



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA
ECOLOGÍA

“Biología reproductiva de *Leonotis nepetifolia* (L.) R. Brown y su polinización por colibríes (Fam. Trochilidae) como parte del cambio de su nicho ecológico”

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

MORY JULIO CERÓN FORTIS

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: (DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
FES IZTACALA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. CARLOS ALBERTO LARA RODRÍGUEZ
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS, UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE TLAXCALA
DRA. KARINA BOEGE PARÉ
INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM

LOS REYES IZTACALA, TLALNEPANTLA, ESTADO DE MÉXICO, FEBRERO 2024



COORDINACIÓN GENERAL DE ESTUDIOS DE POSGRADO
COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

OFICIO: CGEP/CPCB/ FESI /0973/2023

ASUNTO: Oficio de Jurado

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

Me permito informar a usted, que en la reunión ordinaria del Subcomité de Ecología del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 11 de septiembre de 2022 se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS en el campo de conocimiento de Ecología del estudiante CERÓN FORTIS MORY JULIO con número de cuenta 307032072 con la tesis titulada "Biología reproductiva de *Leonotis nepetifolia* (L.) Brown y su polinización por colibríes (Fam. Trochilidae) como parte del cambio en su nicho ecológico", realizada bajo la dirección de la DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DRA. KATHERINE RENTON
Vocal: DR. JUAN FRANCISCO ORNELAS RODRÍGUEZ
Vocal: DRA. EK DEL VAL DE GORTARI
Vocal: DRA. ANA MARÍA CONTRERAS GONZÁLEZ
Secretario: DR. CARLOS ALBERTO LARA RODRÍGUEZ

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

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 08 de diciembre de 2023

COORDINADOR DEL PROGRAMA

DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA

c. c. p. Expediente del alumno

AGNS/IGMEARR/ggm



AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

Al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM, por permitirme realizar mis estudios de posgrado.

Al CONACYT por brindarme la beca CVU 774337, la cual fue indispensable para poder estudiar en este periodo.

Al proyecto PAPIIT IV200418 "Análisis de los factores que amenazan a polinizadores nativos e introducidos en México: vinculación de la docencia con la investigación en ecología genómica, conservación biológica y ecología de paisaje" del cual forma parte este trabajo.

A la Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga. Coro, muchas, muchas gracias por toda la paciencia, comentarios, apoyo, sugerencias, guía y consejos que me has brindado en este periodo de mi vida, siempre lo recordaré.

A la Dra. Karina Boege Paré, por todos sus acertados comentarios y observaciones para la elaboración de este trabajo.

Al Dr. Carlos Alberto Lara Rodríguez. Profe, simplemente sin su guía este trabajo no habría fluido en la manera en que lo hizo. Estaré eternamente agradecido con usted por su paciencia, confianza y apoyo.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

Agradezco a los miembros del jurado para el examen de grado, quienes me brindaron todo su apoyo, confianza y conocimiento. Infinitas gracias.

A mi familia y amigos, quienes me han encontrado y quienes me han olvidado, quienes están y quienes se han ido, llevo a todos dentro de mí. Gracias a todos ustedes soy quien se encuentra aquí. Los amo y agradezco a todos.

Sofi, gracias por adoptarme nena, estaré ahí para ti siempre que quieras jugar lego, siempre que quieras maravillarme con el fantástico arte de tu ballet, siempre que tú quieras.

DEDICATORIA

En estos momentos se desarrolla una guerra en Palestina, miles de personas y niños que no pueden defenderse están perdiendo la vida de una u otra forma. Quizás no importa porque en nuestro país se respira una aparente paz.

Hoy la ciencia y las artes se tiran a la basura, el apoyo económico se reduce o ya no existe, las instituciones no ven relevancia en ellas. Quizás no importa porque no son fundamentales para el desarrollo de nuestra economía.

Quizás no importa este texto, pero solo quizás, sea una pequeña parte de un necesario cambio filosófico en nuestra sociedad en donde la importancia cobre otros significados.

Este trabajo lo dedico, aunque no importe, a la ciencia y el arte que está presente en nuestra sociedad y que cada día se aleja más de sí.

ÍNDICE GENERAL

RESUMEN	1
ABSTRACT	2
INTRODUCCIÓN	3
ANTECEDENTES	10
OBJETIVOS	13
General.....	13
Particulares.....	13
METODOLOGÍA	14
Descripción del género <i>Leonotis</i> y la especie objetivo: <i>Leonotis nepetifolia</i>	14
Área de estudio.....	16
Fenología y morfología floral.....	16
Longevidad floral, dehiscencia de anteras y receptividad estigmática.....	17
Producción, acumulación, calidad y proporción de azúcares del néctar.....	18
Visitantes florales.....	19
Efectividad de polinización.....	19
Análisis de datos.....	21
RESULTADOS	22
Fenología floral.....	22
Morfología floral.....	23
Longevidad floral, dehiscencia de anteras y receptividad estigmática.....	26
Néctar acumulado.....	27
Proporción de azúcares del néctar.....	27
Cosecha en pie.....	28
Visitantes florales.....	30
Efectividad de polinización.....	36

DISCUSIÓN	38
Fenología floral.....	38
Morfología floral.....	38
Longevidad floral, dehiscencia de anteras y receptividad estigmática.....	40
Néctar acumulado.....	40
Cosecha en pie.....	41
Proporción de azúcares del néctar.....	43
Visitantes florales.....	44
Efectividad de polinización.....	48
CONCLUSIONES	50
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	52

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1.** Inflorescencia en forma de pseudoverticilos globosos de *L. nepetifolia*, reconocidos en la literatura como “glomérulos”.....15
- Figura 2.** Ángulos de crecimiento floral para determinar la edad de las inflorescencias. De 0 a 60° flores jóvenes, de 60 a 120° flores maduras y de 120 a 180° flores viejas.....17
- Figura 3.** Tratamiento de polinización por aves de la Familia *Trochilidae*. A) Jaula de malla de 0.5 metros cuadrados, B) Individuo de la Familia *Trochilidae* sometido al experimento de polinización.....20
- Figura 4.** *L. nepetifolia*; Producción de glomérulos, botones florales y flores totales durante los meses de enero a mayo (cohorte 1 n=40) y de agosto a diciembre (cohorte 2 n=40).....23
- Figura 5.** Dimensiones florales de *Leonotis nepetifolia*; A: longitud total, B: longitud del tubo cerrado, C: profundidad en el labio, D: profundidad en la base y E: altura.....24
- Figura 6.** Cosecha en pie de *L. nepetifolia*, los datos obtenidos muestran que el volumen del néctar tiene una tendencia a aumentar a lo largo del día, con un pico máximo de volumen (12.2 $\mu\text{l} \pm 1.08$ e. e.) a las 16:00 hrs.....28
- Figura 7.** Cosecha en pie. Valores obtenidos de la concentración de azúcar del néctar de *L. nepetifolia* a lo largo del día.....29
- Figura 8.** Individuos de *Saucerottia beryllina* visitando flores de *L. nepetifolia*. a) robo de néctar mediante la perforación de la corola, b) robo introduciendo el pico entre la corola y el cáliz, c) visita legítima, se observa el acoplamiento de la corola sobre el pico del colibrí y d) visita legítima, se observa que el pico y la frente del colibrí entran en contacto con el labio superior de la flor.....30
- Figura 9.** Visitantes florales de *L. nepetifolia*. a) *A. mellifera*, colectando polen, b) individuo de *D. baritula* perchado en el tallo de la planta antes de robar néctar de las flores, c) *D. juno huascuma* realizando robo secundario de néctar mediante un orificio en la corola previamente realizado por un

colibrí y d) robo primario de la misma especie de mariposa mediante la introducción directa de la espiritrompa en el tubo de la corola.....31

Figura 10. Interacción de *Peromyscus melanotis* con *L. nepetifolia*. a y b) individuo escalando por el tallo de la planta hasta llegar al glomérulo, c) organismo sujetando una flor para arrancarla y d) robo de néctar efectuado desde la base de la corola.....32

Figura 11. Periodo de actividad de *A. mellifera* a lo largo del día, promedio de individuos (media \pm desviación estándar) para todos los puntos de muestreo.....33

Figura 12. Actividad observada durante el día (88 horas de observaciones) de colibríes alimentándose del néctar de *L. nepetifolia*.....34

Figura 13. Visitas florales de *D. baritula* alimentándose del néctar de *L. nepetifolia*.....35

Figura 14. Visitas realizadas por *D. juno huascuma* a lo largo del día.....35

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Número de individuos observados, número de glomérulos, botones florales y flores totales registrados durante el periodo de floración, dividida en dos cohortes, una de enero a abril del 2017 y la otra de agosto a diciembre del 2017.....22

Tabla 2. Promedios de las mediciones morfológicas obtenidas por grupos de edad (jóvenes, maduras, viejas y total), en mm \pm D.S. de las flores muestreadas (n=30 por grupo de edad).....24

Tabla 3. Pruebas de normalidad (Shapiro Wilk) y de homocedasticidad (Levene) para comprobación de supuestos de estadística paramétrica aplicados a los parámetros morfológicos estudiados25

Tabla 4. Pruebas de ANOVA para la longitud total, longitud del tubo cerrado, profundidad de la base, longitud del pistilo y longitud de estambres superior e inferior de *L. nepetifolia*.....26

Tabla 5. Pruebas de Kruskal Wallis para la profundidad del labio, altura e índice de curvatura.....26

Tabla 6. Néctar acumulado en 8, 32 y 56 horas.; volumen en μ l y concentración de azúcar en °Brix...27

Tabla 7. Visitantes florales de *L. nepetifolia* agrupados por familia y por tipo de visitas florales; visitante legítimo (Vl), robadores primarios (Rp) y robadores secundarios (Rs).....33

Tabla 8. Datos obtenidos por tipo de tratamiento para calcular la efectividad de polinización; producción de frutos, semillas y número de flores tratadas, así como el cálculo del éxito reproductivo, fruit set y seed set.....36

Tabla 9. Pruebas de normalidad (Shapiro Wilk) y de homocedasticidad (Levene) para comprobación de supuestos de estadística paramétrica aplicados a los tratamientos de polinización estudiados....37

RESUMEN

Se han identificado problemáticas ambientales que ponen en riesgo la actividad de los polinizadores tales como la introducción de especies no nativas, un ejemplo de ello es *Leonotis nepetifolia* quien es una especie invasora de origen africano cuyos polinizadores naturales son aves de la Familia Nectariniidae. En México es visitada por especies de la Familia Trochilidae, sin embargo, se desconoce cuál es la vía de reproducción más efectiva en un territorio donde su polinizador natural está ausente. En el presente trabajo se describe la biología reproductiva de *L. nepetifolia* en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel. Dicha especie de planta, presenta una floración que va de agosto a mayo, y presenta un sistema de protandria, con una vida media floral de 60 horas, y presenta ausencia de hercogamia, con proporciones morfológicas menores a las reportadas para el viejo continente; con diferencias en la proporción del pistilo con relación a la edad de las inflorescencias, demostrando una asociación entre el sistema reproductivo y la edad de las inflorescencias. En el presente estudio, se encontraron valores elevados y constantes en la cantidad ($8.35 \mu\text{l}$, $\pm 1.38 \mu\text{l}$) y concentración de azúcar ($17.13 \text{ }^\circ\text{Brix}$, $\pm 1.66 \text{ }^\circ\text{Brix}$) en el néctar y dominancia de hexosas. En el presente trabajo, se pusieron a prueba seis tratamientos de polinización (xenogamia, autogamia, geitonogamia, polinización abierta, polinización por colibríes y polinización por *A. mellifera*), en donde se encontró que se presenta un sistema de reproducción mixto. Así como también se registraron siete especies diferentes de visitantes florales, de los cuales *A. mellifera* es su visitante más relevante, ya que actúa solo como polinizador. Se encontró que los colibríes realizan principalmente robos primarios (visitas en flores sin contacto con estructuras reproductivas), (89.2 % del total de visitas). Por último, se registró una visita aislada del roedor *Peromyscus melanotis*, quien realiza robos de néctar arrancando las flores directamente de las inflorescencias. Se concluye que la autopolinización es una estrategia que utiliza *L. nepetifolia* para desarrollarse en los ambientes que invade ante la ausencia de sus polinizadores naturales.

Palabras clave: Protandria, sistema de reproducción mixto, Trochilidae, *Apis mellifera*, *Peromyscus melanotis*, robo de néctar, especies invasoras, Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel.

ABSTRACT

Environmental problems have been identified that put the activity of pollinators at risk, such as the introduction of non-native species. An example of this is *Leonotis nepetifolia*, which is an invasive species of African origin whose natural pollinators are birds of the Nectariniidae. In Mexico it is visited by species of the Trochilidae Family, however, it is unknown which is the most effective way of reproduction in a territory where its natural pollinator is absent. In the present work, the reproductive biology of the plant in the Pedregal de San Ángel Ecological Reserve was described. Said species of plant, it presents a flowering that goes from August to May, and presents a protandry system, floral half-life of 60 hours, and absence of hercogamy, with morphological proportions lower than those reported for the old continent; with differences were found in the proportion of pistil in relation to the age of the inflorescences. In the present study, high and constant values were determined in the quantity ($8.35 \mu\text{l}$, $\pm 1.38 \mu\text{l}$) and concentration of sugar ($17.13 \text{ }^\circ\text{Brix}$, $\pm 1.66 \text{ }^\circ\text{Brix}$) in the nectar and dominance of hexoses. In the present work, six pollination treatments were tested (xenogamy, autogamy, geitonogamy, open pollination, pollination by hummingbirds and pollination by *A. mellifera*) where it was found that a mixed reproduction system occurs. Seven different species of floral visitors were recorded, of which *A. mellifera* is the most relevant visitor, since it acts only as a pollinator. Hummingbirds were found to primarily perform primary robberies (visits on flowers without contact with reproductive structures), (89.2% of total visits). Lastly, an isolated visit by the rodent *Peromyscus melanotis* was recorded, which steals nectar by tearing the flowers directly from the inflorescences. It is concluded that self-pollination is a strategy used by *L. nepetifolia* to develop in the environments it invades in the absence of its natural pollinators.

Keywords: Protandry, mixed breeding system, Trochilidae, *Apis mellifera*, *Peromyscus melanotis*, nectar robber, invasive species, Pedregal de San Ángel Ecological Reserve.

INTRODUCCIÓN

La polinización es un servicio ecosistémico con una elevada importancia ecológica, ya que su función principal es la reproducción de especies vegetales que actúan como recursos para otros seres vivos, por lo que la polinización representa un factor fundamental para el desarrollo de las especies y el ser humano (Klein, *et al.* 2007). Sin embargo, se han identificado problemáticas ambientales que ponen en riesgo la abundancia, diversidad y actividad de los polinizadores tales como: transmisión de enfermedades, destrucción o modificación del hábitat, uso de pesticidas, cambio climático y la introducción de especies no nativas (Sosenski y Domínguez, 2018).

Un ejemplo de especie introducida es el caso de *Leonotis nepetifolia*, perteneciente a la Familia Lamiaceae, la cual se encuentra como especie exótica en el continente americano (Iwarsson y Harvey, 2003). Respecto a la Familia Lamiaceae, se ha descrito como una familia muy diversa, que incluye 236 géneros y 7173 especies, se caracterizan particularmente por ser hierbas anuales o perennes con tallos generalmente tetragonos erectos o postrados y por presentar flores con cáliz persistente, sinsépalo y tubulares (Harley, *et al.* 2004). Su distribución es casi cosmopolita ya que se encuentra ausente en las regiones más frías de alta latitud o altitud, sin embargo, es muy diversa en zonas templadas, particularmente en el Mediterráneo y la región central de Asia (Harley, *et al.* 2004; Martínez, *et al.* 2013).

Derivado de la diversidad floral de la Familia Lamiaceae, interactúa con una gran variedad de vectores tanto bióticos como abióticos, que permiten describir diferentes formas de polinización, por citar algunos ejemplos; en *Hyptis suaveolens*, el polen es liberado por la acción del viento o la vibración generada por abejas, teniendo como resultado la autopolinización de la planta, sin embargo, también se reportado que la interacción de *H. suaveolens* con *Xylocopa latipes*, *Thyreus histrio* y abejas del género *Amegilla* desencadenan una interacción que culmina en polinización esternostróbica (polinización cruzada) (Raju y Subba, 1996). Otro mecanismo de polinización es el que presenta *Salvia fulgens*, cuando colibríes de las especies *Hylocharis leucotis* y *Lampornis clemenciae* visitan dicha especie para obtener el néctar que ofrece, durante este proceso insertan su pico en las flores desencadenando un mecanismo que

ocasiona que los estambres de la flor salgan del labio superior y los sacos de polen se depositen sobre la cabeza de estas aves (Wester y Claßen-Bockhoff, 2007).

