



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

INSTITUTO DE ECOLOGÍA

Ecología

**Biología de poblaciones de una especie exótica-invasora en el semidesierto**

**Querétaro, México.**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**SANDRA LÓPEZ GREYER**

**TUTORA PRINCIPAL DE TESIS:**

**Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez**  
Instituto de Ecología, UNAM

**COMITÉ TUTOR:**

**Dr. Daniel Ignacio Piñero Dalmau**  
Instituto de Ecología, UNAM  
**M. en C. Irene Pisanty Baruch**  
Facultad de Ciencias, UNAM

**CD. MX. Enero, 2020**



Universidad Nacional  
Autónoma de México



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

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

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

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





**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
INSTITUTO DE ECOLOGÍA  
Ecología

**Biología de poblaciones de una especie exótica-invasora en el semidesierto**  
**Querétaro, México.**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:  
**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**SANDRA LÓPEZ GREYER**

**TUTORA PRINCIPAL DE TESIS:**

**Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez**  
Instituto de Ecología, UNAM

**COMITÉ TUTOR:**

**Dr. Daniel Ignacio Piñero Dalmau**  
Instituto de Ecología, UNAM  
**M. en C. Irene Pisanty Baruch**  
Facultad de Ciencias, UNAM

**MÉXICO, CD. MX. Enero, 2020**

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

ENTIDAD INSTITUTO DE ECOLOGÍA

OFICIO CPCB/1330/2019

ASUNTO: Oficio de Jurado

**M. en C. Ivonne Ramírez Wence**  
**Directora General de Administración Escolar, UNAM**  
**Presente**

Me permito informar a usted, que el Subcomité de Ecología y Biología Evolutiva, del Posgrado en Ciencias Biológicas en su sesión ordinaria del día 30 de septiembre de 2019, aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **Ecología**, de la estudiante **LÓPEZ GREYHER SANDRA** con número de cuenta **308536456** con la tesis titulada **"BIOLOGÍA DE POBLACIONES DE UNA ESPECIE EXÓTICA- INVASORA EN EL SEMIDESIERTO QUERÉTARO, MÉXICO"**, bajo la dirección de la **DRA. MARÍA DEL CARMEN MANDUJANO SÁNCHEZ**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente:	DRA. MARÍA TERESA VALVERDE VALDÉS
Vocal:	DR. PEDRO LUIS VALVERDE PADILLA
Secretario:	M EN C. IRENE PISANTY BARUCH
Suplente:	DR. HUMBERTO SUZÁN AZPIRI
Suplente	DR. HIBRAIM ADÁN PÉREZ MENDOZA

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

**ATENTAMENTE**  
**"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"**  
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 11 de diciembre de 2019

**COORDINADOR DEL PROGRAMA**



**DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA**



# **Agradecimientos Institucionales**

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México.

Al CONACyT (Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología) por haberme otorgado la beca de maestría durante el periodo 2017-2019.

Agradezco a la Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez por el financiamiento de esta investigación a través de los proyectos: PNUD CONABIO DGAP 0110/WR010/19 “Gestión y divulgación de información de especies invasoras para México.”, PNUD CONABIO 00083999 “Aumentar las capacidades nacionales para el manejo de las especies exóticas invasoras (EEI) a través de la implementación de las estrategias EEI.”, CONABIO ECO-IE498 “Adaptación y evaluación de riesgo de plantas invasoras” y el presupuesto operativo del Instituto de Ecología, UNAM.

A mi tutora principal, la Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez por la dirección y el apoyo a esta tesis.

A los miembros de mi comité tutor, La M. en C. Irene Pisanty Baruch y el Dr. Daniel Ignacio Piñero Dalmau, por el apoyo y su contribución a este trabajo.

# Agradecimientos Personales

A la Universidad Nacional Autónoma de México y el Instituto de Ecología por los espacios y actividades brindados los cuales han sido fundamentales para mi crecimiento profesional, académico y personal.

A los miembros del jurado: la Dra. María Teresa Valverde Valdés, el Dr. Pedro Luís Valverde Padilla, la M. en C. Irene Pisanty Baruch, el Dr. Humberto Suzán Azpíri, y el Dr. Hibrain Adán Pérez Mendoza, por su contribución a este trabajo y la dedicación que tienen tanto en la formación de los alumnos, como en el desarrollo de sus áreas de estudio.

A mi tutora la Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez (Meli), por todo su apoyo, sus enseñanzas y sobre todo su ejemplo y el espacio que me ha brindado dentro de su laboratorio y grupo de trabajo.

A la Dra. Mariana Rojas Aréchiga, por el apoyo en la logística para las salidas de campo.

Al Laboratorio de Genética y Ecología del Departamento de Ecología de la Biodiversidad del Instituto de Ecología, UNAM, donde se realizó este trabajo.

Al personal del Jardín Botánico Regional de Cadereyta y al Ing. Emiliano Sánchez y la M. en C. Beatriz Maruri por el permiso, la facilitación y el apoyo otorgados para la realización de este trabajo.

A Érika, por ayudarme con todos los trámites y hacer de ellos algo mucho más sencillo.

A mis compañeros de campo y compañeros de laboratorio, porque sin su apoyo no se habría logrado todo lo que se logró y no habría conocido de esa forma el maravilloso desierto de Cadereyta.

A mis padres, Marcela Grether y Enrique López, por todo el cariño y apoyo que me han dado, por siempre estar ahí cuando los necesito y enseñarme que nunca hay que rendirse.

A mis hermanos, Carlos y Hector, por su cariño, alegría y por haberme acompañado en unos de los días más calurosos de campo.

A David, por siempre estar dispuesto a tener más aventuras y platicar de cosas alegres, emocionantes y amargas, con una sonrisa en su boca. Por un cachín más.

A Marco, por darme la mano y ser un ejemplo a seguir, por no rendirte y ser una maravillosa persona. Muchas gracias por todo tu apoyo, por decidir compartir un poco de ti conmigo.

A mis amigas, María Alejandra y Andrea, por las tardes de plática y todos estos años.

A mis amigos del Kung-fu, de los cuales ya nadie lo practica, por esos ratos agradables paseando y conociendo Coyoacan.

Al Dr. Bustamante y el Dr. Misael, por acompañarme en este viaje y enseñarme a ser mejor persona, por apoyarme con sus palabras y reflexiones y brindarme un espacio en todo momento.

A Ximena, por compartirme su vida y atesorar las experiencias que vivimos, por ayudarme a crecer como persona, siempre escuchando cuando lo necesito y empujándome para romper mis límites. Por tu paciencia y comprensión, riéndote de toda aquella babosada que pasa por mi cabeza y decido compartirte. Tu compañía y cariño.

<b>Resumen</b>	<b>1</b>
<b>Abstract</b>	<b>2</b>
<b>Introducción</b>	<b>3</b>
La demografía como herramienta para elaborar planes de manejo	4
Atributos de historias de vida de especies invasoras	7
Crecimiento de poblaciones de plantas invasoras	9
Análisis de elasticidad; generalidades y patrones en especies invasoras	10
Objetivo general	12
Objetivos particulares	12
Hipótesis	13
<b>Materiales y métodos</b>	<b>14</b>
Sitio de estudio	14
Especie de estudio	16
Muestreo poblacional	19
Curación de la base de datos	19
Dinámica poblacional	19
Estructura poblacional	20
Matrices de Lefkovitch bimestrales	20
Diagrama del ciclo de vida	23
Fenología reproductiva	23
Modelo matricial periódico bimestral, tasa de crecimiento poblacional y análisis de sensibilidad y elasticidad periódicos	24
Simulaciones	25
Efecto de los cambios en los procesos demográficos: porcentaje de germinación y mortalidad bimestral de las semillas	25
Efecto de cambios en valores específicos de las entradas de la matriz: escenario de control	26
<b>Resultados</b>	<b>27</b>
Dinámica poblacional	27
Estructura poblacional	27
Matrices bimestrales de Lefkovitch	30
Diagrama del ciclo de vida	33
Fenología reproductiva	34
Modelo matricial periódico, crecimiento poblacional y análisis de sensibilidad y elasticidad	36
Matrices periódicas y crecimiento poblacional	36
Simulaciones	42
Cambio en los procesos demográficos: porcentaje de germinación y permanencia en el banco de semillas	42
Efecto de cambios en valores específicos de las entradas de la matriz: escenario de control	43
<b>Discusión</b>	<b>45</b>
Dinámica poblacional	45
Reclutamiento, ciclo de vida, anualidad y fenología	46
Crecimiento poblacional, sensibilidad y elasticidad periódica	49
Simulaciones: respuesta del crecimiento poblacional derivado de cambios en la germinación y mortalidad bimestral de las semillas	51
Sugerencias para el plan de manejo: decremento en la tasa finita de crecimiento derivado de cambios en las entradas de las matrices bimestrales.	52
<b>Conclusiones</b>	<b>54</b>
<b>Bibliografía</b>	<b>56</b>

# Resumen

Las especies exóticas invasoras, actualmente, son un problema mundial el cual amenaza tanto la biodiversidad, como la economía y en algunos casos la salud pública. Debido a la dificultad de su control y erradicación, los planes de manejo de éstas deben de tomar en cuenta estudios demográficos para poder optimizar el uso de los recursos y ser exitosos. *Leonotis nepetifolia* es una especie exótica invasora de distribución pantropical. Se tiene registro de ella en 19 estados de la República Mexicana y actualmente cuenta con un estudio demográfico en la Ciudad de México que confirma el potencial de sus poblaciones de crecer a tasas muy elevadas. Dentro del género es considerada como la única especie anual, sin embargo, en México es considerada tanto como una especie anual como una especie perenne. Su ciclo de vida parece ser influenciado en gran medida por las estaciones de lluvias y secas, germinando en la época de lluvias, creciendo durante ésta, reproduciéndose al final de la época de lluvias y muriendo en la época de secas. El presente estudio se llevó a cabo en el Jardín Botánico regional de Cadereyta, el cual está ubicado en la zona sur del semi-desierto queretano y cuenta con una biodiversidad alta, aunque se tiene registro de la presencia de varias especies invasoras, entre ellas *L. nepetifolia*. En este estudio se llevó a cabo un análisis demográfico de *L. nepetifolia* aplicando un modelo matricial periódico bimestral, el cual permite analizar la dinámica de su población en periodos más pequeños que un año, considerando tanto la estacionalidad ambiental del sitio de estudio, el cual cuenta con periodos marcados de lluvias y secas, y toma en cuenta que la especie de estudio es anual, por lo que se pueden analizar algunos procesos y el momento en el que éstos se llevan a cabo dentro del año, que de otra forma no se podrían observar. El modelo se construye a partir del seguimiento de una población muestreada bimestralmente a lo largo de un año. Se estimó la tasa finita de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ) y se llevó a cabo un análisis de elasticidad para determinar tanto los procesos demográficos, como la categoría y las transiciones en las matrices bimestrales a los que  $\lambda$  es más sensible. Se encontró que  $\lambda = 1.396$  y que la elasticidad de los procesos demográficos variaba dependiendo de la estación, obteniéndose valores más grandes en la supervivencia en los bimestres correspondientes a la época de secas (de noviembre a mayo) y para el crecimiento en los bimestres en los que se establecían las plántulas (de mayo a noviembre). Un plan de control para erradicar a *Leonotis nepetifolia* debe de considerar la estacionalidad encontrada en el comportamiento demográfico de la especie.

# Abstract

Invasive species are currently a global problem which threatens biodiversity, the economy and in some cases public health. Due to the difficulty of their control and eradication, their management plans must take into account demographic studies in order to optimize the use of resources and be successful. *Leonotis nepetifolia* is an invasive species with pantropical distribution. It is registered in 19 states of the Mexican Republic and currently has a demographic study in Mexico City that confirms the potential of its populations to grow at very high rates. Within the genus it is considered as the only annual species, however, in Mexico it is considered as an annual and a perennial species. Its life cycle seems to be greatly influenced by the rainy and dry seasons, germinating in the rainy season, growing during it, reproducing at the end of the rainy season and dying in the dry season. The present study was carried out in Cadereyta Regional Botanical Garden, which is located in the southern part of the Queretano semi-desert and has a high biodiversity, although there is a record of the presence of several invasive species, including *L. nepetifolia*. A demographic analysis of *L. nepetifolia* was carried out applying a bimonthly periodic matrix model, which allows to analyze the dynamics of its population in periods smaller than a year, considering both the environmental seasonality of the study site, which has marked rainy and dry periods, and takes into account that the species of study is annual. The model is constructed from the monitoring of a bimonthly sampled population over a year. The finite population growth rate ( $\lambda$ ) was estimated and an elasticity analysis was carried out to determine both the demographic processes, as well as the category and transitions in the bimonthly matrices to which  $\lambda$  is most sensitive. It was found that  $\lambda = 1,396$  and that the elasticity of the demographic processes varied depending on the season, obtaining greater values in the survival in the periods corresponding to the dry season (from November to May) and for the growth in the periods in those that established the seedlings (from May to November). A control plan to eradicate *Leonotis nepetifolia* should consider the seasonality found in the demographic behavior of the species.

# Introducción

Las especies exóticas-invasoras (EEI) son aquellas que se han establecido fuera de su área de distribución natural, en hábitats o ecosistemas naturales, y que amenazan la diversidad biológica nativa, la economía o la salud pública (DOF, 2015). Las EEI pueden competir con especies nativas por algún recurso esencial en el sitio en el que son introducidas, hibridar o convertirse en agentes transmisores de enfermedades (Fraume, 2007). Existe un debate sobre si el impacto que estas especies generan es importante o no para su definición y algunos autores estipulan que para que una especie pueda ser catalogada como invasora, solamente se requiere que algunos individuos de esta especie colonicen una nueva región geográfica a la cual no llegarían por medios naturales, que una población se establezca y subsecuentemente tenga una expansión geográfica (Roderick, 2016).

No todas las especies que son introducidas a un nuevo hábitat se establecen y de las que si se establecen no todas se dispersan. Aparentemente, sólo 10% de las especies introducidas llegan a establecerse y una fracción menor de las que se establecen se vuelven invasoras (Williamson, 1996). Sin embargo, a pesar de que sólo un porcentaje pequeño de las especies exóticas se vuelven invasoras, las que lo hacen pueden generar impactos económicos y ecológicos muy grandes (Pimentel, Zuniga, y Morrison, 2005).

Por lo anterior, las EEI son consideradas como una de las principales causas de biodiversidad en el mundo (Naranjo *et al.*, 2009). Algunos ecosistemas parecen ser más vulnerables que otros a las invasiones, y los ecosistemas de las islas son particularmente vulnerables a la introducción de especies exóticas (Mooney y Cleland, 2001).

Pimentel *et al.* (2001) estimaron que en 2002 existían aproximadamente 120,000 especies exóticas en los Estados Unidos, Europa, Australia, Sudáfrica, India y Brasil, y su control tenía un costo económico de aproximadamente 300 mil millones de dólares anuales (Pimentel *et al.*, 2001). Este costo puede deberse tanto al monto de las campañas preventivas y planes de manejo o a la pérdida de dinero debido a que las poblaciones de especies invasoras causan algún daño estructural o afectan algún sector, ya sea de producción o de turismo. En México se invirtieron 5 millones de dólares en una campaña preventiva dirigida a la palomilla del nopal (*Cactoblastis cactorum*), debido a que tiene el potencial de afectar la producción de nopal y tuna (Comité

Asesor Nacional Sobre Especies Invasoras, 2010). Otro ejemplo es el caso de la hormiga *Nylanderia fulva*, la cual se introdujo a Estados Unidos y en áreas infestadas se ha reportado que se acumulan dentro de equipos electrónicos, causando cortos circuitos, fallas y con esto una pérdida económica (Street, 2016).

## **La demografía como herramienta para elaborar planes de manejo**

Debido al costo elevado y la dificultad que puede presentar la erradicación o el control de las poblaciones de EEI (Pimentel *et al.*, 2005), es importante generar planes de manejo que optimicen el uso de los recursos y el tiempo. El objetivo de estos planes es, en general, la reducción de las tasas de crecimiento poblacional de las especies invasoras, lo cual lleva a una reducción en los impactos ambientales y económicos que generan las EEI (Pimentel, *et al.*, 2006; Ramula, *et al.*, 2008).

Estos planes de manejo deben de estar sustentados con información biológica y específicamente demográfica, ya sea de la población manejada, *taxa* cercanos o *taxa* con características de historia de vida similares (Yokomizo *et al.*, 2017). De preferencia deben de llevarse a cabo con información demográfica reciente y cierto criterio biológico, debido a que se ha visto que algunas características de la dinámica poblacional cambian en el tiempo y en ciertos casos algunas acciones pueden tener efectos contraproducentes si no se toman en cuenta aspectos específicos de las poblaciones o de la biología de la especie involucrada (Yokomizo *et al.*, 2017). Por ejemplo, teóricamente, si las acciones de control se llevan a cabo en una población denso-dependiente y son enfocadas sólo en una etapa del ciclo de vida, puede darse una relajación de esta denso-dependencia, con un subsecuente crecimiento acelerado de individuos de las primeras etapas del ciclo de vida (Parker, 2000; Ramula *et al.*, 2008).

Los análisis demográficos han sido utilizados en diversas áreas de estudio tanto aplicados como teóricos, como por ejemplo en biología de la conservación, selección natural y evolución de historias de vida (Charlesworth, 1981; Lande, 1982; Roff, 1993; Tuljapurkar, 2004). El estudio de la historia de vida de una especie nos permite entender algunas características que explican aspectos importantes de la biología de la población, como por ejemplo, el tamaño de los organismos, su longevidad, la distribución de su reproducción en el tiempo (es decir, si son

semélparas o iteróparas); su fenología reproductiva; la edad a la primera reproducción; el número y tamaño de la descendencia, la presencia y el tipo de estructuras o sustancias químicas que tengan un efecto sobre su supervivencia o reproducción, su ciclo de vida, etc. (Begon *et al.*, 2006). El conocimiento de estas características puede ser de utilidad en la formulación de los planes de manejo de EEI para determinar el momento óptimo para realizar una remoción mecánica, poda o la aplicación de alguna sustancia química que altere algún proceso biológico de las especies invasoras, ya sea eliminando a individuos pequeños, mermando su reproducción o reduciendo su crecimiento. En un estudio en el que se evaluó el efecto que tenían tanto el tiempo de la aplicación de fuego (en primavera y en otoño) y la aplicación de herbicida (pre o post germinación de las semillas), para una población de la especie invasora *Microstegium vimineum* (Poaceae) en el Refugio nacional de la vida silvestre “Big Oaks” al sureste de Indiana, Estados Unidos, encontró que el uso de fuego, tanto en primavera o en otoño, no tenían un efecto a largo plazo en la tasa finita de crecimiento poblacional, y que solamente el uso de herbicidas después de la germinación de las semillas fue el único tratamiento que redujo el crecimiento poblacional más allá del primer año (Emery *et al.*, 2013).

Por otra parte, los análisis matriciales nos permiten entender cómo son las tasas vitales de las poblaciones, es decir, las tasas de nacimiento, muerte, migración, crecimiento y fecundidad, tomando en cuenta diferentes atributos que dan estructura a la población, como categorías de edad, talla o género, entre otras (Caswell, 2001; Parker, 2000). Con estos datos, se puede obtener la tasa finita de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ), la cual es un parámetro que mide la tasa de crecimiento a la que tendería una población si se mantuviera constante su comportamiento demográfico a través del tiempo. Una  $\lambda > 1$  indica un crecimiento en la población, si  $\lambda < 1$  indica un decremento en la población y si  $\lambda = 1$  indica que la población mantendrá su tamaño. El análisis matricial, además, nos arroja otras características del comportamiento asintótico de la población, como el valor reproductivo y la estructura estable de categorías (Caswell, 2001).

De igual manera, existen análisis de perturbación que se pueden aplicar a los modelos matriciales. Uno de ellos es el llamado análisis de elasticidad, con el cual se obtiene en qué proporción contribuye cada una de las entradas de una matriz a la tasa finita de crecimiento poblacional (Caswell, 2001; de Kroon *et al.*, 1986). Con esto se pueden identificar las entradas

de la matriz, los procesos demográficos (supervivencia, crecimiento y fecundidad) o las categorías, que contribuyen más a la tasa finita de crecimiento poblacional. Así, los esfuerzos de conservación se pueden enfocar en las entradas de la matriz, procesos demográficos o categorías que tengan una contribución mayor al crecimiento poblacional (Ramula *et al.*, 2008).

