



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

Biología reproductiva de *Buddleja cordata*
(Scrophulariaceae)

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

Bióloga

P R E S E N T A:

Mariana Quiterio Pérez

DIRECTOR DE TESIS:

Dr. Zenón Cano Santana

Ciudad Universitaria, Cd. Mx. 2025





Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

*A mis padres y hermana,
por su apoyo infinito*

“Aunque hemos recorrido un largo camino, no hemos terminado de entenderlo todo, así que aún hay mucho que puedes hacer. Descubrirás muchas cosas por ti mismo, solo recuerda dejar notas para los demás...”

Oliver Jeffers

*Your endless nights deserve a loud ovation, shine bright and prove them wrong
Blind spot - Stray kids*

AGRADECIMIENTOS ACADÉMICOS

A mi asesor, el Dr. Zenón Cano-Santana, por su apoyo y confianza para la realización de este proyecto.

A la Dra. Nora Villamil Buenrostro por su apoyo e interés en este trabajo de investigación, así como a sus comentarios y revisiones para la mejora de este.

A mis sinodales, la Mtra. Angela, Dra. Coni, Dra. Silvia Aguilar y la Dra. Silvia Castillo, por el tiempo dedicado a revisar este trabajo y por su retroalimentación para la mejora de esta investigación.

A la M. en C. Ariana Romero Mata por las revisiones y comentarios para mejora de este proyecto.

Al M. en C. Iván Castellanos-Vargas por su apoyo técnico.

Al taller de “Ecología terrestre y manejo de recursos bióticos” por todo el conocimiento compartido y permitir la realización de este estudio.

A Laboratorio de Interacciones y Procesos Ecológicos por abrirme sus puertas, por la ayuda y por permitirme llevar a cabo esta investigación.

Al proyecto PAPIIT-UNAM clave IN223423 “Ecología sucesional de cadáveres de cerdo en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, Ciudad de México”, otorgado al Dr. Zenón Cano-Santana, por el apoyo mediante una beca de conclusión de estudios, que me permitió acelerar los trabajos encaminados a mi titulación.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

A mis padres. Juana y Everardo, porque sin su apoyo y confianza incondicional no hubiera podido llegar hasta donde estoy hoy y no sería quien soy, gracias por todo, siempre, los amo.

A mi hermana. Irene, gracias por siempre confiar en mí y por alentarme en todas mis decisiones, por tu apoyo incondicional (incluso ahora a la distancia), por estar ahí para mí desde que nací. Gracias por ayudarme en los muestreos cuando lo necesitaba, y gracias, en verdad, por ser la mejor hermana que la vida me pudo dar, te amo.

A mi familia, a mis tías, tíos, primas y primos. Por su apoyo, su preocupación y por cada palabra de aliento que he recibido de ustedes durante este trabajo y durante toda mi vida.

A mis abuelitos. Lupita, Irene y Juan, gracias por el tiempo que compartieron conmigo y desde donde sea que se encuentren, espero que estén orgullosos de mí, los extraño siempre.

A la Universidad Nacional Autónoma de México. Por permitirme cursar el bachillerato y una carrera universitaria en tus instalaciones, pero principalmente por las personas que conocí en ellas, quienes me han compartido de su alegría y cariño.

A mi asesor, el Dr. Zenón. Por siempre apoyarme y alentarme a lograr mis metas, por tenerme paciencia incluso cuando volvía a cometer algunos errores, pero más que nada, por su guía y consejos tanto como para este trabajo, como para la vida misma.

Al Dr. John y al Mtro. Iván. Por estar al pendiente de mí y de mi trabajo y por siempre mostrarse dispuestos a ayudarme cuando lo necesitaba.

A Andy, David, Diego, Cristhian, Kari, Lili, Lola, Marisela, Mario, Naara, Nery, Rubén, Sandra, Sara, Tere, y a cada una de las personas que me ayudaron

durante los muestreos necesarios para este trabajo. Gracias eternas por su apoyo, porque sin ustedes esta investigación no habría sido posible de la manera en la que se logró.

A Andrea, Cristhian, Lalo, Sandra, Quetza y compañeros del LlyPE. Por las pláticas en el laboratorio, por su apoyo y por sus palabras de ánimo, hicieron que el proceso de la tesis fuera menos pesado y agobiante.

A Abril. Gracias por ser una de las mejores amigas que la vida me ha dado, espero que nuestra amistad continúe mil años, te amo.

A Dulce, Itzel, Jemima, Nelva y Nery. Por su amistad a lo largo de los años, prepa 9 no hubiera sido igual sin ustedes. Espero que sigamos compartiendo más momentos juntas y sigamos viéndonos crecer, sus palabras de ánimo durante este tiempo significaron mucho para mí, las amo.

A Diana y Rubén. Por ser las mejores personas que pude conocer durante la carrera, por brindarme siempre su apoyo y su amistad. Espero que sigamos viéndonos crecer tanto en el ámbito personal como profesional, y que nunca nos falten las risas, los buenos momentos y el apoyo en los no tan buenos. Les amo mucho.

A Esaú, Majo, Nay, Pam y Luis. Gracias por ser grandes amistades durante la carrera y también por siempre compartir momentos de alegría y risas conmigo.

A Ketchup. El mejor amigo de cuatro patitas que la vida me pudo dar. Gracias por acompañarme durante todo este proceso, y por mover tu colita cada vez que nos vemos. Te amo.

A aquello que me animó a seguir adelante. A la música de Stray Kids, de BTS, a mis series favoritas, los chocolates, el dibujo, la fotografía y todo aquello que hace mi vida un poco más feliz en los días más complicados.

Y por último, pero no menos importante, a mí. Por no darme por vencida, por continuar aunque el camino se pusiera complicado y por haber llegado hasta acá, muchas gracias Mariana.

ÍNDICE

RESUMEN	1
I. INTRODUCCIÓN	4
1.1 Biología reproductiva de plantas	4
1.2 Sistemas sexuales	6
1.3 Visitantes florales y polinizadores	9
1.4 Planteamiento del problema	11
1.5 Justificación	13
II. OBJETIVOS Y PREDICCIONES	15
III. MÉTODOS	16
3.1 Sitio de estudio	16
3.2 Sistema de estudio	18
3.3 Ontogenia (desarrollo) de las estructuras reproductivas	20
3.4 Fenología	21
3.5 Sistema sexual	23
3.6 Visitantes florales	24
3.6.1 Variación diurna de los visitantes florales	24
3.6.2 Diversidad y composición de los visitantes florales	27
IV. RESULTADOS	28
4.1 Ontogenia (desarrollo) de las estructuras reproductivas	28
4.2 Fenología	33
4.3 Sistema sexual	39
4.3.1 Variación entre individuos	39
4.3.2 Variación intra-individuo	43
4.4. Visitantes florales	44
4.4.1 Variación diurna de los visitantes florales	44
4.4.2 Diversidad y composición de los visitantes florales	51
V. DISCUSIÓN	53
5.1 Estructuras reproductivas	53
5.2 Fenología	55
5.3 Dioicismo	58
5.4 Visitantes florales	60
5.5 Bondad del método y perspectivas de estudio	63
VI. CONCLUSIONES	66
LITERATURA CITADA	69

Quiterio-Pérez, M. 2025. Biología reproductiva de *Buddleja cordata* (Scrophulariaceae). Tesis profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.

RESUMEN

El estudio de la biología reproductiva en plantas es de gran importancia debido a que permite entender, la evolución de las especies, y diversidad de sus estructuras reproductivas; de igual forma permite comprender las limitaciones reproductivas que las plantas pueden presentar para dar paso al desarrollo de estrategias para la conservación y uso sostenible de los servicios ambientales que las especies pueden proveer. Este trabajo busca: (1) analizar la ontogenia y fenología reproductiva de *Buddleja cordata*, (2) verificar que su sistema sexual sea el dioicismo, y (3) verificar la diversidad y variación diurna de la actividad de sus visitantes florales. Para evaluar el desarrollo de las estructuras reproductivas se hizo el seguimiento entre septiembre y noviembre de 2022 de 216 botones florales en 12 individuos distribuidos en Ciudad Universitaria, Cd. Mx. y la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA). Se evaluó la fenología foliar y reproductiva en 40 individuos localizados en la REPSA, por medio de visitas hechas cada 15-30 días entre diciembre de 2022 y noviembre de 2023, donde se registró cualitativamente la cobertura relativa de hojas y flores en las copas de la especie. Durante las visitas se recolectaron los visitantes florales y, posteriormente, se identificaron taxonómicamente. La variación diurna y nocturna en la tasa de visitas florales se evaluó en seis árboles (cuatro masculinos y dos femeninos) durante dos periodos de 12 h. Para la verificación del sistema sexual

se determinó la variación morfológica floral, intra e interindividual en 40 árboles. Se identificaron cinco fenofases reproductivas para ambos sexos: botón joven y avanzado, flor joven, en anthesis y senil; mientras que en individuos femeninos se registraron tres etapas más: fruto joven, maduro y senil. La duración de los botones avanzados y las flores seniles fue significativamente más alta en los individuos masculinos (3.08 ± 0.12 d; 3.93 ± 0.95 d) que en los femeninos (1.96 ± 0.33 d; 1.35 ± 0.21 d). Se encontró que las flores jóvenes y en anthesis son de mayor tamaño en los individuos masculinos (3.26 ± 0.15 mm; 3.45 ± 0.15 mm) que en los femeninos (2.40 ± 0.19 mm; 2.89 ± 0.14 mm). La floración de *B. cordata* en el 2023 se registró de agosto a enero con un periodo de fructificación de septiembre a febrero; el mes de septiembre registró la cobertura promedio más alta para los botones florales (92.7%), la media más alta de cobertura de flores jóvenes y en anthesis se registró en octubre (15.9% y 31.0%, respectivamente) y la más alta de frutos se observó en noviembre de 2023 (70.0%). En diciembre de 2022, 23.8% de los árboles identificados funcionalmente como masculinos presentaron frutos. Hubo efecto significativo del sexo, el tipo de estructura (androceo y gineceo) y la interacción sobre el tamaño de las estructuras florales. Los estambres de las flores de individuos femeninos fueron de menor tamaño (1.49 ± 0.07 mm., n= 126), que el gineceo de los individuos femeninos (2.12 ± 0.07 mm., n= 126) y los estambres (1.93 ± 0.07 mm., n= 126) y gineceo (2.16 ± 0.07 mm., n= 126) de las flores de individuos masculinos. El tamaño de los estambres varió en un intervalo de 1.29 a 2.21 mm en árboles masculinos y de 1.27 a 2.26

mm en los femeninos; por otra parte, en árboles femeninos se encontró que el tamaño del gineceo varió en un intervalo de 1.73 a 2.65 mm, mientras que en los masculinos fue de 1.43 a 2.63 mm. Se registraron especímenes de nueve órdenes de insectos (Coleoptera, Diptera, Hemiptera, Hymenoptera, Lepidoptera, Neuroptera, Odonata, Orthoptera y Thysanoptera) y arácnidos del orden Araneae. Por su composición en órdenes de artrópodos se obtuvo un índice de similitud de Sørensen de 0.824 y un índice de Jaccard de 0.700 entre flores de diferentes sexos. *Apis mellifera* fue el visitante con más registros para ambos sexos, con 65.6% de las visitas totales. La frecuencia de visitas de Diptera, Hemiptera, Hymenoptera y Lepidoptera fue significativamente dependiente del sexo de las flores visitadas, estos grupos visitan con mayor frecuencia las flores de los individuos masculinos. No se encontró una correlación entre el número de visitas con la temperatura y la humedad relativa. El tepozán presenta dos tipos de flores distintas y la asignación de recursos en individuos masculinos está relacionada con la flor y sus estructuras sexuales; mientras que, en los femeninos con la producción de frutos; dadas las diferencias de tamaño en las estructuras sexuales y la presencia de frutos en individuos masculinos, se concluyen que *B. cordata* puede estar presentando un dioicismo parcial.

I. INTRODUCCIÓN

1.1 Biología reproductiva de plantas

La reproducción de las plantas es un proceso central de su ciclo de vida que afecta de manera importante su diversidad y la evolución de especies (Johri, 2001). El objetivo principal de la reproducción es la generación de variabilidad y de estabilidad de genotipos, lo cual ha permitido a las plantas presentar una notable adaptación genética, una amplia distribución geográfica y las posibilidades de ocupar diferentes nichos ecológicos (Sen, 2001).

La biología reproductiva estudia los mecanismos de reproducción sexual y asexual (Sreekala, 2017), así como características de producción, dispersión y capacidad germinal de las semillas; además, es un elemento clave para estudiar los patrones de distribución y abundancia de diferentes especies (Moza y Bhatnagar, 2007; Dalling, 2002). También aborda el estudio de las tasas de supervivencia de las plántulas, la edad de floración, el número de flores y semillas producidas, así como la interacción con los polinizadores (Moza y Bhatnagar, 2007; Sreekala, 2017). En la reproducción sexual resulta muy importante la interacción polen-gineceo, en donde este último desarrolla mecanismos de reconocimiento del polen, lo que determina la selección de pareja (Johri *et al.*, 2001).

Por otra parte, la fenología es una subdisciplina de la ecología que abarca el estudio de los cambios estacionales en los eventos biológicos cíclicos de vida de los organismos, como el desarrollo y metabolismo de las plantas (Williams-Linera y Meave, 2002; Barr *et al.*, 2009). Los eventos fenológicos reciben el nombre de fenofases, dentro de las cuales en las plantas se reconocen dos categorías dado su ciclo de vida, la fenofase vegetativa y la reproductiva; la primera, abarca la producción de hojas nuevas y la caída de hojas en estado de senescencia (Williams-Linera y Meave, 2002), en tanto que la segunda fenofase se encuentra relacionada con los procesos de floración y fructificación, en el que se incluye la formación de gametos y semillas (Acha-Cordero *et al.*, 1999); en esta última, participan los polinizadores en el momento de la fecundación de las plantas, lo que lleva a la germinación y la dispersión de semillas que forman parte de la biología reproductiva de las plantas (Smith-Ramírez y Armesto, 1994).

Por lo anterior, el estudio de los diferentes mecanismos asociados a la reproducción en plantas resulta muy importante. Por un lado permite obtener información fundamental sobre las diferentes limitaciones reproductivas como la limitación de polen o el mantenimiento de sistemas de autoincompatibilidad que pueden presentar los individuos (Knight *et al.*, 2005; Moza y Bhatnagar, 2007; Goldberg *et al.*, 2010) y por el otro, el desarrollo de estrategias para la conservación y uso sostenible de los recursos y servicios ambientales que proveen las plantas (Sreekala, 2017).