Los diversos mecanismos de polinización han repercutido en la diversidad morfológica en flores de angiospermas (lo cual está estrechamente relacionado a su éxito reproductivo), y en su contraparte, la diversificación de polinizadores también está asociada a la interacción de éstos con las diferentes expresiones morfológicas que presentan las angiospermas resultado así en un fenómeno coevolutivo (Barrett, 2002; Machado, *et al.* 2006). En torno a este contexto es posible reconocer la existencia de una amplia diversidad de sistemas de polinización, dentro del cual se diferencian dos grandes grupos; sistemas de polinización generalistas y sistemas especializados (Fenster, *et al.* 2004; Quesada, *et al.* 2012).

Una determinada combinación de caracteres florales (como la coloración, largo de la corola y producción de recompensas florales) suele asociarse con grupos específicos de polinizadores, un ejemplo de ello es el síndrome ornitófilico, en el que las flores se caracterizan principalmente por presentar corolas de tonalidades rojizas, formas tubulares y capacidad para la producción de néctar en su base, que son características que atraen a algunos grupos particulares de aves como los colibríes (Faegri y Van der Pijil, 1966; Stiles, 1981).

Sin embargo, los síndromes de polinización no deben ser entendidos como un fenómeno que favorezca a un solo polinizador, ya que las flores pueden atraer a diferentes visitantes, por ello es fundamental hacer énfasis en que existen diferentes grupos de polinizadores con comportamientos análogos que en su conjunto pueden ejercer presiones selectivas similares para favorecer determinados rasgos florales (Fenster, *et al.* 2004). Por su parte, los polinizadores también han desarrollado adaptaciones tanto morfológicas como fisiológicas para el aprovechamiento de los recursos florales, en algunos casos el nivel de especialización es muy alto, como en el caso de las aves nectarívoras (Willmer, 2011).

Una de las formas de recompensa floral más evidente durante la polinización, es la producción de néctar, este recurso ha sido un factor clave en la evolución de las angiospermas al favorecer su diversificación floral (Willmer, 2011). De este fenómeno coevolutivo se puede distinguir la adaptación de las plantas para la producción de néctar, que está compuesto por azúcares, y es

utilizado como recompensa para atraer a los visitantes florales de manera que se garantice su reproducción sexual, y por parte de los polinizadores su adaptación a las diferentes composiciones de azúcares en el néctar para aprovechar eficientemente el recurso energético que obtienen de él (Stiles, 1975; Abrahamczyk, *et al.* 2017).

No obstante, es relevante mencionar que los rasgos funcionales (p. ej. proporciones del pico y de la corola) predicen mejor las asociaciones entre flor y polinizador, incluso que la especialización de recursos (como las características del néctar) (Dalsgaard, *et al.* 2021). Lo anterior, debido a la existencia de una relación entre la especialización de interacciones y la especialización de fenotipos como resultado de una historia evolutiva y biogeográfica en la ecología de comunidades (Zanata, *et al.* 2017).

Por lo que la proporción de hexosas (glucosa y fructosa) y sacarosa en la composición del néctar representa solo un factor que influye en la interacción que mantienen las plantas con sus diferentes polinizadores, ya que el néctar rico en hexosas está asociado a polinizadores generalistas mientras que el néctar rico en sacarosa es preferido por polinizadores especializados (Abrahamczyk, *et al.* 2017).

Un ejemplo de polinizadores generalistas son aves del orden Passeriformes, ya que manifiestan una marcada preferencia por néctar rico en azúcares simples (hexosas), dicha preferencia se ha asociado a factores fisiológicos como la ausencia de sacarasa intestinal y las tasas relativas de asimilación de energía (Martínez del Río, 1990; Martínez del Río y Karasov, 1990).

En contraparte, un buen ejemplo de polinizadores especializados son especies de la Familia Trochilidae, ya que presentan una predilección hacia néctar compuesto con altas proporciones de sacarosa. Esta particularidad está asociada principalmente a la eficiencia de asimilación energética, a la presencia de sacarasa intestinal y a la velocidad a la que se procesa la azúcar en el sistema digestivo de estas aves (Martínez del Río, 1990; Abrahamczyk, *et al.* 2017).

Los colibríes (Familia Trochilidae) se distribuyen solamente en el continente Americano y forman un grupo monofilético cercano al de los vencejos (Familia Apodidae). Sin embargo, se considera que son homólogos ecológicos de las Familias Meliphagidae y Nectariniidae, ya que

comparten algunas características como su afinidad al síndrome ornitófilo de las flores, alimentación a base de néctar y algunas particularidades morfológicas como la forma y largo de los picos, que deben su origen a una convergencia evolutiva derivada de la interacción de éstas familias con plantas con flores ornitófilas (Ornelas, 1996; Napier, *et al.* 2013).

Las aves de la Familia Nectariniidae (orden Passeriformes), tienen una amplia distribución en las zonas cálidas del viejo mundo con una gran concentración en África tropical. Estas, tienen una dieta que consiste principalmente en insectos y néctar floral de diferentes especies de plantas (Raju, 1998). Un ejemplo de la convergencia evolutiva de las Familia Nectariniidae y Trochilidae, es su interacción con *Leonotis nepetifolia*, ya que se ha reportado que aves de la Familia Nectariniidae, visitan las flores de esta especie para obtener su néctar en el continente Africano, mientras que en el continente Americano la Familia Trochilidae efectúa la misma interacción (Raju, 2005).

El género *Leonotis*, es de origen africano, comprende 10 especies que se caracterizan por sus tallos de hasta 8 metros de altura, cuadrangulares y pubescentes, con hojas pecioladas de márgenes crenados y por presentar inflorescencias compuestas por densos verticilos florales generalmente de coloración naranja (Iwarsson y Harvey, 2003; Vos, *et al.* 1994). La distribución geográfica del género está restringida al continente Africano y su ciclo vegetativo es perenne, con excepción de *L. nepetifolia*, ya que ésta se encuentra distribuida en gran parte de los trópicos por lo que se puede considerar pantropical, además de que su ciclo vegetativo es anual (Iwarsson y Harvey, 2003).

Las flores comprendidas dentro del género *Leonotis* son visitadas ampliamente por una gran variedad de insectos, no obstante, es reconocido el papel que desempeñan los suimangas (Familia Nectariniidae) como sus polinizadores legítimos. La polinización ocurre cuando el labio superior de la corola, el cual cubre las anteras y el estigma, entra en contacto con la frente de estas aves durante su alimentación, momento en el cual el polen es depositado (Iwarsson y Harvey, 2003).

La curvatura y largo de la corola restringe la capacidad de los suimangas de pico corto para extraer el néctar de la cámara basal y da oportunidad a las aves con picos largos y curvados

para acceder al néctar, mismo que brinda un buen aporte a los altos requerimientos energéticos de la dieta de estas aves (Gill y Wolf, 1978). Por otro lado, en diferentes trabajos, se ha reportado que el néctar floral en el género *Leonotis*, presenta una composición de azúcares con una alta proporción en hexosas (Gill y Wolf, 1975; Vos, *et al.* 1994; Kulloli, *et al.* 2011). Diferentes autores han concluido que estas características representan una especialización del género *Leonotis* para la polinización por aves de la Familia Nectariniidae (Gill y Wolf, 1979; Gill y Conway, 1979; Iwarsson y Harvey, 2003).

No obstante, es fundamental hacer hincapié en que este grado de especialización no excluye a otros visitantes florales, ya que como se mencionaba, existen diferentes grupos de polinizadores con comportamientos análogos, como lo reportado en la India con *L. nepetifolia* donde alrededor del 66% de sus visitantes florales son abejas mieleras, mientras que otros organismos como las aves de la Familia Nectariniidae son consideradas como visitantes oportunistas en lugar de polinizadores efectivos (Fenster, *et al.* 2004, Kulloli, *et al.* 2011).

Concerniente a lo anterior, se ha planteado que las características morfológicas de *L. nepetifolia* han evolucionado adecuadamente para mantener una dinámica de polinización con organismos de diferentes taxones (Cruden, *et al.* 1983 Gill y Conway, 1979; Kulloli, *et al.* 2011). La alta plasticidad fenotípica con la que cuenta es un rasgo al que se le ha atribuido su capacidad para poder desarrollar diferentes características mediante las cuales ha logrado sobrevivir como maleza en distintos hábitats geográficos (Raju y Subba, 1989; Raju, 2005).

Una característica transcendental que presenta *L. nepetifolia* es que es una especie autógama facultativa ante la ausencia y aún en presencia de polinizadores. Sin embargo, se considera que la interacción que mantiene con sus visitantes florales es a través del néctar que ofrece como recompensa, la cual representa una estrategia que le ha permitido mantener su variabilidad genética (Raju y Subba, 1994, 1989; Raju, 1994, 2005).

En el continente americano, *L. nepetifolia* es una especie introducida, que se distribuye ampliamente y es conocida su afinidad por los hábitats perturbados como a las orillas de bosques, a lo largo de bancos de arroyos, en basureros y en suelos arenosos y pedregosos. Es

una hierba anual a la que además se le ha reconocido una fuerte dependencia a las lluvias para su germinación y crecimiento (Gill y Conway 1979; Vos, *et al.* 1994; Iwarsson y Harvey, 2003).

En México, *L. nepetifolia* tiene un comportamiento ecológico estrictamente ruderal, ha consumado su naturalización y también ha alcanzado una amplia distribución en territorio mexicano. Se cree que su introducción al país se realizó en calidad de planta ornamental y que pudo haber llegado a través de algún país de origen no Africano, ya que los contactos comerciales y culturales entre México y África se han mantenido siempre a niveles bajos (Rzedowski y Rzedowski, 1990; Castillo, *et al.* 2009; Villaseñor y Espinoza, 1998).

Al ser *L. nepetifolia* una especie introducida en el continente Americano, dicha especie se enfrentó a cambios sustanciales en su nicho ecológico, uno de estos cambios es la ausencia de polinizadores, como las aves de la Familia Nectariniidae que son sus polinizadores naturales en el viejo mundo. Sin embargo, se ha observado en América que aves de la Familia Trochilidae visitan sus flores para extraer el néctar que ofrece, incluso se ha reportado que estas aves transportan su polen, por lo que se puede considerar a los colibríes como un vector de entrecruzamiento de gametos de esta especie introducida (Arizmendi, *et al.* 1994; Andrade, 2016).

En México, en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA) la población de *L. nepetifolia* se encuentra creciendo aceleradamente, con una tasa intrínseca de crecimiento de $r = 22.74$ individuos/individuo/año, un tiempo generacional de $T_g = 262.9$ días y una tasa reproductiva neta de $R_o = 286.6$. Estos atributos biológicos son característicos de especies invasoras (López, 2016).

La alta plasticidad fenotípica que se ha reconocido en *L. nepetifolia* podría ser un factor importante para aumentar la adecuación de esta especie al nicho ecológico al que se enfrenta en territorio americano, mostrando diferentes expresiones fenotípicas como en la morfología o la composición de azúcares del néctar facilitando de este modo la relación entre esta y sus visitantes florales.

Bajo estas premisas teóricas se puede esperar que ante el cambio de nicho ecológico de *L. nepetifolia* en el continente Americano, los colibríes se desenvuelvan cubriendo el rol que realizan las aves de la Familia Nectariniidae en el viejo mundo. Trabajos como el realizado por López (2016) demuestran que *L. nepetifolia* se encuentra bien establecida en la REPSA, sin embargo, no se conoce la magnitud del impacto que efectúan los visitantes florales con los que interactúa esta especie en México.

El presente trabajo está enfocado en describir la biología reproductiva de *L. nepetifolia* para reconocer cuáles son sus principales polinizadores o vía de reproducción más efectiva, así como las estrategias que sigue para incrementar su adecuación dentro de los territorios en los que es introducida.

ANTECEDENTES

En las especies vegetales se puede atribuir que la composición de azúcares en néctar refleja las preferencias dietéticas de los diferentes grupos de polinizadores que utilizan el recurso floral ofrecido (Freeman, *et al.* 1984; Martínez del Río, 1990; Baker y Baker, 1982). Como resultado de esta interacción se ha propuesto que la selección mediada por polinizadores puede ser un factor determinante en la variación de patrones morfológicos y fisiológicos dando pauta a nuevas expresiones fenotípicas en especies vegetales (Ambruster, *et al.* 2004).

Se reconoce la dicotomía que existe entre la preferencia de néctar rico en hexosas por polinizadores generalistas y néctar rico en sacarosa por polinizadores especializados como aves de la Familia Trochilidae (Abrahamczyk, *et al.* 2017), sin embargo, se sabe que aves de la Familia Nectariniidae tienen la capacidad fisiológica de aprovechar néctar rico en sacarosa y en contraparte, las aves de la Familia Trochilidae pueden aprovechar las hexosas, no obstante, las preferencias dietéticas de cada grupo están relacionadas a otros factores como las tasas de asimilación de energía y la disponibilidad de recursos (Lotz y Schondube, 2006).

Las preferencias dietéticas de los polinizadores especializados como los colibríes, son un factor que influye de manera directa en los patrones de forrajeo, en consecuencia, esto puede condicionar el éxito reproductivo de las plantas con las que mantienen una interacción ecológica (Fenster, *et al.* 2006; Nicolson, 2007).

Cruden (1976) encontró que las poblaciones de *L. nepetifolia* que se desarrollan en baja altitud (1-1,000 m) de las costas del Pacífico y Atlántico de México, muestran menores cantidades de néctar así como bajas concentraciones de azúcares, además de flores pequeñas y proporción de polen y óvulos disminuidos. En contraste, las poblaciones de altitud media de la región central de México (1,000-2,200 m) presentan mayor volumen de néctar, concentraciones altas de azúcares, mayor longitud floral y una mayor proporción de polen y óvulos.

En África y la India se ha reportado que *L. nepetifolia* presenta una composición de azúcares del néctar con dominancia de hexosas (Vos, *et al.* 1994; Kulloli, *et al.* 2011), en contraste, Freeman, *et al.* (1985) reportaron que en Sinaloa, México a 1280 m.s.n.m. la misma especie

presenta una composición del néctar con dominancia de sacarosa. Lo cual se ha atribuido a que las altas proporciones de sacarosa son una característica ancestral dentro de la Familia Lamiaceae (Baker y Baker, 1983), y que la composición de néctar rico en hexosas es considerada una condición derivada que ha presentado *L. nepetifolia* (Vos, *et al.* 1994). Se ha propuesto que la relación ecológica entre las preferencias dietéticas de los grupos de polinizadores y las características del néctar que ofrecen las flores como recompensa es una explicación parcial del mecanismo evolutivo de las plantas (Abrahamczyk, *et al.* 2017).

Se ha reportado la interacción que mantiene *L. nepetifolia* con aves de la Familia Trochilidae, ya que se ha visto que aprovechan el néctar que ofrece (Arizmendi, *et al.* 1994) y como resultado de esta interacción, los colibríes transportan su polen por lo que se puede deducir que están llevando a cabo su polinización (Andrade, 2016).

Estudios previos reportan que en México *L. nepetifolia* presenta un sistema de reproducción mixto, esta característica en combinación con otras ventajas biológicas como la longevidad en la viabilidad de semillas y una abundante producción de éstas, le confieren a esta especie una gran capacidad invasiva (Díaz, *et al.* 2020). También se ha observado que presenta diversas variaciones influidas por las condiciones climáticas locales de los hábitats en los que se encuentra, por ejemplo: se han reportado diferencias en el período de floración, variaciones en el tamaño de las flores y de las estructuras reproductivas. Estas diferencias son el reflejo de la plasticidad fenotípica que posee y es también una ventaja que le favorece para desarrollarse como una maleza de distribución pantropical (Raju, 2005).

Por otro lado, otra ventaja ecológica que puede contribuir en el desarrollo de una especie invasora como *L. nepetifolia*, es la presencia de polinizadores con comportamientos análogos, al respecto, se ha postulado que las Familias Trochilidae, Meliphagidae y Nectariniidae pueden considerarse como homólogos ecológicos, ya que a pesar de presentar distribuciones geográficas diferentes, comparten características conductuales como su afinidad al síndrome ornitófilico, características morfológicas como la forma y largo de los picos y su alimentación a base de néctar, estas semejanzas proceden de una convergencia evolutiva que resulta de su interacción con flores ornitófilas (Napier, *et al.* 2013).

Por lo anterior, es probable que factores tanto bióticos como abióticos estén influyendo sobre *L. nepetifolia*, causando alteraciones que se vean reflejadas en su fenología, morfología floral así como en la composición de azúcares del néctar. El conocimiento de la interacción de los visitantes florales con *L. nepetifolia* y el éxito reproductivo de ésta en México, puede aportar nuevos indicios sobre las ventajas que son aprovechadas por especies vegetales exóticas para colonizar nuevos territorios.

Ante la ausencia de aves de la Familia Nectariniidae en el continente americano, se espera que aves de la Familia Trochilidae no solamente estén realizando visitas florales, sino que estén efectuando la polinización de *L. nepetifolia* en conjunto con otros visitantes florales. Por otra parte, el cambio de nicho ecológico al que se expuso *L. nepetifolia*, puede promover cambios en la calidad y composición del néctar que ofrece como recompensa así como en atributos relacionados con su biología reproductiva.

OBJETIVOS

Objetivo General

Analizar la biología floral y la polinización de *L. nepetifolia* en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Angel determinando su biología reproductiva, composición del néctar, visitantes florales y polinizadores con el fin de conocer la biología reproductiva que desarrolla en un territorio donde ha sido introducida.