Se sabe que una reducción en el valor de las entradas de la matriz, procesos demográficos o categorías de tamaño, que cuenten con un menor valor de la elasticidad, tendrán como respuesta un efecto proporcionalmente menor en la reducción de la tasa de crecimiento poblacional en comparación con aquellas que cuenten con mayores valores de elasticidad (Ramula *et al.*, 2008; Yokomizo *et al.*, 2017).

Por otra parte, se han desarrollado modelos matriciales periódicos y sus análisis de perturbación correspondientes, los cuales son una herramienta que permite incorporar la variación temporal, tanto del ambiente como de la dinámica de la población (Skellam, 1967; Tuljapurkar, 1985). Este tipo de matrices nos permite entender la dinámica de la población en un contexto que cambia de manera cíclica. Por ejemplo, el año se puede dividir en los diferentes meses, bimestres o estaciones (invierno y verano; o secas y lluvias) y el crecimiento poblacional puede ser estimado tomando en cuenta esta variación ambiental. La aplicación de estos modelos no sólo puede generar información de cuáles son los procesos y categorías de tamaño que contribuyen en mayor medida a la tasa de crecimiento poblacional de la especie estudiada, sino que también nos indica el impacto de los cambios que estos procesos tienen en las diferentes fases del ciclo definido. Esto puede añadir un nivel temporal a las acciones de manejo que se pueden llevar a cabo, lo cual puede ser particularmente importante en especies con ciclos de vida anuales ya que puede incluir procesos del ciclo de vida de una especie, que no se observarían si se utilizara un modelo matricial no periódico. A su vez, los modelos matriciales periódicos son útiles cuando, por la biología de la especie, existen procesos que ocurren dentro de un año, los cuales no serían tomados en cuenta si se utilizaran los modelos matriciales anuales (Skellam, 1967; Tuljapurkar, 1985).

## Atributos de historias de vida de especies invasoras

Existe un interés especial en conocer las características de historia de vida que tienen las especies invasoras; por ejemplo, en saber si existe algún patrón generalizado a lo largo de todos los tipos de grupos y formas de vida, o si, por el contrario, existen características que se vean favorecidas sólo en algunos grupos específicos o alguna fase específica del proceso de invasión (Rejmánek, 2014).

Uno de los primeros estudios en evaluar la posible existencia de características específicas de las plantas invasoras fue el de Baker (1965), en donde se describen las características asociadas a que una planta se transforme en maleza, utilizando el término “ideal weed” como aquella maleza que cuente con todas las características que beneficien la colonización de nuevos lugares. Entre las listadas en el trabajo de Baker se encuentran la capacidad de reproducirse tanto sexual como asexualmente, un crecimiento rápido desde plántula a adulto sexualmente maduro, adaptación a estrés ambiental (plasticidad fenotípica) y una alta tolerancia a la heterogeneidad espacial. Sin embargo, existen pocos estudios empíricos que apoyen esta lista de características (Baker, 1965; Kolar y Lodge, 2001; Sakai *et al.*, 2001).

Por otra parte, una revisión de los resultados encontrados por diversos meta-análisis que buscaban encontrar generalidades respecto a qué características biológicas poseen las especies invasoras, encontró resultados contradictorios. Por ejemplo, respecto a su forma de crecimiento, en algunos estudios se encontró que las especies de plantas invasoras suelen ser, en su mayoría, de vida larga (Thompson *et al.*, 1995; Williamson y Fitter, 1996), mientras que en otros estudios se vio que suelen ser mayoritariamente de vida corta (Cadotte y Lovett-Doust, 2001; Pyšek *et al.*, 1995). Este patrón se observó también en el tamaño de los propágulos, en algunos estudios no se encontraron diferencias significativas comparando el tamaño de los propágulos de las plantas exóticas con el de las nativas (Thompson *et al.*, 1995; Williamson y Fitter, 1996), mientras que en otros las semillas de especies exóticas fueron reportadas como más grandes (Crawley *et al.*, 1996) o más pequeñas (Cadotte y Lovett-Doust, 2001) que las de las especies nativas. En otros aspectos de historia de vida no se encontraron resultados tendencias, como por ejemplo en la altura de la planta, el sistema de cruce y hábito sexual, y la reproducción vegetativa (Pyšek y Richardson, 2007).

Existen diferentes hipótesis que sustentan los resultados anteriores. Una de ellas es la propuesta por Crawley *et al.* (1996), quienes proponen que las especies exóticas requieren ser “mejores” en su estrategia de historia vida que las especies nativas y por lo tanto existen dos grupos de especies exóticas, unas con características de estrategia  $K$  más marcadas que las especies nativas con esta misma estrategia de los sitios invadidos, y otras con características de estrategia  $r$  más marcadas que las nativas de los sitios invadidos. Otra propuesta es que diferentes características de la historia de vida de una planta pueden representar una ventaja en diferentes ambientes y momentos de la invasión. Un estudio que evaluó diferentes características de historia de vida en poblaciones traslocadas, es decir, poblaciones que han sido movidas de una localidad a otra, encontró que diferentes características de historias de vida tenían efectos contrastantes en diferentes etapas del proceso de establecimiento, por ejemplo, era más probable que los *taxa* con historias de vida lentas (estrategia  $K$ , es decir, especies grandes, longevas, con una maduración sexual tardía y eventos reproductivos con poca decendencia) sobrevivieran pero menos probable que se reprodujeran, mientras que los *taxa* con historias de vida cortas (estrategia  $r$ , es decir, especies pequeñas, con un tiempo de vida corto, con una maduración sexual temprana y eventos reproductivos con mucha decendencia) era menos probable que sobrevivieran pero tenían un éxito reproductivo más alto (Ducatez y Shine, 2019).

Es complicado encontrar generalidades en las características de historia de vida que permiten que una especie sea invasora, y puede que estas dependan del contexto, ya que existen otros factores, como la presión del propágulo, el tipo de hábitat, si éste está perturbado o no, que pueden ser de igual o mayor importancia que las características de historia de vida de la especie (Rejmanek y Richardson, 1996). La presión del propágulo se define como el número y característica de los individuos introducidos y se ha visto que tiene un papel clave en el establecimiento de las poblaciones exóticas (Colautti *et al.*, 2006; Lockwood *et al.*, 2005; Simberloff, 2009; Hui y Richardson, 2017). Por otra parte, se ha observado que no todos los hábitats son igualmente susceptibles, por ejemplo, se ha visto que las islas son especialmente vulnerables ante las especies exóticas invasoras (Mooney y Cleland, 2001), y existe un mayor número de especies exóticas en la vegetación de bosques con una perturbación frecuente, en comparación con bosques nativos bien conservados (Rejmánek, Richardson, y Py, 2005).

## Crecimiento de poblaciones de plantas invasoras

Ramula *et al.* (2008) encontraron que la tasa de crecimiento poblacional registrada para especies invasoras es significativamente más alta que la de especies nativas. De los 21 estudios demográficos de especies invasoras y 179 de especies nativas que estos autores compararon, se obtuvo que las especies invasoras tenían una tasa finita de crecimiento poblacional de entre  $\lambda = 0.999$  y  $\lambda = 22.454$  (*Prunus serotina* (Rosaceae) y *Lespedeza cuneata* (Fabaceae) respectivamente), y sólo dos estudios registraron una tasa finita de crecimiento menor a la unidad. Por otra parte, en los estudios de especies nativas el valor más alto reportado para la tasa finita de crecimiento poblacional fue de  $\lambda = 2.927$ , seguido de  $\lambda = 1.943$  (*Linum catharticum* (Linaceae) y *Eupatorium resinosum* (Asteraceae) respectivamente) y en general los valores obtenidos se encuentran cerca de la estabilidad (alrededor de  $\lambda = 1$ ) (Ramula *et al.*, 2008).

Ramula *et al.* (2008) proponen que las tasas de crecimiento de las poblaciones de especies invasoras son elevadas en parte debido a que se calculan durante la fase de crecimiento exponencial de las poblaciones, mientras que las tasas de crecimiento de las poblaciones de especies nativas a menudo se calculan cuando tienen una dinámica estable o en decremento (Ramula *et al.*, 2008). En otro estudio que compara la dinámica poblacional de algunas de las EEI más comunes con la de especies nativas que han habitado una comunidad por más de 100 años, no se encontraron diferencias en la dinámica de sus poblaciones (Meiners, 2007). De igual forma, en un estudio realizado con varias poblaciones de *Cytisus scoparius* (Fabaceae), se encontró que la tasa finita de crecimiento de las poblaciones disminuía con el tiempo de invasión (Parker, 2000). Al contrario de lo observado en el trabajo de Parker (2000), en un estudio reciente elaborado con 47 especies de 57 poblaciones de plantas no se encontró una relación significativa entre la tasa de crecimiento poblacional y el tiempo desde la introducción, aunque estos resultados se obtuvieron comparando la tasa de crecimiento poblacional de diferentes especies y no el cambio de la tasa de crecimiento poblacional en poblaciones invasoras de la misma especie a través del tiempo, como lo hizo Parker en su estudio del 2000 (Yokomizo *et al.*, 2017).

## **Análisis de elasticidad; generalidades y patrones en especies invasoras**

Existen algunas generalidades que se han encontrado en los análisis de elasticidad de diferentes especies, como por ejemplo, que la elasticidad de la fecundidad incrementa con el incremento de  $\lambda$ , (Franco y Silvertown, 2004; Silvertown *et al.*, 1993a). Por otra parte, las plantas de vida larga tienen, en general, valores más grandes de elasticidad en el proceso demográfico de supervivencia, mientras que para las plantas de vida corta, los procesos que tienen mayores valores de elasticidad son el crecimiento y la fecundidad, tanto en especies de plantas nativas como de plantas invasoras, tomando en cuenta en estos casos la elasticidad del crecimiento como la suma de las entradas de la matriz de elasticidad ubicadas por debajo de la diagonal, mientras que la elasticidad de la supervivencia como la suma de las entradas de la diagonal (estasis) y por encima de la diagonal, sin contar los correspondientes a la fecundidad (retrogresiones) (Silvertown *et al.*, 1996).

Por otra parte, se ha encontrado que la elasticidad de matrices pequeñas (pocos estadios de ciclo de vida) puede presentar valores más altos en los procesos de supervivencia y fecundidad, en comparación con matrices grandes (Enright *et al.*, 1995; Ramula y Lehtilä, 2005). Sin embargo, un estudio reciente encontró que, para poblaciones de especies invasoras, la elasticidad de la supervivencia se incrementaba, mientras que la de la fecundidad disminuía al aumentar el tamaño de la matriz y la del crecimiento se mantenía casi constante, en este último estudio cabe destacar que la elasticidad del crecimiento se consideró como la correspondiente tanto al crecimiento como a las retrogresiones y la de la supervivencia consistió solamente en la suma de los valores de la diagonal de la matriz de elasticidad (Yokomizo *et al.*, 2017).

En una comparación de la demografía de especies nativas y EEI, se observó que las especies exóticas tienen elasticidades menores en el proceso de supervivencia en comparación con las nativas, sin embargo, en ambos grupos la elasticidad para la supervivencia incrementó con el tiempo de vida de la especie, mientras que las del crecimiento y la fecundidad decrecieron (Ramula *et al.*, 2008). En otro estudio se obtuvo, tomando como estructura de la elasticidad a la suma de la elasticidad por categoría de tamaño, que aunque la estructura de las elasticidades fue bastante consistente entre diferentes años y poblaciones, varió dependiendo de la etapa de invasión, sugiriendo que las medidas de control que se implementen podrían cambiar dependiendo de en qué etapa de invasión se encuentre la especie de interés (Parker, 2000). Por

otra parte, en un estudio realizado con los datos de 57 poblaciones de 47 especies diferentes introducidas, en donde la elasticidad de la supervivencia fue tomada como la suma de los valores de la diagonal en la matriz de elasticidades, la fecundidad como los valores del primer renglón sin tomar en cuenta el primer valor, y el crecimiento como los valores restantes, los cuales incluyen tanto crecimiento como retrogresiones, se reporta que la elasticidad cambió significativamente tomando en cuenta el año de su introducción, con un incremento en la elasticidad de la supervivencia y un decremento en la elasticidad del crecimiento, respecto al tiempo desde su introducción. Además, se halló que, con el paso del tiempo, parece que la estructura de las elasticidades de las plantas introducidas se vuelve más parecida a la que se ha reportado para especies nativas (Yokomizo *et al.*, 2017).

## Objetivo general

- ❖ En este trabajo se buscó describir la dinámica poblacional de la especie invasora *Leonotis nepetifolia* (L.) R. Br. en una región del semidesierto queretano, utilizando un modelo matricial periódico, para conocer aspectos relevantes de su historia de vida y la manera en la que éstos cambian a lo largo del año, con la idea de generar una estrategia para su control que tome en cuenta la estacionalidad ambiental de la región.

## Objetivos particulares

- ❖ Determinar la tasa finita de crecimiento ( $\lambda$ ) de la población de *Leonotis nepetifolia* en el Jardín Botánico Regional de Cadereyta a través de un modelo matricial periódico.
- ❖ Identificar si las plantas de la población pueden tener tanto un hábito perenne como uno anual
- ❖ Determinar la fracción de la población que tiene un hábito perenne y anual y describir los posibles factores causales.
- ❖ Estimar la fenología y sincronía reproductiva de *Leonotis nepetifolia*.
- ❖ Evaluar mediante análisis de sensibilidad y elasticidad, cuáles son las categorías de tamaño y los procesos demográficos a los que la tasa finita de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ) es más sensible y cómo cambian a lo largo del año.
- ❖ Estimar cómo cambia  $\lambda$  dependiendo del porcentaje de germinación y mortalidad bimestral de las semillas.
- ❖ Estimar cómo cambia  $\lambda$  a partir de modificaciones en las entradas de la matriz con mayores valores de elasticidad.

## Hipótesis

Considerando que *Leonotis nepetifolia* se ha establecido en diferentes estados de la República mexicana, se cuenta con el antecedente de un estudio que determinó que su crecimiento poblacional en una zona de pedregal de la CDMX es alto. Se espera que el crecimiento poblacional de esta EEI en el sitio de estudio también sea elevado. Sin embargo, debido a que el clima en el sitio de estudio tiene un periodo de secas más marcado y prolongado que en la CDMX, se espera que su tasa de crecimiento poblacional sea menor que la estimada para la población ubicada en la CDMX. Además, se espera que su fenología reproductiva tenga un comportamiento estacional más marcado y que una proporción mayor de los individuos se comporten como anuales en comparación con lo reportado para la población de la CDMX.

Considerando que el sitio de estudio tiene una marcada estacionalidad ambiental, contando con una época de lluvias y una de secas, y que la mayoría de los individuos de *Leonotis nepetifolia* tienen un ciclo de vida anual, en el cual nacen, crecen y se reproducen en el periodo de un año, se espera que la elasticidad de los diferentes procesos demográficos cambie dependiendo de la época del año. Se espera que, en los bimestres correspondientes al inicio de las lluvias (mayo y junio), el proceso de crecimiento sea el que cuente con un mayor valor de elasticidad, mientras que en la época de floración, la cual se espera que sea a finales de las lluvias e inicio de la época de secas (de octubre a diciembre) sea la de fecundidad y, por último, en la época de secas antes de la época de lluvias (de noviembre a abril), sea la supervivencia la que cuente con mayores valores de elasticidad.

# Materiales y métodos

## Sitio de estudio

Este trabajo se llevó a cabo en el Jardín Botánico Regional de Cadereyta, que se encuentra en el semidesierto queretano, el cual está conformado por una franja que cruza el estado de Querétaro de oriente a poniente, cubriendo los municipios de Cadereyta, Colón, Peñamiller y Tolimán. El Jardín Botánico Regional de Cadereyta (JBRC) se localiza en las coordenadas 20° 41' 28'' N y 99° 49' 08'' O, en el sureste del municipio de Cadereyta de Montes. Éste se encuentra a una altitud de 2,046 m.s.n.m. y tiene una superficie de 15.33 ha. Presenta un clima semiseco templado con lluvias en verano (BS1kw(w)), según la clasificación de Köppen modificada por García (2004). La temperatura mínima promedio es de 6.6 °C y la máxima promedio es de 24.4 °C. Cuenta con una precipitación mínima acumulada de 309.3 mm y una precipitación máxima acumulada de 798.5 mm (Maruri-Aguilar *et al.*, 2013).

En el periodo de 1981-2010, las normales climatológicas indican que todos los meses presentan al menos un día de lluvia, siendo diciembre el mes más seco, el cual cuenta con una precipitación acumulada mensual promedio de 3.4 mm. El periodo de mayor precipitación es de mayo a octubre, siendo junio y julio los meses con precipitación más abundante (Fig. 1).

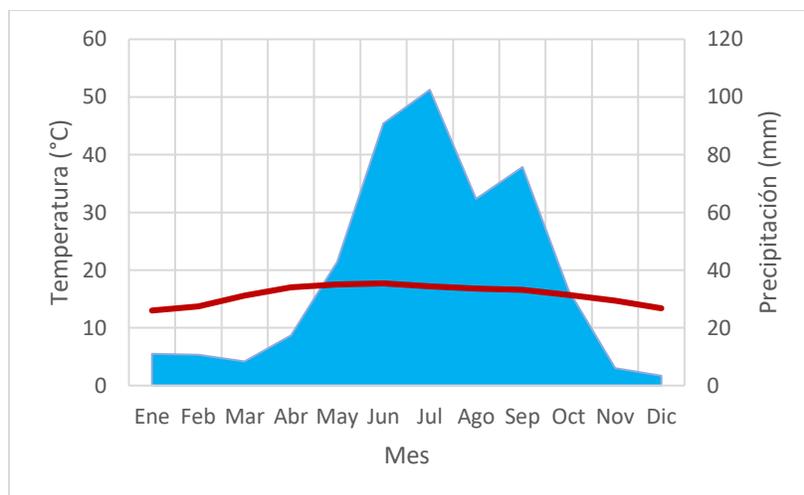


Figura. 1. Climograma de la estación climatológica 22003 Campo experimental Cadereyta, correspondiente al periodo de 1981-2010, tomando las normales climatológicas del Servicio Meteorológico Nacional. En azul se grafica la precipitación mensual y en rojo la temperatura media mensual, los meses en donde la precipitación sobrepase la línea de la temperatura se consideran los meses húmedos.

El JBRC está dividido en tres zonas definidas con base en la intensidad de uso, la variedad de condiciones físicas y biológicas y las actividades potenciales. Estas son una zona de colecciones con una unidad de propagación de plantas silvestres; una zona silvestre que comprende un área de bordo y senderos; y finalmente una plantación de yucas (*Yucca filifera* y *Yucca valida*) (El palmar) (Fig. 2). En su extremo suroeste se encuentra delimitado por un acantilado de aproximadamente 50 m de altura, con escurrimientos que forman escorrentías persistentes a lo largo del año (llamados localmente lloraderos de agua), que crean un microclima singular en la zona (Maruri-Aguilar *et al.*, 2013). El presente estudio se realizó con una población de *Leonotis nepetifolia* que se ubica en el perímetro del acantilado, cerca de los lloraderos.



Figura. 2. Mapa de la zonificación del Jardín Botánico Regional de Cadereyta. En azul se encuentra marcado el lloradero número 4. En naranja se encuentra marcada la ubicación de la población estudiada. Imagen tomada de (Maruri-Aguilar *et al.*, 2013).

## Especie de estudio

El género *Leonotis* pertenece a la familia Lamiaceae y está conformado por nueve especies descritas, que en su mayoría son perennes. *Leonotis nepetifolia* (L.) R. Brown, es una hierba erecta de entre 1 y 3 m de altura, originaria de África tropical y subtropical (The Plant List, 2010). Actualmente cuenta con una distribución pantropical, habitando tanto en su sitio de origen como en la India, el norte de Australia, Venezuela y México (Heike, 2009; Parsons y Cuthbertson, 2001; Vos y van Staden, 1994). En el gran valle del Rift, en Kenia central, se ubica a lo largo de caminos y campos en altitudes de entre 1600 a 2500 m.s.n.m. (Gill y Conway, 1979). Es reportada como la única anual del género, pues vive alrededor de 3 a 4 meses en algunos sitios de Kenia y se comporta también como anual en Australia (Gill y Conway, 1979; Parsons y Cuthbertson, 2001; Vos, 1995), sin embargo, en otros estudios se clasifica también como una hierba perenne de vida corta (Iwarsson y Harvey, 2003) y en México es considerada como una planta perenne (Heike, 2009), aunque en un estudio realizado en la Reserva del Pedregal de San Ángel, CDMX, México, se observó que el 31.38% de la población de estudio sobrevivió hasta la época de lluvias del siguiente año y 21.86% sobrevivieron más de un año. Los individuos longevos se reprodujeron el primero, el segundo o ambos años (López-Grether, 2017).