1.2 Sistemas sexuales

Los sistemas sexuales en plantas describen cómo los órganos sexuales se encuentran dispuestos en las flores, así como la expresión del género de las flores a nivel intrafloral, individual o poblacional (Orozco y Vázquez, 2013; Cardoso *et al.*, 2018). Se conocen diferentes sistemas sexuales: las flores pueden ser bisexuales (hermafroditas), si cuentan con órganos femeninos (gineceo) y con órganos masculinos (estambres); o unisexuales, si tienen solo un órgano funcional, ya sea el masculino (flor estaminada) o el femenino (flor pistilada) (Cardoso *et al.*, 2018; Jabbour *et al.*, 2022; ver Tabla 1.1, Figura 1.1).

Alrededor de 10% de las angiospermas presentan flores unisexuales, asociadas a diversas combinaciones de morfos florales masculinos, femeninos y bisexuales a nivel individuo y población (Barret, 2002). Siete por ciento de las angiospermas presentan como sistema sexual el dioicismo y de manera general se encuentra limitado a especies o grupos pequeños de especies emparentadas (Chattopadhyay y Sharma, 1991; Cardoso *et al.*, 2018). El dioicismo es un sistema sexual que ha surgido de manera independiente, lo que permite estudiar los diferentes mecanismos evolutivos detrás de este fenómeno; así como plantear hipótesis sobre el surgimiento de este (Chattopadhyay y Sharma, 1991; Cardoso *et al.*, 2018). Cuando el dioicismo se presenta en plantas con flores morfológicamente hermafroditas (flores perfectas) pueden existir flores funcionalmente pistiladas y funcionalmente estaminadas, las cuales se reconocen como funcionalmente dioicas; esto ocurre porque durante su desarrollo presentan

modificaciones que llevan a la esterilización del gineceo o del androceo y a una reducción evolutiva de estos órganos, quedando vestigios de estos (Anderson y Symon, 1989; Utteridge y Saunders, 2001; Mitchell y Diggle, 2005; Hernández-Cruz *et al.*, 2018).

Tabla 1.1. Principales sistemas sexuales en las plantas con flor (Lewis, 1942; Ramírez y Brito, 1990; Güemes, 2001; Barrett, 2002; Orozco y Vázquez, 2013; Vernet *et al.*, 2016; Cardoso *et al.*, 2018; Figura 1.1).

Sistemas sexuales	Definición
Hermafroditismo	Presencia de los dos órganos sexuales, el androceo y el gineceo, en la misma flor. Presente en 90% de las angiospermas.
Monoicismo	Flores unisexuales en una población, masculinas y femeninas, presentan en un mismo individuo. Condición derivada del sistema cosexual, que puede ser reversible. Presente hasta en 19% de las angiospermas, dependiendo la zona geográfica.
Dioicismo	Bimodalidad en los morfos sexuales en las flores a nivel población, generalmente se encuentran representadas por individuos unisexuales. Sistema que ha evolucionado de manera independiente. Presente en 7% de las angiospermas.
Androdioicismo	Individuos con flores bisexuales e individuos con flores estaminadas dentro de una misma población. Este sistema evolucionó a partir del dioicismo. Descrito para 0.005% de las angiospermas.
Ginodioicismo	Individuos con flores bisexuales e individuos con flores pistiladas dentro de una misma población. Presente en menos de 1% de especies de angiospermas.

Una de las hipótesis planteadas para explicar el origen del dioicismo es que se dio como estrategia para evitar la autopolinización y así promover la

polinización cruzada, dando como resultado a individuos con flores masculinas y a otros con flores femeninas (Cardoso *et al.*, 2018). Se han observado casos donde dichas especies cuentan también con individuos que presentan morfos bisexuales, los cuales en la mayoría de los casos son morfos fértiles, lo cual abre paso al estudio de la evolución del dioicismo a partir del hermafroditismo o el monoicismo, y en plantas es posible que los sistemas evolucionen de manera inversa; puesto que se han encontrado plantas dioicas que llegan a presentar individuos con mutaciones que les confieren características hermafroditas (Chattopadhyay y Sharma, 1991; Ming *et al.*, 2007).

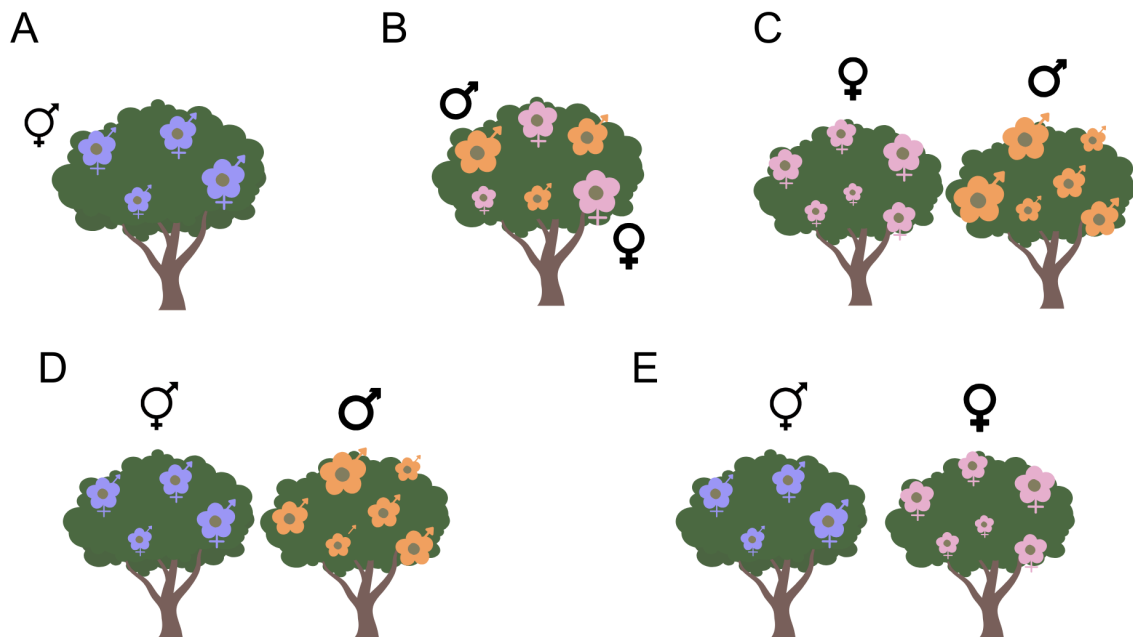


Figura 1.1. Principales sistemas sexuales en las plantas con flor. Flores lilas: hermafroditas, flores naranjas: masculinas, y flores rosas: femeninas. A) hermafroditismo, B) monoicismo, C) dioicismo, D) androdioicismo y E) ginodioicismo. Ilustración: M. Quiterio-Pérez.

1.3 Visitantes florales y polinizadores

Se conocen como visitantes florales a aquellos animales que interactúan y buscan recursos de las diferentes partes que componen a una flor (Guerrero Olaya, 2015; Alves-Dos-Santos *et al.*, 2016). Dentro de los recursos florales que pueden presentarse se encuentra el polen, néctar, tejidos florales y en algunos casos, lugares donde los artrópodos llevan a cabo su apareamiento y oviposición (Kevan y Baker, 1983; Guerrero Olaya, 2015; Alves-Dos-Santos *et al.*, 2016). Existe una diversidad de visitantes florales que difieren en tamaño, morfología, tiempo de visita, así como de las necesidades nutricionales (Alves-Dos-Santos *et al.*, 2016).

La polinización es la transferencia de granos de polen desde las anteras de una flor al estigma de esta o de diferente flor para que la fecundación pueda ocurrir, y es por medio de este proceso que inicia la producción de semillas en las angiospermas (Acha-Cordero *et al.*, 1999; Abrol, 2015); los animales que dispersan el polen, crucial para el éxito reproductivo de las angiospermas, son conocidos como polinizadores (Waser, 2006; Alves-Dos-Santos *et al.*, 2016). Se dice que todos los polinizadores son visitantes florales, puesto que realizan el proceso de transferencia de polen de una antera al estigma, pero no se pueden considerar a todos los visitantes florales como polinizadores, dado que no todos realizan el proceso de transferencia de polen (Waser, 2006; Alves-Dos-Santos *et al.*, 2016). La importancia del estudio de los agentes polinizadores de las plantas se encuentra en que brindan información con respecto a la función, homología y evolución de las diferentes características de las flores con las que se encuentran

asociadas y es que a estas características asociadas de la flor con el polinizador se les conoce como síndromes de polinización (Fenster *et al.*, 2004; Faife-Cabrera *et al.*, 2012; Simpson, 2019).

El servicio de polinización es fundamental al mantener la diversidad, estructura y funcionalidad de los ecosistemas, por lo que la disminución en diversidad y abundancia de polinizadores, especialmente en zonas urbanas y semiurbanas, se considera una amenaza para la conservación de especies, en especial de las especies nativas (Hall *et al.*, 2016; SADER *et al.*, 2021);

Entre los órdenes de insectos importantes como visitantes florales que cuentan con actividad diurna se encuentran (1) los coleópteros, capaces de absorber diferentes secreciones florales, consumir polen y masticar partes florales; (2) los himenópteros, los cuales se alimentan de néctar, polen y partes florales, siendo en su mayoría visitantes florales generalistas; y (3) los lepidópteros, que pueden alimentarse de néctar en su etapa adulta, y entre los lepidópteros más frecuentes como visitantes florales se encuentran las mariposas (Kevan y Baker, 1983). En el caso de los visitantes nocturnos, la representación taxonómica es poco conocida, y entre los más relevantes y con conocimiento de actividad nocturna se encuentran las polillas (Lepidoptera) y las hormigas (Hymenoptera), así como los murciélagos, los marsupiales y los roedores (Kevan y Baker, 1983; de Vega y Gómez, 2014; Borges *et al.*, 2016).

1.4 Planteamiento del problema

El tepozán, *Buddleja cordata* Kunth (Scrophulariaceae) se distribuye en el Valle de México entre los 2250 y 3000 m s.n.m, (Vargas, 2001; Mendoza-Hernández, 2003). Forma parte de la vegetación secundaria de matorrales xerófilos, pastizales y bosques de pino-encino, encino y zacatonales, así como en zonas urbanas y lugares perturbados (Vargas, 2001; Mendoza-Hernández, 2003).

El tepozán puede modificar el microambiente debido a la cantidad de materia orgánica que produce, la cual aporta nutrientes al suelo y al mismo tiempo se forman micrositos que ayudan a la acumulación y germinación de semillas de otras especies; de igual manera esta especie tiene la capacidad de colonizar lugares perturbados ya que sus semillas pueden llegar a establecerse en sitios como grietas, huecos o superficies planas (Mendoza-Hernández, 2003). Es considerada por Z. Cano-Santana (com. pers.) como una planta arvense debido a su capacidad de colonización en sitios perturbados como lotes baldíos, así como un árbol pionero que domina en las primeras etapas sucesionales lo que le brinda un potencial para recuperar zonas perturbadas (Cano-Santana y Meave, 1996). Esta especie es importante en la sucesión, pues facilita el crecimiento y supervivencia de diferentes especies de pinos (Mendoza-Hernández, 2003) y sus raíces con gran capacidad de anclaje, le permiten crecer en sitios erosionados, lo que ayuda a la retención del suelo por su gran capacidad de anclaje (González y Camacho, 1994).

Vargas (2001) ha registrado que el tepozán es una especie dioica conformada por grandes inflorescencias; las flores que presenta *B. cordata* son flores perfectas, pero su sexo es determinado por la atrofia de alguno de los órganos sexuales, ya sea del gineceo o androceo, por lo que existe una diferencia de tamaño en los órganos sexuales no funcionales, los cuales son más pequeños que los funcionales; lo que se ve reflejado en flores que no producen polen y flores donde los óvulos no maduran (Norman, 2000; García-García y Cano-Santana, 2015); sin embargo, no se han reportado que diferencias existen entre las flores con funciones femeninas y las masculinas.

El tepozán también se ha reportado como un alimento de alta importancia para diferentes insectos en el matorral xerófilo del ecosistema de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA), Cd. Mx., entre los que se encuentran los crisomélidos (Coleoptera: Chrysomelidae) *Nodonata curtula* y *Oedionychus conspurcatus*, así como el geométrido (Lepidoptera: Geometridae) *Acronyctodes mexicanaria* (Cano-Santana, 1994b). En este sitio, César-García (2002) registró una mayor duración de los periodos de fructificación en comparación con los periodos de floración.

Por su parte, Norman (2000) registra como visitantes florales de *B. cordata* en Norteamérica a abejas, moscas, avispas y ocasionalmente algunas mariposas, pero hasta el momento no se han realizado estudios enfocados en los visitantes florales de esta especie.

1.5 Justificación

La amplia distribución y atributos, como especie colonizadora, de *B. cordata* provoca que exista un alto potencial de variación entre diferentes rasgos genéticos, fisiológicos y morfológico-estructurales (Aguilar-Rodríguez *et al.*, 2005). Se ha observado variabilidad estructural en la parte floral de la especie al encontrarse flores unisexuales y bisexuales (C. González Cortés y Z. Cano-Santana, comss. perss.). Por lo anterior, en este trabajo se busca ampliar la información conocida acerca de su biología reproductiva. Debido a la poca información enfocada hacia su sistema sexual, el dioicismo, se realiza una revisión de su sistema sexual debido a las observaciones de C. González Cortés y Z. Cano-Santana, dado que este sistema sexual puede tener reversiones a otros sistemas sexuales como el hermafroditismo o monoicismo. De la misma manera, se busca profundizar la información ya conocida del tamaño de las estructuras reproductivas, así como buscar si existen diferencias entre los dos sexos que presenta esta especie. Se comparó la fenología reproductiva con los datos registrados hace 28 años (César-García, 2002) en la REPSA. Se planteó hacer los estudios correspondientes enfocados a conocer sobre los visitantes florales y a partir de esos estudios poder conocer si existen potenciales polinizadores, debido a la falta de estudios sobre este tema. También se busca generar más información básica de la biología reproductiva de *B. cordata*, especie que presenta una alta dominancia en la REPSA, tanto por su aporte a la productividad primaria neta aérea, como a la cobertura (Cano-Santana, 1994a, b; González-Jaramillo, 2018).