Objetivos Particulares

- Describir la biología floral de *L. nepetifolia* (fenología, morfología floral, longevidad floral, dehiscencia de anteras y receptividad estigmática), para que nos permita conocer su desarrollo sexual.
- Describir la calidad y disponibilidad del néctar floral (cantidad, concentración de azúcar, patrones de disponibilidad, producción y composición de azúcares) para conocer la recompensa que ofrece a sus visitantes florales.
- Clasificar los tipos de visitantes florales y periodo de actividad de cada uno, con la finalidad de conocer las interacciones que mantienen con *L. nepetifolia*.
- Determinar el éxito reproductivo de la planta (producción de semillas) como resultado de su interacción con diferentes polinizadores con la finalidad de conocer cuales visitantes son los que tienen mayor relevancia en su desarrollo.

METODOLOGÍA

Descripción del género *Leonotis* y la especie objetivo: *Leonotis nepetifolia*.

La Familia Lamiaceae alberga al género de interés para el presente trabajo, a través de un análisis cladístico se ha concluido que los géneros *Leonotis* y *Acrotome* son subgrupos del género *Leucas*, el cual ha sido identificado como un grupo taxonómico parafilético al que pertenece *Leucas martinicensis* (Jacq.) R. Br., de esta última surge *Leonotis* como grupo hermano (Ryding, 1998). El género *Leonotis* alberga nueve especies diferentes que se caracterizan principalmente por presentar tallos con glómérulos y vértices densos de flores de coloración generalmente anaranjada (Iwarsson y Harvey, 2003).

El género *Leonotis* se caracteriza por presentar especies anuales o perennes que pueden llegar a medir hasta 8 m de altura. Los tallos que presentan son cuadrangulares, ocasionalmente redondeados en la base y pubescentes. Las hojas son ocasionalmente sésiles, pecioladas y con márgenes crenados. Las inflorescencias están compuestas por uno a cinco verticilos por brote, los cuales son de esféricos a elipsoides. El cáliz es tubular y mucronado con diez nervaduras y de ocho a diez dientes triangulares mucronados en el ápice. La corola es tubular formada por dos labios blancos o ligeramente rosados, cubiertos por pubescencia roja, anaranjada, amarilla y a veces blanca. El labio superior de la corola es completo y ligeramente más corto que el tubo, éste presenta una curvatura hacia el ápice, misma que cubre las anteras y el estigma. Se presentan cuatro estambres insertados en la boca de la corola, con un par más largo que el otro, con dos tecas divaricadas. El estilo es parcialmente bifido con la superficie dorsal del estigma sésil. Las semillas son obcónicas con tres ángulos por la sección transversal, en general son glabras, oscuras o de un color marrón pálido (Iwarsson y Harvey, 2003).

Leonotis nepetifolia (L.) R. Brown es la única especie del género al que pertenece, que se distribuye de manera pantropical con un ciclo de vida anual, sin embargo, López (2016) reportó que en la REPSA, no todos los individuos de *L. nepetifolia* se comportan como individuos anuales, ya que en su trabajo se calculó que el 24.16% de la población estudiada se comporta como organismo de ciclo bienal, e inclusive, un 12.08% de la población logra entrar en etapa reproductiva en ambos años.



Figura. 1. Inflorescencia en forma de pseudoverticilos globosos de *L. nepetifolia*, reconocidos en la literatura como “glomérulos”.

En México se ha reportado que la especie se encuentra distribuida desde el nivel del mar hasta los 2,200 m (Cruden, 1976), no obstante, Castillo, *et al.* (2009), reportó su presencia en la REPSA, misma que tiene una altitud alrededor de los 2,250 – 2,300 m. Usualmente alcanzan alturas entre los 1.5 y los 3 m y su raíz es muy superficial y somera, el tallo es cuadrado (característica que se considera, facilita la percha de las suimangas) y ocasionalmente estriado con pubescencia corta en posición antrorsa y retrorsa (Gill y Conway 1979), las hojas son opuestas y miden entre 6 y 12 cm de largo, entre 3 y 6 cm de ancho dependiendo de su posición en el tallo, son pecioladas con ápice agudo a acuminado mientras que la base es cuneada atenuada, el margen es profundamente crenado con alrededor de 25 y 51 dientes desde el ápice a la base. Ambas superficies pueden ser de ligera hasta densamente pubescentes, el envés generalmente es más densamente pubescente y venado (Iwarsson y Harvey, 2003).

La inflorescencia de *Leonotis nepetifolia* tiene forma de pseudoverticilos globosos que se han denominado “glomérulos”, los cuales se distribuyen a lo largo del tallo, separados por amplios internodos (Fig. 1), (Gill y Conway 1979), las brácteas son estrechamente lanceoladas o ausentes, con ápice agudo y base atenuada. Los glomérulos son esféricos con entre 30 y 67 mm de diámetro (Iwarsson y Harvey, 2003).

Área de estudio

El presente trabajo se llevó a cabo en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA), ubicada dentro de Ciudad Universitaria en la Ciudad de México a una altitud aproximada de 2,250 m.s.n.m. bajo las coordenadas 19°18'21"-19°19'17" N, 99°10'15"-99°12'4" O, misma que alberga alrededor de 200 ha (Carrillo, 1995). El ecosistema de la REPSA está situado sobre el derrame de lava que produjo la última erupción del volcán Xitle que ocurrió hace aproximadamente 2000 años (Carrillo, 1995). Esta catástrofe tuvo como consecuencia un paisaje con numerosas unidades microambientales que se componen por grietas, hoyos, planicies y pendientes. Estos rasgos topográficos se originaron por las diferencias en la inclinación del terreno y el tiempo de enfriamiento de las capas de lava, dando también en consecuencia una pequeña porción de suelo en el terreno de la REPSA (Carrillo, 1995; Rojo y Rodríguez, 2002). La vegetación predominante está constituida por matorral de *Senecio praecox* en donde convergen especies de distintas regiones biogeográficas, el clima es templado subhúmedo con una precipitación media anual de 833 mm y una temperatura de 15.6 °C (Rojo y Rodríguez, 2002; Castillo *et al.*, 2009).

Fenología y morfología floral

Para la descripción de la fenología se utilizaron dos cohortes de 40 individuos de *L. nepetifolia* mismos que se monitorearon durante el periodo de desarrollo reproductivo de la planta, obteniendo los siguientes datos: número de brácteas, botones florales y flores. Los individuos de la primera cohorte (enero a mayo del año 2017) fueron seleccionados aleatoriamente dentro de un transecto de 175 m que rodea a la coordinación de estudios de posgrado de la UNAM. Los individuos de la segunda cohorte (agosto a diciembre del 2017) se ubicaron a lo largo de un transecto de 290 m de la zona de amortiguamiento A8 ubicada frente al Instituto de Ecología.

Se describió la morfología floral de *L. nepetifolia* utilizando la metodología empleada por Gill y Conway (1979) quienes tomaron en cuenta que las flores varían en su tamaño de acuerdo con la edad de la inflorescencia. Para determinar la edad se consideró la ubicación del crecimiento de las flores en tres secciones de la inflorescencia; 0-60° para las jóvenes, 60-120° en el caso de

las maduras y 120-180° correspondiente a las inflorescencias viejas (Fig. 2). Las mediciones se efectuaron con un vernier de 0.1 mm de error y se realizaron a 30 flores por cada grupo de edad, los parámetros que se consideraron fueron los siguientes: longitud total, índice de curvatura (altura/longitud total), profundidad en el labio, profundidad en la base, longitud del tubo cerrado, longitud de los estambres y longitud del pistilo.

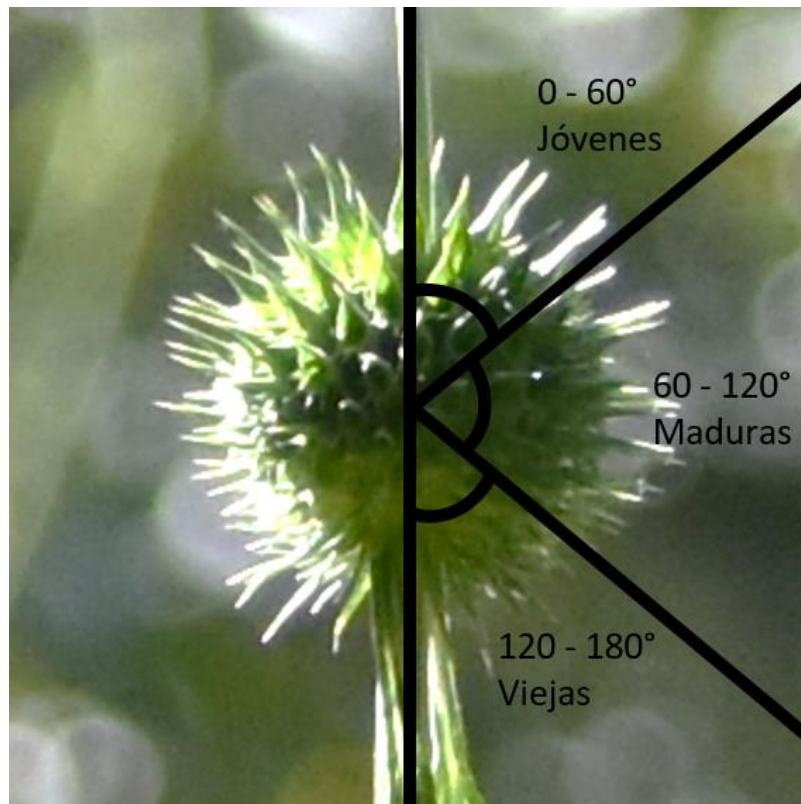


Figura 2. Ángulos de crecimiento floral para determinar la edad de las inflorescencias. De 0 a 60° flores jóvenes, de 60 a 120° flores maduras y de 120 a 180° flores viejas.

Longevidad floral, dehiscencia de anteras y receptividad estigmática

Para determinar la longevidad floral se marcaron 50 botones florales a punto de abrir, éstos se encontraban en 11 individuos y fueron monitoreados diariamente a partir del inicio de la antesis hasta la caída de los pétalos. Para determinar la dehiscencia de las anteras se embolsaron 60 botones florales próximos a la antesis y mediante observación directa con lupa se observó si las anteras se encontraban abiertas (Ruíz y Arroyo, 1978)

Por otro lado, para definir los días en que los estigmas florales se encuentran receptivos, se siguió el método propuesto por Kearns e Inouye (1993), para ello se marcaron 195 botones florales a punto de abrir y al primer día de antesis floral, se sumergieron los estigmas de las primeras 65 flores dentro de una solución de peróxido de hidrógeno al 32%, lo anterior se repitió durante los días que dura la antesis floral de *L. nepetifolia*. Se consideraron estigmas receptivos a aquellos que producían burbujas al entrar en contacto con el peróxido de hidrógeno.

Producción, acumulación, calidad y proporción de azúcares del néctar

Para la extracción de néctar floral se utilizaron capilares no heparinizados de 75 mm de longitud por 1.1-1.2 mm de diámetro interno marca Corning. Para el cálculo de los volúmenes extraídos se midió la distancia recorrida por el néctar dentro de los capilares usando un vernier con margen de error de 0.1 mm. y para determinar la concentración de azúcar de las muestras se utilizó un refractómetro de campo de 0-32° Brix modelo BTX-1 y marca VEE GEE (Kearns e Inouye 1993). Cada una de estas técnicas (extracción de néctar, cálculo del volumen y concentración de azúcares) se realizaron siguiendo los métodos que a continuación se describen.

El cálculo de proporción de azúcares del néctar se determinó a través de una muestra de néctar proveniente de 50 flores, que se mantuvo en congelación hasta su análisis mediante cromatografía líquida (HPLC) donde se determinaron las proporciones de glucosa, sacarosa y fructosa.

Se realizó cosecha en pie para calcular el néctar disponible como la empleada por Robles (2013), para la cual se extrajo el néctar de 30 flores y se cuantifica el volumen y la concentración de azúcar. Este proceso se repitió cada hora desde las 7:00 hasta las 18:00 horas. Para determinar el néctar acumulado se utilizó la siguiente metodología; se embolsaron aleatoriamente tres grupos de 37 botones florales a punto de abrir y a partir de la antesis se esperaron 8, 32 y 56 horas para cada grupo y a cada uno de estos se le cuantificó volumen y concentración de azúcar del néctar (Kearns e Inouye, 1993).

Visitantes florales

Se estableció un muestreo aleatorio estratificado delimitando ocho parcelas donde se ubicó a *L. nepetifolia*, cada parcela fue considerada como un punto de muestreo. En cada uno de los ocho puntos se realizaron observaciones focales con binoculares marca Bushnell de 10 x 42 mm, realizando observaciones en dos periodos (diferentes días), uno de 08:00 a 13:00 y otro de 13:00 a 19:00 horas, abarcando así 11 horas de observaciones por cada punto de muestreo. Se identificaron las especies de visitantes florales mediante guías de campo y se catalogaron los tipos de visitas en visitantes legítimos (cuando se observó contacto con estructuras reproductivas de las flores), robadores primarios (cuando no se observó contacto con estructuras reproductivas) y robadores secundarios (cuando el visitante floral utiliza los medios creados por robadores primarios, por ejemplo: las perforaciones realizadas por colibríes) (Arizmendi, *et al.* 1994; Inouye, 1980; Kulloli, *et al.* 2011).

Efectividad de Polinización

Se embolsaron 250 botones florales de diferentes individuos de *L. nepetifolia* y se esperó hasta que las flores se encontraran en dehiscencia y receptividad estigmática para ser desembolsadas con la finalidad de evitar cualquier interacción con otros vectores. Las flores receptivas fueron sometidas a diferentes tratamientos de polinización: 1) xenogamia (polinización manual con polen de flores de otros individuos), 2) geitonogamia (polinización manual con polen de flores del mismo individuo), 3) autogamia (polinización automática) y 4) polinización abierta, dejando que las flores interactuaran con sus visitantes naturales.

Por otro lado, se puso a prueba la efectividad de polinización de: 5) *Apis mellifera*, en la que se dejó que las flores fueran visitadas de forma natural por individuos de la especie y se fueron descartando las flores que eran visitada por algún otro organismo, 6) Familia Trochilidae, el experimento consistió en capturar individuos mediante redes de niebla, exponerlos al polen de *L. nepetifolia* y luego ser introducidos, individualmente, a una jaula de malla de 0.5 metros cuadrados (Fig. 3), cada individuo fue sometido a este experimento durante máximo 20 minutos para minimizar el estrés ocasionado. Los colibríes se observaron de manera constante

con ayuda de unos binoculares marca Bushnell de 10 x 42 mm para considerar solamente visitas legítimas y descartando las flores en las que se observó robo de néctar.

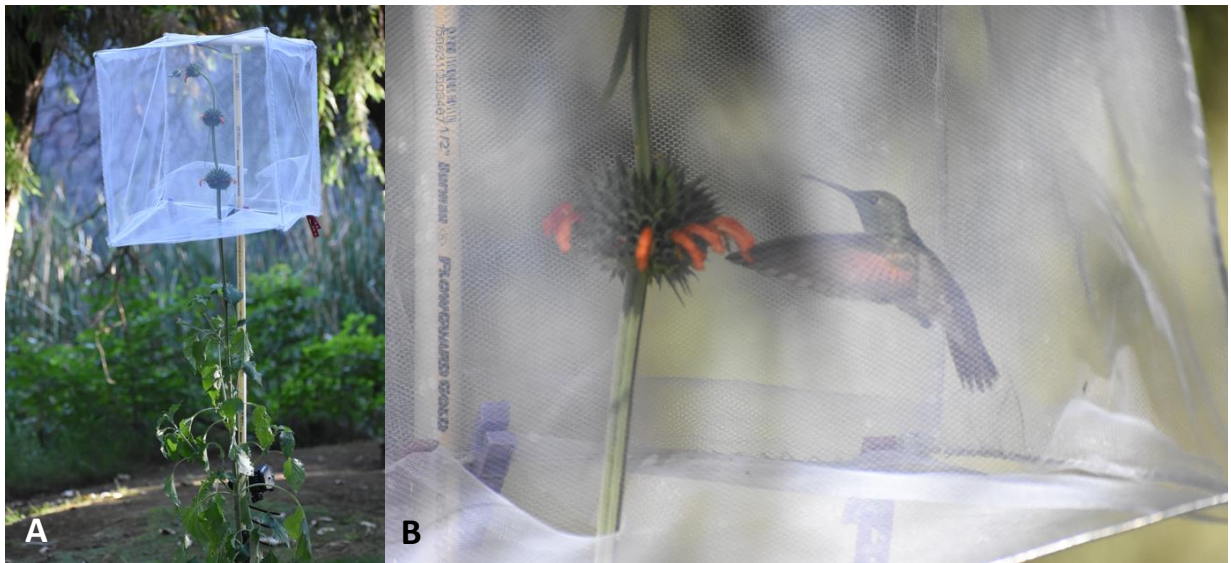


Figura 3. Tratamiento de polinización por aves de la Familia *Trochilidae*. A) Jaula de malla de 0.5 metros cuadrados, B) Individuo de la Familia *Trochilidae* sometido al experimento de polinización.