*L. nepetifolia* presenta flores hermafroditas de color anaranjado, agrupadas en inflorescencias con forma de pseudoverticilos globosos llamados glomérulos, los cuales pueden producir más de 800 semillas cada uno, y se encuentran agrupados lo largo de los tallos, (Tomaz *et al.*, 2005; Vos, 1995). El número de glomérulos depende de la altura de la planta, en general presentan entre 2 y 4 por planta, pero pueden llegar a ser más de 10 (Parsons y Cuthbertson, 2001; Tomaz *et al.*, 2005). Esta especie se reproduce sexualmente generando semillas, sin embargo, al ser una especie predominantemente autógama, no requiere de polinizadores para reproducirse, aunque en su sitio de origen sus inflorescencias son visitadas por pájaros de la familia Nectariniidae y por abejas, como *Apis mellifera* y del género *Lasioglossum* (Vos y Staden, 1994). En el norte de Tanzania, en las granjas massái abandonadas, se establecen como manchas circulares, excluyendo a otras plantas (Andrews *et al.*, 2011).

Parsons y Cuthbertson (2001) describen el ciclo de vida de *Leonotis nepetifolia* en Australia, mismo que inicia con la germinación de las semillas a inicios de la temporada de

lluvias (de octubre a diciembre), continúa con el crecimiento de las plantas durante los meses restantes del verano y la floración se lleva a cabo a inicios de otoño (marzo). Finalmente, las semillas maduran en los meses de otoño (de mayo a junio) y la planta muere en la época de secas (de mayo a octubre) (Parsons y Cuthperton, 2001). En otro estudio se encontró que en la Ciudad de México el ciclo de vida era similar a lo observado en Australia, con la germinación iniciando con las primeras lluvias del año (en verano), el crecimiento durante el verano y el otoño, y la floración mayormente en los meses de invierno (diciembre, enero y febrero). Finalmente, la mayoría de los individuos mueren en la época de secas (de diciembre a mayo). Sin embargo, también se encontraron algunas diferencias importantes, como la presencia de individuos que sobrevivían más de un año y una época de floración extendida a lo largo de todo el año con algunos individuos reproductivos en todos los meses (López-Grether, 2017).

*Leonotis nepetifolia* ha sido considerada como una maleza nociva en el norte de Australia, donde afecta a plantaciones de arroz y caña de azúcar y coloniza áreas perturbadas, bordes de caminos, ríos y lagos (Parsons y Cuthperton, 2001). A pesar de que desde 1980 cuenta con un programa de monitoreo y control en el Parque Nacional de Lakefield, Australia, no se ha logrado erradicar de esta zona (Clarkson, Grice, y Dollery, 2012). La tasa de crecimiento de una población de esta especie ubicada en la Ciudad de México, fue  $r = 22.74$  individuos por individuo por año, y se requería de simular un establecimiento de alrededor del 3.5 semillas de cada mil producidas para que la población tuviera una lambda de uno (López-Grether, 2017).

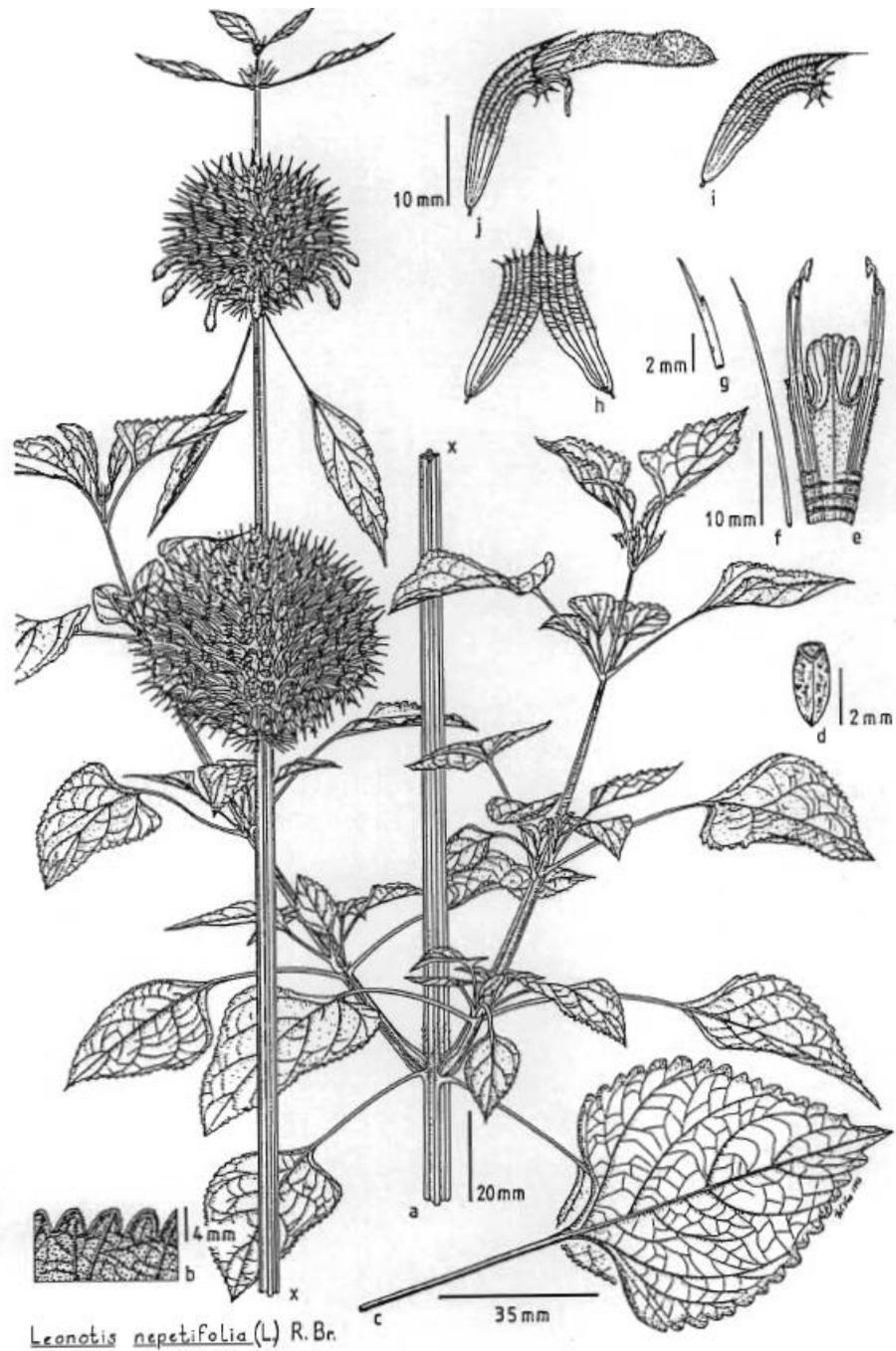


Figura 3. Diagrama de *Leonotis nepetifolia* (L.) R. Br. a) rama reproductiva, b) margen de la hoja, c) haz de la hoja, d) semilla, e) corola tubular disecada, se muestran los anillos basales de vellosidades y el labio inferior, f) estigma y estilo, g) estigma y parte distal del estilo, h) cáliz aplanado, i) vista lateral del cáliz, j) cáliz y corola. Imagen y descripción tomada de (Vos, 1995)

## **Muestreo poblacional**

El primer muestreo se llevó a cabo el 14 de noviembre de 2017 ( $N=494$  individuos) en la base del acantilado del JBRC cerca de unos escurrimientos de agua. Se escogieron cuadros de alrededor de  $1\text{ m}^2$  en donde los individuos dentro de éstos se marcaron con etiquetas de aluminio numeradas secuencialmente, se midió su altura desde la base del suelo (en cm) y se contó el número de inflorescencias con botones (cuyas flores aún no estuvieran en antesis), el número de inflorescencias maduras (que ya presentaran flores en antesis) y el número de infrutescencias presentes. De enero a noviembre de 2018 se midieron mensualmente las mismas características de los individuos marcados y se marcaron los individuos juveniles que se encontraran en los sitios donde se muestreó. La muestra total de los individuos registrados durante todos los muestreos fue de 1459 plantas.

## **Curación de la base de datos**

Se eliminaron 27 individuos de plantas marcadas, debido a que no se encontraron sus etiquetas. Los individuos que no se encontraron se les asignaron los mismos valores que los del mes previo y si no fueron encontrados durante tres meses seguidos se consideraron como muertos desde el primer mes en que no se encontraron.

## **Dinámica poblacional**

En este trabajo se utilizaron matrices poblacionales de tipo Lefkovitch (Caswell 2001) que se caracterizan por que la población estudiada se encuentra estructurada en categorías de tallas o estados de desarrollo. A continuación, se describen las categorías que se elaboraron, la forma en la que se estimaron las entradas de la matriz correspondientes a crecimiento, fecundidad, supervivencia sin crecimiento (estasis o permanencia), retrogresión y reclutamiento, así como el banco de semillas, el armado de las matrices poblacionales y el ciclo de vida.

### Estructura poblacional

Con los datos demográficos obtenidos de la altura de los individuos, se estructuró a la población de *Leonotis nepetifolia* en cinco categorías de tamaño con su equivalente a estado de desarrollo y una categoría de semillas. La primera categoría de tamaño consistió en individuos juveniles, tomando en cuenta la altura a la que se encontró el individuo más pequeño con inflorescencias (37 cm). Las otras categorías de tamaño se determinaron tomando en cuenta intervalos similares de tamaño y la frecuencia de individuos por categoría, para balancear el número de muestra por celda (Tabla 1). Las estructuras poblacionales de los meses de noviembre de 2017, enero, marzo, mayo, julio, septiembre y noviembre de 2018 se compararon pareadamente con pruebas de  $X^2$  con residuos estandarizados para determinar si existían diferencias significativas entre las estructuras de los meses consecutivos y la de noviembre de 2017 y 2018 (Caswell, 2001). Se graficó la curva de supervivencia ( $ln(lx)$ ) para determinar si ésta tenía una forma tipo I, II o III. Por último, las frecuencias absolutas de individuos anuales y perennes encontrados en este estudio se compararon con los obtenidos en un estudio llevado a cabo en la Ciudad de México a través de una prueba de  $X^2$  (López-Grether, 2017).

Tabla 1. Categorías de tamaño definidas para estudiar a la población de *Leonotis nepetifolia* en el JBRC, Querétaro, México. Se añadió una categoría de semillas (S).

Categoría de tamaño	Altura (cm)	Estado reproductivo
Semilla (S)	-----	-----
1 (Juveniles)	0-30	No reproductivo
2	>30-60	Reproductivo
3	>60-90	Reproductivo
4	>90-120	Reproductivo
5	>120	Reproductivo

### Matrices de Lefkovitch bimestrales

Utilizando las categorías establecidas en la Tabla 1, se construyeron 6 matrices de transición bimestrales (**B**) en función de las tasas vitales que presentaban los individuos muestreados de cada una de las categorías de tamaño para cada uno de los periodos de t a t+1 (**B**<sup>1</sup>:

noviembre2017-enero2018; **B**<sup>2</sup>: enero-marzo; **B**<sup>3</sup>: marzo-mayo; **B**<sup>4</sup>: mayo-julio; **B**<sup>5</sup>: julio-septiembre; **B**<sup>6</sup>: septiembre-noviembre de 2018) (Lefkovitch, 1965).

Tasas vitales:

*Fecundidad (F)*. - La fecundidad de los individuos fue estimada contando el número de inflorescencias que tuvieran flores en anthesis e inflorescencias con los cálices secos por individuo (número total de inflorescencias por individuo del bimestre) y a esta cifra se le restó el número de total de inflorescencias del bimestre anterior, calculando con esta diferencia el número de inflorescencias nuevas en el bimestre. El número de inflorescencias nuevas se multiplicó por el número promedio de semillas que genera una inflorescencia (354.85 ± 276.837 semillas por inflorescencia; López-Grether 2017), obteniendo así un estimado del número de semillas producidas por individuo en el bimestre. La fecundidad por categoría de tamaño se obtuvo dividiendo la estimación del número de semillas generadas por categoría de tamaño entre el número de individuos de esa categoría. Con estos valores se construyó un vector de fecundidad por categoría de tamaño, siendo 0 el primer valor, para considerar la categoría de semilla, y éste se colocó en el primer renglón de una matriz cuadrada de dimensiones 6 × 6 en la que todos los demás valores eran 0 (**F**).

*Matriz de frecuencias relativas (P)*. - Los valores de la matriz **P** se calcularon construyendo una matriz en la que se integraron los valores de las frecuencias absolutas de los destinos de los individuos de cada categoría de tamaño entre t y t+1, en donde las columnas representan las categorías en el tiempo t y los renglones las categorías en t+1. Posteriormente cada entrada de la matriz de frecuencias absolutas se dividió entre el número de individuos de cada categoría en el tiempo t, con lo que se obtuvo una matriz de frecuencias relativas, **P**, cuyas regiones se definen de la siguiente manera:

1. *Permanencia*. - Los valores de la diagonal principal representan la permanencia, es decir, la probabilidad de que los individuos de una categoría permanezcan en esa categoría entre t y t+1.
2. *Crecimiento*. - Los valores que se encuentran por debajo de la diagonal principal indican la probabilidad de que los individuos que se encontraban en cada una de las categorías en el tiempo t, crezcan y se integren a una categoría de tamaño mayor en el tiempo t+1.

3. *Retrogresión.* – Los valores que se encuentran por arriba de la diagonal principal indican la probabilidad de que los individuos que se encontraban en cada una de las categorías en el tiempo  $t$ , decrezcan y se integren a una categoría de tamaño menor en el tiempo  $t+1$ .

*Permanencia en el banco de semillas.* – La permanencia en el banco de semillas (valor de la casilla  $b_{11}$  en la matriz de transición  $\mathbf{B}$ ) en los bimestres en los que no hubo reclutas (individuos juveniles marcados en  $t+1$ ), se consideró como 1 multiplicado por el inverso de la mortalidad bimestral de las semillas ( $1-d$ ), donde  $d$  es la mortalidad bimestral de las semillas. En los bimestres en los que sí hubo reclutas se consideró como  $(1-g)\cdot(1-d)$ , siendo  $g$  la proporción de germinación (proporción de semillas que germinan del total de semillas que hubiera en el banco de semillas). Ésta se calculó como el porcentaje de germinación obtenido en laboratorio (90%), dividido entre 100, para obtener la medida proporcional de la germinación (López-Grether, 2017). El valor de  $d$  fue designado como 0.

*Banco de semillas.* – El estimado del banco de semillas se obtuvo en el primer bimestre como el número estimado de semillas generadas en el bimestre; en el resto de los bimestres, si no había reclutas, se estimó como la multiplicación del banco de semillas del periodo  $t$ , por el inverso de la mortalidad bimestral de las semillas ( $1-d$ ), más el número estimado de semillas generadas en el periodo  $t+1$ ; si había reclutas se estimó como la multiplicación del banco de semillas del periodo  $t$ , por la probabilidad de germinación,  $g$ , y por el inverso de la mortalidad bimestral de las semillas ( $1-d$ ) más el número estimado de semillas generadas en el periodo  $t+1$ .

*Reclutamiento.* – Para estimar el reclutamiento ( $r$ ) se dividió el número de reclutas (nuevos individuos marcados) del periodo entre el número de semillas del banco de semillas multiplicado por la tasa de germinación ( $g$ ). Posteriormente se generó un vector de distribución de los reclutas de  $t+1$ , dividiendo el número de reclutas de cada categoría de tamaño entre el número total de reclutas en  $t+1$  y añadiendo un 0 como primera entrada para considerar la categoría de semilla. Los valores de este vector se multiplicaron por el estimado de reclutamiento ( $r$ ) para el bimestre en cuestión.

*Matriz de transición (B).* – La matriz de transición de cada uno de los periodos ( $\mathbf{B}$ ) se obtuvo sumando los valores de la matriz  $\mathbf{P}$  con los de la matriz  $\mathbf{F}$ . Posteriormente en la primera

columna de la matriz ( $b_{i,l}$ ) se integraron los valores del vector de reclutamiento y el valor generado de permanencia en el banco de semillas de la transición en la entrada  $b_{11}$ .

### Diagrama del ciclo de vida

Una vez generadas todas las matrices de transición bimestrales ( $\mathbf{B}^1, \mathbf{B}^2, \mathbf{B}^3, \mathbf{B}^4, \mathbf{B}^5, \mathbf{B}^6$ ) se obtuvo una matriz promedio, sumando todas las matrices y dividiendo esta suma entre el número de matrices. Se generó un diagrama de ciclo de vida utilizando los valores obtenidos de la matriz promedio, esquematizando cada una de las categorías como nodos y los valores de la matriz como flechas que van de un nodo a otro, según los valores de las transiciones de la matriz (Caswell, 2001).

### Fenología reproductiva

Se graficó el número de inflorescencias per cápita de los individuos muestreados por categoría de tamaño a través del tiempo. Por otra parte, se graficó el número de inflorescencias en los muestreos de noviembre de 2017, enero, marzo, mayo, julio, septiembre y noviembre de 2018 para visualizar el periodo en la que los individuos de *L. nepetifolia* presentaban el mayor número de inflorescencias. La sincronía floral se evaluó utilizando el Índice de Marquis (S), el cual toma en cuenta tanto la intensidad como la duración de la floración y está dado por:

$$S = \sum_{t=0}^n \frac{x_t}{\sum_{t=0}^n x_t} \cdot p_t$$

en donde  $x_t$  es el número de inflorescencias contadas en el tiempo  $t$ ;  $\frac{x_t}{\sum_{t=0}^n x_t}$  es la proporción de inflorescencias contadas en el tiempo  $t$  con relación al número total de inflorescencias que se produjeron durante el periodo de estudio;  $n$  es el número de muestreos realizados y  $p_t$  es la proporción de individuos con inflorescencias durante el tiempo  $t$ . El índice puede tomar valores de 0 a 1, siendo 0 la ausencia de sincronía y 1 cuando la sincronía es máxima (Marquis, 1988).

## Modelo matricial periódico bimestral, tasa de crecimiento poblacional y análisis de sensibilidad y elasticidad periódicos

Tomando en cuenta la estacionalidad del hábitat, que la especie de estudio es una planta considerada principalmente anual y la fenología de la especie, la dinámica poblacional se estudió utilizando modelos matriciales periódicos (Caswell, 2001; Skellam, 1967). En este modelo se consideró a las matrices de transición bimestrales  $\mathbf{B}^1, \mathbf{B}^2, \mathbf{B}^3, \mathbf{B}^4, \mathbf{B}^5, \mathbf{B}^6$ , como las fases de un ciclo periódico anual. La dinámica de la población en un ciclo se describe como la matriz periódica producto (Caswell y Trevisan, 1994):

$$\mathbf{n}_{(t+m)} = [\mathbf{B}^{(m)} \mathbf{B}^{(m-1)} \dots \mathbf{B}^{(h)}] \mathbf{n}_{(t)} = \mathbf{A}^{(h)} \mathbf{n}_{(t)}$$

en donde el ciclo tiene duración de  $m$  fases y  $\mathbf{A}^{(h)}$  es la matriz producto que proyecta a la población para todo el ciclo, empezando por la fase  $h$ . En este caso se contó con 6 fases bimestrales, comenzando con noviembre de 2017 como  $m = 1$ . La tasa finita de crecimiento poblacional de una matriz periódica se estima obteniendo el valor de  $\lambda$  de la matriz producto y aunque por cada fase  $m$  existe una matriz periódica producto, el valor de  $\lambda$  es el mismo para todas las matrices periódicas producto (Caswell, 2001; Caswell y Trevisan, 1994).

Además de estimar la tasa finita de crecimiento, se realizaron análisis de sensibilidad y elasticidad de las matrices periódicas para conocer la contribución de cada una de las entradas de la matriz, en cada uno de los bimestres, al crecimiento poblacional. La sensibilidad de  $\lambda$  a cambios en cada una de las entradas de una matriz del ciclo ( $\mathbf{B}^{(h)}$ ) está dada por (Caswell y Trevisan, 1994):

$$\mathbf{S}_{\mathbf{B}}^{(h)} = [\mathbf{B}^{(h-1)} \mathbf{B}^{(h-2)} \dots \mathbf{B}^{(1)} \mathbf{B}^{(m)} \mathbf{B}^{(m-1)} \dots \mathbf{B}^{(h+1)}]^T \mathbf{S}^{(h)}_{\mathbf{A}}$$

donde  $\mathbf{B}^{(h)}$  es excluida de la fórmula, el superíndice  $T$  indica que es la matriz transpuesta del producto de las matrices y  $\mathbf{S}^{(h)}_{\mathbf{A}}$  es la matriz de sensibilidades de la matriz periódica producto anual de la fase  $h$ . Por lo tanto, se obtuvieron 6 matrices de sensibilidad las cuales corresponden a los valores de sensibilidad en cada una de las fases estudiadas (periodos bimestrales).