II. OBJETIVOS Y PREDICCIONES

El objetivo general de este trabajo es aportar conocimiento sobre la biología reproductiva de *Buddleja cordata* (Scrophulariaceae) a través de su ontogenia, su fenología reproductiva y su diversidad de visitantes diurnos. en Ciudad Universitaria, Ciudad de México. Por otra parte, los objetivos particulares, derivados del anterior, son los siguientes:

1. Estudiar la ontogenia (desarrollo) de las estructuras reproductivas en individuos de ambos sexos de *B. cordata*.
2. Analizar la fenología reproductiva de esta especie y las diferencias entre sexos.
3. Analizar la variación de la diversidad, composición y frecuencia de visitas de los visitantes florales.
4. Corroborar que el sistema sexual de la especie sea el dioicismo a través de la morfología floral.

Las predicciones que se formulan para este trabajo son las siguientes:

1. Se espera exista una sincronía entre la floración de ambos sexos para asegurar el éxito reproductivo.
2. Dado que la estrategia reproductiva reportada para *B. cordata* es el dioicismo (Vargas, 2001), se espera corroborar que cada individuo porte de manera única un solo tipo de flor, masculina o femenina.

III. MÉTODOS

3.1 Sitio de estudio

Ciudad Universitaria es el *campus* principal de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), y se encuentra localizada al centro-poniente de la Ciudad de México (19°18'31"—19°19'17" norte, 99°10'20"—99°11'52" oeste; 2,200 a 2,227 m s.n.m.; Castillo-Argüero *et al.*, 2004). Su clima es templado subhúmedo, con una temperatura media anual de 15.5 °C, con variaciones entre los -6 y los 34.5 °C y una precipitación promedio anual de 835 mm (Valiente-Banuet y de Luna, 1990; Castillo-Argüero *et al.*, 2004). El ecosistema donde se encuentra es catalogado como matorral xerófilo, el cual se establece sobre material volcánico (Zambrano *et al.*, 2019).

Cuenta con una extensión territorial de 723 ha, de las cuales 178 ha son parte de la construcción del campus central (Zambrano *et al.*, 2019). En 1983 la UNAM estableció un área protegida urbana dentro de este *campus*, la cual nombraron Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA), que cubre actualmente una extensión de 264 ha (UNAM, 2025). Esta reserva cuenta con tres zonas núcleo que cubren 178 ha, las cuales protegen las zonas del ecosistema con un alto grado de conservación, así como con 13 áreas de amortiguamiento que suman 86 ha (UNAM, 2025; Lot *et al.*, 2012; Figura 3.1).



Figura 3.1. Mapa del *campus* central de Ciudad Universitaria y sus límites (en blanco), la zona núcleo de patrimonio cultural (en amarillo), las tres zonas núcleo (en rojo) y las zonas de amortiguamiento (en azul) de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel. Fuente: SEREPSA, 2024.

La REPSA se encuentra rodeada de la presión de un crecimiento urbano (Lot y Camarena, 2009; Lot *et al.*, 2012). En esta zona se han registrado 1500 especies nativas entre las diferentes formas de vida y 371 especies exóticas, de las cuales 59 corresponden a plantas (Zambrano *et al.*, 2016; SEREPSA, 2024).

En el caso de los animales se han registrado como importantes a *Aphis gossypii* (Hemiptera: Aphididae), *Gastrothrips terrestris* (Thysanoptera: Plaeothripidae), *Mochloribatula* sp. (Arachnida, Acari: Mochlozetidae) y *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Pyrgomorphidae); así como al conejo castellano, *Sylvilagus floridanus* y al tlacuache norteño, *Didelphis virginiana* (Cano-Santana, 1994b; Rios-Casanova y Cano-Santana, 1994). Por su lado, entre las plantas dominantes destacan *Buddleja parviflora* y *B. cordata* (Scrophulariaceae), *Bursera cuneata* (Burseraceae), *Eysenhardtia polystachya* (Fabaceae) y *Fraxinus uhdei* (Oleaceae) (Castillo-Argüero *et al.*, 2007).

3.2 Sistema de estudio

Buddleja cordata está representada por árboles y arbustos, que miden entre 1 y 20 m de alto, tiene hojas alargadas y pubescentes que miden de 5 a 24 cm de largo y 1.5 a 10.5 cm de ancho (Figura 3.2); y cuenta con inflorescencias dispuestas en grandes panículas que llegan a medir de 14 a 25 cm de largo (Vargas, 2001). Se reconocen dos subespecies, *B. cordata* ssp. *cordata* y *B. cordata* spp. *ovandensi* (Norman, 2000).

Sus flores son tetrámeras, amarillas o blancas, con una corola que mide de 3 a 4 mm de largo, en tanto que su fruto es ovoide de 2.5 a 6 mm de largo y con un diámetro de 1.5 a 4 mm (Vargas, 2001; Pérez-Calix, 2011). Las semillas que produce esta especie son aladas y pequeñas, puesto que llegan a medir de

0.05-0.07 mm de largo y 0.01 mm de ancho y son producidas en grandes cantidades (González-Zertuche *et al.*, 2002).

El periodo de floración del tepozán inicia a finales de verano y principios de otoño, en los meses de junio y noviembre, con un pico de floración en el mes de junio; mientras que la maduración de frutos tiene lugar a finales de otoño (César-García, 2002; González-Zertuche *et al.*, 2002).



Figura 3.2. Aspecto de *Buddleja cordata* en la REPSA. Foto: M. Quiterio-Pérez.

Buddleja cordata es una especie nativa la cual cuenta con una importancia en la REPSA al destacar como una especie perenne dominante (Castillo-Argüero *et al.*, 2016), que contribuye con 11.3% de producción primaria neta aérea (PPNA) en términos de energía en este ecosistema (Cano-Santana, 1994a).

3.3 Ontogenia (desarrollo) de las estructuras reproductivas

Con el fin de observar el desarrollo de las estructuras reproductivas (que en este trabajo denominaremos ontogenia) a nivel individual y a nivel panícula se seleccionaron y marcaron 12 individuos de *B. cordata* el 1 de septiembre de 2022 distribuidos en las áreas verdes de las instalaciones de la Facultad de Ciencias y en las áreas ocupadas por las zonas de amortiguamiento A1 (Circuito Exterior-Porción Norte) y A2 (Circuito Exterior-Porción Sur) de la REPSA. Los árboles fueron sexados durante el muestreo, tomando en cuenta las características de las flores que ya se encontraban presentes en las diferentes panículas; si el árbol presentaba flores secas se sexo como masculino y si presentaba frutos se considero femenino; sin embargo, a tres árboles no se les pudo registrar el sexo debido a la pérdida de las estructuras reproductivas por podas llevadas a cabo, ajenas al proyecto.

En cada árbol se seleccionaron y marcaron tres panículas para un seguimiento diario a su crecimiento y al número de estructuras florales que portaban, de manera que se hizo el seguimiento de un total de 36 panículas. Por

cada panícula se marcaron tres botones florales para un seguimiento diario de su desarrollo para conocer su duración, tamaño y morfología y coloración hasta la etapa de flor madura (en el caso de las flores masculinas) y fruto maduro (en el caso de las flores femeninas).

El 19 de septiembre de 2022 se realizó la primera observación y por consiguiente el primer marcaje de botones, siendo el último día de observación registrado el 3 de noviembre de 2022, día donde se detectó que los últimos frutos maduros se tornaron frutos seniles.

Se realizaron pruebas de t de Student para datos con distribución normal y pruebas de U -Mann Whitney para datos cuya distribución no resultó normal, esto con el objetivo de comparar el tiempo de duración y el tamaño de las estructuras entre sexos. Estas pruebas fueron realizadas en el programa R versión 2022.12.0+353 (R Core Team, 2017).

3.4 Fenología

En el seguimiento de la fenología foliar y reproductiva de la especie, se monitorearon 20 individuos femeninos y 21 masculinos en un área de 5 ha dentro de la Zona Núcleo Poniente de la REPSA. Para poder observar cómo la copa de los individuos se cubre de hojas y estructuras reproductivas en distintas etapas fenológicas, así como su carga de flores y frutos presentes en la copa, se

realizaron visitas mensuales en la época de secas entre diciembre de 2022 y mayo de 2023, así como visitas quincenales en la época de lluvias de junio a noviembre de 2023. Para ello, se consideró como el 100% a la copa arbórea que correspondió a la carga de hojas, flores y frutos presentes. A partir de esta consideración se estimó el porcentaje de copa cubierta en los 41 árboles. El porcentaje total de copa cubierta se categorizó en el porcentaje correspondiente a estructuras foliares y el correspondiente a estructuras reproductivas. El porcentaje de hojas en la copa de los árboles se dividió en hojas jóvenes, maduras y seniles, mientras que el porcentaje de estructuras reproductivas se dividió en botón, flor joven, flor en anthesis, fruto maduro y estructuras seniles. Las etapas de las hojas se diferenciaron por su tamaño y/o su color, las hojas jóvenes se identificaban por un tamaño de entre los 5 a 10 cm y un color verde claro, las hojas maduras por un tamaño de 11 a 24 cm y un color verde oscuro, y las hojas seniles por un color amarillo-café; mientras que las fases fenológicas reproductivas se diferenciaron con las características registradas a partir de lo observado en el desarrollo de las estructuras reproductivas (Métodos 3.3).

Con los datos obtenidos de porcentaje se realizaron pruebas de estadística circular. Los datos obtenidos se transformaron a datos circulares y se consideraron los supuestos para realizar una prueba paramétrica, donde los datos muestran una distribución de von Mises, su parámetro de concentración (κ) es igual en ambas muestras y κ es lo suficientemente grande ($\kappa > 2$; Zar, 2010; Pérez-Bote,

2020). A los datos que cumplían con los supuestos se les aplicó una prueba paramétrica de Watson-Williams para dos muestras; mientras que en el caso de los datos que no cumplían con los supuestos, se les aplicó una prueba no paramétrica de U^2 de Watson para dos muestras (Zar, 2010). Se realizaron gráficas para comparar el porcentaje de cobertura de las fases fenológicas que comparten ambos sexos.

3.5 Sistema sexual

Para determinar la variación morfológica floral intra-individuo y entre individuos se tomaron 40 árboles que se seleccionaron en la Zona Núcleo Poniente de la REPSA. El muestreo para determinar la variación morfológica floral entre individuos se realizó mediante la selección de 14 árboles masculinos y 14 femeninos al azar y de ellos se eligieron de manera aleatoria tres panículas y por cada panícula se recolectaron tres flores al azar, teniendo así un total de nueve flores por individuo, y 252 flores en total.

Por otro lado, para determinar la variación morfológica floral intra-individuo, se seleccionaron al azar seis árboles masculinos y seis femeninos y, por cada uno, se seleccionaron tres panículas y se recolectaron tres flores por cada una, teniendo nueve flores por individuo, y 108 flores en total.

Se obtuvieron 360 flores recolectadas para los dos muestreos de variación morfológica floral. Cada flor se colocó en un envase con alcohol al 70% para su

conservación. En el laboratorio con ayuda de una aguja de disección se abrieron longitudinalmente en la parte media para poder observar la flor completa bajo el microscopio estereoscópico, estigma, estilo, ovario, filamentos y anteras. Se midió la longitud del androceo (estambre, desde la antera hasta la base del filamento) y del gineceo (estigma, estilo y ovario); así como el diámetro de las anteras y del estigma (Figura 3.3).

Se hicieron Andevas anidados para observar el efecto de la panícula y del individuo sobre cada rasgo floral (androceo, gineceo, estigma y antera) separando los datos entre árboles masculinos y femeninos. Asimismo, se realizó un Andeva de dos vías para observar la variación que existe en los rasgos compartidos (androceo y gineceo) de las flores masculinas y femeninas.

3.6 Visitantes florales

3.6.1 Variación diurna de los visitantes florales. Para determinar la variación diurna de la actividad de los visitantes florales, en un ciclo de 24 h se realizó lo siguiente. Se seleccionaron seis individuos: cuatro masculinos (A-I, A-III, A-V y A-VI) y dos femeninos (A-II y A-IV), que se encontraba en su pico de floración en antesis dentro de las instalaciones de la Facultad de Ciencias, UNAM. Se buscó tener el mismo número de árboles femeninos y masculinos, identificándolos con base en sus flores, pero uno identificado inicialmente como femenino resultó ser masculino

al corroborar su sexo al final de la época reproductiva, dado que no presentó frutos como última fase fenológica.

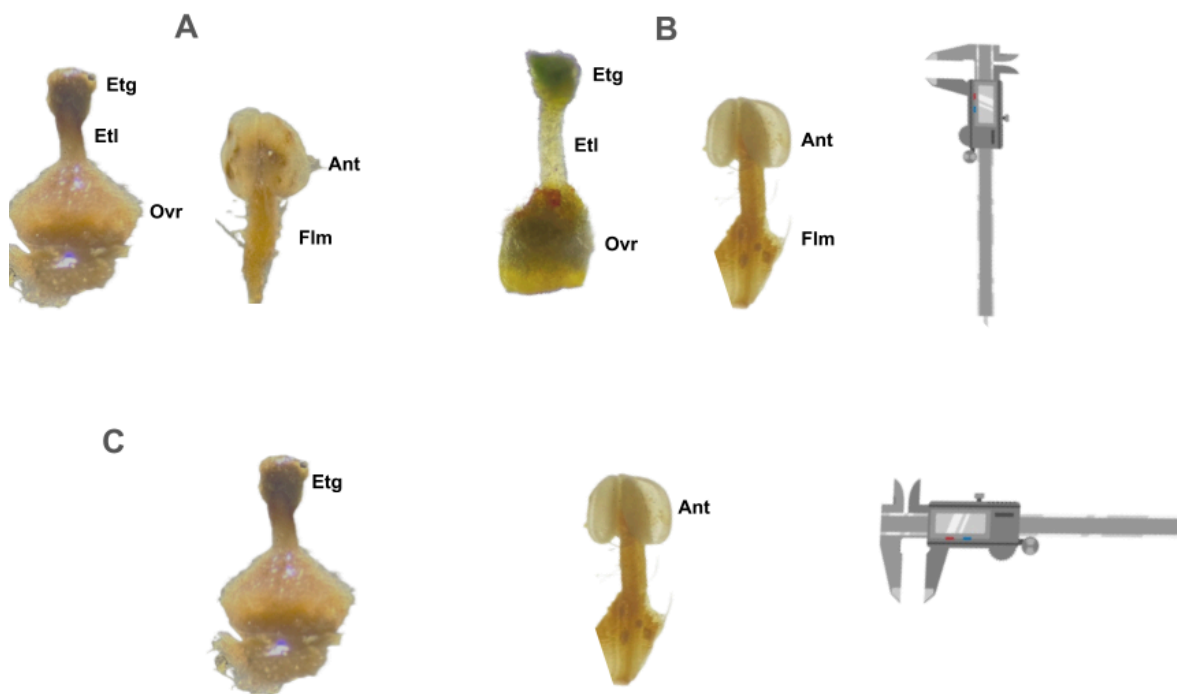


Figura 3.3. Observación y medición de la longitud del: gineceo (estigma (Etg), estilo (Etl) y ovario (Ovr)), y estambres (antera (Ant) y filamento (Flm)) en flores A) femeninas y B) masculinas. C) Medición del diámetro del estigma y de las anteras en flores de ambos sexos.