Para cada uno de los tratamientos se obtuvieron 30 flores ($n= 30$) y se esperó hasta la producción de frutos y semillas. Se calculó el fruit set y el seed set de cada uno de los tratamientos mediante las siguientes ecuaciones (Dafni, 1992).

$$Fruit\ set = \left(\frac{No.\ de\ frutos\ obtenidos}{No.\ de\ flores} \right)$$

$$Seed\ set = \left(\frac{No.\ de\ semillas\ por\ fruto}{No.\ de\ flores} \right)$$

Para calcular el éxito reproductivo se siguió la fórmula propuesta por Dafni (1992).

$$Éxito\ reproductivo = \left(\frac{No.\ de\ frutos\ obtenidos}{No.\ de\ flores\ tratadas} \right) \left(\frac{No.\ promedio\ de\ semillas\ por\ fruto}{No.\ promedio\ de\ óvulos\ por\ flor} \right)$$

Análisis de datos

Para los análisis de datos de la morfología floral y los tratamientos de polinización, se consideraron como variables de respuesta los parámetros medidos (longitud total, índice de curvatura, profundidad en el labio, profundidad en la base, longitud del tubo cerrado, longitud de los estambres y longitud del pistilo) y las semillas obtenidas. Mientras que se consideraron como variables explicativas la edad de las flores (jóvenes, maduras y viejas) y los tratamientos de polinización (xenogamia, geitonogamia, autogamia, polinización abierta, efectividad de polinización de *Apis mellifera* y efectividad de polinización de aves de la familia Trochilidae).

Con la finalidad de establecer si existen diferencias significativas en la morfología de las flores y por otro lado, entre los tratamientos de polinización, se realizaron las siguientes pruebas estadísticas: 1) Se verificaron los supuestos de estadística paramétrica para lo cual cada variable de respuesta fue sometida a prueba de normalidad (Shapiro Wilk) y de homocedasticidad (Levene), 2) Las variables de respuesta que cumplieron los supuestos de normalidad y homocedasticidad fueron sometidas a análisis de varianza de un factor, 3) Las variables que no cumplieron los supuestos de estadística paramétrica (normalidad y homocedasticidad), fueron sometidas a la prueba de Kruskal Wallis. 4) Finalmente se efectuó la corrección de Bonferroni (prueba post hoc) a las variables de respuesta que mostraron diferencias estadísticamente significativas con la finalidad de identificar que variable explicativa ocasiona las diferencias.

Para los análisis estadísticos se utilizó el software IBM SPSS Statistics V. 29.0.0.0.

RESULTADOS

Fenología floral

El monitoreo de la fenología floral comenzó sin apertura de flores para el mes de agosto (cohorte 2), no obstante, se observaron flores en antesis en otros individuos no contemplados para el muestreo, aunque de manera escasa. De esta cohorte monitoreada (n= 40), sólo el 17% había producido glomérulos y botones florales en el mes de agosto, sin embargo, para el mes de septiembre esta cifra se incrementó a un 85% de individuos con estructuras reproductivas.

Tabla 1. Número de individuos observados, número de glomérulos, botones florales y flores totales registrados durante el periodo de floración, dividida en dos cohortes, una de enero a abril del 2017 y la otra de agosto a diciembre del 2017.

Meses	Número de individuos	Número de glomérulos totales	Número de botones totales	Número de flores
Agosto	40	14	15	0
Septiembre	40	128	798	361
Octubre	40	215	1759	958
Noviembre	40	300	3576	2286
Diciembre	40	317	3964	3211
Enero	40	97	1131	917
Febrero	36	66	629	374
Marzo	9	14	81	42
Abril	3	3	11	8
Mayo	0	0	0	0

Para el mes de octubre la cantidad de flores en antesis casi se triplicó (de 361 a 958 flores totales). Durante el mes de diciembre se observa una mayor producción de estructuras reproductivas (3211 flores, 3964 botones y 317 glomérulos totales), mientras que en la cohorte 1 fue durante el mes de enero que se registró una mayor cantidad de flores (917, 1131 botones florales y 97 glomérulos totales). Finalmente, para el mes de febrero se registró una disminución de más del 50% de estos datos (Figura 4). Cabe señalar que algunos de los individuos monitoreados continuaban desarrollándose (entre el mes de enero y febrero) mostrando producción de más inflorescencias, esto a pesar del declive general en la producción de estructuras reproductivas. En los meses subsiguientes, la cantidad de estas estructuras fue

disminuyendo de una manera abrupta (alrededor del 85% de febrero a marzo) hasta que en el mes de mayo todos los individuos del muestreo murieron (Tabla 1). Es importante resaltar que otros individuos diferentes a los utilizados en este muestreo aún contaban con flores, aunque éstas se observaron escasamente.

De acuerdo con los datos reunidos se puede definir que el pico de floración de *L. nepetifolia* dentro de la REPSA se encuentra dentro del periodo comprendido entre los meses de noviembre a enero.

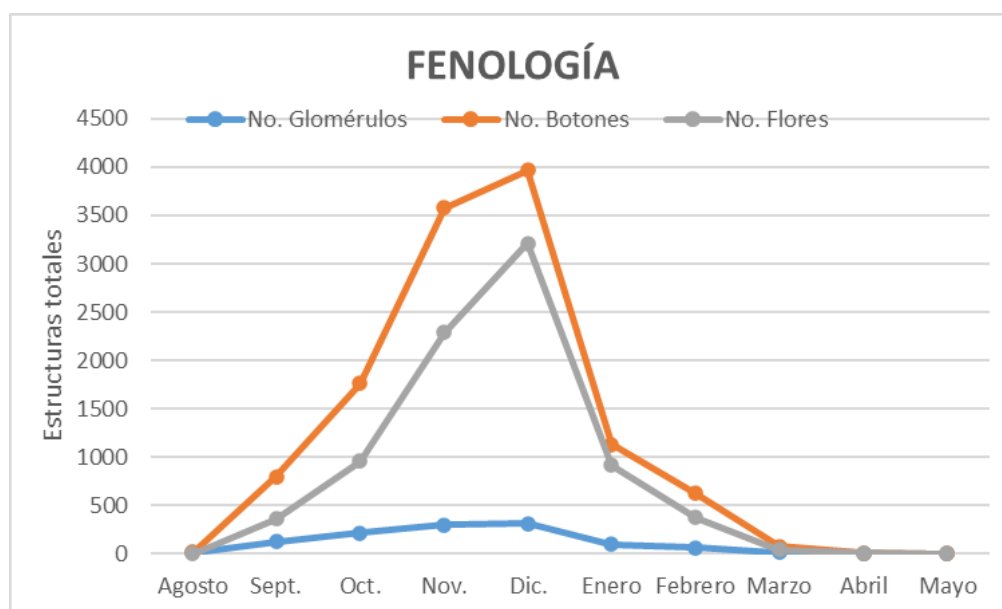


Figura 4. *L. nepetifolia*; Producción de glomérulos, botones florales y flores totales durante los meses de enero a mayo (cohorte 1 n=40) y de agosto a diciembre (cohorte 2 n=40).

Morfología Floral

Las flores son anaranjadas, inodoras, tubulares, pentámeras, bilabiadas, zigomórficas, con cuatro anteras y ovario ínfero, sin embargo, no presentan hercogamia ni exersión de estambres o pistilo. Las dimensiones morfológicas que se calcularon (promedio más menos desviación estándar) fueron las siguientes: longitud total de 32.6 ± 1.67 mm, longitud del tubo cerrado 16.8 ± 0.96 mm, profundidad en el labio 3.501 ± 0.27 mm, profundidad en la base 2.14 ± 0.27 mm, altura 10.3 ± 1.39 mm, longitud del pistilo 31.5 ± 1.94 mm, longitud de los estambres superiores 16.2 ± 0.88 mm, longitud de los estambres inferiores 12.2 ± 0.72 mm y el índice de curvatura de 0.31 ± 0.047 (Tabla 2) (Fig. 5).

Tabla 2. Promedios de las mediciones morfológicas obtenidas por grupos de edad (jóvenes, maduras, viejas y total), en mm \pm D.S. de las flores muestreadas (n=30 por grupo de edad).

Parámetros	Dimensiones florales (mm) por edad de pedicelos			
	Jóvenes (n=30)	Maduras (n=30)	Viejas (n=30)	Total
Longitud Total	32.2 \pm 1.75	32.7 \pm 1.13	32.9 \pm 1.99	32.6 \pm 1.67
Longitud Tubo cerrado	17.2 \pm 0.97	16.7 \pm 0.63	16.6 \pm 1.14	16.8 \pm 0.96
Profundidad Labio	3.47 \pm 0.404	3.47 \pm 0.21	3.55 \pm 0.15	3.501 \pm 0.27
Profundidad Base	2.16 \pm 0.307	2.1 \pm 0.25	2.17 \pm 0.27	2.14 \pm 0.27
Altura	10.3 \pm 2.13	10.3 \pm 0.54	10.2 \pm 1.04	10.3 \pm 1.39
Longitud Pistilo	32.5 \pm 2.03	30.9 \pm 1.28	31.07 \pm 2.01	31.5 \pm 1.94
Long. Estambre Sup.	16.4 \pm 0.82	16.2 \pm 0.62	15.9 \pm 1.09	16.2 \pm 0.88
Long. Estambre Inf.	12.4 \pm 0.709	12.2 \pm 0.55	12.1 \pm 0.87	12.2 \pm 0.72
Índice de curvatura	0.32 \pm 0.069	0.31 \pm 0.021	0.31 \pm 0.039	0.31 \pm 0.047

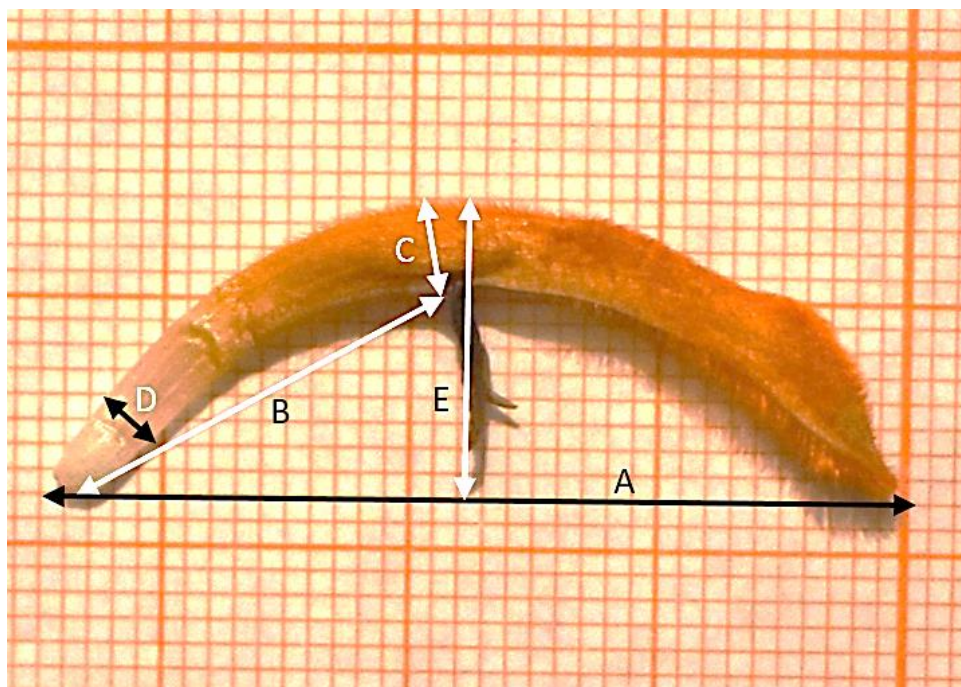


Figura 5. Dimensiones florales de *Leonotis nepetifolia*; A: longitud total, B: longitud del tubo cerrado, C: profundidad en el labio, D: profundidad en la base y E: altura.

Las pruebas de normalidad (Shapiro Wilk) y homocedasticidad (Levene) mostraron que las variables de respuesta que cumplen con los supuestos para estadística paramétrica fueron: Longitud total, longitud del tubo cerrado, profundidad de la base, longitud del pistilo, longitud del estambre inferior y longitud del estambre superior de *L. nepetifolia* (Tabla 3).

Tabla 3. Pruebas de normalidad (Shapiro Wilk) y de homocedasticidad (Levene) para comprobación de supuestos de estadística paramétrica aplicados a los parámetros morfológicos estudiados.

Parámetro	Edad de la flor	Prueba de Shapiro Wilk		Prueba de Levene		
		G. L.	Valor P	F	Grados de libertad (GL 1, GL2)	Valor P
Longitud total	Joven	30	0.355	2.97	2, 87	0.057
	Madura	30	0.245			
	Vieja	30	0.058			
Longitud tubo cerrado	Joven	30	0.632	2.95	2, 87	0.057
	Madura	30	0.836			
	Vieja	30	0.051			
Profundidad de la base	Joven	30	0.057	1.88	2, 87	0.158
	Madura	30	0.434			
	Vieja	30	0.432			
Longitud del pistilo	Joven	30	0.451	2.51	2, 87	0.087
	Madura	30	0.767			
	Vieja	30	0.092			
Long. estambre superior	Joven	30	0.164	3.05	2, 87	0.052
	Madura	30	0.745			
	Vieja	30	0.056			
Long. estambre inferior	Joven	30	0.698	1.53	2, 87	0.221
	Madura	30	0.052			
	Vieja	30	0.574			

Los resultados de los análisis de varianza (ANOVA) no mostraron diferencias significativas para la longitud total, longitud del tubo cerrado, profundidad de la base, longitud del estambre superior ni longitud del estambre inferior de *L. nepetifolia* (Tabla 4), sin embargo, se encontraron diferencias en las medidas morfológicas de la longitud del pistilo $F(2, 87) = 7.3107$, ($p < 0.05$) y $P = 0.001162$ y la prueba post hoc de Bonferroni demostró que la longitud del pistilo de las flores jóvenes es mayor que en flores maduras y viejas, ya que hay diferencias con la longitud del pistilo de las flores maduras ($p > 0.0028$) intervalo de confianza IC 95% y diferencias con la longitud del pistilo de las flores viejas ($p > 0.0059$) IC 95%, no obstante, la longitud del pistilo de flores maduras no muestra diferencias significativas respecto de las flores viejas.

Tabla 4. Pruebas de ANOVA para la longitud total, longitud del tubo cerrado, profundidad de la base, longitud del pistilo y longitud de estambres superior e inferior de *L. nepetifolia*.

Parámetro	F	Grados de Libertad	Valor P
Longitud total	1.626	2	0.202
Longitud tubo cerrado	2.718	2	0.071
Profundidad de la base	0.55	2	0.578
Longitud del pistilo	7.31	2	0.0011*
Long. estambre superior	2.915	2	0.0594
Long. estambre inferior	1.339	2	0.2672

*Valor P indica que el parámetro “Longitud del pistilo” presenta diferencias estadísticas.

Las variables de explicativas analizadas con la prueba de Kruskal Wallis (edad de las flores) no identificaron un efecto sobre las variables de respuesta (Profundidad del labio, altura e índice de curvatura) ya que no mostraron diferencias estadísticamente significativas (Tabla 5).

Tabla 5. Pruebas de Kruskal Wallis para la profundidad del labio, altura e índice de curvatura de *L. nepetifolia*.

Parámetro	H de Kruskal Wallis	Grados de Libertad	Valor P
Profundidad del labio	3.576	2	0.167
Altura	4.88	2	0.087
Índice de curvatura	6.708	2	0.053

Longevidad floral, dehiscencia de anteras y receptividad estigmática

La muestra de flores (n=50) monitoreadas de *L. nepetifolia* inició su antesis entre las 8:00 y las 15:00 horas del primer día, todas sobrevivieron hasta caer entre las 17:00 y 21:00 horas del tercer día, por lo que se pudo determinar que su vida media fue de 60 horas. La dehiscencia de

las anteras ocurrió dentro de la primera hora después de la antesis floral, la muestra completa (60 flores) liberó polen dentro de las tres primeras horas a partir de la apertura floral. En cuanto a los estigmas, se encontró que las flores de *L. nepetifolia* son receptivas desde el primer día de antesis, con un 62% de estigmas receptivos, para el segundo día este porcentaje disminuyó ligeramente a un 58% y para el tercer día de la apertura floral se encontró un porcentaje del 46% de flores en receptividad estigmática.

Néctar acumulado

El néctar floral de *L. nepetifolia* es producido en nectarios talámicos de la base del ovario. La acumulación de néctar para el grupo de flores de 8 horas fue de un volumen promedio y desviación estándar de 8.35 μ l (\pm 1.38 μ l) y una concentración de azúcar promedio de 17.13 °Brix (\pm 1.66 °Brix), mientras que para las muestras de 32 y 56 horas el volumen encontrado disminuyó, sin embargo, se observó una mayor concentración en °Brix (Tabla 6). Es importante mencionar que el 17% del grupo de flores con 56 horas no presentó néctar floral.

Tabla 6. Néctar acumulado en 8, 32 y 56 horas.; volumen en μ l y concentración de azúcar en °Brix.