Por otra parte, las entradas de la matriz de elasticidades de las matrices periódicas bimestrales se calcularon como (Caswell y Trevisan, 1994):

$$e_{ij}^{(h)} = (b_{ij}^{(h)} / \lambda) s_{ij}^{(h)}$$

donde  $b_{ij}^{(h)}$  son las entradas de la matriz  $\mathbf{B}^{(h)}$  y  $s_{ij}^{(h)}$  son las entradas de la matriz  $\mathbf{S}^{(h)}$ . Por lo tanto, se obtuvieron 6 matrices de elasticidad las cuales corresponden a los valores de elasticidad de cada uno de los elementos de las matrices  $\mathbf{B}$  obtenidas.

Los elementos de las matrices de elasticidad se clasificaron en tres procesos demográficos (fecundidad, crecimiento y supervivencia), tomando fecundidad como las entradas que se encontraban en el primer renglón de una matriz, sin tomar en cuenta la primera entrada; el crecimiento como todas las entradas ubicadas por debajo de la diagonal de la matriz; y la supervivencia como la estasis y las retrogresiones, tomando en cuenta a las entradas de la diagonal de la matriz y encima de ésta, sin tomar en cuenta las entradas de fecundidad (Silvertown *et al.*, 1993b). Con estos datos se graficaron las elasticidades por proceso demográfico dentro de un triángulo demográfico para poder visualizar la variación en la contribución relativa de cada uno de los procesos demográficos en cada una de las fases del ciclo (Silvertown *et al.*, 1993b). La tasa finita de crecimiento y la elasticidad y sensibilidad se calcularon con el programa R ver. 3.5.2 (R Development Core Team, 2016) y el paquete popbio (Stubben y Milligan, 2007).

## Simulaciones

### *Efecto de los cambios en los procesos demográficos: porcentaje de germinación y mortalidad bimestral de las semillas*

Debido a que no se cuenta con un estimado de la mortalidad de las semillas y a que el porcentaje de germinación utilizado para construir las matrices bimestrales se obtuvo de un experimento de laboratorio, se realizaron una serie de simulaciones variando estos valores y estimando cómo cambiaba la tasa finita de crecimiento de la matriz periódica. Para esto se varió el valor de la proporción de germinación ( $g$ ) y la mortalidad bimestral de las semillas ( $d$ ). Posteriormente se construyeron nuevamente las matrices bimestrales de transición  $\mathbf{B}$ , la matriz periódica anual  $\mathbf{A}$  y se estimó la tasa finita de crecimiento tomando en cuenta valores de 0.9 a 0.4 para  $g$ , debido a que se ha encontrado una tasa de germinación en laboratorio de 90%, pero se espera que esta tasa pueda disminuir en campo, y de 0 a 0.9 para  $d$ , lo cual nos permite observar el

comportamiento del crecimiento en un escenario desde donde no exista mortalidad ( $d = 0$ ) hasta que exista una mortalidad muy alta ( $d = 0.9$ ).

*Efecto de cambios en valores específicos de las entradas de la matriz: escenario de control*

Se eligieron las 5 entradas de las matrices bimestrales (**B**) que tuvieran los valores más altos en la elasticidad y que tuvieran el potencial de disminuir como consecuencia de acciones de control. Posteriormente se graficaron las  $\lambda$  de la matriz periódica **A** generada al tomar en cuenta una disminución de 0 a 90% en cada una de estas entradas.

# Resultados

## Dinámica poblacional

### Estructura poblacional

La población estudiada contó con un total de 1457 individuos marcados a lo largo del periodo de estudio (noviembre de 2017 a noviembre de 2018), de los cuales 490 se etiquetaron al inicio del estudio. El tamaño de los individuos fue de 1 hasta 270 cm de altura. El número de individuos de todas las categorías fue disminuyendo de noviembre de 2017 hasta mayo de 2018, luego de lo cual aumentó en julio y septiembre de 2018, que fueron los meses en los que hubo reclutamiento (Tabla 2). A pesar de que el número total de individuos y por categoría de tamaño cambió, se observa que, por mes, las primeras dos categorías de altura contaron siempre con la mayor frecuencia de individuos comparados con el resto de las categorías (Fig. 4).

Se observaron plántulas en el sitio de estudio desde el mes de junio de 2018, sin embargo, se marcaron los individuos juveniles hasta el mes de julio debido a que antes de ello no era posible distinguir la especie a la que pertenecían. Se marcaron 769 individuos en el mes de julio y 198 en el mes de septiembre, y ya no se observaron individuos nuevos en los meses de octubre y noviembre de 2018.

Las estructuras poblacionales en todos los bimestres tuvieron una forma de J invertida, en donde las categorías de tamaños menores tuvieron una mayor proporción de individuos, lo cual es característico de poblaciones en crecimiento. Al comparar las estructuras poblacionales de los meses estudiados, no se encontró que fueran significativamente diferentes entre los meses de noviembre de 2017 y enero de 2018 ( $X^2 = 0.795$ ,  $p = 0.939$ , g.l = 4), enero y marzo ( $X^2 = 0.679$ ,  $p = 0.954$ , g.l = 4), y marzo y mayo ( $X^2 = 4.5$ ,  $p = 0.343$ , g.l = 4); pero sí entre los meses de mayo y julio ( $X^2 = 318.52$ ,  $p = 2.2 \times 10^{-16}$ , g.l = 4), julio y septiembre ( $X^2 = 173.11$ ,  $p = 2.2 \times 10^{-16}$ , g.l = 4) y septiembre y noviembre de 2018 ( $X^2 = 138.87$ ,  $p = 2.2 \times 10^{-16}$ , g.l = 4). Por otra parte, no se encontraron diferencias significativas entre la estructura poblacional encontrada al inicio del estudio y la encontrada en el último mes del estudio ( $X^2 = 5.573$ ,  $p = 0.233$ , g.l = 4). Los cambios significativos en la estructura poblacional sólo se dieron entre los meses en los que se encontraron reclutas (Fig. 4).

Tabla.2. Frecuencia de los individuos de *Leonotis nepetifolia* muestreados en el JBRC, Querétaro, México, en las diferentes categorías de tamaño definidas para su estudio. Muestreos bimestrales de noviembre-2017 a noviembre-2018. Las categorías de tamaño se describen en la Tabla 1”.

Categoría/Mes	Noviembre 2017	Enero 2018	Marzo 2018	Mayo 2018	Julio 2018	Septiembre 2018	Noviembre 2018
1	160	126	79	25	754	554	221
2	155	138	92	44	36	219	168
3	67	56	42	25	26	51	94
4	46	43	27	16	23	24	52
5	62	54	33	14	13	24	58
Total	490	417	273	124	852	872	593

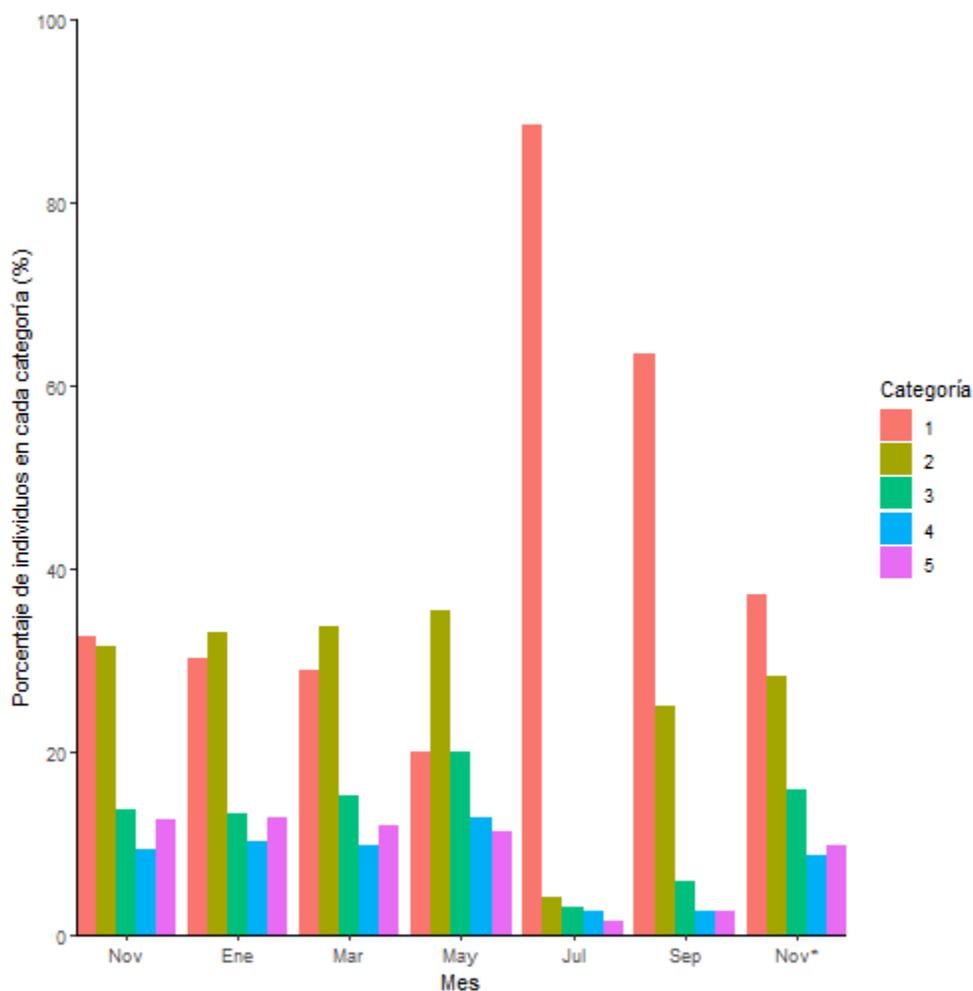


Figura 4. Estructura poblacional de *Leonotis nepetifolia* en el JBRC, Querétaro, México (% de individuos en las diferentes categorías de tamaño). Muestreos bimestrales de noviembre-2017 (Nov) a noviembre-2018 (Nov\*). Las categorías de tamaño se describen en la Tabla 1”.

La curva de supervivencia parece tener una forma de S invertida, lo cual indica que en los primeros 6 meses los individuos presentan una supervivencia relativamente alta, que luego decrece con el tiempo, hasta el mes de julio, después de lo cual vuelve a aumentar (Fig. 5).

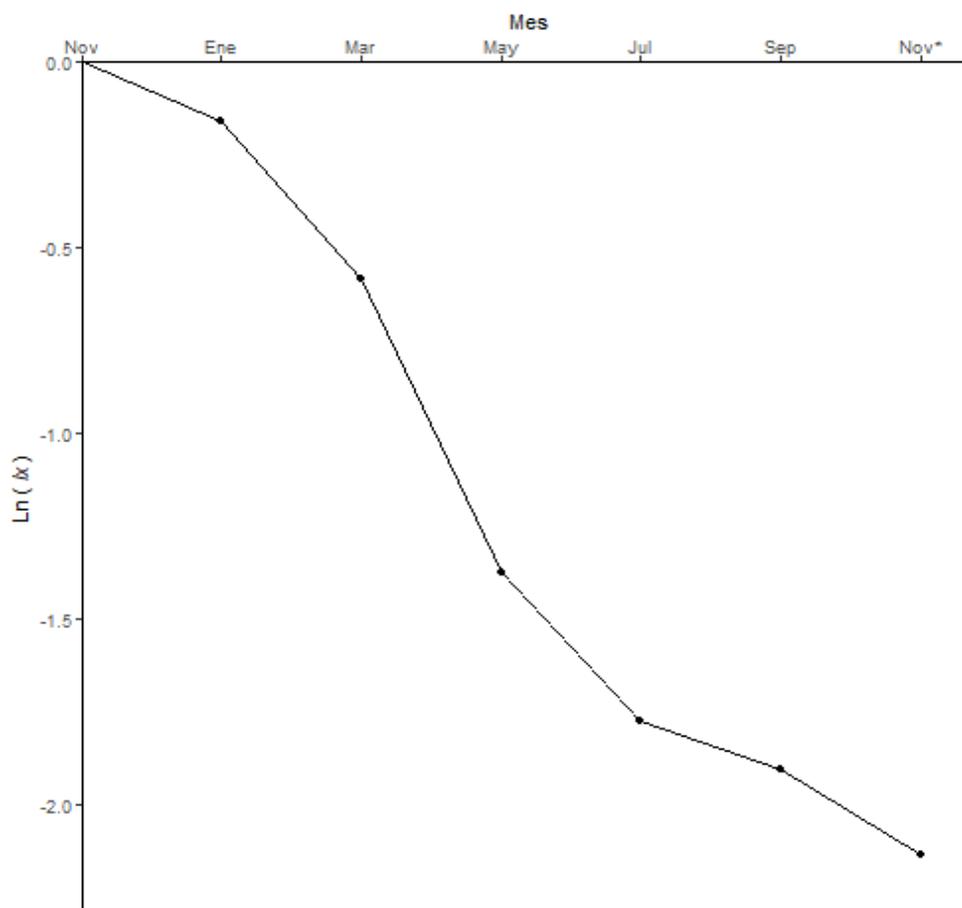


Figura 5- Curva de supervivencia de *Leonotis nepetifolia* en el JBRC, Querétaro, México. Muestreos bimestrales de noviembre-2017 (Nov) a noviembre-2018 (Nov\*).  $N = 490$ .

De los individuos marcados en noviembre de 2017, sólo el 11.8% sobrevivieron hasta noviembre de 2018 y 88.2% se comportó como anual, muriendo antes de noviembre de 2018. La prueba de  $X^2$  indicó que existen diferencias significativas entre la proporción de individuos anuales y perennes encontrados en este estudio y la proporción encontrada en la población de la CDMX ( $X^2 = 16.923$ , g.l. = 1,  $p = 3.892 \times 10^{-5}$ ) y se observa que existe una mayor proporción de individuos anuales en el JBRC comparado con los encontrados en el estudio realizado en la CDMX (78.1%) (López-Grether, 2017) (Fig. 6).

### Matrices bimestrales de Lefkovitch

A continuación, se presentan las matrices de Lefkovitch generadas utilizando la información de las transiciones bimestrales (**B**<sup>1</sup>: noviembre2017-enero2018; **B**<sup>2</sup>: enero-marzo; **B**<sup>3</sup>: marzo-mayo; **B**<sup>4</sup>: mayo-julio; **B**<sup>5</sup>: julio-septiembre; **B**<sup>6</sup>: septiembre-noviembre de 2018). En todos los bimestres el proceso que presentó los mayores valores de probabilidad fue la permanencia en la misma categoría de tamaño (diagonal de la matriz), hubo variaciones dependiendo de la transición bimestral evaluada. Por ejemplo, los valores de permanencia en la categoría de tamaño de la matriz **B**<sup>1</sup> fueron cercanos a 0.7, lo que indica que, de noviembre de 2017 a enero de 2018, 70% de los individuos de cada una de las categorías permanecieron en su categoría de tamaño, mientras que la probabilidad de permanencia en la misma categoría de tamaño de la matriz **B**<sup>4</sup> tuvo valores entre 0.3 y 0.5. Las matrices bimestrales presentaron diferencias en el número de transiciones presentes, por ejemplo, la matriz **B**<sup>3</sup> presentó una dinámica poco variable, con los valores más altos en la permanencia y sin saltos de una categoría a categorías no inmediatas; mientras que la matriz **B**<sup>6</sup> presentó una dinámica sumamente variable, con valores en casi todas las entradas correspondientes al crecimiento y la retrogresión. Solamente las matrices **B**<sup>4</sup> y **B**<sup>5</sup> contaron con valores en las entradas correspondientes a reclutamiento ( $b_{i1}$ , con  $i$  diferente de 1). El valor estimado para la tasa finita de crecimiento de los periodos bimestrales de **B**<sup>1</sup>, **B**<sup>2</sup>, **B**<sup>3</sup> y **B**<sup>6</sup> indicó una dinámica estable (i.e., valores iguales a 1), mientras que para los periodos de **B**<sup>4</sup> y **B**<sup>5</sup>, se obtuvieron tasas finitas de crecimiento de 0.998 y 1.21 respectivamente, lo que indica una disminución del 14.7% y un crecimiento poblacional del 10.3% respectivamente para esos bimestres, bajo las condiciones presentes en esos periodos (Tabla 3).

Tabla 3. Matrices de proyección bimestrales para la población de *Leonotis nepetifolia* en el JBRC, Querétaro, México. Muestréos bimestrales de noviembre-2017 a noviembre-2018. Matrices **B<sup>1</sup>**: noviembre2017-enero2018; **B<sup>2</sup>**: enero-marzo; **B<sup>3</sup>**: marzo-mayo; **B<sup>4</sup>**: mayo-julio; **B<sup>5</sup>**: julio-septiembre; **B<sup>6</sup>**: septiembre-noviembre de 2018. Las categorías se definen en la Tabla 1. En rojo obscuro se marca la fecundidad, en verde el establecimiento y en negritas se marcan los valores más altos por columna en cada una de las categorías de tamaño. Las entradas que se muestran vacías tienen un valor de 0.  $q$  = la tasa de mortalidad en cada categoría (proporción de individuos que murieron de  $t$  a  $t+1$ ).

Matriz **B<sup>1</sup>**: noviembre 2017- enero 2018

$\lambda$ : 1

Categoría	S	I	2	3	4	5
S	1.000		<b>2.289</b>	<b>10.593</b>	<b>46.285</b>	<b>492.211</b>
I		<b>0.700</b>	0.084	0.015		
2		0.063	<b>0.729</b>	0.194	0.022	0.016
3			0.052	<b>0.672</b>	0.043	0.016
4				0.060	<b>0.739</b>	0.081
5		0.006			0.109	<b>0.774</b>
q	0	0.231	0.135	0.060	0.087	0.113

Matriz **B<sup>2</sup>**: enero-marzo 2018

$\lambda$ : 1

Categoría	S	I	2	3	4	5
S	1.000		<b>10.286</b>	<b>95.049</b>	<b>115.533</b>	<b>223.424</b>
I		<b>0.571</b>	0.043	0.018		
2		0.056	<b>0.558</b>	0.107	0.047	0.000
3		0.024	0.065	<b>0.482</b>	0.047	0.019
4				0.071	<b>0.465</b>	0.056
5			0.007		0.163	<b>0.463</b>
q	0	0.349	0.326	0.321	0.279	0.463

Matriz **B<sup>3</sup>**: marzo-mayo 2018

$\lambda$ : 1

Categoría	S	I	2	3	4	5
S	1.000		<b>15.428</b>	<b>109.835</b>	<b>197.139</b>	<b>569.911</b>
I		<b>0.291</b>	0.022			
2		0.038	<b>0.435</b>	0.024		
3			0.011	<b>0.571</b>		
4				0.024	<b>0.481</b>	0.061
5						<b>0.424</b>
q	0	0.671	0.533	0.381	0.519	0.515

Tabla 3. Continuación  
 Matriz  $B^4$ : mayo-julio 2018  
 $\lambda$ : 0.998 Establecimiento: 0.00975

Categoría	S	1	2	3	4	5
S	0.1			<b>85.164</b>	<b>44.356</b>	<b>228.118</b>
1	<b>0.009</b>	<b>0.320</b>				
2	<b>0.000241</b>	0.080	<b>0.318</b>		0.063	
3		0.040	0.295	<b>0.400</b>	0.063	0.071
4	<b>0.000038</b>	0.080	0.091	0.280	<b>0.438</b>	
5	<b>0.000013</b>			0.040	0.250	<b>0.500</b>
q	0.890	0.480	0.295	0.280	0.188	0.429

Matriz  $B^5$ : julio-septiembre 2018  
 $\lambda$ : 1.21 Establecimiento: 0.01487

Categoría	S	1	2	3	4	5
S	0.1			<b>40.944</b>	<b>92.570</b>	<b>136.481</b>
1	<b>0.014</b>	<b>0.489</b>				
2	<b>0.001</b>	0.251	<b>0.444</b>	0.038		
3		0.038	0.306	0.308	0.043	0.154
4			0.083	<b>0.500</b>	0.217	0.231
5				0.077	<b>0.652</b>	<b>0.538</b>
q	0.885	0.221	0.167	0.077	0.087	0.077

Matriz  $B^6$ : septiembre-noviembre 2018  
 $\lambda$ : 1

Categoría	S	1	2	3	4	5
S	1.000			<b>20.874</b>	<b>118.283</b>	<b>842.769</b>
1		<b>0.282</b>	<b>0.256</b>	0.176		
2		0.195	0.237	0.118	0.042	0.042
3		0.110	0.078	<b>0.255</b>	0.042	0.083
4		0.038	0.073	0.059	<b>0.458</b>	0.042
5		0.005	0.078	0.294	0.333	<b>0.625</b>
q	0	0.370	0.279	0.098	0.125	0.208

Diagrama del ciclo de vida

*Leonotis nepetifolia* presenta un ciclo de vida complejo debido a que se observó la presencia de transiciones a categorías de tamaño no inmediatas y permanencia de los individuos en la misma categoría de tamaño. En el ciclo de vida se observa que los saltos a categorías no inmediatas cuentan con los valores más bajos, comparados con la permanencia, y son similares a los del reclutamiento (Fig. 6).

