferreira, F. A., & Sagrilo, E. (2004). Germination of *Leonotis nepetifolia* seeds as a function of maturity stadium and globe position in the plant. *Planta Daninha*, 22, 359–364. <https://doi.org/10.1590/S0100-83582004000300005>
- Van, Boheemen, L. A., Atwater, D. Z., & Hodgins, K. A. (2019). Rapid and repeated local adaptation to climate in an invasive plant. *The New Phytologist*, 222, 614–627. <https://doi.org/10.1111/nph.15564>
- Vazquez-Yanes, C., & Toledo, J. R. (1989). Seed stage and conservation of plant species. *Botanical Sciences*, 49, 61–69. <https://doi.org/10.17129/botsci.1366>
- Vervoort, A., Cawoy, V., & Jacquemart, A.-L. (2011). Comparative reproductive biology in co-occurring invasive and native impatiens species. *International Journal of Plant Sciences*, 172, 366–377. <https://doi.org/10.1086/658152>
- Vieira, D. C. M., Socolowski, F., & Takaki, M. (2010). Seed germination and seedling emergence of the invasive exotic species, *Clausena excavate*. *Brazilian Journal of Biology*, 70, 1015–1020. <https://doi.org/10.1590/S1519-69842010000500014>
- Villaseñor, J. L., & Espinosa-García, F. J. (1998). *Catálogo de malezas de México*. México City, Mexico: Universidad Nacional Autónoma de México. Consejo Nacional Consultivo Fitosanitario. Fondo de Cultura económica.
- Vos, W. T., (1995) *A systematic study of Leonotis (Pers.) R. Br. (Lamiaceae) in southern Africa* (PhD Thesis). Department of Botany, University of Natal Pietermaritzburg, Pietermaritzburg, South Africa.
- Vos, W. T., Edwards, T. J., & Staden, J. V. (1994). Pollination biology of annual and perennial *Leonotis* species (Lamiaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 192, 1–9. <https://doi.org/10.1007/BF00985903>
- Ward, M., Johnson, S. D., & Zalucki, M. P. (2012). Modes of reproduction in three invasive milkweeds are consistent with Baker's rule. *Biological Invasions*, 14, 1237–1250. <https://doi.org/10.1007/s10530-011-0152-2>
- Weeds of Australia. (2016). *Leonotis nepetifolia*. Queensland Government. Retrieved from https://keyserver.lucidcentral.org/weeds/data/media/Html/leonotis_nepetifolia.htm
- Wolkovich, E. M., & Cleland, E. E. (2011). The phenology of plant invasions: A community ecology perspective. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 9, 287–294. <https://doi.org/10.1890/100033>
- Yan, X. H., Zhou, B., Yin, Z. F., Wang, N., & Zhang, Z. G. (2016). Reproductive biological characteristics potentially contributed to invasiveness in an alien invasive plant *Bidens frondosa*. *Plant Species Biology*, 31, 107–116. <https://doi.org/10.1111/1442-1984.12092>
- Zhou, B., Yan, X. H., Xiao, Y. A., Zhang, Z. G., Li, X. H., & Yang, J. G. (2013). Traits of reproductive biology associated with invasiveness in alien invasive plant *Phytolacca americana*. *Ecology and Environmental Sciences*, 22, 567–574.

How to cite this article: Díaz-Segura O, Golubov J, Mandujano MC, Zavala-Hurtado JA. Reproductive characteristics that favor invasiveness in *Leonotis nepetifolia* (L.) R. Br.. *Plant Species Biol.* 2020;1–13. <https://doi.org/10.1111/1442-1984.12278>