	8 Hrs.	32 Hrs.	56 Hrs.
Volumen (μ l)	8.35 \pm 1.38	6.57 \pm 2.51	3.63 \pm 2.29
°Brix	17.13 \pm 1.66	20.56 \pm 3.5	22.92 \pm 4.17

Proporción de azúcares del néctar

La proporción de azúcares de *L. nepetifolia* encontrada fue hexosa dominante con un porcentaje de 37.67% de glucosa y 45.73% de fructosa, mientras que la sacarosa sólo presentó un 16.59%.

Cosecha en pie

El volumen (μl) medio de néctar producido a lo largo del día de las flores de *L. nepetifolia* (volumen y concentración en $^{\circ}\text{Brix} \pm$ error estándar) mostró una tendencia a aumentar durante el día (Fig. 6). Luego del inicio del muestreo a las 7:00 hrs, el volumen decreció ligeramente para continuar una tendencia en aumento hasta las 13:00 hrs, hora a partir de la cual se observó un decrecimiento. El valor máximo en volumen de néctar es a las 16:00 hrs a partir de este momento se observa que el volumen de néctar promedio vuelve a decrecer hasta alcanzar un valor de $9.02 \mu\text{l} (\pm 0.76 \mu\text{l})$ a las 18:00 hrs

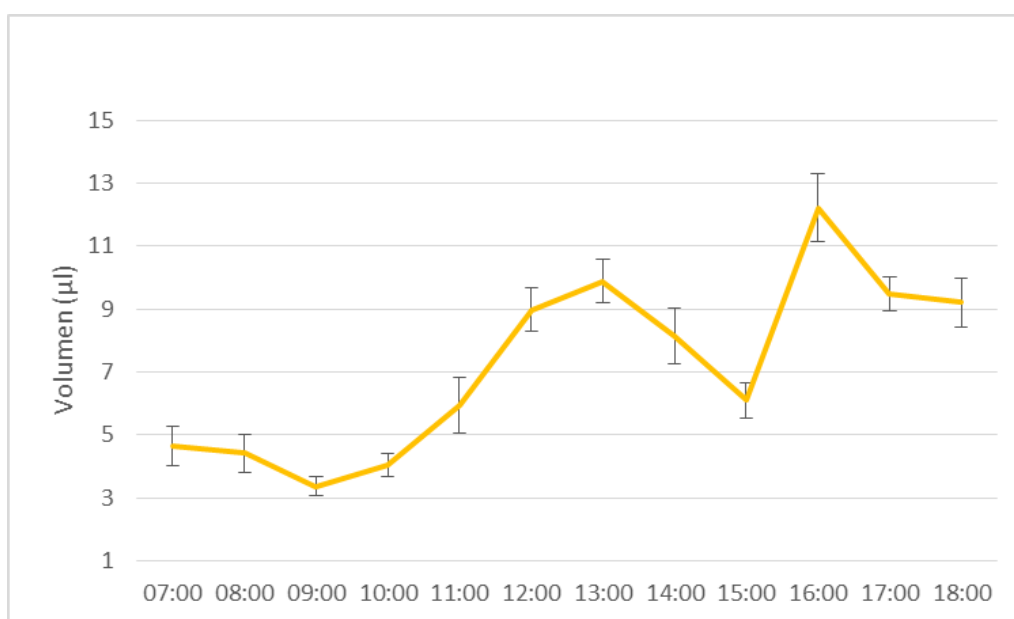


Figura 6. Cosecha en pie de *L. nepetifolia*, los datos obtenidos muestran que el volumen del néctar tiene una tendencia a aumentar a lo largo del día, con un pico máximo de volumen ($12.2 \mu\text{l} \pm 1.08$ e. e.) a las 16:00 hrs.

Por otro lado, la concentración de azúcar de las flores de *L. nepetifolia* muestra valores que oscilan entre los 14 y 23 $^{\circ}\text{Brix}$. La media calculada y error estándar a las 7:00 hrs fue de 19 $^{\circ}\text{Brix}$ (± 0.46) este valor decrece ligeramente a lo largo del día para terminar con un valor medio de 17 $^{\circ}\text{Brix}$ (± 0.74) a las 18:00 hrs (Fig. 7). Sin embargo, se observan dos picos de valores medios, uno a las 11:00 hrs con 14.73 $^{\circ}\text{Brix}$ (± 1.12) y otro a las 15:00 hrs con 23.43 $^{\circ}\text{Brix}$ (± 0.49).

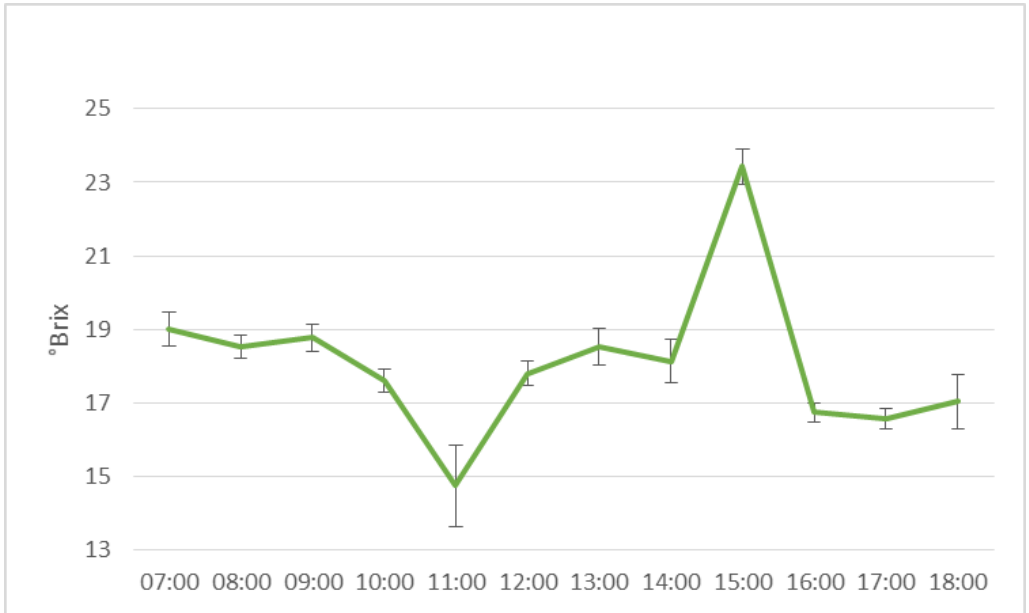


Figura 7. Cosecha en pie. Valores obtenidos de la concentración de azúcar del néctar de *L. nepetifolia* a lo largo del día.

Visitantes Florales

Los principales visitantes florales de *L. nepetifolia* son las abejas de la especie *Apis mellifera* (Tabla 7), éstas colectan polen a lo largo de todo el día. La interacción con las estructuras reproductivas de las flores hace que sus visitas se consideren como legítimas, ya que esto conlleva que se pueda polinizar la planta (Fig. 9a). Los colibríes visitan las flores durante el día realizando visitas legítimas (polinizador), esto sucede cuando éstas aves se acoplan de tal forma que su frente entra en contacto con el labio superior de las flores impregnándose así de polen. Sin embargo, también llevan a cabo robos primarios, estos últimos los puede efectuar de dos maneras; 1) presionando con ayuda de su pico, la base de la corola contra el cáliz y 2) haciendo perforaciones en el labio superior de las flores, es importante mencionar que estas perforaciones son aprovechadas por otros visitantes para efectuar robos secundarios (Fig. 8a, 8b, 8c y 8d).



Figura 8. Individuos de *Saucerottia beryllina* visitando flores de *L. nepetifolia*. a) robo de néctar mediante la perforación de la corola, b) robo introduciendo el pico entre la corola y el cáliz, c) visita legítima, se observa el acoplamiento de la corola sobre el pico del colibrí y d) visita legítima, se observa que el pico y la frente del colibrí entran en contacto con el labio superior de la flor.

En los puntos de muestreo se registraron tres especies diferentes de colibríes; *Saucerottia beryllina*, *Cynanthus latirostris* y *Calothorax lucifer*, aunque esta última especie se registró en un solo punto de muestreo. Otros visitantes frecuentes fueron el robador de néctar *Diglossa baritula* el cual presiona con el pico la base de la corola contra el cáliz llegando incluso a arrancar las flores, sin embargo, no se registró que esta ave entre en contacto con las estructuras reproductivas de las flores (Fig. 9b). Por otro lado, se registró que la mariposa *Dione juno huascuma* lleva a cabo robos secundarios al aprovechar las perforaciones realizadas en los robos previos de colibríes, aunque también puede efectuar robos primarios introduciendo su espiritrompa directamente en el tubo de la corola, pero sin entrar en contacto con las anteras de la flor (Fig. 9c y 9d).



Figura 9. Visitantes florales de *L. nepetifolia*. a) *A. mellifera*, colectando polen, b) individuo de *D. baritula* perchado en el tallo de la planta antes de robar néctar de las flores, c) *D. juno huascuma* realizando robo secundario de néctar mediante un orificio en la corola previamente realizado por un colibrí y d) robo primario de la misma especie de mariposa mediante la introducción directa de la espiritrompa en el tubo de la corola.

Por último, se registró una visita aislada del ratón *Peromyscus melanotis*. Esta especie escala el tallo de la planta hasta llegar a los glomérulos para tener acceso a las flores (Fig. 10 a y b), sujetando la corola con sus extremidades delanteras para después jalarlas hasta lograr arrancar las mismas (Fig. 10 c), posteriormente gira las flores para beber el néctar directamente desde la base de la corola (Fig. 10 d).



Figura 10. Interacción de *Peromyscus melanotis* con *L. nepetifolia*. a y b) individuo escalando por el tallo de la planta hasta llegar al glomérulo, c) organismo sujetando una flor para arrancarla y d) robo de néctar efectuado desde la base de la corola.

Se registraron como visitantes legítimos a las especies *S. beryllina*, *C. latirostris*, *C. lucifer* y *A. mellifera*, ya que éstas fueron las únicas que entraron en contacto con las estructuras reproductivas de las flores. Como robadores primarios se consideraron a las tres especies de colibríes además de *D. baritula*, *D. juno huascuma* y *P. melanotis*, en todas ellas se observó consumo de néctar sin entrar en contacto con estructuras reproductivas, finalmente se consideró únicamente a la especie *D. juno huascuma* como robador secundario ya que se observó que utilizan las perforaciones realizadas por colibríes para poder acceder al néctar floral (Tabla 7).

Tabla 7. Visitantes florales de *L. nepetifolia* agrupados por familia y por tipo de visitas florales; visitante legítimo (VI), robadores primarios (Rp) y robadores secundarios (Rs).

Familias	Especie	Tipo de visitas
Aves		
Trochilidae	<i>Saucerottia beryllina</i>	VI, Rp
	<i>Cynanthus latirostris</i>	VI, Rp
	<i>Calothorax lucifer</i>	VI, Rp
Emberizidae		
	<i>Diglossa baritula</i>	Rp
Insectos		
Apidae	<i>Apis mellifera</i>	VI
Nymphalidae	<i>Dione juno huascuma</i>	Rp, Rs
Mamíferos		
Cricetidae	<i>Peromyscus melanotis</i>	Rp

Apis mellifera

Los individuos de *A. mellifera* se mantienen colectando polen a lo largo del día, el periodo con mayor actividad se observa entre las 12:00 y las 15:00 hrs con un pico de mayor actividad a las 13:00 hrs con 16.75 individuos (± 2.9 individuos), mientras que, durante las primeras y últimas horas del día se registran los periodos de menor actividad con una media de 4.75 (± 1.8 individuos) y 4.5 individuos (± 1.6 individuos) respectivamente por sitio de muestreo (Fig. 11).

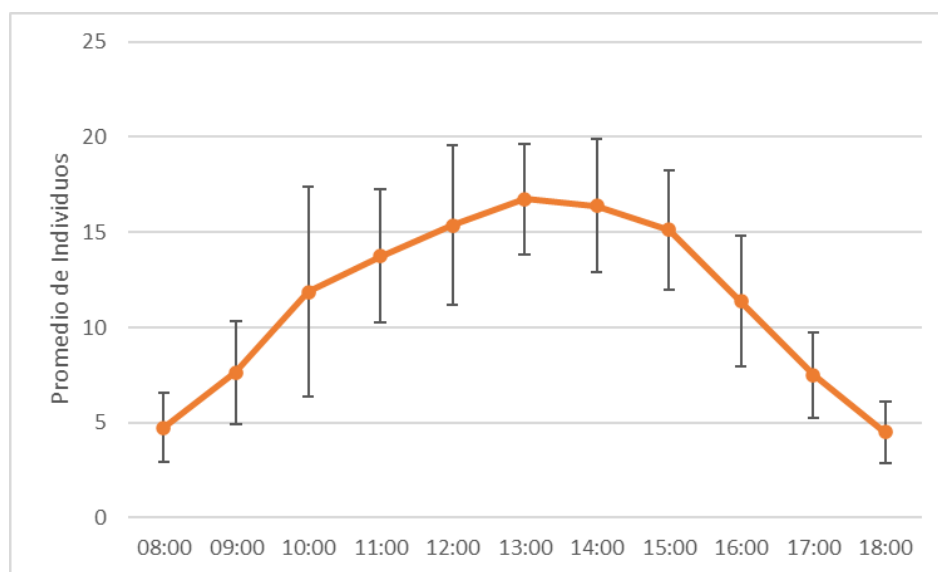


Figura 11. Periodo de actividad de *A. mellifera* a lo largo del día, promedio de individuos (media \pm desviación estándar) para todos los puntos de muestreo.

Colibríes

Las visitas que realizaron los colibríes son en su mayoría robos primarios con un 89.2% de las visitas totales mientras que las visitas en las que entran en contacto con estructuras reproductivas (polinización) corresponde al 10.7% restante. Las interacciones se registraron durante todo el día, con un periodo de mayor actividad durante las primeras horas de la mañana, con un pico de interacciones (media \pm desviación estándar) a las 10:00 hrs con 31.82 robos (\pm 42.1 robos) y 3.41 visitas legítimas (\pm 4.8 visitas legítimas), datos que contrastan con el periodo de menor actividad que se observó en un horario comprendido entre las 18:00 y 19:00 hrs (Fig. 12).

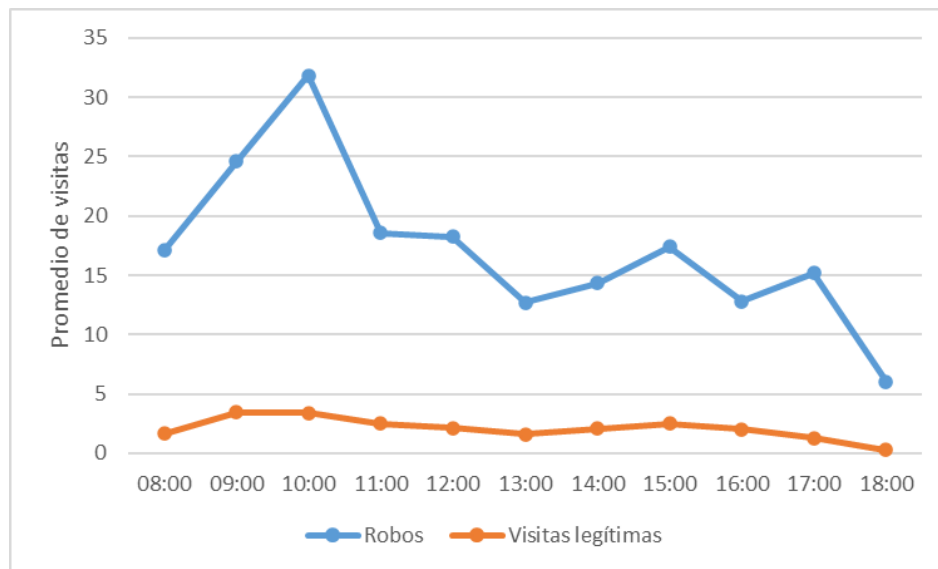


Figura 12. Actividad observada durante el día (88 horas de observaciones) de colibríes alimentándose del néctar de *L. nepetifolia*.

Diglossa baritula

Para *Diglossa baritula* se registraron solamente robos de néctar. Las interacciones que mantiene con *L. nepetifolia* variaron a lo largo del día, sin embargo, el periodo de mayor actividad se observó en las primeras horas de la mañana con un pico máximo a las 9:00 hrs con un promedio de 8.25 robos (\pm 8.46 robos), en contraste con una mínima interacción a las 17:00 hrs en donde se observó un promedio de 2.12 robos (\pm 3.04 robos). En el presente trabajo no se registraron visitas en el periodo comprendido entre las 18:00 y 19:00 hrs., es importante

mencionar que en uno de los puntos de muestreo no se registró ninguna actividad de la especie con relación a su interacción floral con *L. nepetifolia* (Fig. 13).