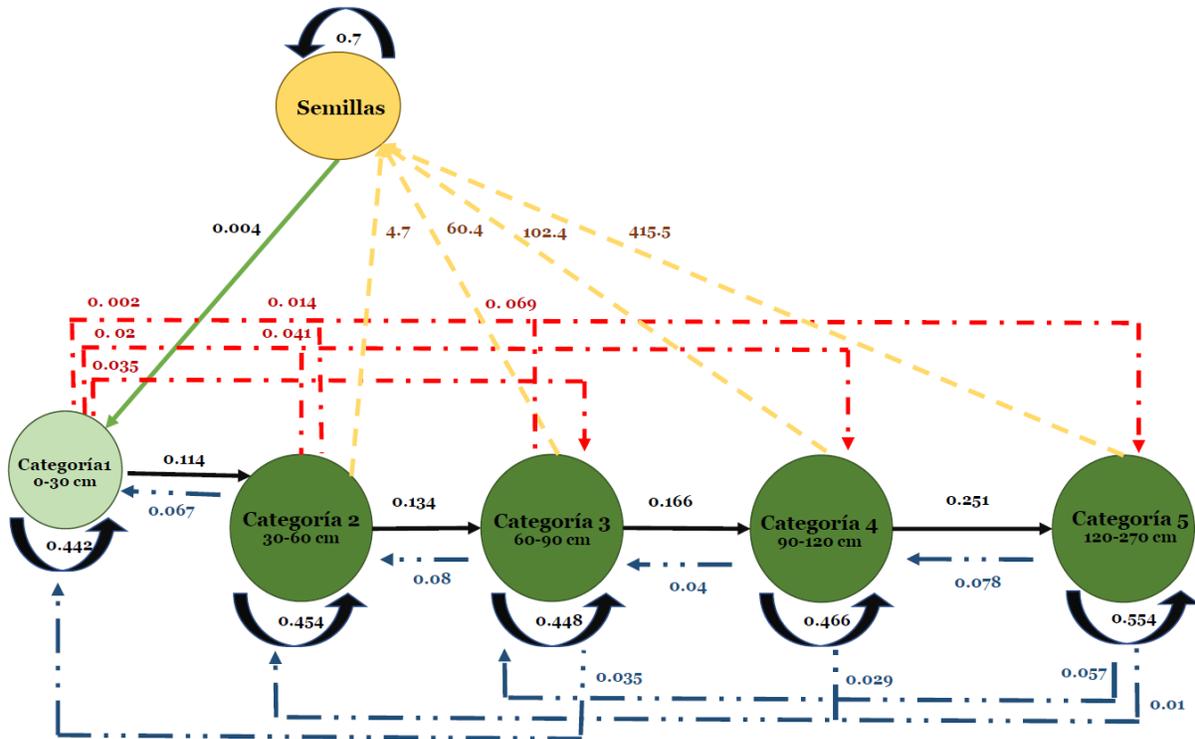


Figura 6. Diagrama del ciclo de vida de *Leonotis nepetifolia* en el JBRC, Querétaro, México. Muestreos bimestrales de noviembre-2017 a noviembre-2018. Este diagrama se construyó a partir de la matriz promedio (noviembre 2017 – noviembre 2018). Las categorías se definen en la Tabla 1. En naranja se marca la fecundidad, en verde el establecimiento, en negro el crecimiento a la categoría siguiente, en rojo claro los pasos de una categoría a otra categoría más grande no inmediata y en azul las retrogresiones.

### Fenología reproductiva

Hubo al menos un individuo reproductivo en todos los muestreos, sin embargo, se observó que el número de inflorescencias no fue constante a lo largo del año. El pico de floración se ubicó en el mes de noviembre, tanto de 2017 como de 2018 (Fig. 7). El número de inflorescencias per cápita en los muestreos cambió en el tiempo y por categoría de tamaño, siendo la categoría 5 la que siempre contó con un mayor número de inflorescencias per cápita (Fig. 8). El índice de Marquis indicó que la población tuvo un bajo nivel de sincronía, con un valor de  $s = 0.0754$ , lo que indica que la duración y presencia de las fenofases no tuvieron la misma duración y no se presentaron al mismo tiempo en los individuos de la población.

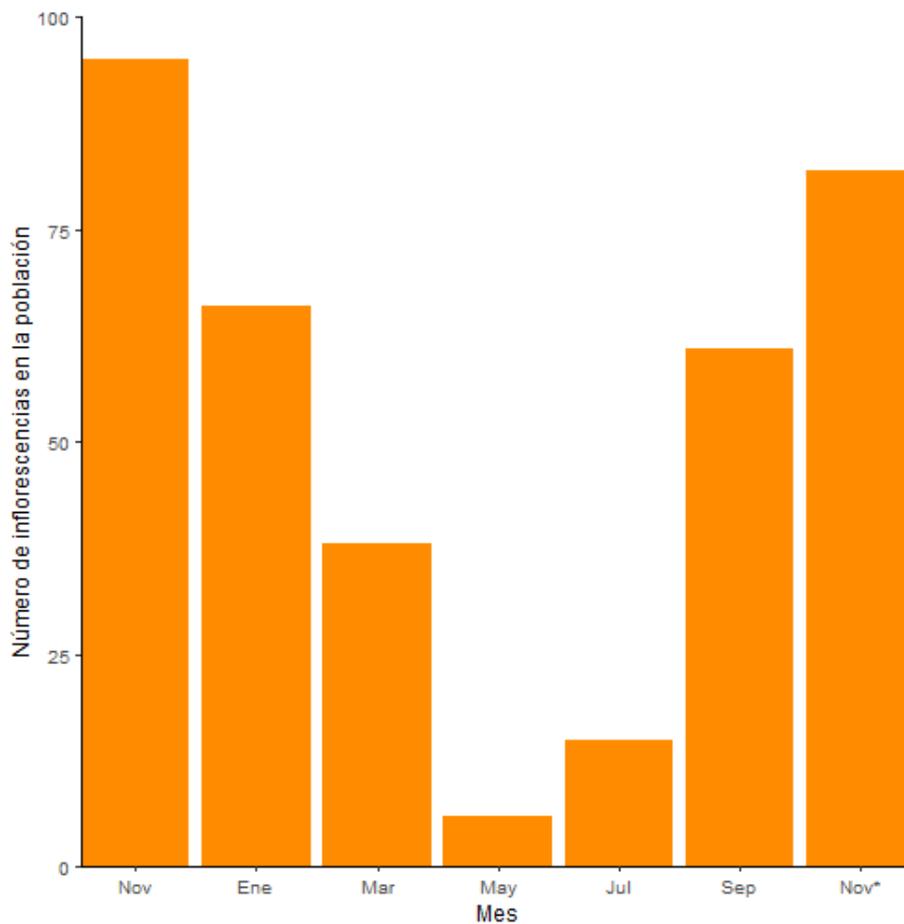


Figura 7. Fenología reproductiva de *Leonotis nepetifolia* en el JBRC, Querétaro, México. Muestreos bimestrales de noviembre-2017 (Nov) a noviembre-2018 (Nov\*).

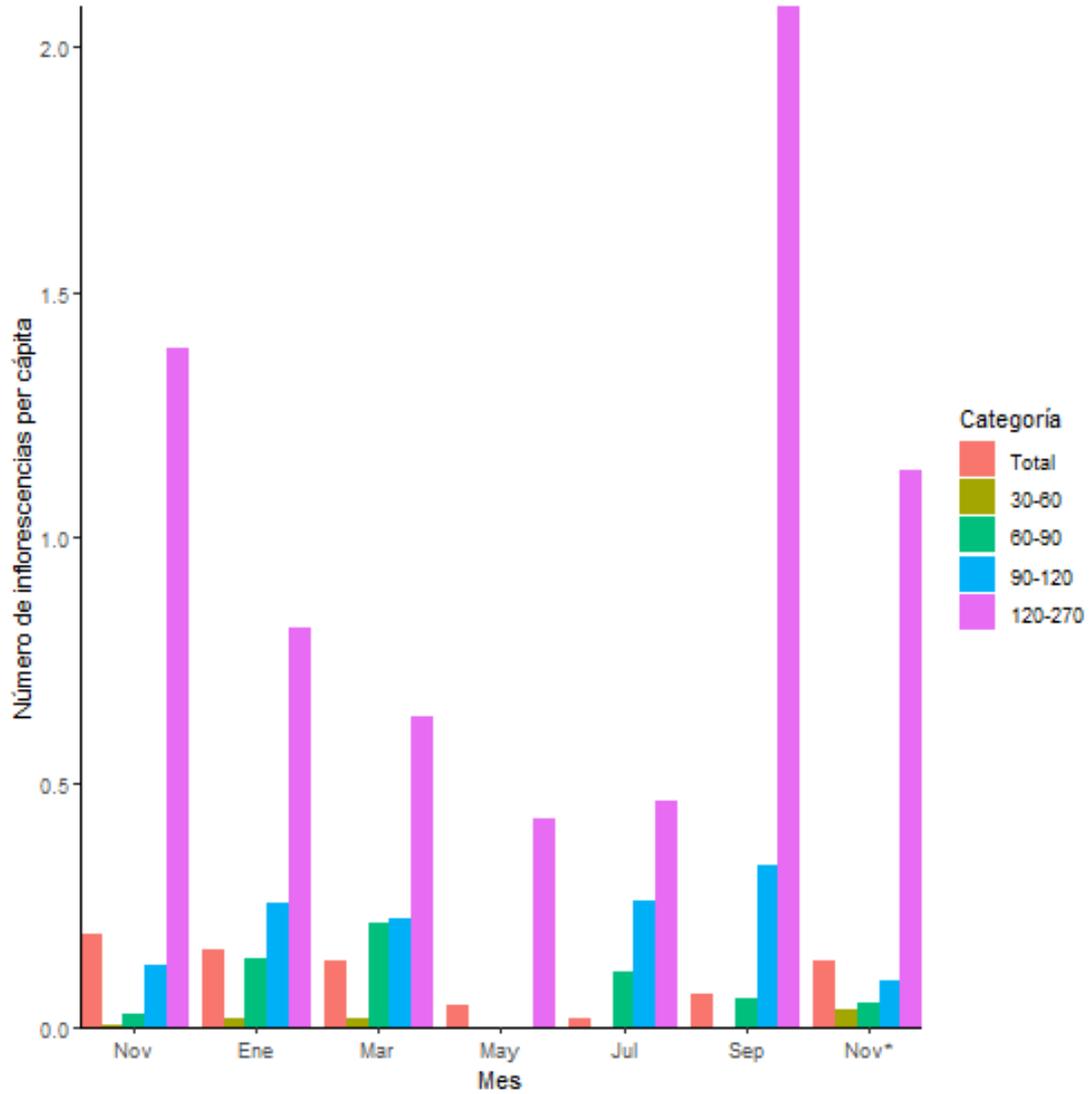


Figura 8. Número promedio de inflorescencias per capita de todos los individuos, por categoría de tamaño a través del tiempo en la población de *Leonotis nepetifolia* en el JBRC, Querétaro, México. Las categorías se describen en la Tabla 1. Nov) noviembre-2017, Nov\*) noviembre-2018.

## Modelo matricial periódico, crecimiento poblacional y análisis de sensibilidad y elasticidad

### Matrices periódicas y crecimiento poblacional

La tasa finita de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ) obtenida para el periodo de noviembre de 2017 a noviembre de 2018, con la matriz periódica producto  $A^1$  fue de 1.396. Esto nos indica un crecimiento de 39.6% anual si se mantuvieran constantes las condiciones (Tabla 4).

Tabla.4.- Matriz de proyección periódica anual para la población de *Leonotis nepetifolia* en el JBRC, Querétaro, México. Las categorías se definen en la Tabla 1.

Matriz periódica  $A^1$ : noviembre 2017 – noviembre 2018

$\lambda$ : 1.396

Categoría	S	I	2	3	4	5
S	0.0548	17.9174	41.7005	98.3989	140.3924	138.5326
I	0.0024	0.0379	0.1176	0.4485	0.9361	2.3775
2	0.0018	0.0301	0.0921	0.3417	0.7093	1.7950
3	0.0010	0.0197	0.0591	0.1975	0.3924	0.9670
4	0.0005	0.0166	0.0480	0.1223	0.2039	0.4631
5	0.0004	0.0251	0.0655	0.1494	0.2329	0.4298

El análisis de sensibilidad de las matrices periódicas indica que existe una gran presión de selección sobre la categoría de semilla y en el crecimiento (Fig. 9). Al analizar las matrices de sensibilidad, se observa que, en todos los bimestres excepto en mayo-julio, el valor más alto de cada columna fue el del último renglón, indicando que en estos meses hay una gran presión de selección para crecer a una talla mayor a 120 cm, probablemente porque la última categoría de tamaño es la que cuenta sustancialmente con un mayor de fecundidad en todos los bimestres. Por otra parte, los valores más bajos de todas las matrices de sensibilidad fueron los del primer renglón, sin contar el valor de  $s_{11}$ , lo cual indica que hay una baja presión de selección sobre la fecundidad de los individuos y que los cambios que pudiera haber en la fecundidad afectan poco a la tasa finita de crecimiento (Tabla 5).

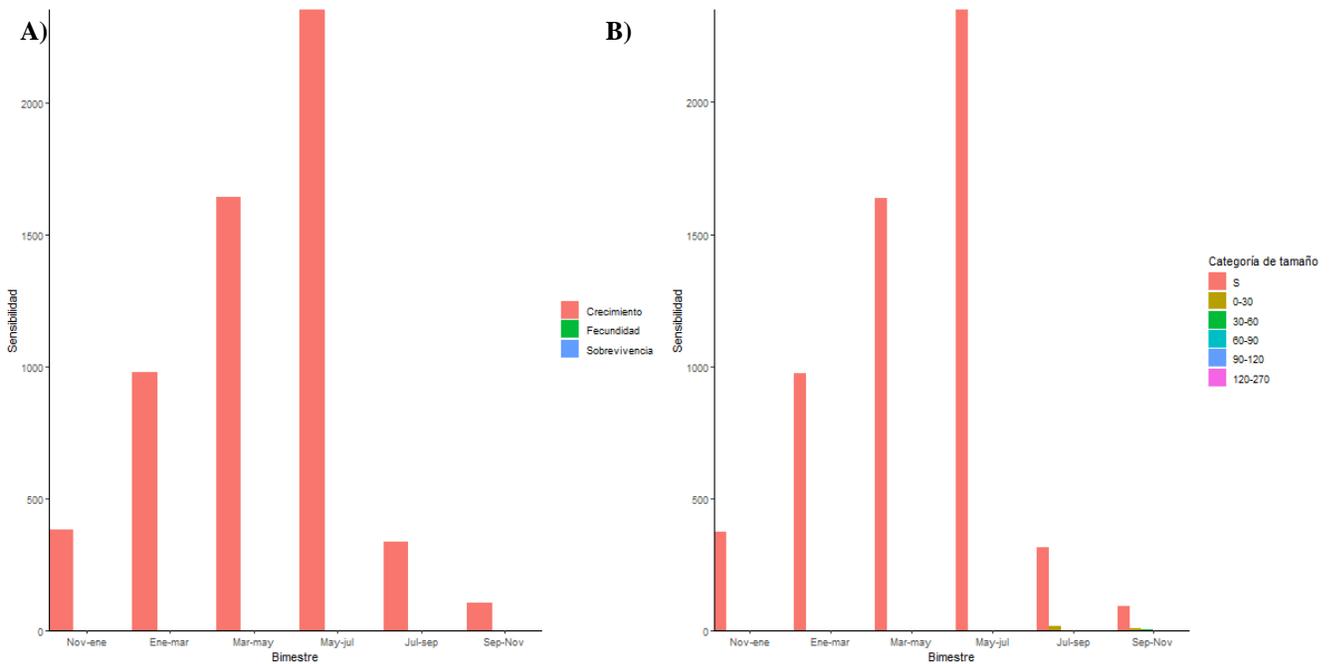


Figura 9. Suma de la sensibilidad a lo largo de distintos bimestres para la población de *Leonotis nepetifolia* en el JBRC, Querétaro, México. A) Sensibilidad de  $\lambda$  a cambios en los diferentes procesos demográficos. B) Sensibilidad de  $\lambda$  por categoría, las categorías se definen en la Tabla 1.

Tabla 5. Matrices de sensibilidad periódica de la población de *Leonotis nepetifolia* en el JBRC, Querétaro, México para los periodos bimestrales: S1: noviembre2017-enero2018; S2: enero-marzo; S3: marzo-mayo; S4: mayo-julio; S5: julio-septiembre; S6: septiembre-noviembre de 2018.Las categorías se definen en la Tabla1. En negritas se marcan los valores más altos para cada columna.

Matriz de sensibilidad  $S^1$ : noviembre 2017- enero 2018

Categoría	S	1	2	3	4	5
S	0.207	0.002	0.001	0.0007	0.0004	0.0004
1	10.226	0.087	0.066	0.037	0.020	0.021
2	28.318	0.242	0.184	0.102	0.055	0.059
3	79.015	0.675	0.513	0.285	0.154	0.165
4	114.317	0.977	0.742	0.412	0.223	0.239
5	<b>144.062</b>	<b>1.231</b>	<b>0.935</b>	<b>0.519</b>	<b>0.280</b>	<b>0.302</b>

Matriz de sensibilidad  $S^2$ : enero-marzo

Categoría	S	1	2	3	4	5
S	0.451	0.001	0.001	0.0006	0.0004	0.0004
1	23.189	0.070	0.064	0.031	0.019	0.020
2	69.660	0.211	0.194	0.092	0.058	0.060
3	214.410	0.649	0.596	0.283	0.180	0.186
4	246.579	0.747	0.685	0.326	0.207	0.214
5	<b>420.504</b>	<b>1.273</b>	<b>1.169</b>	<b>0.556</b>	<b>0.353</b>	<b>0.365</b>

Tabla 5. Continuación

Matriz de sensibilidad  $S^3$ : marzo-mayo

Categoría	<i>S</i>	<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>
<i>S</i>	0.652	0.0008	0.0009	0.0004	0.0002	0.0003
<i>1</i>	89.760	0.116	0.118	0.059	0.033	0.035
<i>2</i>	194.166	0.252	0.255	0.127	0.072	0.075
<i>3</i>	389.115	0.505	0.512	0.255	0.143	0.150
<i>4</i>	473.197	0.614	0.622	0.310	0.174	0.183
<i>5</i>	<b>489.266</b>	<b>0.635</b>	<b>0.643</b>	<b>0.320</b>	<b>0.180</b>	<b>0.189</b>

Matriz de sensibilidad  $S^4$ : mayo-julio

Categoría	<i>S</i>	<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>
<i>S</i>	1.087	0.0003	0.0005	0.0003	0.0002	0.0001
<i>1</i>	74.651	0.022	0.034	0.021	0.012	0.009
<i>2</i>	189.719	0.056	0.087	0.053	0.030	0.022
<i>3</i>	446.728	0.131	0.205	0.125	0.070	0.053
<i>4</i>	<b>842.325</b>	<b>0.247</b>	<b>0.387</b>	<b>0.236</b>	<b>0.132</b>	<b>0.100</b>
<i>5</i>	795.543	0.233	0.366	0.223	0.124	0.094

Matriz de sensibilidad  $S^5$ : julio-septiembre

Categoría	<i>S</i>	<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>
<i>S</i>	0.102	0.006	0.0003	0.0002	0.0002	0.0001
<i>1</i>	10.243	0.620	0.027	0.018	0.016	0.008
<i>2</i>	19.520	1.181	0.052	0.034	0.031	0.015
<i>3</i>	48.743	2.950	0.130	0.086	0.077	0.038
<i>4</i>	76.434	4.626	0.204	0.135	0.121	0.059
<i>5</i>	<b>160.612</b>	<b>9.721</b>	<b>0.428</b>	<b>0.283</b>	<b>0.255</b>	<b>0.124</b>

Matriz de sensibilidad  $S^6$ : septiembre-noviembre 2018

Categoría	<i>S</i>	<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>
<i>S</i>	0.043	0.004	0.002	0.0004	0.0002	0.0002
<i>1</i>	2.051	0.210	0.084	0.019	0.008	0.008
<i>2</i>	5.437	0.557	0.223	0.050	0.021	0.020
<i>3</i>	14.135	1.449	0.579	0.129	0.054	0.053
<i>4</i>	23.748	2.434	0.973	0.217	0.091	0.089
<i>5</i>	<b>46.868</b>	<b>4.804</b>	<b>1.921</b>	<b>0.427</b>	<b>0.179</b>	<b>0.175</b>

El análisis de elasticidad de las matrices periódicas indica que la categoría a la que la tasa finita de crecimiento fue más sensible en términos relativos varió dependiendo del bimestre, siendo más alta para la categoría de semillas en enero-marzo, marzo-mayo, mayo-julio; para la categoría 1 en los bimestres julio-septiembre y septiembre-noviembre, y para la categoría 5 en noviembre 2017-enero 2018 (Fig. 10). El proceso demográfico con los mayores valores de

elasticidad también varió dependiendo del bimestre, siendo más alto para la supervivencia en noviembre2017-enero, enero-marzo y marzo-mayo, y para el crecimiento, seguido de la supervivencia en mayo-julio, julio-septiembre y septiembre-noviembre2018 (Fig. 10).