Estos árboles se visitaron en un periodo de 24 h, divididos en dos lapsos de 12 h cada uno. Entre las 19:00 h del 22 de septiembre de 2023 y las 7:00 h del día siguiente (23 de septiembre) se realizaron las observaciones de visitantes nocturnos; en tanto que de 7:00 a 19:00 h del 24 de septiembre del mismo año se

registraron los visitantes diurnos. Para ello, se registró la frecuencia de visitas realizadas por diferentes morfoespecies a las flores de cuatro panículas seleccionadas exprofeso para ello en cada árbol seleccionado. Las cuatro panículas focales de cada árbol se observaron durante 4 min cada hora del periodo de registro. Se registró el número de visitas observadas en 4 min, así como la morfoespecie que las llevaba a cabo. Estas observaciones se realizaron con la ayuda de cinco personas, lo que permitió que cada árbol fuera observado por una persona.

Simultáneamente, cada 15 min se registró la temperatura y la humedad relativa con dos termohigrómetros, localizados en dos zonas diferentes cercanas a los sitios donde se ubicaban los árboles seleccionados.

Para evaluar si la frecuencia de visitas de cada grupo de visitantes depende del sexo de las flores visitadas, se hicieron pruebas de ji cuadrada para cada grupo observado y para las especies más abundantes. Las frecuencias esperadas se calcularon con un modelo 2:1 (árboles masculinos/árboles femeninos). Para observar cómo están asociadas las visitas de los individuos con la temperatura y humedad registrada se realizaron pruebas de correlación de Spearman.

3.6.2 Diversidad y composición de los visitantes florales. A fin de verificar la diversidad y composición de los visitantes florales de *B. cordata* de manera frecuente y en horarios distintos, se hicieron registros entre diciembre de 2022 y noviembre de 2023 de las especies que visitan las flores en época de antesis. Se hizo el registro que incluye la descripción del espécimen para su posterior identificación, la fecha y hora en la que se observó, así como del sexo del árbol visitado.

Los especímenes/visitantes colectados se determinaron al nivel taxonómico más fino posible con ayuda de expertos. Con los datos recabados, tanto en el periodo de diciembre de 2022 a noviembre de 2023, como en los registros realizados en la sección 3.6.1 se realizó una lista de visitantes florales en árboles de ambos sexos. Se comparó la composición de animales visitantes entre árboles de distinto sexo mediante los índices de similitud cualitativa de Jaccard y Sørensen a nivel de orden (Krebs, 1989).

IV. RESULTADOS

4.1 Ontogenia (desarrollo) de las estructuras reproductivas

Se observaron ocho etapas fenológicas de las estructuras reproductivas de *B. cordata*, estas se describieron a partir de nueve árboles, de los cuales cinco se registraron como masculinos y cuatro como femeninos, las cuales fueron: botón joven, botón avanzado, flor joven, flor madura y flor senil para árboles femeninos y masculinos; mientras que, para árboles femeninos, se registraron las etapas fenológicas de fruto joven, fruto maduro y fruto senil (Figura 4.1). La observación de la duración de las estructuras reproductivas se realizó hasta la fenofase de frutos maduros, en el caso de los individuos femeninos, mientras que para los individuos masculinos, el seguimiento culminó hasta que las flores seniles presentaron una coloración café en su totalidad y se encontraran secas (Tabla 4.1); de la misma manera, el tamaño de las estructuras reproductivas se registró para individuos masculinos hasta la fenofase de flor senil, mientras que, para los femeninos, se realizó hasta el final de la etapa de fruto maduro (Tabla 4.2). La duración de las estructuras difiere significativamente en la etapa de botón avanzado y flor senil; y el tamaño difiere en la etapa de flor joven y en antesis.

El botón joven se caracterizó por tener una forma circular u ovalada y un color verde claro (Figura 4.1a), el cual midió en promedio entre ambos sexos 1.45 ± 0.07 mm de diámetro ($n = 27$) y duró 2.58 ± 0.22 días (d) ($n = 27$), durante esta

etapa no se encontraron diferencias significativas entre sexos en el tamaño y la duración.

Tabla 4.1. Duración (días \pm e.e., rango entre paréntesis) de las fases fenológicas de las estructuras reproductivas masculinas y femeninas de *B. cordata*. Letras diferentes denotan diferencias significativas con $P < 0.05$ (prueba de *t* o de *U*). *n* = el número de estructuras reproductivas unitarias. NA: no aplica.

Fase	Masculinos		Femeninos	
	Duración (días \pm e.e)	<i>n</i>	Duración (días \pm e.e)	<i>n</i>
Botón joven	2.64 \pm 0.36 ^a (1-5)	15	2.50 \pm 0.29 ^a (1-4)	12
Botón avanzado	3.08 \pm 0.12 ^a (1-5)	14	1.96 \pm 0.33 ^b (1-4)	11
Flor joven	2.03 \pm 0.26 ^a (1-6)	15	2.01 \pm 0.42 ^a (1-5)	10
Flor en antesis	2.02 \pm 0.19 ^a (1-4)	14	1.76 \pm 0.20 ^a (1-4)	10
Flor senil	3.93 \pm 0.95 ^a (3-8)	15	1.35 \pm 0.21 ^b (1-4)	10
Fruto joven	NA		3.44 \pm 0.77 (3-6)	10
Fruto maduro	NA		5.54 \pm 1.36 (1-12)	10

Tabla 4.2. Diámetro (mm \pm e.e.) de las estructuras reproductivas masculinas y femeninas en diferentes fenofases de *B. cordata*. Letras diferentes denotan diferencias significativas con $P < 0.05$ (prueba de *t* o de *U*). *n* denota el número de estructuras reproductivas unitarias. NA: no aplica. Entre paréntesis se muestra el rango de valores.

Fase	Masculinos		Femeninos	
	Diámetro (mm \pm e.e)	<i>n</i>	Diámetro (mm \pm e.e)	<i>n</i>
Botón joven	1.51 \pm 0.05 (0.5-3.0) ^a	15	1.26 \pm 0.11 (1.0-2.2) ^a	12
Botón avanzado	2.08 \pm 0.13 (1.7-5.0) ^a	14	2.13 \pm 0.20 (1.5-2.9) ^a	11
Flor joven	3.26 \pm 0.15 (2.0-5.2) ^a	15	2.40 \pm 0.19 (1.1-3.2) ^b	10
Flor en antesis	3.45 \pm 0.15 (1.6-5.5) ^a	14	2.89 \pm 0.14 (2.0-4.1) ^b	10
Flor senil	2.44 \pm 0.12 (1.4-4.5) ^a	15	2.73 \pm 0.20 (2.2-4.3) ^a	10
Fruto joven	NA		1.86 \pm 0.23 (0.5-2.9)	10
Fruto maduro	NA		3.38 \pm 0.21 (2.0-5.5)	10

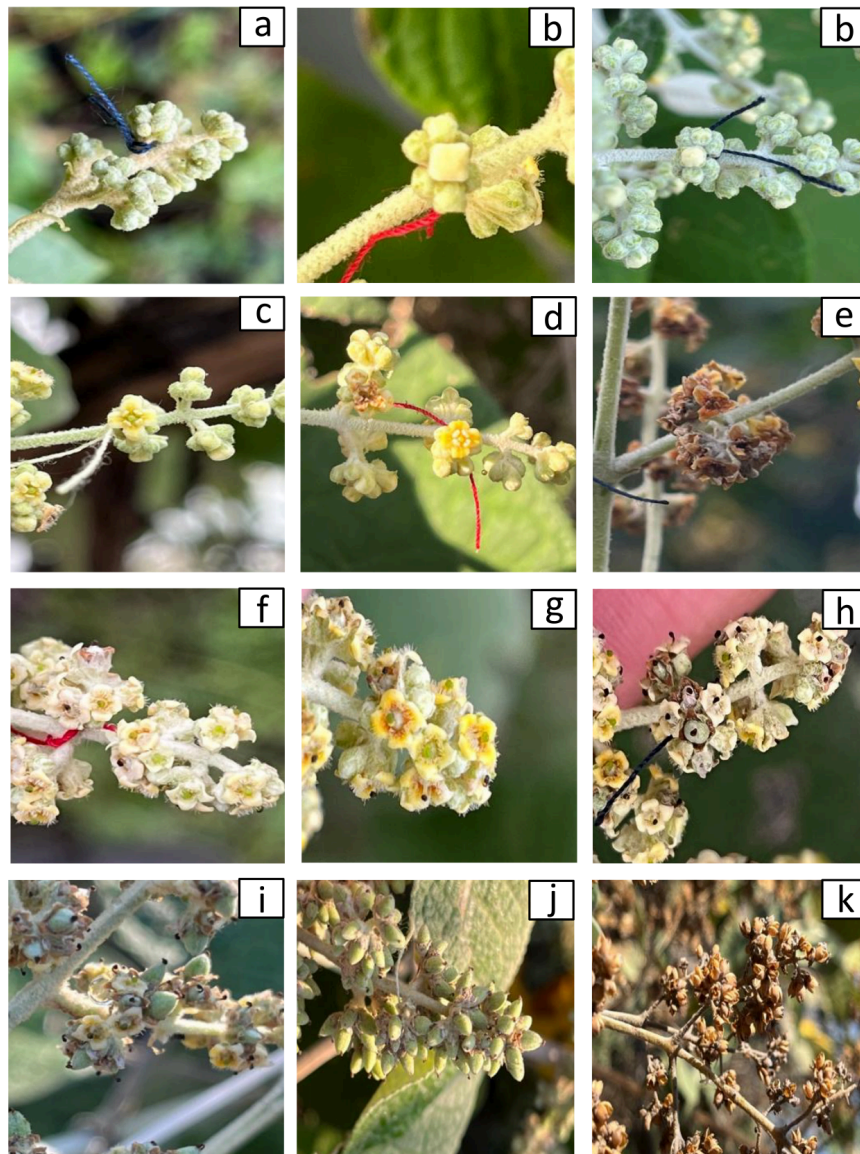


Figura 4.1 Fases de la ontogenia de las estructuras reproductivas de *B. cordata*. a) Botón joven, circular verde; b) Botón avanzado, cuadrado amarillo; c) Flor masculina joven; d) Flor masculina en antesis; e) Flor masculina senil; f) Flor femenina joven; g) Flor femenina en antesis; h) Flor femenina senil; i) Fruto joven; j) Fruto maduro; k) Fruto senil. Fotos: M. Quiterio-Pérez.

Se consideró un botón avanzado cuando este cambió de forma circular a cuadrada y de color verde a amarillo (Figura 4.1b), el cual midió en promedio entre

ambos sexos 2.02 ± 0.09 mm ($n = 25$) de diámetro; en esta fase no se encontraron diferencias significativas en el tamaño, por su parte, se encontraron diferencias significativas en la duración, siendo 61.1% mayor la duración en árboles masculinos ($t = 2.85$, g.l. = 23, $P = 0.01$) (Tabla 4.1). Debido a que el sexo de los árboles no se pudo definir hasta la etapa de flor y fruto, no se pudieron registrar diferencias entre sexos en la morfología en estas dos fases de las estructuras reproductivas.

La etapa de flor joven inicia con la apertura de los pétalos. En individuos masculinos (Figura 4.1c) presentó un color amarillo claro en la corola, y se observaron cuatro anteras de color amarillo claro dentro de cada flor, mientras que en árboles femeninos (Figura 4.1f) presentó un color que variaba de crema a amarillo claro en la corola y en cuya parte central se observaba el estilo con el estigma de color verde; esta fase tuvo una duración promedio entre ambos sexos de 2.02 ± 0.22 d ($n = 25$); se encontraron diferencias significativas en el diámetro de las flores jóvenes ($W = 863$, $P = 0.0001$, $n = 25$), siendo 57.6% mayor el tamaño de las flores en los individuos masculinos (Tabla 4.2), por otro lado, no se encontraron diferencias significativas en la duración.

En la etapa de flor en anthesis en individuos masculinos (Figura 4.1d) la corola portaba un color amarillo brillante y un aproximado de 25% de ellas mostraban un color naranja en la parte central de la corola, alrededor de los órganos sexuales; los estambres en las flores en esta etapa mostraron un color

amarillo más brillante que en la etapa de flor joven, en tanto que en los femeninos (Figura 4.1g) las flores mostraron un color naranja en la parte interna de la corola y un color amarillo brillante en la parte externa, y el estigma se mantuvo de color verde, esta etapa tuvo una duración promedio entre ambos sexos de 1.99 ± 0.13 d ($n = 24$). Se encontraron diferencias significativas entre sexos en el diámetro de las flores en anthesis ($W = 2242$, $P = 0.0007$, $n = 24$), donde las flores masculinas fueron un 54.4% mayores en diámetro (Tabla 4.2), por otro lado, en la duración de esta etapa no se encontraron diferencias significativas.

La etapa de flor senil se hizo presente en ambos sexos, en individuos masculinos (Figura 4.1e) mostraba una corola de color naranja-café, conforme los días pasaron, el color predominante fue el café y los estambres presentaron un cambio de color naranja-café a completamente café. Por su parte en los femeninos (Figura 4.1h) se observó una corola color café y el estigma que cambió a un color café hasta tornarse negro, esta etapa midió en promedio entre ambos sexos 2.54 ± 0.08 mm ($n = 25$); No se encontraron diferencias significativas en el tamaño de las flores seniles entre sexos, por otro lado, se encontraron diferencias significativas en la duración de esta etapa ($W = 20$, $P = 0.01$, $n = 25$) (Tabla 4.1), siendo 74.4% mayor la duración en árboles masculinos.

Las etapas de fruto joven, maduro y senil solamente se registraron en individuos femeninos. El fruto joven se caracterizó por un color verde opaco y por una forma triangular aplanada, midió 1.86 ± 0.23 mm y tuvo una duración de 3.44

± 0.77 d ($n = 10$; Figura 4.1i); mientras que en el fruto maduro se observó una forma ovalada y de color verde amarillo, midió 3.38 ± 0.21 mm y su duración fue de 5.54 ± 1.36 d ($n = 10$; Figura 4.1j); la última etapa registrada fue la de fruto senil (Figura 4.1k) la cual se caracterizó por un fruto color café y con la línea de dehiscencia completamente abierta.