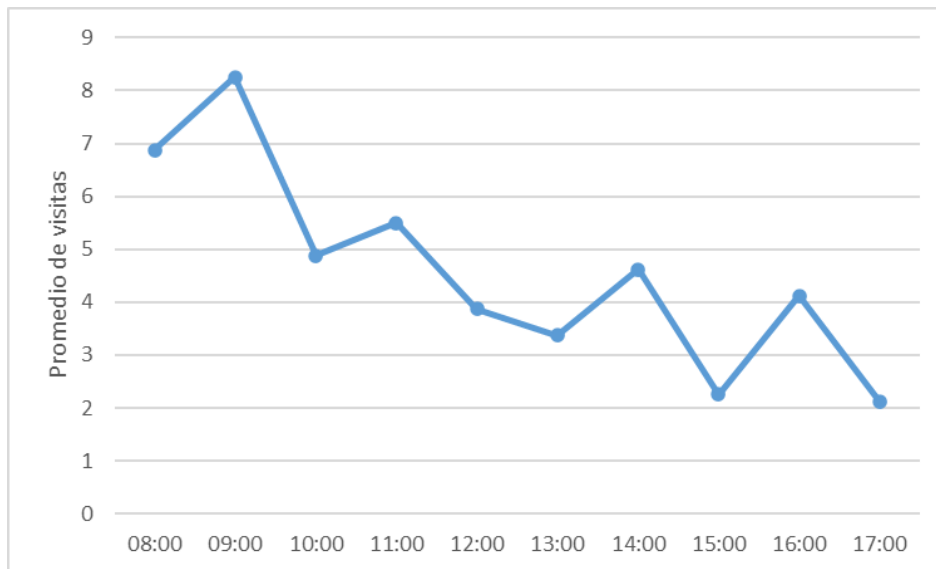


Figura 13. Visitas florales de *D. baritula*. alimentándose del néctar de *L. nepetifolia*.

Dione juno huascuma

El periodo de mayor actividad de *D. juno* se registró entre las 11:00 y 14:00 hrs. con un pico de mayor actividad a las 14:00 hrs. en el que se observaron un promedio de 9.87 visitas (± 7.39 visitas). Durante las primeras y últimas horas del día, la actividad de esta especie es muy limitada (Fig. 14).

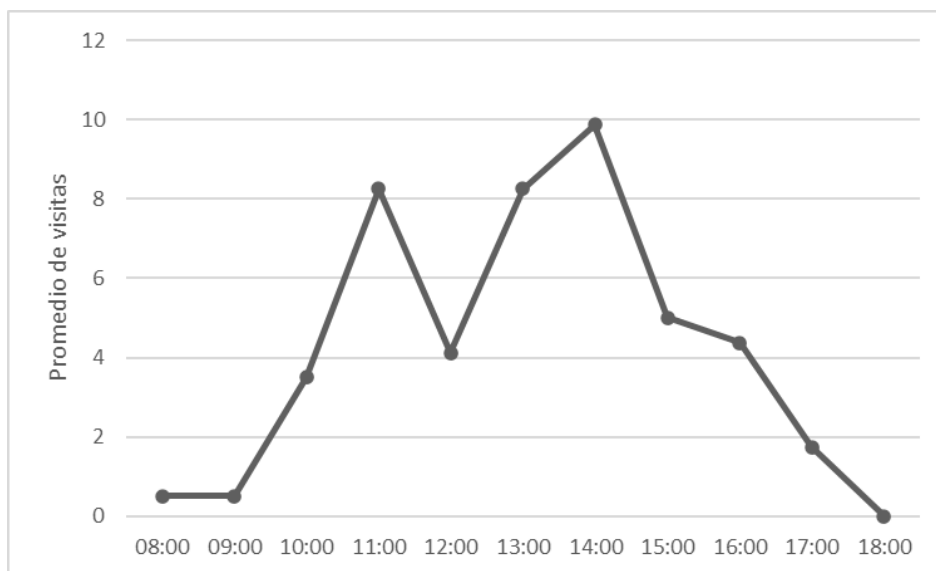


Figura 14. Visitas realizadas por *D. juno huascuma* a lo largo del día.

Efectividad de Polinización

El éxito reproductivo correspondiente al tratamiento efectuado con *A. mellifera* resultó ser de 93% con un *fruit set* de 1 y un *seed set* de 0.93. El tratamiento para polinización abierta tuvo un éxito reproductivo del 84% con un *fruit set* de 0.93 y un *seed set* de 0.9 (Tabla 8).

Tabla 8. Datos obtenidos por tipo de tratamiento para calcular la efectividad de polinización; producción de frutos, semillas y número de flores tratadas, así como el cálculo del éxito reproductivo, fruit set y seed set.

Tipo de tratamiento	Apis mellifera	Trochilidae	Xenogamia	Autogamia	Geitonogamia	Polinización abierta
Flores tratadas	30.00	30.00	30.00	30.00	30.00	30.00
Frutos producidos	30.00	28.00	27.00	30.00	29.00	28.00
Semillas producidas	112.00	106.00	104.00	109.00	109.00	101.00
Promedio de semillas por individuo	3.73	3.79	3.85	3.63	3.76	3.61
Fruit set	1.00	0.93	0.90	1.00	0.97	0.93
Seed set	0.93	0.95	0.96	0.91	0.94	0.90
Éxito Reproductivo	0.93	0.88	0.87	0.91	0.91	0.84

Las pruebas de normalidad (Shapiro Wilk) y homocedasticidad (Levene) mostraron que los resultados obtenidos no siguen una distribución normal, aunque si presentan homocedasticidad, por lo anterior se consideró que no cumplen con los supuestos de estadística paramétrica (Tabla 9).

En acuerdo con la prueba de Kruskal Wallis efectuada, no se identificaron efectos de los tratamientos de polinización sobre las semillas producidas ($H=2.894$, G. L. = 5, $P= 0.716$) por lo que se determina que no existen diferencias significativas en relación con los tratamientos de polinización puestos a prueba.

Tabla 9. Pruebas de normalidad (Shapiro Wilk) y de homocedasticidad (Levene) para comprobación de supuestos de estadística paramétrica aplicados a los tratamientos de polinización estudiados.

Tratamiento	Prueba de Shapiro Wilk		Prueba de Levene		
	G. L.	Valor P	F	Grados de libertad (GL 1, GL2)	Valor P
Apis mellifera	30	< 0.001	1.552	5, 174	0.176
Trochilidae	30	< 0.001			
Xenogamia	30	< 0.001			
Autogamia	30	< 0.001			
Geitonogamia	30	< 0.001			
Polinización abierta	30	< 0.001			

DISCUSIÓN

Fenología floral

En este trabajo, la fenología floral de *L. nepetifolia* se estudió entre los meses de agosto a mayo, sin embargo, las observaciones realizadas también demuestran que, aunque escasamente, otros individuos presentaron flores en antesis en meses diferentes al periodo mencionado. Sin embargo, López (2016) reportó que la fenología floral de *L. nepetifolia* se encuentra extendida a lo largo del año, así mismo reporta que no todos los individuos son anuales a diferencia de lo encontrado en el presente trabajo donde todos los individuos del estudio fueron anuales. Su trabajo coincide con el presente estudio, respecto a que los picos de floración se observan a finales e inicios del año y también en que la muerte de los individuos ocurre en el mes de mayo.

En otras locaciones diferentes a la REPSA se ha reportado que la fenología de *L. nepetifolia* se encuentra a finales del año, como el trabajo de Díaz, *et al.* (2020) en la Reserva de la biósfera de la Barranca de Metztitlán, Hidalgo, México, donde reportaron que el periodo reproductivo de *L. nepetifolia* se observa de junio a diciembre. Y lo reportado por Raju y Subba (1994) en Andhra Pradesh estado de la India, en donde la floración también ocurre a finales de año aunque en un periodo más corto, de octubre a enero.

Varios autores coinciden en que *L. nepetifolia* está fuertemente asociada a las precipitaciones de las regiones donde crece (Raju y Subba, 1994), por lo que existen variaciones en su ciclo de vida conforme a los recursos disponibles en los hábitats donde ha sido estudiada (Gill y Conway, 1979; Iwarsson y Harvey, 2003). Por lo anterior, los recursos como el agua de las precipitaciones podrían estar influyendo en las variaciones que se observan en las diferentes locaciones donde ha sido estudiada *L. nepetifolia*.

Morfología Floral

Las características morfológicas de las flores de *L. nepetifolia* en el Pedregal tienen proporciones más pequeñas que las reportadas por Gill y Conway en 1979 para la misma especie en el Gran Valle del Rift, Kenia, donde las mediciones promediaron; 37.33 mm (± 1.32

mm) de longitud total, 19.9 mm (± 0.84 mm) de longitud del tubo cerrado, 4.23 mm (± 0.28 mm) de profundidad en el labio y 2.48 mm (± 0.24 mm) de profundidad en la base, en cuanto a la altura reportaron 9.67 mm (± 0.84 mm) con un índice de curvatura de 0.26 mm/mm (± 0.03 mm/mm) por lo que las flores de *L. nepetifolia* en la REPSA presentan una altura que les confiere una curvatura más pronunciada en comparación con las flores de origen africano.

En el presente trabajo no se encontraron diferencias significativas para la mayoría de los parámetros evaluados en relación con la edad de las inflorescencias, sin embargo, si se encontraron para la longitud del pistilo, no obstante, en el trabajo efectuado en Kenia por Gill y Conway (1979) reportan diferencias entre la morfología floral en relación con la edad de las inflorescencias.

Referente a lo anterior, en el presente trabajo la longitud del pistilo comienza siendo más larga en las flores jóvenes para después reducir su proporción en las flores maduras y viejas, estas diferencias pueden ser el indicio de una transición entre heterostilia y autogamia ya que indican que durante la etapa joven del ciclo de vida de *L. nepetifolia* el pistilo es más largo mientras que en las etapas madura y vieja el pistilo es más corto encontrándose más inmerso en las anteras de la flor, no obstante, se debe enfatizar que las flores de *L. nepetifolia* no presentan hercogamia debido a que las anteras inferiores no muestran separación del estigma.

Al respecto, se sabe que en las plantas existen transiciones entre la heterostilia y otros sistemas reproductivos como la autogamia. Esta particularidad, se sabe, puede deber su naturaleza a una estrategia para garantizar la reproducción cuando en su hábitat escasean o desaparecen los polinizadores naturales (Ferrero, 2014). Lo cual puede ser apoyado por lo encontrado por Carlson, *et al.* (2008), quienes obtuvieron resultados que apoyan dicha hipótesis, encontrando en *Primula eximia* y *P. tschuktschorum* una hibridación en un ambiente donde escasean los polinizadores, ya que demostraron que las flores con homostilia tienen una ventaja al poder autofecundarse, desplazando a los fenotipos que presentan heterostilia debido a la dependencia de polinizadores que presentan estas últimas, favoreciendo así la transición entre estos sistemas reproductivos.

Longevidad floral, dehiscencia de anteras y receptividad estigmática

Todas las flores de *L. nepetifolia* pertenecientes a la muestra monitoreada sobrevivieron hasta el tercer día con una vida media de 60 horas, este resultado es similar a lo reportado en otros trabajos para la misma especie, como en Pietermaritzburg Sudáfrica con una longevidad floral de 1 a 3 días (Vos, *et al.* 1994) o en el Gran Valle del Rift, Kenia, donde se reportó una variación de 24 a 60 horas, con una vida media de unas 50 horas en *L. nepetifolia* (Gill y Conway, 1979). Sin embargo, en Hidalgo, México, *L. nepetifolia* presenta una longevidad floral de un aproximado de 36 h (Díaz, *et al.* 2020) este resultado es muy diferente al encontrado en el presente trabajo. Sin embargo, en todos los trabajos citados, se coincide en que la longevidad floral se ve influenciada por la interacción con condiciones climatológicas como el viento o la interacción con otros organismos como la percha de las aves, ya que estas pueden acelerar la caída natural de las flores.

Referente a la liberación de polen, ésta ocurre a más tardar dentro de las tres primeras horas luego de la antesis floral, sin embargo, el polen se libera antes de que ocurra la receptividad estigmática. En trabajos como el de Raju y Subba (1994) se menciona que la dehiscencia de las anteras ocurre incluso antes de la antesis floral y la receptividad estigmática por lo que se puede aseverar que las flores de *L. nepetifolia* son protándricas.

Néctar acumulado

La acumulación de néctar de las flores de *L. nepetifolia* demostró que la producción de néctar fue disminuyendo ya que, a partir del valor máximo de 8.35 μl (\pm 1.38 μl) en el grupo de flores del primer día (muestra de 8 horas) disminuyó hasta llegar a un valor mínimo de 3.63 μl (\pm 2.29 μl) en la muestra del tercer día (56 horas), es durante el primer día de antesis floral en que se observa la mayor producción de néctar ya que para el segundo y tercer día la producción de disminuye paulatinamente. Estos resultados son relativamente similares a los reportados en el Gran Valle del Rift, Kenia para la misma especie, en donde obtuvieron valores desde 3.01 μl (\pm 3.79 μl) hasta 11.64 μl (\pm 5.3 μl) (Gill y Conway, 1979).

Referente a la concentración de azúcar, en el presente trabajo se registró un aumento en la misma, ya que pasó de 17.13 °Brix (± 1.66 °Brix) (muestra de 8 horas) a 22.92 °Brix (± 4.17 °Brix) para la muestra de 56 horas, sin embargo, el error estándar también aumentó para la última muestra (56 horas), lo cual coincide con el hecho de que se encontraron flores sin néctar en dicha muestra. Referente a esto, se sabe que la concentración y composición de los azúcares del néctar están influidas por factores ambientales, se ha comprobado que estas variables se pueden ver afectadas a través de un mecanismo de reabsorción efectuado por la propia planta, sin embargo, la reabsorción de néctar ocurre simultáneamente con la secreción y evaporación de éste, presumiblemente con la finalidad de regular las cantidades de azúcar en el néctar (Nicolson, 1995).

Concerniente a lo anterior, se han planteado dos funciones principales de la reabsorción de néctar; la primera y más evidente es que se trate de una estrategia para el ahorro de energía, especialmente durante el desarrollo de los óvulos y del ovario después de la fecundación y la segunda es que sea un mecanismo homeostático para mantener la concentración de néctar en una presentación relativamente constante para asegurar las visitas de polinizadores (Nepi, *et al.* 2001; Nepi y Stpicyńska, 2008).

Cosecha en pie

Durante las primeras horas se observa una disminución en el volumen de néctar, que se puede asociar a la actividad de los visitantes florales ya que, de acuerdo con los resultados, los picos de mayor actividad para las visitas de colibríes y de *D. baritula* se encontraron entre las 08:00 y las 10:00 h. De manera similar, se observó un pico de disminución de volumen del néctar de 9.87 μl (± 0.69 μl) después de las 13:00 h, posiblemente asociado a la actividad de insectos como *Dione juno huascuma*, no obstante, en esta disminución también debe influir la actividad tanto de colibríes como de *D. baritula*, ya que su actividad como forrajeros se extiende hasta el atardecer. En relación con lo anterior, Gill y Conway (1979) mencionan que, a pesar de las variaciones en las tasas de producción de néctar, la alimentación de aves de la Familia Nectariniidae tiende a anular las diferencias en la producción de este, homogenizando la cantidad disponible. De la misma manera, en el presente trabajo se puede observar que,

aunque la producción de néctar muestra una tendencia al aumento a lo largo del día, los niveles de néctar que ofrece *L. nepetifolia* se mantienen relativamente constantes y en altas proporciones. En relación con lo anterior, se ha propuesto que las altas proporciones de néctar que produce *L. nepetifolia* garantizan la interacción que mantiene con sus visitantes florales (Díaz, *et al.* 2020).

La concentración de azúcar en el néctar encontrada en el presente trabajo muestra valores que oscilan entre los 14 y 23 °Brix, al respecto se han reportado, en varios trabajos efectuados, diferentes resultados en las concentraciones de azúcar del néctar de *L. nepetifolia*, como el estudio realizado por Gill y Conway (1979), quienes obtuvieron valores que oscilan entre los 16 y 21% de sacarosa equivalente en el Gran Valle del Rift, Kenia. Mientras que Raju y Subba (1994), en Andhra Pradesh, India, obtuvieron concentraciones de néctar que varían entre 18 y 22% y finalmente Kulloli, *et al.* (2011) en Tamil Nadu, India, obtuvieron de 16.9 a 19.3 % de concentración de azúcar. Las oscilaciones que se presentan en la concentración de azúcar de los diferentes trabajos mencionados, se puede considerar que son más o menos constantes, sin embargo, las variaciones mostradas pueden estar asociadas a factores ambientales como la temperatura y humedad, al respecto, en otros trabajos se ha considerado que los picos de variación en la concentración de azúcar del néctar de *L. nepetifolia* pueden estar influidos por factores externos a la planta como la lluvia para la dilución o la temperatura cuando se trata de aumentos en su concentración (Gill y Conway, 1979; Raju y Subba, 1994).