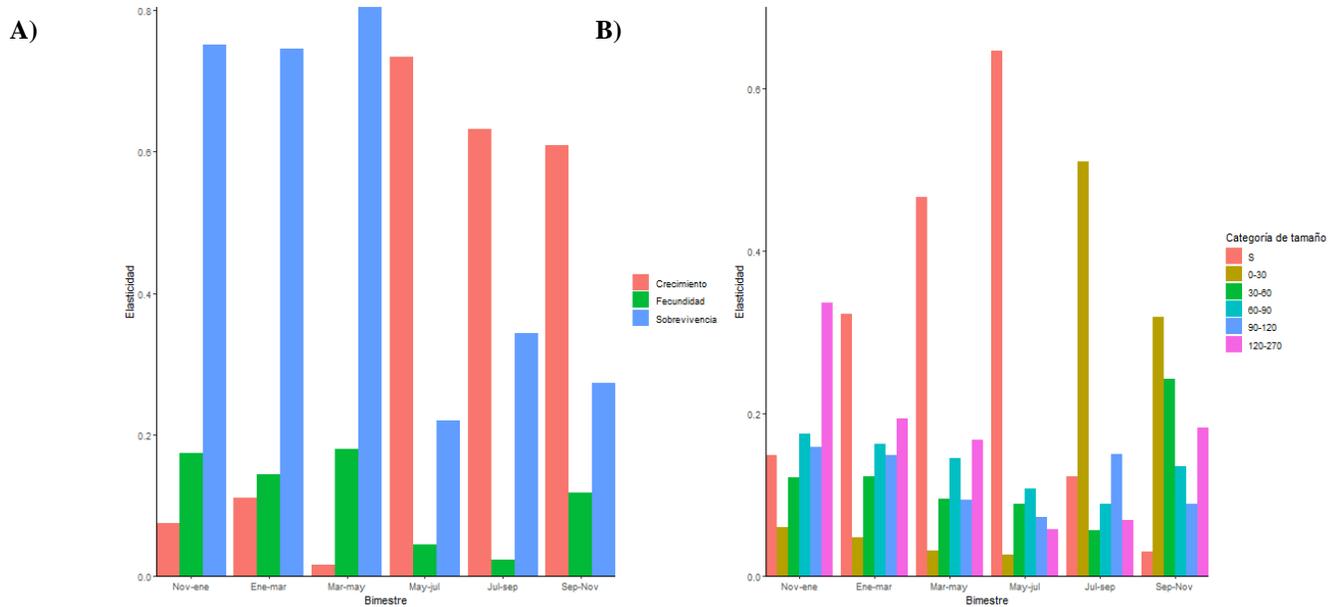


Figura 10. Elasticidad por proceso demográfico para los diferentes bimestres a lo largo del ciclo anual para la población de *Leonotis nepetifolia* en el JBRC, Querétaro, México. Las categorías se definen en la Tabla 1.

Al analizar el efecto relativo que tuvo en la dinámica poblacional de *Leonotis nepetifolia* el comportamiento demográfico asociados a los diferentes bimestres en el ciclo anual representado por la matriz periódica **A**, se observó que, en el primer bimestre, la permanencia y la fecundidad de la categoría 5 y la permanencia en la categoría 3 y en el banco de semillas tuvieron los valores más altos de elasticidad. En el 2º y 3º bimestre (enero-marzo y marzo-mayo) la permanencia en el banco de semillas tuvo los valores más altos; en el 4º bimestre (mayo-junio) el reclutamiento de individuos de la categoría 1 tuvo el valor más alto; en el 5º bimestre, la permanencia en la categoría 1, el crecimiento de la categoría 1 a la 2 y el crecimiento de la categoría 4 a la 5 tuvieron los valores más altos; y en el último bimestre, el crecimiento de la categoría 1 a la 3 tuvo los valores más altos de la elasticidad periódica (Tabla 6).

Tabla 6. Matrices de elasticidad periódica de la población de *Leonotis nepetifolia* en el JBRC, Querétaro, México, para los periodos bimestrales: S1: noviembre2017-enero2018; S2: enero-marzo; S3: marzo-mayo; S4: mayo-julio; S5: julio-septiembre; S6: septiembre-noviembre de 2018. En negritas se marcan los valores que fueron más altos que 0.1

Matriz de elasticidad E<sup>1</sup>: noviembre 2017- enero 2018

Categoría	S	1	2	3	4	5
S	<b>0.149</b>		0.002	0.006	0.013	<b>0.153</b>
1		0.044	0.004	0.0004		
2		0.011	0.096	0.014	0.001	0.001
3			0.019	<b>0.137</b>	0.005	0.002
4				0.018	<b>0.118</b>	0.014
5		0.006			0.022	<b>0.167</b>

Matriz de elasticidad E<sup>2</sup>: enero-marzo

Categoría	S	1	2	3	4	5
S	<b>0.323</b>		0.009	0.041	0.031	0.063
1		0.029	0.002	0.0004		
2		0.008	0.077	0.007	0.002	0.000
3		0.011	0.028	0.098	0.006	0.002
4				0.017	0.069	0.009
5			0.006		0.041	<b>0.121</b>

Matriz de elasticidad E<sup>3</sup>: marzo-mayo

Categoría	S	1	2	3	4	5
S	<b>0.467</b>		0.009	0.034	0.034	<b>0.103</b>
1		0.024	0.002			
2		0.007	0.079	0.002		
3			0.004	<b>0.104</b>		
4				0.005	0.060	0.008
5						0.057

Matriz de sensibilidad S<sup>4</sup>: mayo-julio

Categoría	S	1	2	3	4	5
S	0.078			0.019	0.005	0.021
1	<b>0.506</b>	0.005				
2	0.033	0.003	0.020		0.001	
3		0.004	0.043	0.036	0.003	0.003
4	0.023	0.014	0.025	0.047	0.041	
5	0.007			0.006	0.022	0.034

Tabla 6. Continuación

Matriz de elasticidad E<sup>5</sup>: julio-septiembre

<i>Categoría</i>	<i>S</i>	<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>
<i>S</i>	0.007			0.005	0.011	0.008
<i>1</i>	0.102	<b>0.217</b>				
<i>2</i>	0.014	<b>0.212</b>	0.017	0.001		
<i>3</i>		0.081	0.028	0.019	0.002	0.004
<i>4</i>			0.012	0.048	0.019	0.010
<i>5</i>				0.016	<b>0.119</b>	0.048

Matriz de elasticidad E<sup>6</sup>: septiembre-noviembre 2018

<i>Categoría</i>	<i>S</i>	<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>
<i>S</i>	0.031			0.006	0.014	0.098
<i>1</i>		0.042	0.015	0.002		
<i>2</i>		0.078	0.038	0.004	0.001	0.001
<i>3</i>		<b>0.114</b>	0.032	0.024	0.002	0.003
<i>4</i>		0.066	0.051	0.009	0.030	0.003
<i>5</i>		0.019	<b>0.107</b>	0.090	0.043	0.078

En el triángulo demográfico elaborado se ubican los diferentes bimestres. Esto indica que la población se comportó de forma diferente durante los distintos bimestres del año de estudio. Además, parece haber dos grupos diferentes, uno conformado por los bimestres 1, 2 y 3 (noviembre2017-enero, enero-marzo y marzo-mayo), caracterizado por presentar valores altos en la elasticidad de la supervivencia y valores bajos en la fecundidad y el crecimiento; y otro conformado por los bimestres 4, 5 y 6 (mayo-julio, julio-septiembre y septiembre-noviembre2018), caracterizado por presentar valores altos en la elasticidad del crecimiento y valores medios en la supervivencia y valores bajos en la fecundidad (Fig. 11).

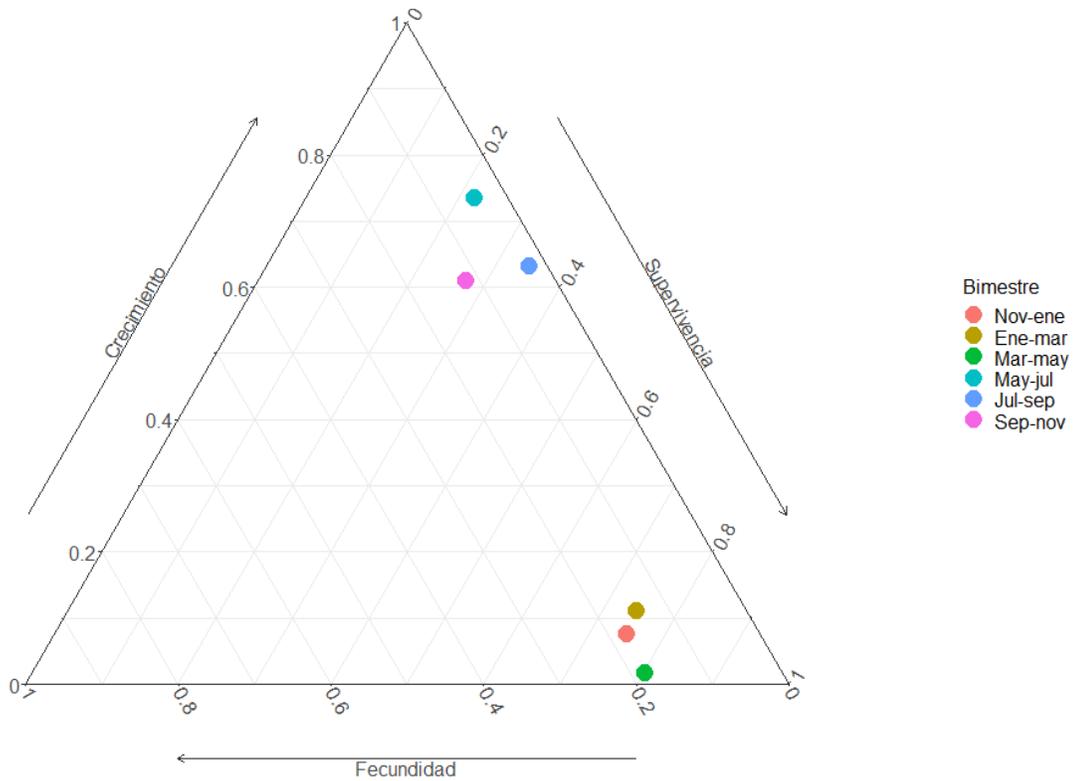


Figura 11. Ubicación de las matrices de elasticidad periódica correspondientes a cada bimestre en el triángulo demográfico para la población de *Leonotis nepetifolia* en el JBRC, Querétaro, México.

## Simulaciones

### Cambio en los procesos demográficos: porcentaje de germinación y permanencia en el banco de semillas

La tasa finita de crecimiento poblacional periódica cambió dependiendo de los valores que se asignaron en los parámetros de germinación ( $g$ ) y mortalidad bimestral de las semillas ( $d$ ), sin embargo, el efecto de cada parámetro fue diferente. El valor de  $\lambda$  aumentó conforme la tasa de germinación era disminuida o conforme  $d$  era menor (Tabla 7).

Tabla 7. Valores de  $\lambda$  de las matrices periódicas generados tomando en cuenta distintos valores de germinación ( $g$ ) en las columnas y de mortalidad bimestral de las semillas ( $d$ ) en los renglones, con los datos de la población de *Leonotis nepetifolia* en el JBRC, Querétaro, México.

$d/g$	0.9	0.8	0.7	0.6	0.5	0.4
0	1.396	1.543	1.735	1.989	2.337	2.833
0.1	1.384	1.522	1.699	1.931	2.249	2.709
0.2	1.370	1.503	1.671	1.891	2.193	2.635
0.3	1.352	1.482	1.645	1.859	2.153	2.587
0.4	1.330	1.457	1.618	1.828	2.118	2.547
0.5	1.305	1.429	1.587	1.795	2.082	2.508
0.7	1.250	1.369	1.521	1.722	2.001	2.417
0.8	1.225	1.342	1.491	1.689	1.964	2.373
0.9	1.208	1.323	1.470	1.665	1.936	2.341

Efecto de cambios en valores específicos de las entradas de la matriz: escenario de control

Los valores más altos de elasticidad correspondieron en general a entradas ubicadas en las diagonales de las matrices, los cuales denotan la permanencia en una misma categoría de tamaño, y tres de estos valores corresponden específicamente a la permanencia en el banco de semillas (Tabla 8). Las entradas elegidas para realizar las simulaciones se muestran en negritas en la Tabla 8.

Tabla 8. Bimestre y entrada  $e_{ij}$  de las matrices de elasticidad periódica con los valores más altos para la población estudiada de *Leonotis nepetifolia* en el JBRC, Querétaro, México. En negro se muestra el bimestre y las entradas que se modificaron en los análisis de simulación, mientras que en verde se marcan los que no se modificaron.

Entrada	Valor	Proceso
<b><math>B^4_{2,1}</math></b>	<b>0.506</b>	<b>Crecimiento (Establecimiento)</b>
$B^3_{1,1}$	0.467	Permanencia
$B^2_{1,1}$	0.323	Permanencia
$B^5_{2,2}$	0.217	Permanencia
$B^5_{3,2}$	0.212	Crecimiento
$B^1_{6,6}$	0.167	Permanencia
$B^1_{1,6}$	0.153	Fecundidad
$B^1_{1,1}$	0.149	Permanencia
$B^1_{4,4}$	0.137	Permanencia

En todos los casos la tasa finita de crecimiento poblacional periódica ( $\lambda$ ) disminuyó cuando se llevaron a cabo disminuciones en los valores de las diferentes entradas de la matriz. Entre más alto era el valor de elasticidad de la entrada, el decremento en  $\lambda$  fue mayor. Sin embargo, en ningún caso de los planteados, es decir, modificando solamente una de las entradas de una de las matrices, se logró disminuir la tasa de crecimiento poblacional por debajo de  $\lambda = 1.1$ . El efecto más notable se da cuando la disminución se lleva a cabo en la matriz bimestral de julio a septiembre en la entrada 2,2 que corresponde al proceso de permanencia en la categoría 1. Por otra parte, el efecto menos notable se da cuando la disminución se lleva a cabo en la matriz bimestral de noviembre de 2017 a enero de 2018 en la entrada 4,4 que corresponde al proceso de permanencia en la categoría 4.

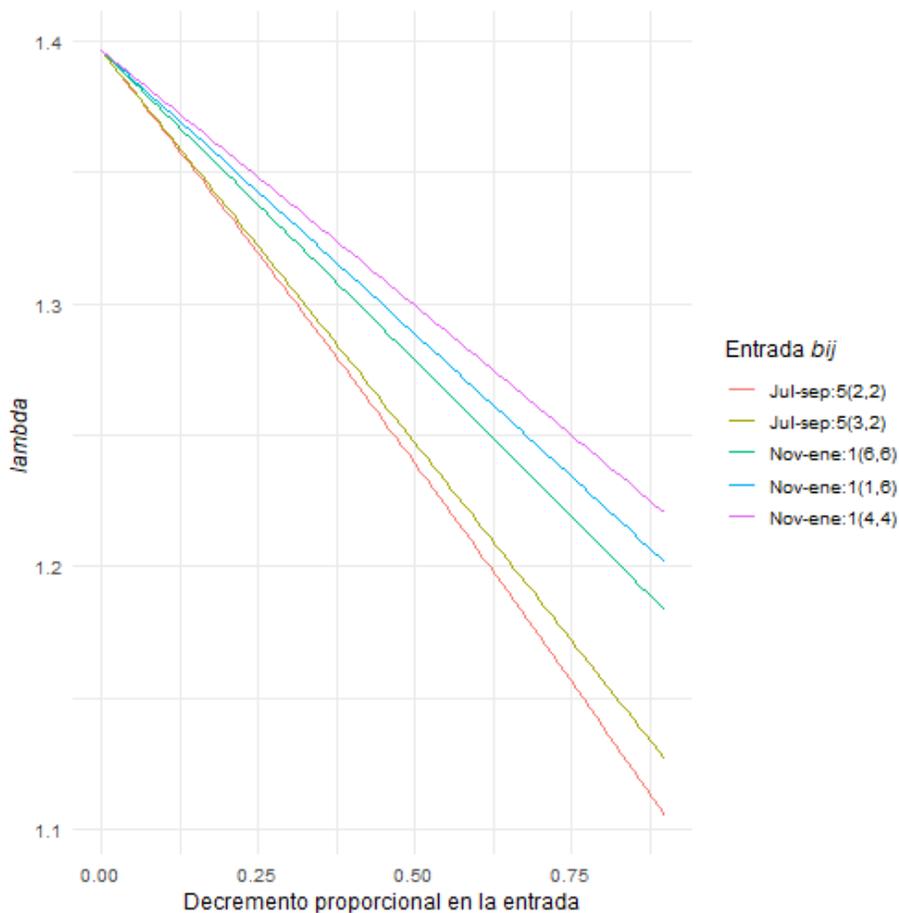


Figura 12.  $\lambda$  periódica estimada después de llevar a cabo un decremento proporcional en las entradas de las matrices  $\mathbf{B}^m$ , para la población estudiada de *Leontotis nepetifolia* en el JBRC, Querétaro, México. Para referirse a las entradas de las matrices se refiere el bimestre, seguido del número del periodo y la entrada de ese periodo (renglón, columna).