4.2 Fenología

En cuanto a la fenología foliar las hojas jóvenes, tanto de individuos masculinos como femeninos registró un máximo de cobertura en marzo ($54.8 \pm 4.3\%$) en árboles femeninos y en árboles masculinos ($52.1 \pm 4.3\%$); mientras que, el menor porcentaje de cobertura se observó para ambos sexos en noviembre con $11.0 \pm 1.6\%$ en individuos femeninos y $9.7 \pm 2.2\%$ en los masculinos (Figura 4.2). No se registraron diferencias significativas en la cobertura de hojas jóvenes entre ambos sexos ($U^2 = 0.139$, $P = 0.101$).

En contraste, en la cobertura de las hojas maduras se registró un descenso de diciembre a febrero, también en ambos sexos, siendo febrero el mes con un menor porcentaje en copa para individuos masculinos con $35.7 \pm 4.9\%$; mientras que, para individuos femeninos fue marzo el mes con menor porcentaje de hojas maduras ($36.7 \pm 4.0\%$). Por su parte, el mes donde se registró una mayor cobertura de hojas maduras en árboles femeninos fue en julio ($78.0 \pm 4.2\%$), en tanto que en los masculinos esto ocurrió en noviembre ($79.2 \pm 2.4\%$; Figura 4.3).

En la cobertura de hojas maduras se encontraron diferencias significativas entre ambo sexos ($U^2 = 0.248$, $P = 0.050$).

Esta mayor cobertura de hojas maduras en las copas coincide con los registros más bajos de hojas jóvenes (julio y noviembre); en contraste, los meses con una menor cobertura de hojas maduras coincide con los meses con mayor cobertura de hojas jóvenes (febrero y marzo).

En individuos masculinos, la cobertura de hojas seniles registró su porcentaje más alto en diciembre con $36.9 \pm 5.3\%$ y de marzo a noviembre la cobertura se mantuvo por debajo del 15%, con un mínimo registrado del $5.0 \pm 0.6\%$ en septiembre.

Por su parte, en individuos femeninos el mayor porcentaje de hojas seniles en la cobertura se observó en enero ($25.7 \pm 4.4\%$) y de marzo a noviembre su porcentaje de cobertura se mantuvo por debajo del 15%, donde el mínimo de cobertura registrado fue en septiembre con un $6.5 \pm 0.5\%$ (Figura 4.4). De igual forma, en esta etapa fenológica no se encontraron diferencias significativas en el porcentaje de cobertura entre ambos sexos ($F = 0.001$, g.l. = 1, 490, $P = 0.967$).

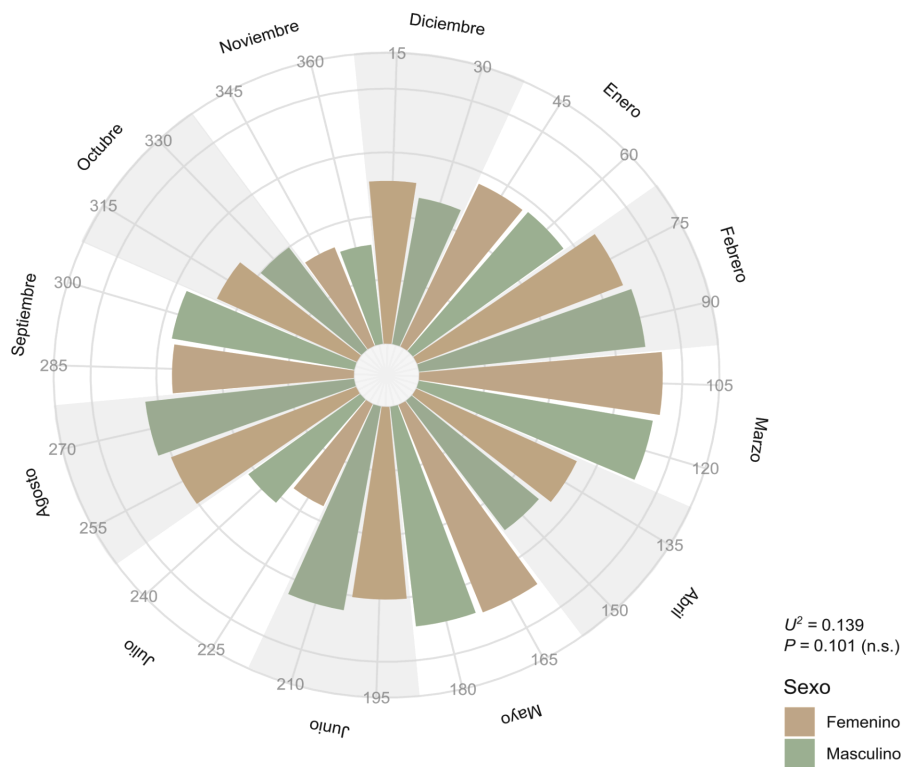


Figura 4.2. Variación mensual de la cobertura de hojas jóvenes en 20 individuos femeninos y 21 masculinos de *B. cordata* entre diciembre de 2022 y noviembre de 2023 en Ciudad Universitaria, Cd. Mx.

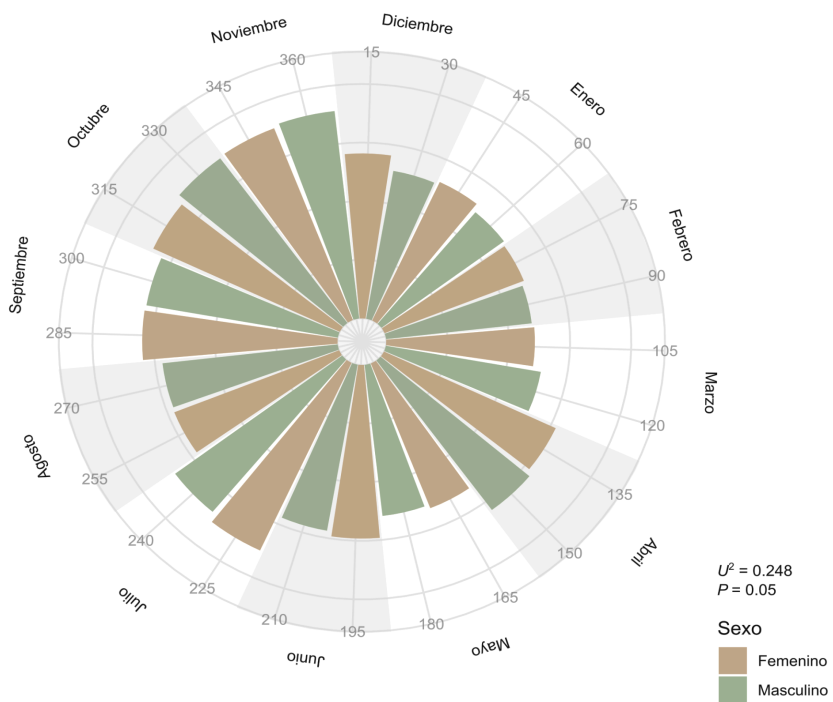


Figura 4.3. Variación mensual de la cobertura de hojas maduras en 20 individuos femeninos y 21 masculinos de *B. cordata* entre diciembre de 2022 y noviembre de 2023 en Ciudad Universitaria, Cd. Mx.

De las tres fases estudiadas para la copa foliar, la fase de hoja senil fue la que menores porcentajes de cobertura registró durante los doce meses en comparación con las fases de hoja joven y madura.

En cuanto a la floración, el patrón general durante este proyecto empezó con la formación de los botones florales (agosto-febrero); posterior a esto se dio la apertura de los pétalos dando lugar a las flores jóvenes (septiembre-enero), las cuales se desarrollaron y pasaron a la etapa de antesis (septiembre-diciembre); después de terminar la fase de antesis las flores empezaron su etapa de senescencia (octubre-agosto) y en el caso de los individuos femeninos, los frutos empezaron a desarrollarse después de que las flores en la etapa de antesis sufrieron senescencia (octubre-febrero).

De diciembre a julio se registró una disminución de cobertura de botones florales en ambos sexos. La cobertura de estos aumentó hasta agosto para ambos sexos, siendo septiembre cuando se registró un mayor porcentaje en estas estructuras, con $92.0 \pm 5.1\%$ en árboles femeninos y $93.3 \pm 3.8\%$ en los masculinos (Figura 4.5). En la cobertura de botones florales no se registraron diferencias significativas entre ambos sexos ($F = 0.413$, g.l. = 1, 490, $P = 0.521$).

En individuos masculinos y femeninos no se registraron flores jóvenes de enero a agosto, sino hasta septiembre; y en octubre se observó el mayor valor de cobertura de flores jóvenes, por parte de ambos sexos, con $16.0 \pm 1.7\%$ en los individuos masculinos y $16.7 \pm 3.4\%$ en los femeninos (Figura 4.6). En la cobertura

de flores juveniles no se encontraron diferencias significativas entre ambos sexos ($F = 0.450$, g.l. = 1, 490, $P = 0.503$).

Asimismo, de enero a agosto no se registró cobertura de flores en antesis, siendo así octubre el mes con mayor porcentaje registrado para ambos sexos. En el caso de individuos femeninos, su mayor registro fue de $24.5 \pm 4.9\%$ y en masculinos fue de $7.1 \pm 4.8\%$ (Figura 4.7). En la cobertura de flores en antesis se encontraron diferencias significativas entre ambos sexos ($U^2 = 9.253$, $P = 0.001$).

En los frutos, este registro solo se reflejaría en árboles femeninos, sin embargo, cinco árboles masculinos registraron bajos valores de cobertura de esta estructura (del 10 hasta el 50%; Figura 4.8). Diciembre del 2022, enero y noviembre del 2023 fueron los meses donde se obtuvieron registros de frutos en árboles masculinos, de los cuales fue diciembre del 2022 el que mayor porcentaje registró con $45.0 \pm 20.6\%$ promedio, el cual corresponde a cuatro árboles señalados como masculinos. En enero, un solo árbol, diferente a los de diciembre, presentó frutos, el cual registró un 10% de cobertura de frutos del total de su copa, lo que representa 0.4% promedio de cobertura entre los 21 árboles reportados como masculinos. En noviembre del 2023 un árbol registró presencia de frutos, y este mismo reportó presencia de frutos en diciembre del 2022. Este árbol fue el único de los 21 observados que presentó fruto en más de un mes y el porcentaje registrado en ambos meses fue de 10%.

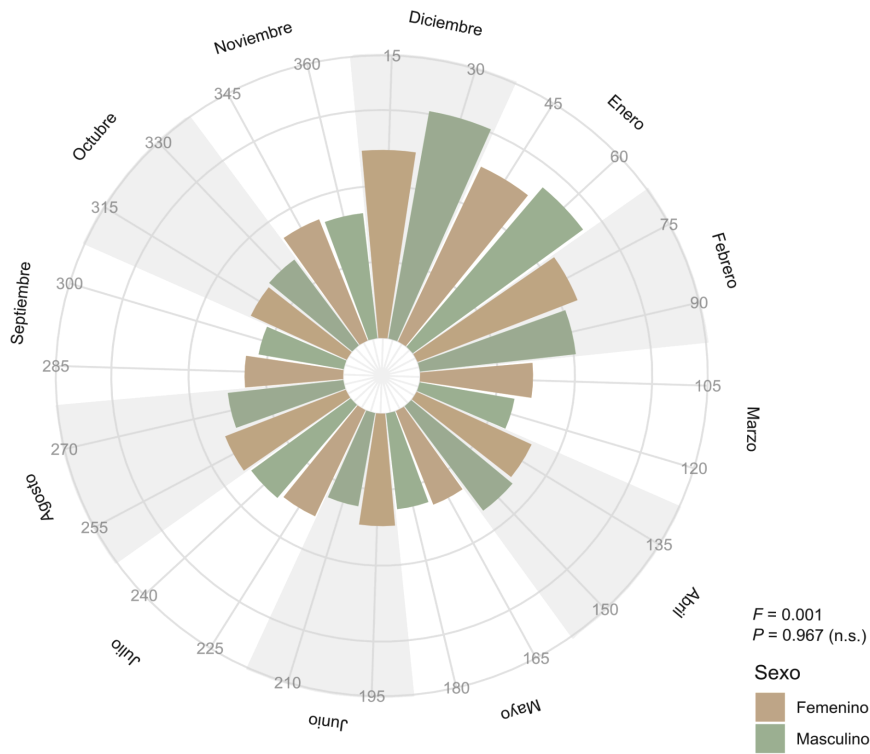


Figura 4.4. Variación mensual de la cobertura de hojas seniles en 20 individuos femeninos y 21 masculinos de *B. cordata* entre diciembre de 2022 y noviembre de 2023 en Ciudad Universitaria, Cd. Mx

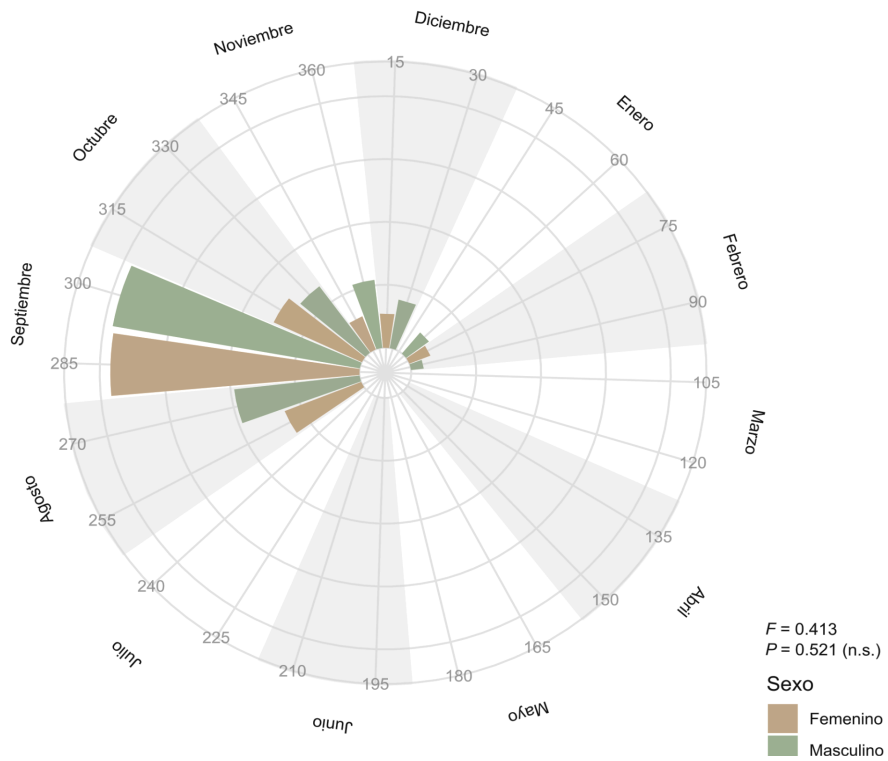


Figura 4.5. Variación mensual de la cobertura de botones florales en 20 individuos femeninos y 21 masculinos de *B. cordata* entre diciembre de 2022 y noviembre de 2023 en Ciudad Universitaria, Cd. Mx

En el caso de los individuos femeninos, la mayor cobertura de frutos se observó en el mes de noviembre, con $70.0 \pm 9.4\%$. La cual coincide con la baja en el porcentaje de flores en este sexo para este mes. Por su parte, febrero es el mes que menor porcentaje de frutos registró con $1.2 \pm 0.6\%$.