Sin embargo, es importante considerar que existen otros factores, inclusive intrínsecos de las mismas plantas, que pueden influir en las cantidades y concentraciones de néctar como la regulación de este mediante la dinámica de reabsorción, secreción y evaporación (Nicolson, 1995; Nepi, *et al.* 2001; Nepi y Stpiczyńska, 2008). Pyke, *et al.* (2020) han analizado la interacción entre *Blandfordia grandiflora* y aves como *Phylidonyris niger* que, al respecto, se puede establecer entre polinizadores y plantas ya que estas últimas podrían aprovecharse de las variaciones en la calidad del néctar que producen, por ejemplo; un polinizador que acaba de alimentarse del néctar de una flor, debe decidir si visita otra flor en la misma planta o irse a una nueva, dicha decisión estará basada en todos los atributos del néctar del cual se acaba de alimentar, por ello, si una planta produce néctar de buena calidad en algunas de sus flores, es

probable que sus visitantes florales continúen buscando más néctar en la misma planta, aunque esto implique que algunas flores visitadas tengan recursos de mala calidad o incluso se encuentren ausentes (Pyke, *et al.* 2020).

Proporción de azúcares del néctar

Los resultados obtenidos difieren con lo reportado por Freeman, *et al.* (1985), quienes encontraron una composición dominante en sacarosa (66%). No obstante, las muestras tratadas en el presente trabajo fueron colectadas en un hábitat y altitud diferente (2,314 m.s.n.m.) a las del autor mencionado.

De acuerdo con los resultados obtenidos, la muestra de néctar resultó ser hexosa dominante. Al respecto, se ha mencionado que esta característica (dominancia de hexosas) es una condición derivada que ha presentado *L. nepetifolia* (Vos, *et al.* 1994), ya que la alta proporción de sacarosa es considerada una característica ancestral dentro de la Familia Lamiaceae (Baker y Baker, 1983). La dominancia de hexosas en el néctar de *L. nepetifolia* es una característica que ha sido reportada por otros autores como Vos, *et al.* (1994) en Sudáfrica y por Kulloli, *et al.* y colaboradores (2011) en el estado de Tamil Nadu al sur de la India. Por lo anterior, se puede observar que se ha mantenido la dominancia de hexosas del néctar de *L. nepetifolia* que habita en la REPSA.

Como se mencionaba con anterioridad, la dominancia de hexosas es una característica que prefieren los polinizadores generalistas, mientras que la sacarosa es preferida por polinizadores especialistas como las aves de la Familia Trochilidae (Abrahamczyk, *et al.* 2017). Sin embargo, la predilección de los colibríes por la sacarosa está relacionada a otros factores como las tasas de asimilación de energía y la disponibilidad de recursos y no a una limitante fisiológica (Lotz y Schondube, 2006). En relación con lo anterior, esto nos indica que los colibríes utilizan el néctar que ofrece *L. nepetifolia* como un recurso transitorio. Estos resultados apoyan la hipótesis de que los polinizadores también adaptan, en alguna medida, sus preferencias alimenticias o requerimientos dietéticos a las composiciones de azúcar del néctar presentado por las plantas que visitan (Abrahamczyk, *et al.* 2017).

Visitantes Florales

Apis mellifera es el visitante más importante para *L. nepetifolia*, ya que todas sus visitas son legítimas, favoreciendo así el transporte de polen. Su interacción con *L. nepetifolia* es un ejemplo del impacto negativo que puede provocar su actividad en hábitats naturales ya que, en este caso, se encuentra presente en la biología reproductiva de una planta invasora que habita en la REPSA. Si bien, *A. mellifera* es benéfica en los ecosistemas donde se desarrolla, también se han reconocido algunos efectos negativos como: transmisión de agentes patógenos a otras especies de abejas y desplazamiento de especies nativas (Agüero, *et al.* 2018). Otra característica importante es que esta especie de abeja es considerada generalista debido a su preferencia por néctar rico en hexosas y a su consumo de polen (Abrahamczyk, *et al.* 2017). Sin embargo, en el presente trabajo no se observó que utilice el néctar de *L. nepetifolia*, por lo que se aprovecha únicamente del polen.

Otros visitantes que tienen un efecto en el desarrollo de *L. nepetifolia*, son las aves de la Familia Trochilidae, ya que estas también llegan a entrar en contacto con las estructuras reproductivas de las flores, sin embargo, un 89.2% de las visitas que realizan son robos primarios por lo que su interacción con *L. nepetifolia* es principalmente negativa, ya que la mayoría de las veces los colibríes obtienen recursos alimenticios sin aportar beneficios evidentes, no obstante, considerando la ausencia de hercogamia sería conveniente que en futuras investigaciones se evalúen otros vectores de polinización como los descritos en *Hyptis suaveolens* donde el polen es liberado por la acción del viento o la vibración generada por las abejas (Raju y Subba, 1996).

Los resultados obtenidos en el presente trabajo coinciden con los documentados en la India por Kulloli, *et al.* (2011), donde se concluye que las abejas son las que llevan a cabo la mayor cantidad de interacciones con *L. nepetifolia*, y aunque en ese trabajo las aves de la Familia Nectariniidae también llevan a cabo su polinización, son mayormente robadoras de néctar. Las similitudes (como la presencia de abejas, aves nectarívoras, producción de néctar, fenología, etc.) que se observan en el presente trabajo en comparación con los trabajos realizados en la India y África, podrían explicar la facilidad con la que esta planta se ha adaptado adecuadamente en otros territorios.

En los resultados obtenidos se observaron solamente tres especies diferentes de colibríes (*S. beryllina*, *C. latirostris* y *C. lucifer*), la interacción con estas especies también fue reportada en los trabajos de Andrade, (2016) y Díaz, *et al.* (2020), sin embargo, en el trabajo de Arizmendi, *et al.* (1994) reportaron la interacción con *Lampornis clemenciae* y *Basilinna leucotis* por lo que es probable que otras especies de aves de esta familia se encuentren interactuando con *L. nepetifolia* en otras áreas donde crezca esta planta invasora.

Acerca de *D. baritula* se observó que su interacción con *L. nepetifolia* es exclusivamente como robadora de néctar, ya que la morfología floral imposibilita que esta ave pueda entrar en contacto con las estructuras reproductivas. Aunque se ha documentado que principalmente efectúa perforaciones en las corolas florales (Arizmendi, 2001) en este trabajo se observó que los robos los realiza utilizando su pico para presionar la base de las corolas contra el cáliz, llegando incluso a arrancar las flores.

Esta ave es conocida por efectuar principalmente robos de néctar y por tener un comportamiento similar a los colibríes en cuanto a la elección de flores se refiere (Arizmendi, 2001). Al respecto, los resultados de este trabajo coinciden con dichas aseveraciones, ya que en este caso visita a *L. nepetifolia* y realiza robo de néctar, siendo que esta última es una especie introducida en México.

Dione juno huascuma solamente lleva a cabo robos de néctar, por lo que su interacción no aporta beneficios aparentes a *L. nepetifolia*, sin embargo, la cantidad de visitas que efectúa es muy baja en comparación con la de otros visitantes florales como los colibríes, por lo que los robos efectuados por esta mariposa son de mínima consecuencia para el desarrollo de *L. nepetifolia*. Sin embargo, en el trabajo de Díaz, *et al.* (2020) también se ha documentado la participación de *D. juno huascuma* como colectora de néctar lo cual indica que esta mariposa mantiene una interacción con *L. nepetifolia* en otras zonas del país.

En cuanto a la interacción con *P. melanotis*, se observó que éste es destructivo con las flores de *L. nepetifolia*, ya que solo de esa manera puede acceder al néctar. Considerando lo anterior y que la morfología floral encontrada imposibilita la interacción con órganos sexuales de la planta, se debe descartar totalmente su rol como polinizador de *L. nepetifolia*. Sin embargo, es

importante mencionar que se sabe que los roedores son omnívoros con una predilección hacia las semillas, vegetales y frutos, no obstante, también se alimentan de insectos como mariposas, inclusive se ha documentado que consumen néctar y polen, aunque se ha considerado que estos últimos son recursos más restringidos en la dieta de roedores (Wiens, *et al.* 1983; Glendinning, *et al.* 1988). Respecto al consumo de polen y néctar, se ha sugerido que los roedores se benefician de este recurso sobre todo en temporadas invernales donde escasean sus principales fuentes de alimento (Johnson, *et al.* 2001; Kleizen, *et al.* 2008). De acuerdo con lo anterior, es probable que *P. melanotis* utilice el néctar de *L. nepetifolia* solamente como un recurso transitorio.

El néctar analizado en este trabajo es dominante en hexosas y se mantiene en cantidades relativamente abundantes, sin embargo, diferentes autores han reportado que los roedores tienen una preferencia por néctar rico en sacarosa y xilosa, en abundantes cantidades y de una consistencia viscosa (Johnson, *et al.* 2001; Wester, 2009). El consumo de néctar y polen conlleva desafíos fisiológicos para los roedores, sin embargo, estos desafíos no limitan su aprovechamiento por parte de estos, ya que tanto el néctar como el polen pueden aportar una importante fuente de nutrientes en estaciones del año donde la disponibilidad de alimentos escasea (Van Tets y Nicolson, 2000).

Sin embargo, otras características podrían ser claves para mejorar el entendimiento del robo de néctar por parte de este roedor, al respecto, algunos autores han mencionado que los síndromes de polinización pueden arrojar pistas para el entendimiento de la interacción de roedores y plantas (Johnson, *et al.* 2001; Kleizen, *et al.* 2008). El síndrome de polinización por roedores considera las siguientes características; flores robustas de colores discretos (verdes, amarillos), desarrollo cerca del suelo, órganos reproductores proyectados, floración en invierno, grandes cantidades de néctar de fácil acceso y emisión de aroma (Wiens y Rourke, 1978; Wiens, *et al.* 1983; Johnson, *et al.* 2001). Si bien, *P. melanotis* no lleva a cabo la polinización de *L. nepetifolia*, son las características del síndrome de polinización las que pueden estar provocando en un principio la interacción entre estas especies ya que algunos rasgos morfológicos de esta planta se cumplen, como los órganos reproductores proyectados,

coloración discreta de inflorescencias y robustez en las mismas, lo anterior aunado a la producción abundante de néctar y floración en invierno.

Al respecto, la interacción de flores con polinizadores generalistas, no ha impedido el mantenimiento de conjuntos de rasgos florales a través de su curso evolutivo; por lo tanto, no se puede esperar que predigan infaliblemente a todos los visitantes florales de determinada especie vegetal (Marten, *et al.* 2009). Por ello, los rasgos de *L. nepetifolia* podrían estar atrayendo diferentes visitantes entre los que se incluyan aves, insectos e incluso roedores.

En el presente trabajo se observó que, para acceder al néctar, *P. melanotis* tiene que escalar los tallos de *L. nepetifolia*, respecto a este comportamiento se ha documentado que *Protea nana* es polinizada por diferentes especies de roedores que, para llevar a cabo su interacción, también deben trepar por los tallos de la planta para poder acceder al néctar floral, de esta manera se sugiere que el síndrome de polinización por roedores se podría extender a roedores trepadores y no limitarse solamente a flores que se desarrollen cerca del suelo (Biccard y Midgley, 2009). Por otro lado, el olor floral parece desempeñar un papel importante como mecanismo de atracción en plantas polinizadas por roedores, ya que se ha comprobado que los roedores son fuertemente atraídos por compuestos alifáticos dominantes en el aroma que emiten algunas plantas (Johnson, *et al.* 2008). Por lo anterior, para estudios futuros sería importante analizar el rol que desempeña el aroma de *L. nepetifolia* en la interacción con *P. melanotis*.

Efectividad de Polinización

Se pudo comprobar que no existen diferencias entre los tipos de polinización puestos a prueba, en consecuencia, se puede determinar que *L. nepetifolia* basa su reproducción en un sistema mixto. Esto coincide con lo reportado en Hidalgo, México, donde se realizaron tres experimentos de polinización; polinización abierta, xenogamia y autogamia llegando a la misma conclusión (Díaz, *et al.* 2020). En otros trabajos, como el realizado por Raju y Subba (1994) en la India, reportaron que es autógena facultativa mientras que Cruden (1976), menciona que es xenogama facultativa. En el presente trabajo se concluye que *L. nepetifolia* presenta un sistema de reproducción mixto, debido a que no se encuentran diferencias significativas en los experimentos de polinización.

El fruit set que se encontró para la autogamia y el tratamiento de polinización por *A. mellifera* fueron efectivos con el 100% para ambos tratamientos, esto es una muestra de que *L. nepetifolia* asegura su reproducción aún cuando sus polinizadores están siendo efectivos. Por lo anterior, se puede afirmar que la autogamia ocurre en ausencia o inclusive además de la xenogamia por lo que la autofecundación es, presumiblemente, una ventaja evolutiva que busca garantizar la reproducción. Sin embargo, esta estrategia presenta una consecuencia a considerar, ya que aumenta el riesgo de depresión por endogamia (Cruden, 2000; Charlesworth, 2006). Así, el papel que desarrollan los polinizadores de *L. nepetifolia* se convierte en una necesidad indispensable para la búsqueda de cruzamiento de gametos, ya que solo a través de estas interacciones la especie puede conseguir entrecruzamientos que le confieran variabilidad genética (Raju, 2005).

En Kenia, África, se describen tres especies de aves de la Familia Nectariniidae como visitantes, a los que evaluaron la morfología de sus picos, ninguno coincidió perfectamente con la morfología floral de *L. nepetifolia* concluyendo incluso que estas la utilizan solo como un recurso transitorio, por lo que se ha planteado que la morfología floral de esta especie ha evolucionado a un fenotipo que amplía la posibilidad de ser visitada por una gran variedad de polinizadores (Gill y Conway, 1979).

En el presente trabajo se confirmó que los colibríes si pueden llevar a cabo la polinización de esta especie, sin embargo, un 89.2 % de sus visitas son robos de néctar, ya que el acoplamiento con las flores para que se dé el transporte de polen es muy difícil. Relacionado con lo anterior, la autopolinización representa una ventaja cuando una especie se enfrenta a condiciones en donde los polinizadores naturales son escasos (Cruden, 2000; Charlesworth, 2006). En el caso de *L. nepetifolia*, resulta evidente que su sistema mixto de reproducción, entre otras cosas, le ha funcionado como una estrategia para desarrollarse de manera satisfactoria en los ambientes que invade.

CONCLUSIONES

El periodo de fenología floral en este estudio es más prolongado en comparación con lo reportado en otras regiones de México y del viejo continente, estas variaciones podrían ser un reflejo de que el ambiente presente en la REPSA favorece la fenología de *L. nepetifolia* en relación con otras áreas geográficas en las que se distribuye.

Se determinó que la morfología floral es diferente a la reportada para el viejo continente y que los parámetros morfológicos evaluados, no presentan diferencias significativas en relación con la edad de las inflorescencias, con excepción del tamaño del pistilo de flores jóvenes con respecto al pistilo de flores maduras y viejas, esto puede ser un rastro de que *L. nepetifolia* priorice la autogamia en las etapas finales de su ciclo de vida.

Se observó que la longevidad floral difiere con lo reportado en otras áreas geográficas por lo que para estudios posteriores sería importante analizar otros factores relacionados como las condiciones climatológicas o el efecto de su interacción con otros organismos.

Se comprobó que *L. nepetifolia* presenta protandria, esta característica muestra que existe una separación temporal en la maduración de los sistemas reproductivos misma que puede funcionar como un mecanismo frente a la endogamia.

Se concluye que *L. nepetifolia* tiene la capacidad de mantener patrones de disponibilidad de néctar constantes, tanto en términos de la concentración de azúcar como en el volumen del néctar, dicha disponibilidad del néctar le podría favorecer como estrategia para mantener su interacción con organismos que propicien el entrecruzamiento de gametos.

Se encontró que solamente las especies de las Familias Trochilidae y *A. mellifera* llevan a cabo la polinización de *L. nepetifolia*, sin embargo, los colibríes resultaron ser visitantes que realizan principalmente robos primarios, mientras que *A. mellifera* primordialmente entra en contacto con las estructuras reproductivas, por lo tanto, está favoreciendo la invasión de *L. nepetifolia* en la REPSA. Para estudios posteriores sería importante analizar el efecto de las abejas en el establecimiento de especies invasoras.