# Discusión

## Dinámica poblacional

La estructura poblacional de *Leonotis nepetifolia* encontrada en los meses de estudio estuvo conformada en su mayoría por individuos en las primeras dos categorías de tamaño (1: individuos menores de 30 cm; 2: individuos de entre 30 cm y menores de 60 cm). Esta forma en la estructura poblacional (forma de “J” invertida) usualmente se asocia con poblaciones que se encuentran en regeneración después de una disminución en su tamaño poblacional o con crecimiento poblacional (Baker *et al.*, 2005; Bunyavejchewin *et al.*, 2003; Felfili y Júnior, 1988; Hart *et al.*, 1989; Knight, 1975; Lorimer, 1980; Read *et al.*, 1995; Silva Júnior y Silva, 1988; Virillo *et al.*, 2011). Sin embargo, aunque existe evidencia de que algunas características demográficas como la tolerancia a la sombra, la fecundidad, la mortalidad de las semillas y plántulas, el reclutamiento, las tasas de crecimiento y mortalidad de árboles jóvenes (en el caso de especies de árboles), están relacionadas con la estructura poblacional de tamaños, aún no se tiene evidencia de que conociendo la estructura poblacional de una población se pueda determinar sin lugar a duda, si su población se encuentra creciendo, decreciendo o estable (Wright *et al.*, 2003). Virillo y colaboradores (2011) proponen que es posible que dos especies con estructuras poblacionales de tamaños similares se pueden desenvolver de formas distintas debido a diferencias en sus tasas vitales y no necesariamente se puede asegurar que ambas poblaciones se comportarán de la misma forma respecto a su crecimiento poblacional (Virillo *et al.*, 2011). De igual forma, en un estudio realizado con las especies arbóreas *Dalbergia miscolobium* (Fabaceae), *Miconia albicans* (Melastomataceae), *Xylopia aromatica* (Annonaceae), *Roupala montana* (Proteaceae), y *Vochysia tucanorum* (Vochysiaceae) en un Cerrado (sabana brasileña), se encontró que los histogramas de densidades de la distribución de tamaños no fueron buenos indicadores para estimar tendencias numéricas en las poblaciones, es decir, no eran buenos predictores de la tasa finita de crecimiento poblacional (Virillo *et al.*, 2011). Esto puede deberse a varias razones, entre las que se sugiere que pueden existir diferencias en las tasas de crecimiento individuales dependiendo de la talla, lo que puede generar que, si hay una tasa de crecimiento individual alta en las tallas pequeñas en una población y baja en tallas mayores, entonces la proporción encontrada de individuos de tamaños pequeños será baja a pesar

de que existan eventos de reclutamiento y la población no necesariamente se encuentre en decremento (Condit *et al.*, 1998; Johnson *et al.*, 1994; Wright *et al.*, 2003).

El que se haya encontrado una diferencia significativa entre los bimestres en los que no hubo reclutas con los meses en los que sí los hubo, pero no entre el primer y el último bimestre del estudio, sugiere que la estructura de la población se mantiene entre los bimestres y aunque cambia debido a la entrada de individuos juveniles, la estructura de tamaños poblacional recupera su forma unos meses después del establecimiento. Por lo anterior, se sugiere que la estructura poblacional encontrada en los diferentes bimestres de este estudio se deriva de las tasas vitales de los individuos de la población y no necesariamente es un indicativo del comportamiento numérico de la población. Además, el que exista una mayor proporción de individuos de tallas pequeñas a lo largo de todo el año sugiere que puede existir un efecto de la competencia tanto inter como intraespecífica, particularmente por la luz, debido a que los individuos de *Leonotis nepetifolia* suelen encontrarse distribuidos en manchones muy densos (Cronk y Fuller, 1995). Weiner y Thomas (1986) encontraron que la variabilidad entre los individuos de dos poblaciones de plantas anuales (*Trifolium incarnatum* y *Lolium multiflorum*) incrementaba con el incremento en la densidad en la que se encontraban, lo cual apoya el modelo de competencia por interferencia, en el que las plantas más grandes son capaces de adquirir los recursos y suprimir el crecimiento de individuos de tamaños menores más de lo que éstas últimas suprimen el crecimiento de los individuos de tallas mayores. Sin embargo, se requieren estudios enfocados en este aspecto para determinar si existe o no y los efectos que tiene la competencia intraespecífica en las poblaciones de *Leonotis nepetifolia*. Si la competencia intraespecífica existe y tiene un efecto importante, se sugiere que se realicen matrices densodependientes debido a que el modelo utilizado no toma este factor en cuenta.

### **Reclutamiento, ciclo de vida, anualidad y fenología**

Los porcentajes de reclutamiento estimados para los bimestres en los que se encontraron individuos nuevos en la población fueron de 0.975% y 1.487% para los bimestres 4: mayo-julio y 5: julio-septiembre, respectivamente. El establecimiento de nuevos individuos es uno de los procesos más vulnerables del ciclo de vida de las plantas debido a que en él, los individuos se encuentran más expuestos a enfermedades, estrés hídrico, daño mecánico o competencia inter o intraespecífica, lo cual puede ocasionar la muerte de un gran porcentaje de plántulas (Evert y

Eichhorn, 2017; Thompson, 2000). En un estudio con dos especies de plantas anuales, *Sedum smallii* (Crassulaceae) y *Minuartia uniflora* (Caryophyllaceae), en el que se elaboraron tablas de vida, se determinó un porcentaje de establecimiento de plántulas de alrededor de 15.7-17.2%. A su vez, se encontró que la tasa de mortalidad era alta en las primeras etapas del ciclo de vida y que posteriormente ésta bajaba tras el establecimiento de las plántulas, para finalmente subir con la madurez de las plantas. Por otra parte, en ese mismo estudio se observó algo similar para la esperanza de vida de ambas especies, la cual era baja en la etapa de semillas e incrementó después del establecimiento de las plántulas (Sharitz y McCormick, 1973). Otro estudio en el que se evaluó el establecimiento de *Miscanthus x giganteus*, un híbrido de la familia Poaceae que tiene potencial para ser utilizado como biocombustible, comparó el establecimiento de sus semillas con el de otras especies de la familia Poaceae, cinco de las cuales se tienen registradas como invasoras (*Miscanthus sinensis*, *Sorghum halpense*, *Schedonorus arundinaceus*, *Microstegium vimineum*, *Phalaris arundinacea*) y tres que no actúan como tales (*Andropogon gerardii*, *Panicum virgatum*, *Festuca rubra*). Se encontró que el establecimiento de *Miscanthus x giganteus* y el de las especies no invasoras era menor o igual a 1%, mientras que el registrado para las especies invasoras era menor o igual al 10% (Smith y Barney, 2014). El porcentaje de establecimiento encontrado en el presente estudio fue similar al de las especies no invasoras del trabajo antes citado y menor al registrado para las especies invasoras y para otras especies anuales (*Sedum smallii* y *Minuartia uniflora*) (Sharitz y McCormick, 1973).

De la población estudiada, sólo 11.8% de los individuos se comportaron como plantas perennes, y sobrevivieron hasta el último muestreo, que fue en noviembre de 2018. Esto era de esperarse, ya que *Leonotis nepetifolia* está registrada como una planta anual que puede comportarse como una hierba perenne de vida corta (Iwarsson y Harvey, 2003). Sin embargo, el porcentaje de individuos que sobrevivieron más de un año fue significativamente menor al encontrado para la población de la Ciudad de México (21.9%) (López-Grether, 2017). Algunos factores que pueden llevar a que algunos individuos vivan más de un año y otros no, pueden ser de tipo ambiental, como la humedad, la temperatura y la heterogeneidad espacial, o estar asociados a la biología de los individuos, como su genotipo y su plasticidad fenotípica. Dos características que se asocian con la capacidad de invasión de las especies son la capacidad de establecerse en una amplia variedad de hábitats y la alta plasticidad fenotípica (Sakai *et al.*, 2001). En este sentido, el que *L. nepetifolia* pueda comportarse como una especie anual y como

una hierba perenne de vida corta dependiendo del ambiente invadido es una característica que le da versatilidad y puede considerarse como uno de los rasgos que nos alertaría de su potencial como invasora.

A pesar de que la mayor parte de las especies del género de *Leonotis* son reportadas como especies perennes, tentativamente se piensa que el ser anual puede ser una característica ancestral dentro del grupo *Leucas*, al cual pertenece el género de *Leonotis*, debido a que algunas especies dentro de la filogenia, las cuales se encuentran ubicadas en ramas más basales que el género de *Leonotis*, son reportadas como especies anuales (*Acrotome inflata*, *Leucas aspera*, *Leucas cephalotes* y *Leucas zeylanica*). Además, el que *L. nepetifolia* se encuentre ubicado en una de las puntas del clado de *Leonotis* y no en la base, sugiere que dentro del grupo ha habido varios cambios en este rasgo del ciclo de vida, aunque se sugiere que se lleven a cabo estudios evolutivos más detallados para confirmar esta hipótesis (Ruas *et al.*, 2011; Gioria *et al.*, 2016).

La curva de supervivencia encontrada en este estudio no parece ajustarse a las formas clásicas (tipo I, II y III; Begon *et al.*, 2006) pues parece tener una forma diferente en las distintas épocas del año. La curva en los meses de noviembre 2017 a mayo de 2018 parece tener una forma tipo I, con una baja mortalidad en los primeros meses, después de lo cual ésta incrementa; tomando en cuenta la parte de la curva correspondiente a los meses de marzo a septiembre, ésta parece ser de tipo III, con una alta mortalidad inicial que posteriormente baja; y por último, tomando en cuenta los meses de julio a noviembre, parece haber una baja mortalidad que se incrementa poco en el último bimestre. La curva de supervivencia esperada para malezas es una curva de tipo III, en la que las primeras fases del ciclo de vida presentan una alta mortalidad (Begon *et al.*, 2006; Cotgreave y Gotelli, 1996). Sin embargo, la forma de la curva de supervivencia encontrada en este estudio parece estar regulada por la estacionalidad de las lluvias, con una supervivencia menor en la época de secas, la cual aumenta en la época de lluvias.

En este estudio el número de inflorescencias encontradas en los individuos marcados fue muy bajo sólo en el mes de mayo, comparado con lo observado en la población de la Ciudad de México, en donde el número de inflorescencias por individuo disminuyó considerablemente durante varios meses (de marzo a julio). Por otra parte, la época de floración en ambas poblaciones se presentó hacia el final de la época de lluvias e inicios de la época de secas de ambos sitios de estudio (de septiembre a enero en el JBRC y de diciembre a febrero en la

CDMX), disminuyendo con el inicio de la temporada de lluvias (de mayo a julio en el JBRC y de abril a julio en la CDMX) (López-Grether, 2017). La fenología reproductiva de la población estudiada también parece ser similar a la reportada para las poblaciones australianas, sin embargo, como en el caso de la reportada para la Ciudad de México, parece ser más extendida a lo largo del año (Parsons y Cuthbertson, 2001).

El que no todos los individuos se reproduzcan en una misma época del año complica los esfuerzos que se pueden hacer en el control de la fecundidad (y por lo tanto el crecimiento poblacional) de la especie. De acuerdo con los valores de elasticidad de especies invasoras de vida corta, se recomienda que se controle tanto el crecimiento como la fecundidad (Ramula *et al.*, 2008). Sin embargo, al contar con una época de floración que abarca casi todo el año (11 meses), un plan de manejo para controlar a esta especie debería de contemplar el monitoreo constante durante todo el año y no uno enfocado a una sola temporada.

## **Crecimiento poblacional, sensibilidad y elasticidad periódica**

La tasa finita periódica ( $\lambda$ ) de crecimiento poblacional fue de 1.396 anual, lo cual nos indica que la población se encuentra creciendo 39.6% anualmente si las condiciones se mantuvieran constantes y se lograra alcanzar la estructura estable de tamaños. Este es un valor mayor al obtenido para la población ubicada en la Ciudad de México, para la cual se obtuvo una tasa finita de crecimiento de  $\lambda = 1.216$  al tomar en cuenta un reclutamiento del 0.4% de las semillas (es decir, que 4 semillas de cada 1000 germinen y sobrevivan hasta tener una talla similar a las del primer censo o categoría de tamaño) (López-Grether, 2017). El estudio anteriormente mencionado se realizó utilizando una tabla de vida con el seguimiento de una cohorte a lo largo del tiempo, por lo que la demografía se estudió a partir de la edad de las plantas y no de categorías de tamaño, además de que los valores de establecimiento de las plántulas fueron simulados. Por lo anterior, valdría la pena comparar el valor obtenido para ambas poblaciones utilizando modelos similares, por ejemplo, adaptando los datos del estudio realizado en la Ciudad de México a matrices periódicas, utilizando categorías de tamaño y tiempos similares para los muestreos. A pesar de ello, en la población considerada en el presente estudio se obtuvo una tasa

finita de crecimiento similar a la que reportan Ramula y colaboradores (2008) en su recopilación, sobre especies invasoras.

El análisis de sensibilidad de la población de *L. nepetifolia* en los bimestres considerados indica una presión de selección elevada en la categoría de semilla y en el proceso de crecimiento, en especial en la casilla destinada al paso de la semilla a la categoría de tamaño 5. El patrón observado puede explicarse tomando en cuenta que en las matrices bimestrales se observan valores altos en la permanencia de los individuos en su categoría de tamaño y que los individuos de la categoría 5 siempre tuvieron una fecundidad mayor que los de categorías menores, por lo que el que un individuo crezca rápidamente a la última categoría de tamaño le permitiría tener mayores probabilidades de reproducirse y dejar descendencia.

En el análisis de elasticidad se observó que el proceso que más contribuyó a la tasa finita de crecimiento poblacional varió dependiendo del bimestre, encontrándose que en los primeros tres bimestres (noviembre 2017-enero, enero-marzo, marzo-mayo), que corresponden al periodo de secas de la región, contaron con un valor mucho mayor en la elasticidad de la supervivencia, seguido de la fecundidad y, por último, un muy bajo valor en el crecimiento. Por otra parte, en los bimestres 4 al 6 (mayo-julio, julio-septiembre, septiembre-noviembre), los cuales corresponden a la época de lluvias del sitio de estudio, se encontraron valores más altos en el proceso de crecimiento, seguido por el de supervivencia y, por último, la fecundidad. Lo anterior difiere de lo que se ha encontrado, en términos generales, con respecto a las elasticidades en plantas de vida corta, en las que se espera que los procesos demográficos que cuenten con valores más altos en la elasticidad sean el crecimiento y la fecundidad (Silvertown *et al.*, 1993a,1996; Franco y Silvertown, 2004; Ramula *et al.*, 2008). Sin embargo, como en este estudio se aplicó un análisis de matrices periódicas, se esperaba que se observara una diferencia en la elasticidad de los procesos demográficos dependiendo del periodo y de lo que estuvieran haciendo los individuos de la población (creciendo, reproduciéndose o sobreviviendo en la época desfavorable). El haber encontrado que la elasticidad cambió dependiendo del bimestre, siendo más alta para la supervivencia en la época desfavorable y para el crecimiento en la época de lluvias, corresponde a lo esperado para una especie reportada principalmente como anual la cual se comporta de forma estacional, cuyo ciclo de vida se encuentra modulado por la época de lluvias y de secas.

Respecto a la elasticidad por categoría, se observó que la categoría que contaba con una mayor contribución al crecimiento poblacional fue la de semilla, sugiriendo que la supervivencia en el banco de semillas durante el año juega un papel importante en la dinámica poblacional de la especie lo cual es de esperarse dado que se trata de una especie predominantemente anual. Las entradas  $e_{ij}$  que tuvieron los tres valores más altos en la elasticidad fueron el establecimiento de semillas a categoría 1 en el bimestre 4 (mayo-julio) y la permanencia en el banco de semillas en los bimestres 3 y 2 (enero-mayo y mayo-julio respectivamente), los cuales corresponden con los dos periodos previos al establecimiento de los reclutas y el bimestre en el que los reclutas se establecieron.

*Simulaciones: respuesta del crecimiento poblacional derivado de cambios en la germinación y mortalidad bimestral de las semillas*

En las simulaciones en las que se modificaron valores de la matriz asociados a diferentes procesos demográficos, se encontró que al disminuir los valores de la germinación aumentaba la tasa finita de crecimiento poblacional, mientras que al aumentar los valores de la mortalidad bimestral de las semillas la respuesta fue una disminución en los valores de  $\lambda$ , aunque ésta parece verse más afectado por el valor de la germinación. Esto puede deberse a que, al tomar en cuenta una germinación del 90%, el modelo estima que ese es el porcentaje de las semillas del banco que germina y que todas aquellas que no se establecen mueren, por lo que valores menores en el porcentaje de germinación estarían ligados a una mayor permanencia en el banco de semillas y una menor mortalidad de las plántulas generadas esa temporada. En el modelo general que se realizó para estimar la dinámica poblacional se espera que, por una parte, se esté subestimando el crecimiento poblacional debido a que se calculó tomando un porcentaje de germinación del 90%, y al mismo tiempo se esté sobreestimando el crecimiento poblacional debido a que se consideró una mortalidad bimestral de las semillas de 0%. Sin embargo, parece ser que el porcentaje de germinación tiene un efecto mucho más notorio en el cambio de la tasa finita de crecimiento poblacional que el de la pérdida bimestral de las semillas. La tasa de germinación utilizada (90%) para generar el modelo del presente trabajo ha sido reportada para algunos experimentos de laboratorio (López-Grether, 2017); y otros estudios de la germinación de las semillas de *L. nepetifolia* reportan valores de 70% (Tomaz *et al.*, 2005). Además, se sabe

que las semillas de esta especie que se han almacenado en condiciones de laboratorio durante 11 años, y se han puesto a germinar en agar bajo las condiciones especificadas por el Instituto Internacional de Recursos Genéticos de plantas (IPGRI), tienen porcentajes de germinación de entre 89-92% (Royal Botanic Gardens Kew, 2017). Sin embargo, estos experimentos se han llevado a cabo en condiciones ideales, por lo que se espera que en condiciones naturales los porcentajes de germinación sean sustancialmente más bajos. Sin embargo, el modelo demográfico del presente trabajo sugiere que la población estudiada se encuentra creciendo, a pesar de que se partió de valores altos de pérdida bimestral de las semillas.

*Sugerencias para el plan de manejo: decremento en la tasa finita de crecimiento derivado de cambios en las entradas de las matrices bimestrales.*

Las simulaciones realizadas a partir de cambios en entradas específicas de las matrices bimestrales sugieren que no es posible erradicar la población disminuyendo sólo uno de los valores que representan procesos demográficos de la población, incluso si dicha disminución es hasta del 90%. Se observó que un decremento proporcionalmente igual en las entradas con mayor elasticidad se tradujo en un decremento mayor en la tasa finita de crecimiento poblacional, lo cual era de esperarse. En un estudio realizado con 21 especies invasoras con diferentes ciclos de vida, se encontró que para las especies de plantas invasoras de vida corta, en promedio se requería de reducir entre el 60 y el 80% de su crecimiento o fecundidad para que las simulaciones numéricas realizadas sobre los modelos dieran lugar a tasas finitas de crecimiento poblacional menores que la unidad, es decir, para lograr un decrecimiento poblacional (Ramula *et al.*, 2008). En ese estudio se disminuyeron los procesos demográficos en general y no entrada por entrada por lo que, por una parte, el efecto que tendrían éstos en la tasa finita de crecimiento poblacional serían mayores debido a que se estarían disminuyendo múltiples entradas de la matriz a la vez.

Se sugiere que el plan de manejo para la población de *L. nepetifolia* en el Jardín Botánico Regional de Cadereyta enfoque sus esfuerzos de forma diferencial a lo largo del año, disminuyendo lo más posible el número de individuos de la categoría 1 (>0-30cm) en el bimestre 5 (julio-septiembre) y eliminando las inflorescencias y a los individuos de la categoría 5 en el bimestre 1 (noviembre-enero). Por otra parte, no se recomienda que se rompan las ramas de los individuos adultos en la época de lluvias (mayo a octubre) debido a que se ha observado que esto fomenta la generación de nuevas ramas y por ende más estructuras de reproducción (observación

personal). En un estudio realizado con la especie anual *Melampyrum pratense* (Orobanchaceae) se encontró que, aunque la poda al inicio de la temporada de crecimiento mermaba la transición de los individuos de vegetativos a reproductivos, a nivel poblacional existía una mayor disminución en la tasa finita de crecimiento cuando se realizaba la poda al final de la temporada de crecimiento. A la vez, en algunas poblaciones de esta especie, a pesar de que se llevó a cabo una poda temprana, algunos individuos pudieron compensar el daño y no se observó diferencia en su producción de semillas (Ramula, 2008).

A su vez, se recomienda que el plan de manejo tome en cuenta la longevidad del banco de semillas de la especie. Dicha longevidad estará relacionada directamente con el tiempo durante el cual se deberán monitorear las zonas en donde se desee erradicar a la especie. En este sentido, se recomienda que el plan de manejo tenga continuidad por lo menos durante 11 años (Clarkson et al., 2012; Royal Botanic Gardens Kew, 2017).