Un patrón contrastante se reportó con la cobertura de estructuras seniles (flores en árboles masculinos y frutos en árboles femeninos) que experimentaron un aumento entre diciembre y abril, incluso en marzo se registró un 100% en individuos masculinos y de la misma manera ocurrió en abril para ambos sexos. Sin embargo, la cobertura más baja se registró en septiembre para ambos sexos; después de este mes los porcentajes de cobertura fueron en aumento (Figura 4.9). La cobertura de estructuras seniles reportó diferencias significativas entre ambos sexos ($U^2 = 7.508, P = 0.001$).

4.3 Sistema sexual

4.3.1 Variación entre individuos. Se observó la longitud de las estructuras, en los individuos masculinos el gineceo midió en promedio 2.16 ± 0.07 mm, en comparación con el gineceo en flores femeninas, con una media de 2.12 ± 0.07 mm; en el caso de los estambres en flores masculinas registraron una media de 1.93 ± 0.07 mm, mientras que en flores femeninas registraron una longitud promedio de 1.49 ± 0.07 mm. De manera general, la longitud promedio registrada para los estambres fue de 1.70 ± 0.06 mm y para el gineceo fue de 2.14 ± 0.05 mm, lo que señala que en general la estructura más larga en las flores es el gineceo.

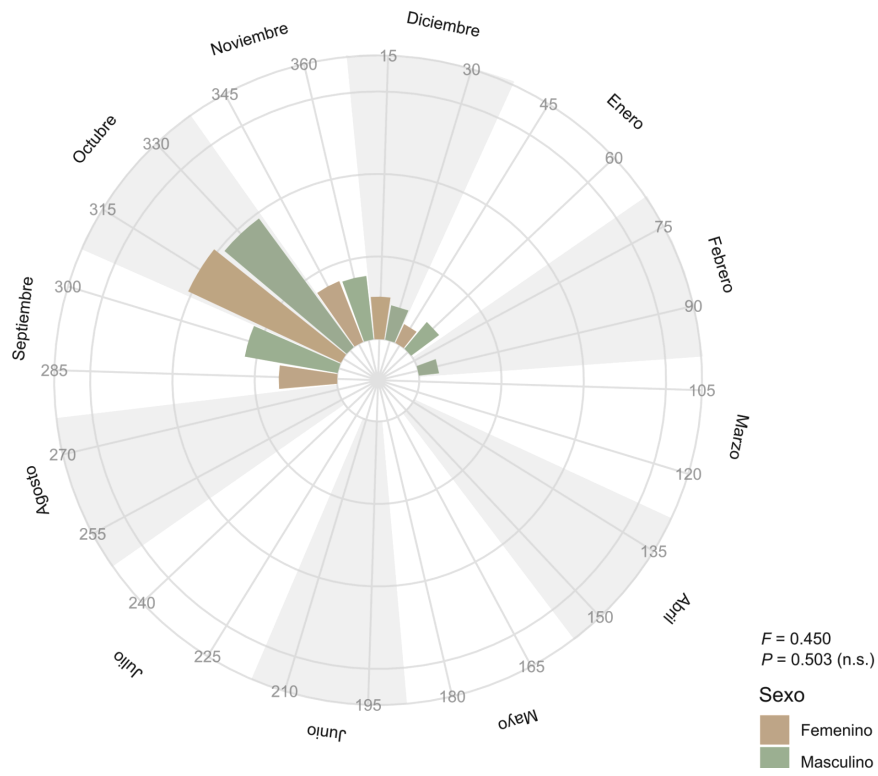


Figura 4.6. Variación mensual de la cobertura de flores juveniles en 20 individuos femeninos y 21 masculinos de *B. cordata* entre diciembre de 2022 y noviembre de 2023 en Ciudad Universitaria, Cd. Mx.

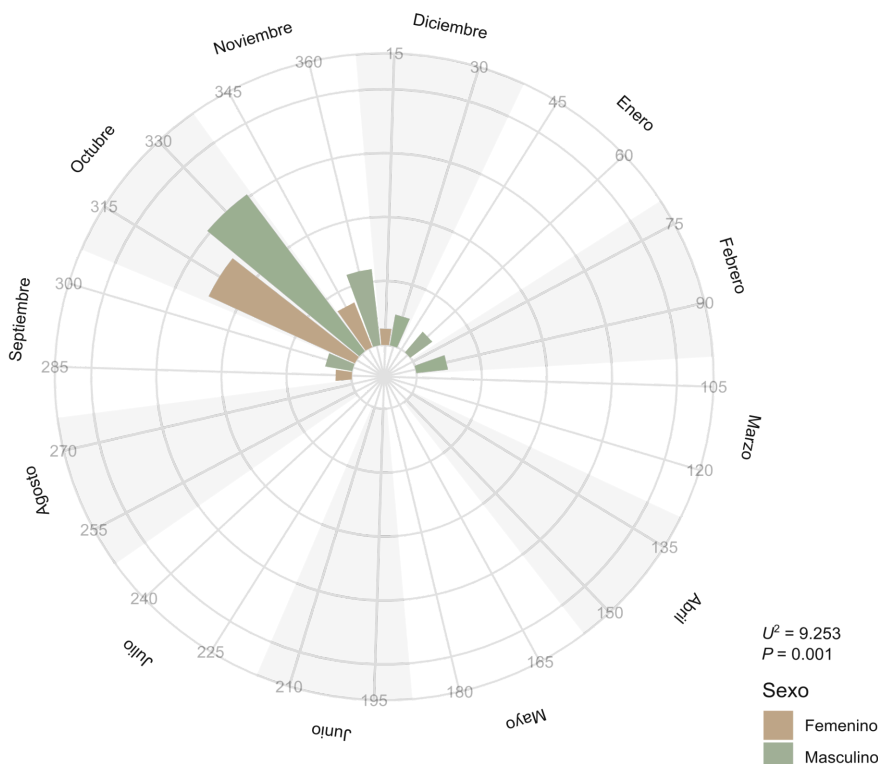


Figura 4.7. Variación mensual de la cobertura de flores en antesis en 20 individuos femeninos y 21 masculinos de *B. cordata* entre diciembre de 2022 y noviembre de 2023 en Ciudad Universitaria, Cd. Mx.

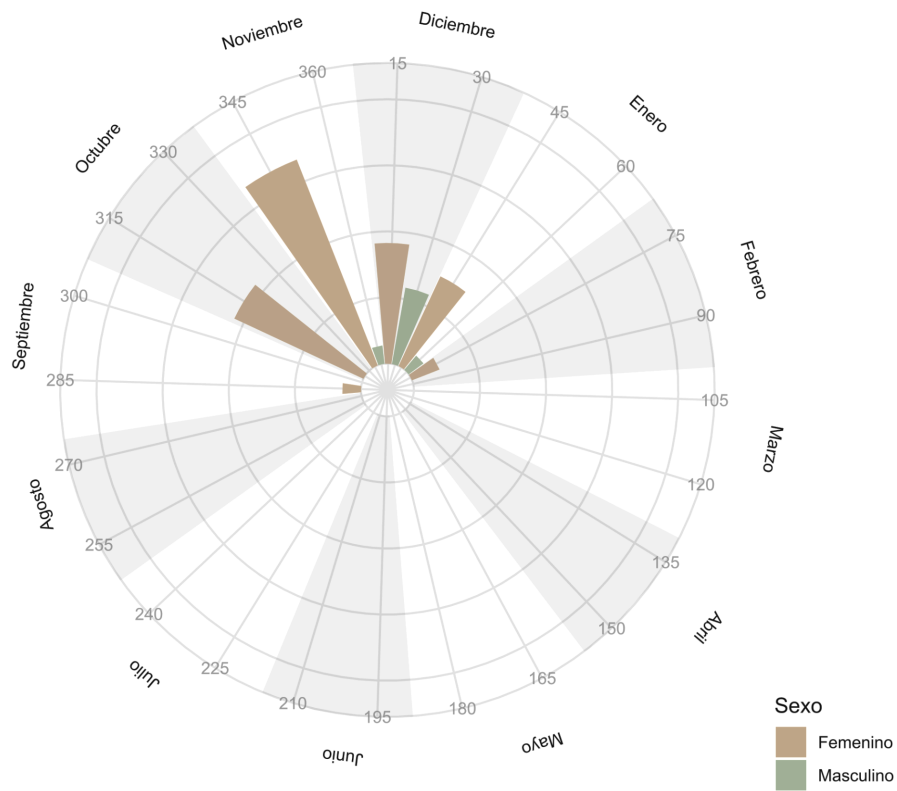


Figura 4.8. Variación mensual de la cobertura de frutos en 20 individuos femeninos y 5 masculinos de *B. cordata* entre diciembre de 2022 y noviembre de 2023 en Ciudad Universitaria, Cd. Mx.

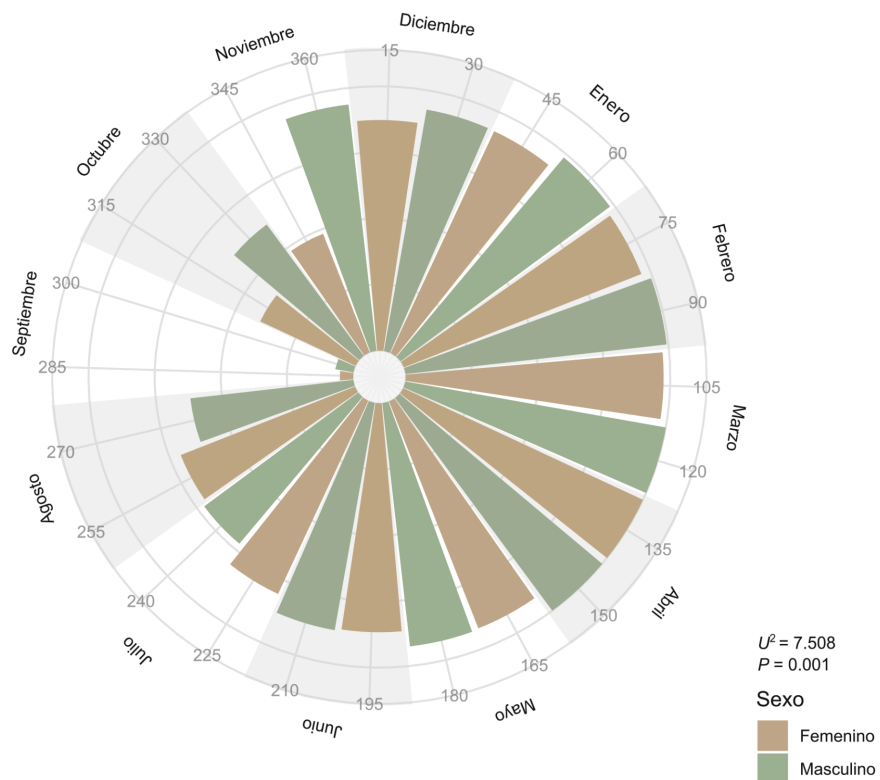


Figura 4.9. Variación mensual de la cobertura de las estructuras seniles en 20 individuos femeninos y 21 masculinos de *B. cordata* entre diciembre de 2022 y noviembre de 2023 en Ciudad Universitaria, Cd. Mx.

Se encontró un efecto significativo del sexo, el tipo de estructura [gineceo (estilo + estigma + ovario) y estambre (filamento + antera)] y la interacción sexo × tipo sobre su longitud ($P < 0.01$; Tabla 4.3). Por medio de la prueba *post-hoc* de Tukey se obtuvieron tres diferencias significativas ($P < 0.01$) con respecto a la longitud de los estambres (androceo) y gineceo de las flores entre ambos sexos. El tamaño de los estambres de las flores de árboles masculinos (1.93 ± 0.07 mm) es mayor que los estambres de los individuos femeninos (1.49 ± 0.07 mm). La longitud del gineceo de las flores de árboles masculinos (2.16 ± 0.07 mm), es mayor que la de los estambres de los árboles femeninos. Así mismo, en flores de individuos femeninos se registró que la longitud de su gineceo (2.12 ± 0.07 mm) es mayor que la longitud de sus estambres (Figura 4.10).

Tabla 4.3. Valores obtenidos del Andeva de dos vías, comparando el sexo y tipo de estructura con el tamaño obtenido.

Fuente de variación	F	g.l	P
Sexo (S)	9.100	1	0.003
Tipo de estructura (T)	30.847	1	< 0.01
Interacción S × T	6.838	1	0.011

Por el contrario, no se reportan diferencias significativas entre la longitud del gineceo de individuos femeninos con respecto a la longitud del gineceo de árboles masculinos; de igual forma, no hay diferencias de tamaño entre el gineceo y estambres de árboles masculinos; y entre el gineceo de árboles femeninos y los estambres de

árboles masculinos (Figura 4.10). Por lo que las diferencias en tamaños se centran en los estambres (androceo) de las flores de individuos femeninos.