Se concluye que la biología floral de *L. nepetifolia* corresponde a un sistema de reproducción mixto que le ayuda a establecerse con éxito como planta invasora en la REPSA y los sitios donde se introduce.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abrahamczyk, S., Kessler, M., Hanley, D., Karger, D. N., Müller, M. P. J., Knauer, A. C., Keller, F., Schwerdtfeger, M. y Humphreys, A. M. 2017. Pollinator adaptation and the evolution of floral nectar sugar composition. *Journal Evolutionary Biology*. (30): pp. 112-127.
- Agüero, J. I., Rollin, O., Torretta, J. P., Aizen, M. A., Requier, F. y Garibaldi, L. A. 2018. Impactos de la abeja melífera sobre plantas y abejas silvestres en hábitats naturales. *Ecosistemas*, 27. (2): pp. 60-69.
- Ambruster, W. S., Pelabon, C., Hansen, T. F. y Mulder, C. P. H. 2004. *Floral integration, modularity and accuracy: distinguishing complex adaptations from genetic constraints*. Oxford University Press. (pp. 23-49) Oxford. England.
- Andrade, R. R. 2016. *Red de interacción planta-colibrí en la Cantera Oriente, zona de amortiguamiento de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA), Ciudad de México*. Tesis para obtener el grado de Bióloga. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. (pp. 33-38). UNAM. México.
- Arizmendi, M. C. 2001. Multiple ecological interactions: nectar robbers and hummingbirds in a highland forest in Mexico. *Canadian Journal of Zoology*, 79. (6): pp. 997-006.
- Arizmendi, M. C., Monteros, E. A., Ornelas, J. F., Morales, A., Acosta, I., Moreno, J. y Pérez, L. 1994. *Las plantas polinizadas por colibríes en el pedregal de San Ángel*. A. Rojo (Ed.). En: *Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel*. (pp. 293-299). México: UNAM.
- Baker, H. G. y Baker, I. 1982. *Chemical constituents of nectar in relation to pollination mechanisms and phylogeny*. Nitecki, M. H. (Ed.). En: *Biochemical aspects of evolutionary biology*. (pp. 131-171). University of Chicago Press, Chicago.
- Baker, H. G. y Baker, I. 1983. *Floral nectar constituents in relation to pollinator type*. C. E. Jones y R. J. Little (Eds.). *Handbook of experimental pollination biology*. (pp. 117-141). Van Nostrand Reinhold, New York.
- Barret, S. C. H. 2002. The evolution of plant sexual diversity. *Nature Reviews Genetics*. 3. (4): pp. 274-284.
- Biccard, A. y Midgley, J. J. 2009. Rodent pollination in *Protea nana*. *South African Journal of Botany*. (75): pp. 720-725.

- Carlson, M. L., Gisler, S. D. y Kelso, S. 2008. The role of reproductive assurance in the arctic: a comparative study of a homostylous and distylous species pair. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 40. (1): pp. 39-47.
- Carrillo, T. C. 1995. *El pedregal de San Ángel*. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 177 p.
- Castillo, A. S., Martínez, O. Y., Meave, A. J., Hernández, A. M., Núñez, C. O., Santibáñez, A. G. y Guadarrama, C. P. 2009. *Flora: Susceptibilidad de la comunidad a la invasión de malezas nativas y exóticas*. A. Lot, Z. Cano (Eds.). En: *Biodiversidad del ecosistema del Pedregal de San Ángel*. (pp. 107-133). México: UNAM.
- Charlesworth, D. 2006. Evolution of plant breeding systems. *Current Biology*. (16): pp. 726-735.
- Cruden, R. W. 1976. Interspecific variation in pollen-ovule ratios and nectar secretion: preliminary evidence of ecotypic adaptations. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. (63): pp. 277-289.
- Cruden, R. W. 2000. Pollen grains: why so many? *Plant Systematics and Evolution*. (222): pp. 143-165.
- Cruden, R. W., Hermann, H. M. y Peterson, S. 1983. *Patterns of nectar production and plant-pollinator coevolution*. Bentley, B. y Elias, T. (Eds.). En: *The Biology of Nectaries*. (pp. 80-125). Columbia University Press. New York.
- Dafni. 1992. *Pollination ecology: A practical approach*. Oxford University Press, Oxford. United Kingdom. 250 p.
- Dalsgaard, B., Maruyama, P. K., Sonne, J., Hansen, K., Zanata, T. B., Abrahanczyk, S., Alarcón, R., Araujo, A. C., Araújo, F. P., Buzato, S., Chávez, E. G., Coelho, A. G., Cotton, P. A., Díaz, V. R., Dufke, M. D., Enríquez, P. L., Días, M. M. F., Fischer, E., Kohler, G., Lara, C., Las Casas, F. M. G., Rosero, L. L., Machado, A. O., Machado, C. G., Maglianesi, M. A., Malucelli, T. S., Marín, O. H. G., Martínez, V. G., Mendes de Azevedo Jr., S., Nunes, E. N., Oliveira, P. E., Ornelas, J. F., Ortiz, R. P., Partida, R. L., Patiño, B. I. G., Najara, S. P. Q., Ramírez, M. B. B., Rech, A. R., Rocca, M. A., Rodrigues, L. C., Rui, A. M., Sazima, I., Sazima, M., Simmons, B. I., Tinoco, B. A., Varassin, I. G., Vasconcelos, M. F., Vizentin, J. B., Watts, S., Kennedy, J. D., Rahbek, C., Schleuning, M., Martín, A. M. G. 2021. The influence of biogeographical and evolutionary

- histories on morphological trait-matching and resource specialization in mutualistic hummingbird-plant networks. *Functional Ecology*. (35): pp. 1120-1133
- Díaz, S. O., Goluvob, J., Mandujano, M. C. y Zavala, H. J. A. 2020. Reproductive characteristics that favor invasiveness in *Leonotis nepetifolia* (L.) R. Br. *Plant Species Biology*. (35): pp. 270-282.
- Ferrero, V. 2014. Heterostilia, ¿Qué sabemos hasta el momento? *Ecosistemas* 23. (3): pp. 23-30.
- Fenster, C. B., Armbruster, W. S., Wilson, P., Dudash, M. R. y Thomson J. D. 2004. Pollination síndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. (35): pp. 375-403.
- Fenster, C. B., Cheely, G., Dudash, M. R. y Reynolds, R. J. 2006. Nectar reward and advertisement in hummingbird pollinated *Silene virginia* (Caryophyllaceae). *American Journal of Botany*, 93. (12): pp. 1800-1807.
- Freeman, C. E., Reid, W. H., Becvar, J. E. y Scogin, R. 1984. Similarity and apparent convergence in the nectar-sugar composition of some hummingbird-pollinated flowers. *Botanical Gazette*. 145. (1): pp. 132-135.
- Freeman, C. E., Worthington, R. D. y Corral, R. D. 1985. Some floral nectar-sugar compositions from Durango and Sinaloa, México. *Biotropica* 17. (4): pp. 309-313.
- Gill, F. B. y Wolf, L. L. 1975. Economics of feeding territoriality in the Golden-winged sunbird. *Ecology*, 56 (2): pp. 333-345.
- Gill, F. B. y Wolf, L. L. 1978. Comparative foraging efficiencies of some montane sunbirds in Kenya. *Condor*. (80): pp. 391-400.
- Gill, F. B. y Conway, C. A. 1979. Floral biology of *Leonotis nepetifolia* (L.) R. Br. (Labiatae). *Proceedings of the academy of natural sciences of Philadelphia*, (131): pp. 244-256.
- Gill, F. B. y Wolf, L. L. 1979. Nectar loss by golden-winged sunbirds to competitors. *The auk*, 96 (3): pp. 448-461.
- Glendinning, J. I., Alonso, M. A. y Brower, P. L. 1988. Behavioral and ecological interactions of foraging mice (*Peromyscus melanotis*) with overwintering monarch butterflies (*Danaus plexippus*) in México. *Oecologia*. (75): pp. 222-227.

- Harley, R. M., Atkins, S., Budantsev, A. L., Cantino, P. D., Conn, B. J., Grayer, R., Harley, M. M., De Kok, R., Krestovskaja, T. Morales, R., Paton, A. J., Ryding, O. y Upston, T. 2004. *Labiatae. Flowering plants dicotyledons: lamiales (except Acanthaceae including Avicenniaceae)*. Kubitzki, K. y Kadereit, J. W. (Eds.). En: *Labiatae. The families and genera of vascular plants VII*. (pp. 167-275). Springer, Berlin.
- Iwarsson, M. y Harvey, Y. 2003. Monograph of the genus *Leonotis* (Pers.) R. Br. (Lamiaceae). *Kew bulletin*, 58 (3): pp. 597-645.
- Johnson, S. D., Pauw, A. y Midgley, J. 2001. Rodent pollination in the African lily *Massonia depressa* (Hyacinthaceae). *American Journal of Botany*. (88): 1768-1773.
- Johnson, S. D., Burgoyne, P. M., Harder, L. D. y Dötterl, S. 2008. Evidence for pollination by small mammals in the parasitic plant *Cytinus visseri* (Cytinaceae). *South African Journal of Botany*, 74. (2): pp. 369-369.
- Kearns, A. C. y Inouye, D. W. 1993. *Techniques for pollination biologists*. University Press of Colorado, USA.
- Klein, A. M., Vaissiere, B. E., Cane, J. H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S. A. y Kremen, C. 2007. Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society of London: Biological Sciences*. (274): 303-313.
- Kleizen, C., Midgley, J. y Johnson, S. D. 2008. Pollination systems of *Colchicum* (Colchicaceae) in Southern Africa: evidence for rodent pollination. *Annals of Botany*. (102): 747-755.
- Kulloli, K. S., Chandore, N. A. y Aitawade, M. M. 2011. Nectar dynamics and pollination studies in three species of Lamiaceae. *Current science*, 100 (4): pp. 509-516.
- López, G. S. 2016. *Estudio demográfico de la población de Leonotis nepetifolia en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA), D.F., México*. Tesis para obtener el grado de bióloga. Facultad de Ciencias. 55 p. UNAM. México.
- Lotz, C. N. y Schondube, J. E. 2006. Sugar preferences in néctar- and fruit- eating birds: behavioral patterns and physiological causes. *Biotropica*. (38): pp. 3-15.

- Machado, I. C., Lopes, A. V. y Sazima, M. 2006. Plant sexual systems and a review of the breeding system studies in the Caatinga, a Brazilian tropical dry forest. *Annals of Botany*, 97 (2): pp. 277-287.
- Marten, R. S., Almarales, C. A. y Fenster, C. B. 2009. Evaluation of pollination syndromes in Antillean Gesneriaceae: evidence for bat, hummingbird and generalized flowers. *Journal of Ecology*. (97): pp. 348-359.
- Martínez, G. M., Fragoso, M. I., García, P. M. R. y Montiel O. 2013. Géneros de Lamiaceae de México, diversidad y endemismo. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, (84): pp. 30-86.
- Martínez del Río, C. 1990. Dietary, phylogenetic, and ecological correlates of intestinal sucrase and maltase activity in birds. *Physiological Zoology*, 63 (5): pp. 987-1011.
- Martínez del Río, C. 1990. Sugar preferences in hummingbirds: The influence of subtle chemical differences on food choice. *The Condor*, (92): pp. 1022-1030.
- Martínez del Río, C. y Karasov, W. H. 1990. Digestion strategies in nectar and fruit eating birds and the sugar composition of plant reward. *The American Naturalist*, 136 (5): pp. 618-637.
- Napier, R. K., McWhorter, J. T., Nicolson, W. S. y Fleming, A. P. 2013. Sugar preferences of avian nectarivores are correlated with intestinal sucrase activity. *Physiological and biochemical zoology* 86 (5): pp. 499 - 514.
- Nepi, M., Guarnieri, M. y Pacini, E. 2001. Nectar secretion, reabsorption, and sugar composition in male and female flowers of *Cucurbita pepo*. *International Journal of Plant Sciences*, (162): pp. 353- 358.
- Nepi, M. y Stpiczyńska, M. 2008. The complexity of nectar: secretion and resorption dynamically regulate nectar features. *Naturwissenschaften*, (95): pp. 177-184.
- Nicolson, S. W. 1995. Direct demonstration of nectar reabsorption in the flowers of *Grevillea robusta* (Proteaceae). *Functional Ecology*, (9): pp. 584-588.
- Nicolson, S. W. 2007. *Nectar consumers*. Nicolson, S. W., Nepi, M., Pacini, E. (Eds.). En: *Nectaries and Nectar*. (pp. 287-342). Springer Netherlands, Dordrecht.
- Ornelas, J. F. 1996. Origen y evolución de los colibríes. *Ciencias*, (42): pp. 38-47.
- Pyke, G. H., Kalman, J. R. M., Bordin, D. M., Blanes, L. y Doble, P. H. 2020. Patterns of floral nectar standing crops allow plants to manipulate their pollinators. *Scientific Reports*. (10): pp. 1660.

- Raju, A. J. S. 1998. Correspondence between Sunbirds and *Leonotis* (Lamiaceae). *Newsletter for Birdwatchers* 38. (5): pp. 79-80.
- Raju, A. J. S. y Subba, R. 1989. Anthecology and evolutionary considerations of *Leonotis nepetaefolia* R. Br. *Journal of the Bombay Natural History Society*. (86): pp. 313-317.
- Raju, A. J. S. y Subba, R. 1994. Pollination ecology and mating system of the wedy mint *Leonotis nepetifolia* R. Br. in India. *Proceedings of the Indian National Science Academy*. (60): pp. 255-268.
- Raju, A. J. S. 1994. Reproductive biology of *Leonotis nepetifolia* R. Br. (Lamiaceae). *Journal Nature Conservation*. (6): pp. 1-10.
- Raju, A. J. S. y Subba, R. 1996. The explosive floral-mechanism and pollination in the Genus *Hyptis* (Lamiaceae) In India. *Proceedings of the Indian National Science Academy* B62 (2): pp. 117-124.
- Raju, A. J. S. 2005. Pollination ecology of the genus *Leonotis* (Lamiaceae). *Indian Journal of Botanical Research*, 1. (2): pp. 243-256.
- Robles, T. P. J. 2013. *Biología reproductiva y polinización de Justicia candicans* Nees. (Acanthaceae) por colibríes (Aves: Trochilidae) en la reserva de la biosfera Chamela-Cuixmala, (Jalisco, México). Tesis para obtener el título de Biólogo. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. (pp. 14-18). UNAM. México.
- Rojo, A. y Rodríguez, J. 2002. *La flora del pedregal de San Ángel*. SEMARNAT. Instituto Nacional de Ecología. México. pp. 11-17.
- Ruíz, Z. T. y Arroyo, M. T. K. 1978. Plant reproductive ecology of a secondary deciduos tropic forest in Venezuela. *Biotropica*, (10): pp. 221-230.
- Ryding, O. 1998. Phylogeny of the *Leucas* group (Lamiaceae). *Systematic Botany*, 23. (2): pp. 235-247.
- Rzedowski, J. y Rzedowski, C. G. 1990. Nota sobre el elemento africano en la flora adventicia de México. *Acta Botánica Mexicana*. (12): pp. 21-24.
- Sosenski, P. y Domínguez, C. A. 2018. El valor de la polinización y los riesgos que enfrenta como servicio ecosistémico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 89. (3): pp. 961-970.
- Stiles, F. G. 1975. Ecology, flowering phenology, and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. *Ecology*, (56): pp. 285-301.

- Van Tets, I. G. y Nicolson, S. W. 2000. Can unspecialized small mammals use flower products for food? The nutritional ecology of Protea pollination by rodents. *Israel Journal of Zoology*, 46. (2): pp. 175-176.
- Villaseñor, R. J. L. y Espinoza G. F. J. 1998. *Catálogo de malezas de México*. UNAM. Consejo Nacional Consultivo Fitosanitario. Fondo de Cultura Económica. México. p. 448.
- Vos, W. T., Edwards, T. J. y van Staden, J. 1994. Pollination biology of annual and perennial *Leonotis* species (*Lamiaceae*). *Plant systematics and evolution*, (192): pp. 1-9.
- Wester, P. 2009. Mice pollinators in the Cederberg. The first field observations with photographic documentation of rodent pollination in South Africa. *Veld & Flora*. (95): 82-85.
- Wester, P. y Claßen-Bockhoff, R. 2007. Floral Diversity and Pollen Transfer Mechanisms in Bird-pollinated *Salvia* Species. *Annals of Botany*. (100): 401-421.
- Wiens, D. y Rourke, J. P. 1978. Rodent Pollination in southern African Protea species. *Nature*. (276): pp. 71-73.
- Wiens, D., Rourke, J. P., Casper, B. B., Rickart, E. A., Lapine, T. R., Peterson, C. J. y Channing, A. 1983. Nonflying mammal pollination of Southern Africa Proteas: a noncoevolved system. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. (70): 1-31.
- Willmer, P. 2011. *Pollination and Floral Ecology*. (pp. 88-102). Princeton: Princeton University Press.
- Zanata, T. B., Dalsgaard, B., Passos, F. C., Cotton, P. A., Roper, J. J., Maruyama, P. K., Fischer, E., Schleuning, M., Martín, A. M. G., Vizenin, J. B., Franklin, D. C., Abrahamczyk, S., Alárcon, R., Araujo, A. C., Araújo, F. P., Mendes, A. J. S., Baquero, M. A. C., Böhning, K. G., Carstensen, D. W., Chupil, H., Coelho, A. G., Faria, R. R., Hořák, D., Ingversen, R. T., Janeček, S., Kohler, G., Lara, C., Las Casas, F. M. G., Lopes, A. V., Machado, A. O., Machado, C. G., Machado, I. C., Maglianesi, M. A., Malucelli, T. S., Mohd, J. A., Moura, A. C., Oliveira, G. M., Oliveira, P. E., Ornelas, J. F., Riegert, J., Rodrigues, L. C., Rosero, L. L., Rui, A. M., Sazima, M., Schmid, B., Sedláček, O., Timmermann, A., Vollstädt, M. G. R., Wang, Z., Watts, S., Rahbek, C., Varassin, I. G. 2017. Global patterns of interaction specialization in bird-flower networks. *Journal of Biogeography*. (44): pp. 1891-1910.