# Conclusiones

- La estructura poblacional cambió únicamente en los bimestres en los que se encontraron reclutas, sin embargo, la estructura encontrada en el primer y último mes del estudio no presentaron diferencias significativas. Dicha estructura estuvo conformada en su mayoría por individuos de tallas pequeñas lo que sugiere que puede haber un efecto de competencia, ya sea intra o inter específica y esta debe ser evaluada para poder generar un plan de manejo más adecuado.
- La tasa de crecimiento poblacional estimada para la población estudiada fue de 1.396, la cual está dentro de los valores encontrados para otras especies exóticas invasoras y nos indica que la población tiene el potencial de crecer a una tasa elevada si las condiciones en el sitio de estudio se mantienen, lo cual puede tener un efecto negativo en el sitio de estudio.
- El porcentaje de individuos que se comportaron como plantas anuales en la población del Jardín Botánico Regional de Cadereyta fue más alto que el de la población del pedregal de San Ángel en la Ciudad de México, lo cual puede deberse en parte a que la temporada de secas del JBRC es mucho más marcada y esta característica puede ser un atributo que ayude a la colonización de nuevos hábitats.
- El ciclo de vida de la especie parece estar determinado por las estaciones, y es similar a lo observado en otros sitios invadidos por la misma especie. Aunque cuenta con algunas diferencias, como, por ejemplo, que su periodo de floración es más extendido a lo largo del año, comparado con la población de la misma especie estudiada en la CDMX. Esto último dificulta la erradicación de la especie.
- La elasticidad de los diferentes procesos demográficos de las matrices periódicas estuvo relacionada con la estacionalidad, con los mayores valores para los procesos de crecimiento y supervivencia en la época de establecimiento (mayo-julio, julio-septiembre y septiembre-noviembre) y en la supervivencia en la época de secas (noviembre-enero, enero-marzo y marzo-mayo). Esto denota la diferencia entre las presiones de selección derivada de las diferentes condiciones a lo largo de un ciclo anual.

- El porcentaje de germinación mostró una relación inversa con la tasa finita de crecimiento, es decir, se obtuvieron valores mayores de la tasa de crecimiento poblacional al disminuir el porcentaje de germinación. Esto implica que el banco de semillas de la población juega un papel importante en su crecimiento, debido que porcentajes de germinación más bajos implican una permanencia en el banco de semillas mayor, según lo establecido en el modelo utilizado.
- La mortalidad bimestral de las semillas mostró una relación inversa con la tasa finita de crecimiento poblacional, es decir, se obtuvieron menores valores de la tasa de crecimiento poblacional al aumentar las tasas bimestrales de mortalidad de las semillas.
- La reducción de una sola entrada de las matrices bimestrales (de las que presentaron mayores valores de elasticidad) no llega a reducir la tasa finita de crecimiento poblacional lo suficiente como para que sea menor que la unidad, por lo que es necesario que el plan de manejo utilizado abarque más de una entrada de las matrices bimestrales.

## Bibliografía

- Andrews, P., Bamford, M. K., Njau, E. F., y Leliyo, G. (2011). The ecology and biogeography of the endulen-laetoli area in northern Tanzania. En *Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology*. [https://doi.org/10.1007/978-90-481-9956-3\\_8](https://doi.org/10.1007/978-90-481-9956-3_8)
- Baker, H. (1965). The genetics of colonizing species. En *Characteristics and Modes of Origin of Weeds*.
- Baker, P. J., Bunyavejchewin, S., Oliver, C. D., y Ashton, P. S. (2005). Disturbance history and historical stand dynamics of a seasonal tropical forest in western Thailand. *Ecological Monographs*. <https://doi.org/10.1890/04-0488>
- Begon, M. (2006). Ecology: From Individuals to Ecosystems. En *Freshwater Biology*. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2006.01592.x>
- Bunyavejchewin, S., LaFrankie, J. V., Baker, P. J., Kanzaki, M., Ashton, P. S., y Yamakura, T. (2003). Spatial distribution patterns of the dominant canopy dipterocarp species in a seasonal dry evergreen forest in western Thailand. *Forest Ecology and Management*. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(02\)00126-3](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(02)00126-3)
- Cadotte, M. W., y Lovett-Doust, J. (2001). Ecological and taxonomic differences between native and introduced plants of Southwestern Ontario. *Ecoscience*. <https://doi.org/10.1080/11956860.2001.11682649>
- Caswell, H. (2001). Matrix population models construction, analysis, and interpretation. *Natural Resource Modeling*. <https://doi.org/10.1002/9780470057339.vam006m>
- Caswell, H., y Trevisan, M. C. (1994). Sensitivity analysis of periodic matrix models. *Ecology*. <https://doi.org/10.2307/1937455>
- Charlesworth, B. (1981). Evolution in Age-Structured Populations. *Journal of Animal Ecology*, 50(2), 645–646.
- Clarkson, J. R., Grice, A. (Tony) 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. *Eighteenth Australasian Weeds Conference*, 53–56. Retrieved from <http://caws.nzpps.org/awc/2012/awc201210531.pdf>
- Colautti, R. I., Grigorovich, I. A., y MacIsaac, H. J. (2006). Propagule pressure: A null model for biological invasions. *Biological Invasions*, 8(5), 1023–1037. <https://doi.org/10.1007/s10530-005-3735-y>
- Comité Asesor Nacional Sobre Especies Invasoras. (2010). Estrategia nacional sobre Especies Invasoras en México, prevención, control y erradicación. *Comisión Nacional Para El Conocimiento y Uso de La Biodiversidad, Comisión de Áreas Naturales Protegidas, Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales*.
- 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. *American Naturalist*. <https://doi.org/10.1086/286186>
- Cotgreave, P., y Gotelli, N. J. (1996). A Primer of Ecology. *The Journal of Animal Ecology*. <https://doi.org/10.2307/5745>
- Crawley, M. J., Harvey, P. H., y Purvis, A. (1996). Comparative ecology of the native and alien floras of the British Isles. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. <https://doi.org/10.1098/rstb.1996.0108>
- Cronk, Q. C. B., y Fuller, J. L. (1995). People and Plants Conservation Manuals: Plant

- invaders: The threat to natural ecosystems. En *People and Plants Conservation Manuals; Plant invaders: The threat to natural ecosystems*.
- de Kroon, H., Plaisier, A., van Groenendael, J., y Caswell, H. (1986). Elasticity: The Relative Contribution of Demographic Parameters to Population Growth Rate. *Ecology*, 67(5), 1427–1431. <https://doi.org/10.2307/1938700>
- DOF. (2015). Ley General de Vida Silvestre. *Cámara de Diputados*. <https://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004>
- Ducatez, S., y Shine, R. (2019). Life-history traits and the fate of translocated populations. *Conservation Biology*, 00(0), 1–8. <https://doi.org/10.1111/cobi.13281>
- Emery, S. M., Flory, S. L., Clay, K., Robb, J. R., y Winters, B. (2013). Forest Ecology and Management Demographic responses of the invasive annual grass *Microstegium vimineum* to prescribed fires and herbicide. *Forest Ecology and Management*, 308, 207–213. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.08.002>
- Enright, N. J., Franco, M., y Silvertown, J. (1995). Comparing plant life histories using elasticity analysis: the importance of life span and the number of life-cycle stages. *Oecologia*. <https://doi.org/10.1007/BF00365565>
- Evert, R. F., y Eichhorn, S. E. (2017). Raven Biology of Plants. En *Raven Biology of Plants*. <https://doi.org/10.1007/978-1-319-15626-8>
- Felfili, J. ., y Silva Júnior, M. C. da. (1988). Distribuição dos diâmetros numa faixa de cerrado na Fazenda Água Limpa (FAL), em Brasília-DF. *Acta Botanica Brasilica*. <https://doi.org/10.1590/s0102-33061988000100005>
- Franco, M., y Silvertown, J. (2004). A comparative demography of plants based upon elasticities of vital rates. *Ecology*. <https://doi.org/10.1890/02-0651>
- Fraume, R. N. J. (2007). *Diccionario ambiental*. Bogotá, Colombia: Ecoe ediciones.
- García Amaro, E. (2004). Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen. En *Instituto de Geografía*.
- Gill, F. B., y Conway, C. A. (1979). Floral biology of *Leonotis nepetifolia* (L.) R. Br. (Labiatae). *Proceedings of the American Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 131(1979), 244–256.
- Gioria, M., Pyšek, P., y Osborne, B. A. (2016). Timing is everything: does early and late germination favor invasions by herbaceous alien plants? *Journal of Plant Ecology*, 1–13. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtw105>
- Hart, T. B., Hart, J. A., y Murphy, P. G. (1989). Monodominant and species-rich forests of the humid tropics: causes for their co-occurrence. *American Naturalist*. <https://doi.org/10.1086/284941>
- Heike, V. (2009). Malezas de México. Retrieved from <http://www.conabio.gob.mx/malezasdemexico/lamiaceae/leonotis-nepetifolia/fichas/ficha.htm#3>. Identificación y descripción
- Hui, C., y Richardson, D. M. (2017). Invasion Dynamics. En *Invasion Dynamics*. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780198745334.001.0001>
- Iwarsson, M., y Harvey, Y. (2003). Monograph of the Genus *Leonotis* (Pers.) R. Br. (Lamiaceae). *Kew Bulletin*, 58(3), 597. <https://doi.org/10.2307/4111146>
- Johnson, E. A., Miyanishi, K., y Kleb, H. (1994). The Hazards of Interpretation of Static Age Structures as Shown by Stand Reconstructions in a *Pinus Contorta* -- *Picea Engelmannii* Forest. *The Journal of Ecology*. <https://doi.org/10.2307/2261455>
- Knight, D. H. (1975). A Phytosociological Analysis of Species-Rich Tropical Forest on Barro Colorado Island, Panama. *Ecological Monographs*. <https://doi.org/10.2307/1942424>

- Kolar, C. S., y Lodge, D. M. (2001). Progress in invasion biology: predicting invaders. *Ecology & Evolution*, 16(4), 199–204. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02101-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02101-2)
- Lande, R. (1982). A quantitative genetic theory of life history evolution. *Ecology*. <https://doi.org/10.2307/1936778>
- Lefkovich, L. P. (1965). The Study of Population Growth in Organisms Grouped by Stages. *Biometrics*. <https://doi.org/10.2307/2528348>
- Lockwood, J. L., Cassey, P., y Blackburn, T. (2005). *The role of propagule pressure in explaining species invasions*. 20(5). <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*. Universidad Autónoma de México.
- Lorimer, C. G. (1980). Age Structure and Disturbance History of a Southern Appalachian Virgin Forest. *Ecology*. <https://doi.org/10.2307/1936836>
- Marquis, R. J. (1988). Phenological variation in the neotropical understory shrub *Piper arieianum*: causes and consequences. *Ecology*. <https://doi.org/10.2307/1941653>
- Maruri-Aguilar, B., García-Valdés, A. I., y Pineda-López, R. (2013). *Las aves del jardín botánico regional de Cadereyta: Una presencia interpretada* (1° edición). Santiago de Querétaro: Consejo de Ciencia y Tecnología del estado de Querétaro.
- Meiners, S. J. (2007). Native and exotic plant species exhibit similar population dynamics during succession. *Ecology*. <https://doi.org/10.1890/06-1505>
- Mooney, H. A., y Cleland, E. E. (2001). Mooney and Cleland 2001 The evolutionary impact of invasive species. En *Proceedings of the National Academy of Sciences*. <https://doi.org/10.1073/pnas.091093398>
- Naranjo, E. J., Dirzo, R., López, C., Jaime, A., Adrián, R. O., Gutiérrez-granados, G., ... Mendoza, R. (2009). Impacto de los factores antropogénicos de afectación directa a las poblaciones silvestres de flora y fauna. *Capital Natural de México*.
- Parker, I. M. (2000). Invasion dynamics of *Cytisus scoparius*: A matrix model approach. *Ecological Applications*, 10(3), 726–743. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2000\)010\[0726:IDOCSA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2000)010[0726:IDOCSA]2.0.CO;2)
- Parsons, W. T., y Cuthbertson, E. G. (2001). *Noxious Weeds of Australia* (2° Edición). Australia: Csiro Publishing.
- Pimentel, D., Lach, L., Zuniga, R., y Morrison, D. (2006). Environmental and Economic Costs of Nonindigenous Species in the United States. *BioScience*. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2000\)050\[0053:eaecon\]2.3.co;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2000)050[0053:eaecon]2.3.co;2)
- Pimentel, D., McNair, S., Janecka, J., Wightman, J., Simmonds, C., O'Connell, C., ... Tsomondo, T. (2001). Economic and environmental threats of alien plant, animal, and microbe invasions. *Agriculture, Ecosystems and Environment*. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(00\)00178-X](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(00)00178-X)
- Pimentel, D., Zuniga, R., y Morrison, D. (2005). Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. *Ecological Economics*, 52(3 SPEC. ISS.), 273–288. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2004.10.002>
- Pyšek, P., Prach, K., y Smilauer, P. (1995). Relating Invasion Success to Plant Traits: An Analysis of the Czech Alien Flora. En *Plant invasions: general aspects and special problems*.
- Pyšek, P., y Richardson, D. M. (2007). Traits Associated with Invasiveness in Alien Plants: Where Do we Stand? In N. Nentwig (Ed.), *Biological Invasions* (1°, p. 441). Springer.
- R Development Core Team. (2016). R: A language and environment for statistical computing.

- R Foundation for Statistical Computing*. <https://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004>
- Ramula, S. (2008). Responses to the timing of damage in an annual herb: Fitness components versus population performance. *Basic and Applied Ecology*, 9(3), 233–242. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2007.02.006>
- Ramula, S., Knight, T. M., Burns, J. H., y Buckley, Y. M. (2008). General guidelines for invasive plant management based on comparative demography of invasive and native plant populations. *Journal of Applied Ecology*, 45(4), 1124–1133. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01502.x>
- Ramula, S., y Lehtilä, K. (2005). Matrix dimensionality in demographic analyses of plants: When to use smaller matrices? *Oikos*, 111(3), 563–573. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.13808.x>
- Read, J., Hallam, P., y Jean-Francois, J. F. (1995). The anomaly of monodominant tropical rainforests: Some preliminary observations in the nothofagus-dominated rainforests of new caledonia. *Journal of Tropical Ecology*. <https://doi.org/10.1017/S026646740000883X>
- Rejmánek, M. (2014). Invasive trees and shrubs: Where do they come from and what we should expect in the future? *Biological Invasions*, 16(3), 483–498. <https://doi.org/10.1007/s10530-013-0603-z>
- Rejmanek, M., y Richardson, D. M. (1996). *What Attributes Make Some Plant Species More Invasive ? WHAT ATTRIBUTES MAKE SOME PLANT SPECIES MORE INVASIVE ? I*. 77(6), 1655–1661.
- Rejmánek, M., Richardson, D. M., y Py, P. (2005). Plant invasion and invasibility of plant communities. *Ecology of Invasive Plants: State of the Art*.
- Roderick, G. K. (2016). Invasion Biogeography. *Encyclopedia of Evolutionary Biology*, 2, 277–281. <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-800049-6.00319-x>
- Roff, D. (1993). The evolution of life histories: Theory and analysis. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. <https://doi.org/10.1007/BF00043394>
- Royal Botanic Gardens Kew. (2017). Seed information Database (SID). Retrieved from <http://data.kew.org/sid/>
- Ruas, E. A., Damasceno, J. O., Conson, A. R. O., Costa, B. F., Rodrigues, L. A., Reck, M., ... Ruas, P. M. (2011). Isolation and characterization of eleven polymorphic microsatellite loci in *Aegiphila sellowiana* and their transferability. *Biologia Plantarum*, 55(2), 396–399. <https://doi.org/10.1007/s10535-011-0063-1>
- 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 and Systematics*, 32(2001), 305–332.
- Sharitz, R. R., y McCormick, J. F. (1973). Population Dynamics of Two Competing Annual Plant Species. *Ecology*. <https://doi.org/10.2307/1935669>
- Silva Júnior, M. C. da, y Silva, A. F. da. (1988). Distribuição dos diâmetros dos troncos das espécies mais importantes do cerrado na Estação Florestal de Experimentação de Paraopeba (EFLEX) - MG. *Acta Botanica Brasílica*. <https://doi.org/10.1590/s0102-33061988000100006>
- Silvertown, J., Franco, M., y Menges, E. (1996). Interpretation of elasticity matrices as an aid to the management of plant populations for conservation. *Conservation Biology*. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1996.10020591.x>
- Silvertown, J., Franco, M., Pisanty, I., y Mendoza, A. (1993a). Comparative Plant Demography--Relative Importance of Life-Cycle Components to the Finite Rate of

- Increase in Woody and Herbaceous Perennials. *The Journal of Ecology*, 81(3), 465. <https://doi.org/10.2307/2261525>
- Silvertown, J., Franco, M., Pisanty, I., y Mendoza, A. (1993b). Comparative Plant Demography--Relative Importance of Life-Cycle Components to the Finite Rate of Increase in Woody and Herbaceous Perennials. *The Journal of Ecology*. <https://doi.org/10.2307/2261525>
- Simberloff, D. (2009). *The Role of Propagule Pressure in Biological Invasions*. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120304>
- Skellam, J. (1967). Seasonal periodicity in theoretical population ecology. *Proceedings of the 5th Berkeley Symposium on Mathematics, Statistics, and Probability*.
- Smith, L. L., y Barney, J. N. (2014). The Relative Risk of Invasion: Evaluation of *Miscanthus × giganteus* Seed Establishment. *Invasive Plant Science and Management*, 7(1), 93–106. <https://doi.org/10.1614/ipsm-d-13-00051.1>
- Street, C. (2016). Invasive Species Impacts on Infrastructure. *Doi.Gov*, 1–12. Retrieved from [https://www.doi.gov/sites/doi.gov/files/uploads/isac\\_infrastructure\\_white\\_paper.pdf](https://www.doi.gov/sites/doi.gov/files/uploads/isac_infrastructure_white_paper.pdf)
- Stubben, C., y Milligan, B. (2007). Estimating and Analyzing Demographic Models. *Journal Of Statistical Software*, 22(11), 1–23. <https://doi.org/10.18637/jss.v022.i11>
- The Plant List. (2010). Version 1. Retrieved from <http://www.theplantlist.org/tpl/record/kew-109456>
- Thompson, K. (2000). The functional ecology of soil seed banks. En *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. <https://doi.org/10.1079/9780851994321.0215>
- Thompson, Ken, Hodgson, J. G., y Rich, T. C. G. (1995). Native and alien invasive plants: more of the same? *Ecography*. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1995.tb00142.x>
- Tomaz, M. A., Araújo, E. F., Ferreira, F. A., y Sagrilo, E. (2005). Germinação de sementes de *Leonotis nepetaefolia*, em função do estágio de maturação e da posição do glomérulo na planta. *Planta Daninha*. <https://doi.org/10.1590/s0100-83582004000300005>
- Tuljapurkar, S. (1985). Population dynamics in variable environments. VI. Cyclical environments. *Theoretical Population Biology*. [https://doi.org/10.1016/0040-5809\(85\)90019-X](https://doi.org/10.1016/0040-5809(85)90019-X)
- Tuljapurkar, S. D. (2004). Evolution in Age-Structured Populations. Cambridge Studies in Mathematical Biology, Volume 1. Brian Charlesworth. *The Quarterly Review of Biology*. <https://doi.org/10.1086/412356>
- Virillo, C. B., Martins, F. R., Tamashiro, J. Y., y Santos, F. A. M. dos. (2011). Is size structure a good measure of future trends of plant populations? an empirical approach using five woody species from the Cerrado (Brazilian savanna). *Acta Botanica Brasilica*, 25(3), 593–600. <https://doi.org/10.1590/s0102-33062011000300012>
- Vos, W T, y Edwards, T J van Staden, J. (1994). Systematics and Evolution Pollination biology of annual and perennial *Leonotis* species ( Lamiaceae ). *Pl Syst Evol*, 1, 1–9.
- Vos, Wayne Thomas. (1995). *A systematic study of Leonotis ( Pers .) R . Br . ( Lamiaceae ) in southern Africa* by. (February).
- Weiner, J., y Thomas, S. C. (1986). Size Variability and Competition in Plant Monocultures. *Oikos*. <https://doi.org/10.2307/3566048>
- Williamson, M. (1996). *Biological Invasions*. Retrieved from [https://scholar.google.com/scholar\\_lookup?title=Biological Invasions&author=M. Williamson&publication\\_year=1996%0D](https://scholar.google.com/scholar_lookup?title=Biological+Invasions&author=M.+Williamson&publication_year=1996%0D)
- Williamson, M. H., y Fitter, A. (1996). The characters of successful invaders. *Biological Conservation*. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(96\)00025-0](https://doi.org/10.1016/0006-3207(96)00025-0)

Wright, S. J., Muller-Landau, H. C., Condit, R., y Hubbell, S. P. (2003). Gap-dependent recruitment, realized vital rates, and size distributions of tropical trees. *Ecology*. <https://doi.org/10.1890/02-0038>

Yokomizo, H., Takada, T., Fukaya, K., y Lambrinos, J. G. (2017). The influence of time since introduction on the population growth of introduced species and the consequences for management. *Population Ecology*, 59(2), 89–97. <https://doi.org/10.1007/s10144-017-0581-6>