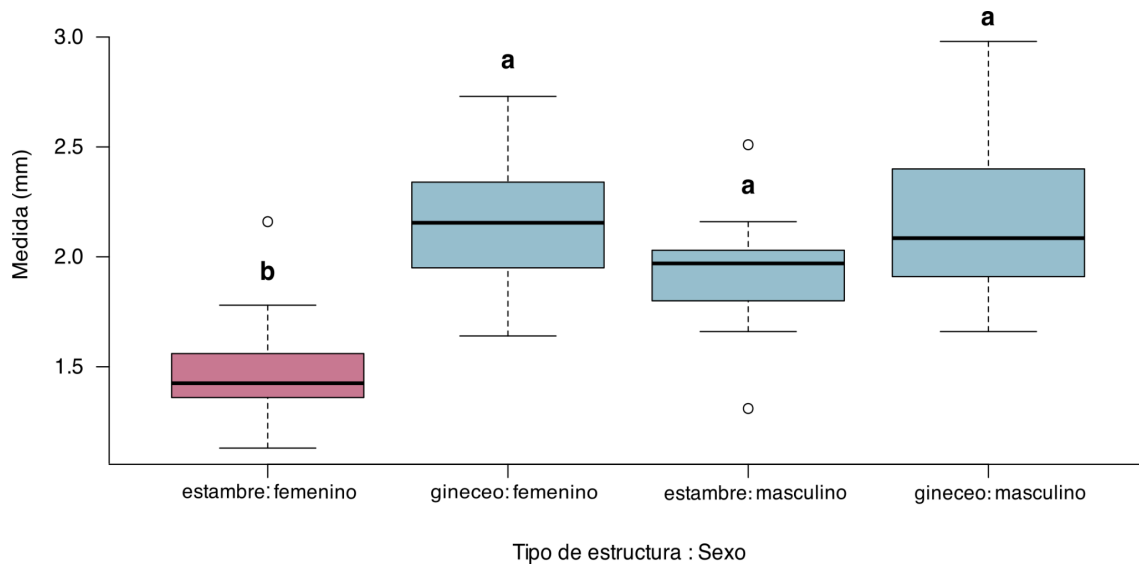


Figura 4.10. Longitudes promedio (mm) de las estructuras reproductivas por sexo, letras diferentes denotan diferencias significativas en el tamaño de las estructuras.

4.3.2 Variación intra-individuo. Se encontró que, tanto en los árboles masculinos como en los femeninos no hubo un efecto significativo del árbol y de la panícula sobre el diámetro de la antera y del estigma (Tabla 4.4). En contraste, se encontró que sí existe un efecto de la panícula y del árbol sobre la longitud del gineceo de árboles femeninos y un efecto del árbol sobre la longitud del estambre en los individuos masculinos (Tabla 4.4; Figura 4.11).

Tabla 4.4. Variación intra-individuo de los rasgos florales en árboles masculinos y femeninos (Andevas anidados). *denota valores de $P < 0.05$.

Rasgo floral	Factor	F	g.l.	P
Árboles masculinos				
Longitud del estambre	Árbol	7.356	5	0.013*
	Panícula	0.298	12	0.923
Diámetro de la antera	Árbol	2.570	5	0.131
	Panícula	1.303	12	0.346
Longitud del gineceo	Árbol	0.041	5	0.960
	Panícula	1.547	12	0.267
Diámetro del estigma	Árbol	0.746	5	0.501
	Panícula	0.171	12	0.978
Árboles femeninos				
Longitud del estambre	Árbol	1.412	5	0.293
	Panícula	0.084	12	0.996
Diámetro de la antera	Árbol	0.260	5	0.776
	Panícula	0.078	12	0.997
Longitud del gineceo	Árbol	4.552	5	0.044*
	Panícula	3.832	12	0.035*
Diámetro del estigma	Árbol	0.685	5	0.528
	Panícula	1.335	12	0.334

4.4. Visitantes florales

4.4.1 Variación diurna de los visitantes florales. En el registro de 24 h se observaron nueve órdenes distintos de artrópodos, de los cuales todos se registraron en los árboles masculinos y solo siete en los femeninos (Tabla 4.5). Durante estas 24 h de observación, se observó que la hora con mayor actividad fue a las 8 h y a las 13 h, en ambos horarios el orden predominante fue Hymenoptera, con 34 y 40 visitas respectivamente. Durante la noche la mayor actividad se registró a las 21 h y 2 h,

siendo Diptera el orden con mayor número de registros, seguido por Hemiptera y Neuroptera (Figura 4.12).

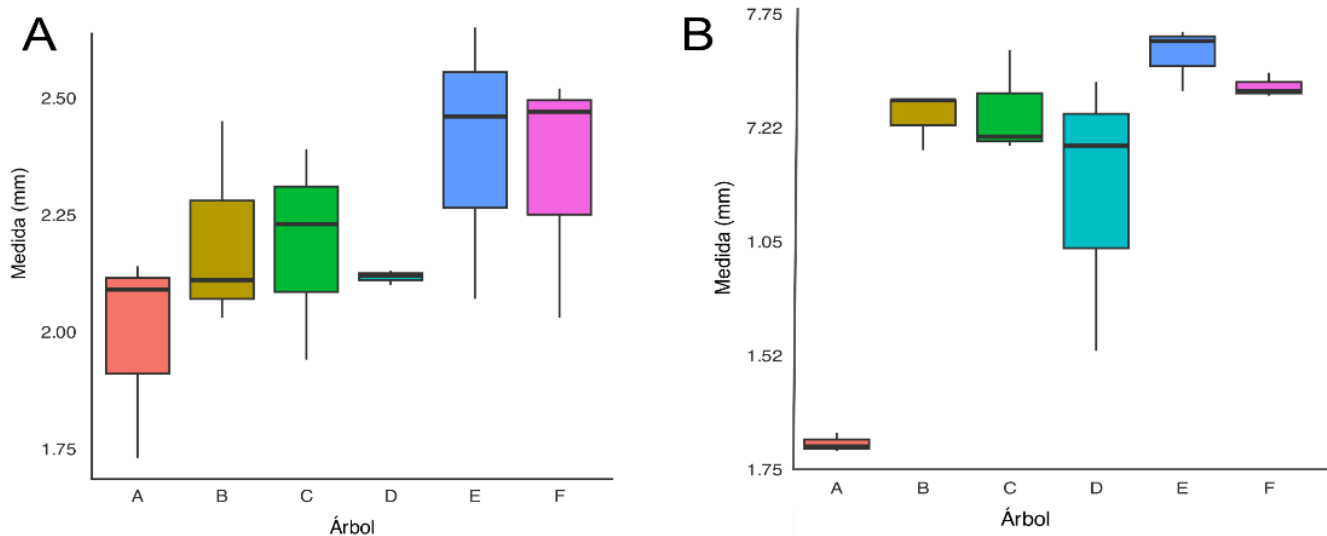


Figura 4.11 A) Longitudes promedio del gineceo dentro de los árboles femeninos. B) Longitudes promedio de los estambres dentro de los árboles masculinos.

Las flores de los árboles masculinos fueron los que más visitantes registraron con 347 visitas, de los cuales, 98 registros correspondieron al muestreo nocturno y los 249 registros restantes ocurrieron en el diurno. El orden que registró más visitas en flores de árboles masculinos fue Hymenoptera con 261 registros, con cuatro familias registradas, siendo *Apis mellifera* de la familia Apidae la especie que más registros obtuvo, con un total de 224 visitas. El orden que menos visitas registró en este sexo de árboles fue Odonata con solo una visita.

Tabla 4.5. Visitantes florales de los individuos masculinos y femeninos de *B. cordata* y su frecuencia registrada. N.D.: no hay datos.

Sexo	Orden	Familias	Frecuencia diurna	Frecuencia nocturna	Frecuencia total
Masculino	Araneae	Thomisidae	1	3	4
	Coleoptera	Scarabaeidae	0	1	1
		Otras	3	3	6
	Diptera	Otras	3	15	18
		Syrphidae	9	0	9
	Hemiptera	Aphididae	0	2	2
		Miridae	0	1	1
		Otras	2	5	7
	Hymenoptera	Apidae	191	33	224
		Braconidae	9	0	9
		Colletidae	10	0	10
		Formicidae	11	7	18
	Lepidoptera	Nymphalidae	1	1	2
		Sphingidae	0	2	2
		Otras	2	11	13
	Neuroptera	Chrysopidae	1	8	9
		Otras	0	1	1
	Odonata	N.D.	1	0	1
	Thysanoptera	Thripidae	5	5	10
	Femenino	Coleoptera	Otras	0	1
Diptera		Otras	2	0	2
Hymenoptera		Apidae	24	5	29
		Braconidae	2	0	2
Lepidoptera		Nymphalidae	0	1	1
		Otras	1	0	1
Neuroptera		Chrysopidae	0	1	1
Odonata		N.D.	1	0	1
Thysanoptera		Thripidae	0	1	1

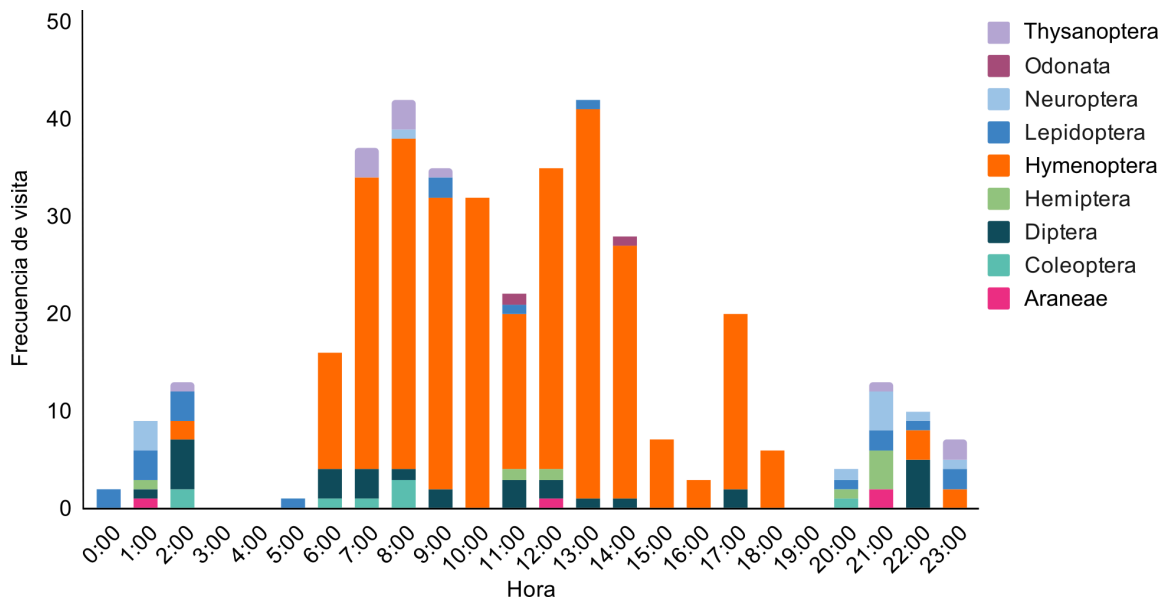


Figura 4.12. Frecuencia de visita de nueve órdenes durante un periodo de 24 h, en *B. cordata*.

En contraste, las flores de los árboles femeninos registraron un total de 39 visitas en total, de los cuales nueve registros corresponden al muestreo nocturno, mientras que los 30 restantes corresponden al muestreo diurno. El orden con más registro en las flores femeninas fue Hymenoptera con 29 visitas, dentro del cual se registraron dos familias, siendo la más frecuente Apidae (con *A. mellifera* como su única especie). Los órdenes con menos registros en estos árboles fueron Coleoptera, Lepidoptera, Neuroptera, Odonata y Thysanoptera, todos estos con solo una visita registrada.

Apis mellifera fue la única especie dentro de la familia Apidae que se pudo observar en esta investigación. La mayor actividad de esta especie se registró a las 13 h con un total de 35 avistamientos; mientras que durante el periodo de las 21 a las 5 h no se registró actividad de esta especie (Figura 4.13).

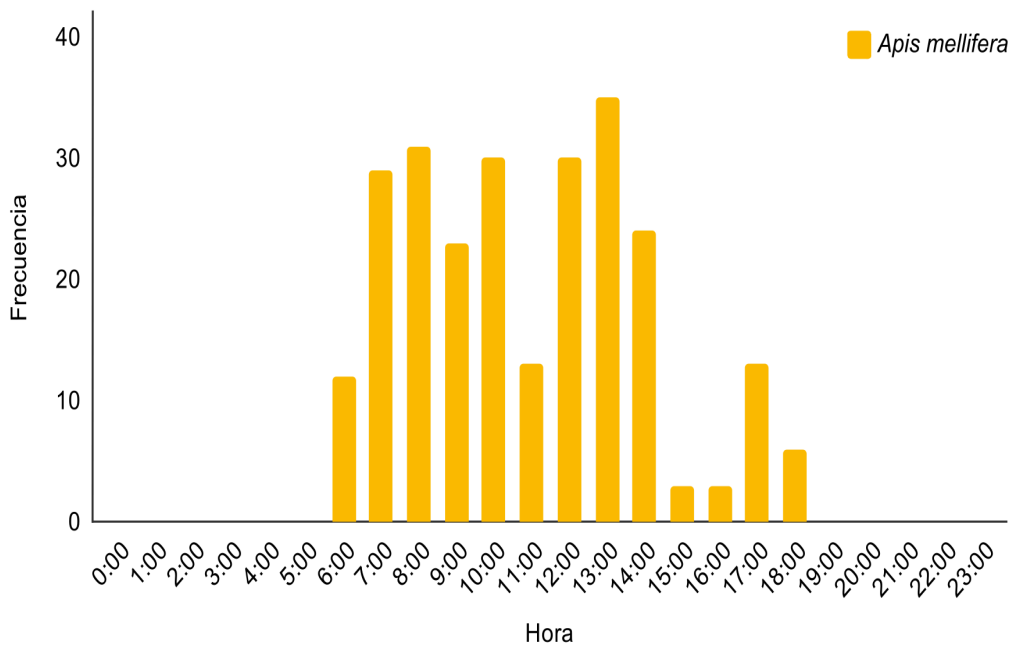


Figura 4.13 Frecuencia de visita de *Apis mellifera* durante un periodo de 24 h, en *B. cordata*

Para determinar si la frecuencia de visita de los órdenes registrados es independiente o no del sexo de las flores visitadas, se obtuvo que la frecuencia de visitas en dos de los seis órdenes analizados depende del sexo de las flores (Tabla 4.6). Las visitas de los órdenes Diptera ($\chi^2 = 9.12$, g.l.= 1, $P = 0.002$), Hemiptera ($\chi^2 = 5.00$, g.l.= 1, $P = 0.025$), Hymenoptera ($\chi^2 = 67.81$, g.l.= 1, $P < 0.001$) y Lepidoptera ($\chi^2 = 4.45$, g.l.= 1, $P = 0.035$) dependieron significativamente del sexo de las flores, y en

todos los casos, estos grupos mostraron preferencia por visitar flores masculinas. En el caso de los órdenes Araneae, Coleoptera, Neuroptera, Odonata y Thysanoptera no se encontraron diferencias significativas, por lo que sus visitas son independientes del sexo de la flor visitada.

Tabla 4.6 Valores obtenidos de la prueba de ji cuadrada para observar si la frecuencia de visita de los seis órdenes de visitantes florales es dependiente del sexo ($P < 0.05$), siguiendo un modelo 2:1 (masculino/femenino). *En negritas se indican las frecuencias de visitas más altas registradas para individuos masculinos.

Orden	Frecuencias		χ^2	P
	Esperadas (M/F)	Observadas (M/F)		
Araneae	2.66/1.33	4/0	2.00	0.157
Coleoptera	5.33/2.66	7/1	1.56	0.211
Diptera	19.33/9.66	27 /2	9.12	0.002
Hemiptera	6.66/3.33	10 /0	5.00	0.025
Hymenoptera	194.66/97.33	261 /31	67.81	<0.001
Lepidoptera	12.66/6.33	17 /2	4.45	0.035
Neuroptera	7.33/3.66	10/1	2.91	0.881
Odonata	1.33/0.66	1/1	0.25	0.617
Thysanoptera	7.33/3.66	10/1	2.91	0.881

En el caso de la prueba de ji cuadrada realizada para la especie más frecuente, *Apis mellifera*, se encontró que sus visitas son dependientes significativamente del sexo de la flor visitada ($\chi^2 = 54.46$, g.l.= 1, $P < 0.00001$), ya que mostraron una frecuencia observada de 224:29, por lo que se registra una preferencia por las flores masculinas.

Por otra parte, la temperatura más baja registrada se observó a las 5:00 h con 14 °C; mientras que el registro de la temperatura más alta, ocurrió entre las 14:00 y 16:00 h con 28 °C. La humedad relativa más baja registrada fue de 12% a las 15:00 h, y el registro más alto ocurrió entre las 6:00 y 7:00 h con un 94% (Figura 4.14).

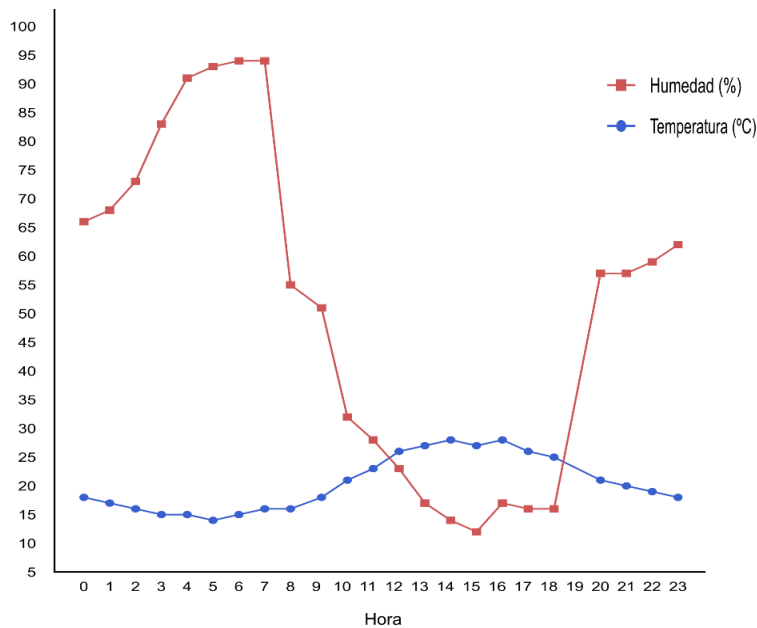


Figura 4.14. Temperatura (°C) y humedad relativa (%) registradas en un periodo de 24 h en Ciudad Universitaria, Cd. Mx.

No se encontró una correlación del número de visitas con la temperatura ($r_s=0.37$, g.l.= 21, $P = 0.08$) ni con la humedad relativa ($r_s= -0.27$, g.l.= 21, $P = 0.21$).

4.4.2 Diversidad y composición de los visitantes florales. Como resultado de las observaciones registradas en el periodo de diciembre de 2022 a noviembre de 2023 más aquellas obtenidas en el periodo de 24 h, se registraron como visitantes florales a artrópodos pertenecientes a diez órdenes, entre los cuales, Coleoptera, Diptera, Hemiptera, Hymenoptera, Lepidoptera y Thysanoptera registraron visitas en individuos masculinos y femeninos, en tanto que las visitas de Araneae, Neuroptera y Odonata se registraron de manera única para individuos masculinos, mientras que las visitas de Orthoptera se registraron solo en individuos femeninos (Tabla 4.7).

Por otro lado, se encontró un valor del índice de similitud de Sørensen de 0.824 y un índice de similitud de Jaccard de 0.700 al comparar los visitantes florales a nivel de orden.

Tabla 4.7. Visitantes florales diurnos registrados en un periodo de diciembre de 2022 a noviembre de 2023 para ambos sexos de *B. cordata*. Fem.: árboles femeninos; Masc.: árboles masculinos, N.D.: no hay datos.

Orden	Familias	Fem.	Masc.
Araneae	Thomisidae		X
Coleoptera	Scarabaeidae	X	X
	Otras	X	X
Diptera	Syrphidae		X
	Otras	X	X
Hemiptera	Aphididae	X	
	Lygaeidae	X	
	Miridae	X	
	Otras		X
Hymenoptera	Apidae	X	X
	Braconidae	X	X
	Colletidae		X
	Formicidae		X
Lepidoptera	Geometridae		X
	Otras	X	X
	Sphingidae		X
Neuroptera	Crhyrospidae		X
Odonata	N.D.		X
Orthoptera	Pyrgomorphidae	X	
Thysanoptera	Thripidae	X	X

V. DISCUSIÓN

5.1 Estructuras reproductivas

Las especies dioicas asignan la función sexual a sus flores, esta la pueden realizar invirtiendo en caracteres primarios como en las estructuras de soporte, androceo (estambres) o gineceo, y en caracteres secundarios que pueden ser las estructura de atracción como la corola, en estructuras de producción de polen como los estambres, o en recompensas para polinizadores como el néctar en el caso de los individuos masculinos; en el caso de los individuos femeninos estos invierten en caracteres que están relacionados con la producción de frutos y semillas (Madriz y Ramírez, 1996; Parachnowitsch y Elle, 2004). Lo observado indica que los individuos masculinos de *B. cordata* invierten en el androceo (estambres) debido a que este tiene mayores dimensiones en comparación con las flores femeninas, así como en el tamaño de la corola al ser esta de mayor tamaño en la etapa de flor joven y en antesis.

En contraste, las flores femeninas invierten en mayor grado en estructuras encargadas de la producción de frutos y semillas, como los ovarios y óvulos (Madriz y Ramírez, 1996,). En flores de *B. cordata* se vio reflejado en el menor tamaño y duración de las estructuras florales en etapas previas al fruto y reportando un mayor tamaño y duración del fruto maduro en comparación con el fruto joven.

Por otro lado, se ha registrado que la longevidad de las flores puede verse influenciada por el costo que implica mantenerlas durante varios días en comparación

con el costo de producir nuevas flores (Ashman y Schoen, 1994). Esto podría explicar por qué hay una menor duración (en días) de las flores en individuos femeninos.

Por todo lo anterior, los resultados obtenidos en este trabajo permiten establecer que *B. cordata* sí presenta dos tipos diferentes de flores: la masculina y la femenina. En las etapas del desarrollo de la flor, los individuos masculinos se caracterizan por tener estambres más largos, una corola de mayor tamaño cuando se encuentran en la fase de flor joven y en anthesis lo que indicaría una mayor inversión en la estructura de la flor; así como una mayor duración de las fases de botón avanzado y flor senil en comparación con el sexo opuesto. Sin embargo, durante este proyecto ciertos árboles que fueron catalogados como funcionalmente masculinos, presentaron también la función femenina al desarrollar frutos, fase fenológica que se presenta en árboles con flores femeninas. El desarrollo de frutos por parte de flores con la función masculina asignada se ha reportado en otras especies como *Consolea spinosissima* (Mill.) Lem. (Cactaceae) y *Randia nitida* (Kunth) DC. (Rubiaceae) en las cuales se ha visto que las flores funcionalmente masculinas mantienen también la funcionalidad del gineceo, por lo que la pérdida incompleta de esta función femenina puede indicar que la dioecia en estas especies aún no se ha establecido, que su origen es reciente e incluso puede dar lugar a poblaciones subdioicas (Delph y Wolf, 2005; Hernández-Cruz *et al.*, 2018).

Las estructuras reproductivas femeninas se caracterizan por presentar un androceo reducido y tres fases fenológicas adicionales, debido a la presencia del fruto. El fruto maduro fue la estructura reproductiva que registró un mayor tamaño y una

mayor duración, lo que sugiere una mayor inversión de energía para estas estructuras en comparación con los botones florales y las flores.

Por las diferencias en el tamaño y duración de las estructuras florales observadas se considera que existen flores con funciones masculinas y flores con funciones femeninas en esta población de *B. cordata*.

5.2 Fenología

En la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA) y durante los años de 1996 y 1997, Cesar-García (2002) registró un periodo de floración para *B. cordata* que abarcó de mediados de julio a finales de diciembre y un periodo de fructificación de octubre a febrero. Durante ese periodo, el pico de la precipitación se registró en julio con 214.9 mm, mientras que la precipitación anual fue de 747.8 mm (Cesar-García, 2002). En este estudio, lo observado en el periodo de 2023 indica que la floración para ambos sexos fue de agosto a enero; mientras que la fructificación se registró de septiembre a febrero; teniendo como resultado que los periodos de floración y fructificación presentaron la misma duración en meses; dado que Cesar-García (2002) reportó periodos de fructificación mayores a los de floración entre 1996 y 1997. En el año 2023, en la Ciudad de México, el pico de precipitación se registró en julio con 118.1 mm, con una precipitación anual de 457.7 mm (CONAGUA, 2023). El periodo de floración, registrado en el 2023, ocurrió en agosto, un mes después al registrado en 1997 en la REPSA; esto puede deberse a que el tepozán florece con la época de lluvia

y las primeras precipitaciones en la REPSA en el 2023 ocurrieron a finales de julio, por lo que variaciones en factores como la precipitación pueden explicar por qué la presencia de botones florales se registró un mes después al registrado en el mismo lugar entre 1996 y 1997. Y es que la precipitación y la temperatura son factores críticos en los eventos fenológicos, por lo que cambios en la precipitación afectan el inicio de las etapas fenológicas, lo que puede llevar a tener impactos en la dinámica poblacional y cambios en las interacciones tróficas (Crimmins *et al.*, 2010; Moore y Laurenroth, 2017). Durante el periodo de este proyecto, la precipitación anual fue de 457.7 mm, lo que marca una disminución del 61.2% en la precipitación en la REPSA comparado con el año de 1996. Esta disminución y cambio en la época de lluvia pudo afectar directamente en el inicio del periodo de floración del tepozán, el cual ocurrió en el mes de agosto, mientras que, en 1996 inició en el mes de julio. Igualmente, pudo haber afectado el pico de floración de la especie, que ocurrió en octubre en 2023, en comparación con 1996, cuando este se dio en septiembre. Este cambio en los eventos fenológicos puede estar afectando de manera directa las interacciones con sus visitantes florales, sin embargo, se necesitan más estudios que ayuden a demostrar cómo está relacionada la floración y los ciclos de vida de los visitantes florales del tepozán.

De igual manera, la temperatura es un factor importante, ya que variaciones de la temperatura antes o durante la época de floración pueden atrasar o adelantar la fenología, y de igual forma puede afectar las interacciones tróficas, lo que daría como

resultado a una disminución en el éxito reproductivo de las especies (Miller-Rushing y Primack, 2008; Crimmins *et al.*, 2010; Rawal *et al.*, 2014; Moore y Laurenroth, 2017); sin embargo, durante esta investigación no se realizaron muestreos relacionados con la temperatura y la fenología del tepozán; por lo que se necesitan estudios que revisen esta relación, dado que, César–García (2002) registró que los periodos de floración y fructificación en lugares sombreados, son mayores que en lugares abiertos, y esto puede estar correlacionado directamente con la temperatura, de igual forma puede estar afectando de manera directa o indirecta las interacciones con sus visitantes.

En el caso específico de las flores en antesis, se encontraron diferencias significativas en el porcentaje de cobertura entre ambos sexos (Figura 4.7), donde la mayor cobertura se registró en árboles masculinos, lo que se puede asociar con la asignación de recursos de los individuos masculinos a las estructuras florales. Casos similares se han reportado en especies dioicas, como *Silene dioica* (L.) Clairv. (Caryophyllaceae) y *Myristica insipida* R. Br (Myristicaceae), donde los individuos masculinos producen flores en una mayor cantidad y por tiempos más prolongados, lo que genera que los individuos masculinos presenten periodos de floración más largos, en comparación con los individuos femeninos (Bawa y Beach, 1981; Kay *et al.*, 1984; Armstrong e Irvine, 1989). De la misma forma, se registró que los periodos de floración en individuos masculinos del tepozán tuvieron una mayor duración comparados con los femeninos, dado que los árboles masculinos produjeron flores hasta febrero, y los árboles femeninos terminaron de producir flores en enero (Figura 4.7).

Por otro lado, los resultados no mostraron diferencias significativas en la cobertura de la copa arbórea en las demás fases fenológicas (Figura 4.5 y 4.6), lo que indica que la fenología es similar y se sincroniza entre ambos sexos. Por lo que la predicción planteada para este proyecto, donde se esperaba que existiera una sincronía entre la floración de ambos sexos para asegurar el éxito reproductivo, se cumplió.

5.3 Dioicismo

Existen diferentes factores que se ven involucrados en la dioecia, entre ellos los mecanismos de determinación sexual (Ming *et al.*, 2007). La determinación sexual en las flores masculinas de *B. cordata* podría estar llevándose a cabo por medio del aborto de los óvulos o mediante la muerte programada de células del óvulo, de manera que habría flores masculinas que desarrollan de manera completa el gineceo y este no produce frutos (Carr *et al.*, 1971; Caporali *et al.*, 2003; Hernández-Cruz *et al.*, 2018). Debido a que los órganos sexuales (gineceo y androceo) mostraron un tamaño similar, sugiere que la atrofia del verticilo femenino no es el método de determinación sexual en los individuos masculinos de *B. cordata*.

Dado que el androceo de las flores femeninas es de menor tamaño que su gineceo, se podría considerar que la determinación sexual de estas flores ocurre por medio de la atrofia del verticilo masculino (Figura 4.10). En este sentido, se ha descrito el aborto o esterilidad selectiva de una de las dos estructuras sexuales como un mecanismo para la diferenciación sexual en especies dioicas y, en el caso del

androceo, se suelen presentar anomalías en su estructura, lo que conlleva su completa ausencia en la flor o un desarrollo incompleto debido a la atrofia estructural (Kaul, 1988; Galli *et al.*, 1993).

En la presente investigación se encontró que 23.8% (cinco ejemplares) de los árboles masculinos registrados ($n = 21$) produjeron frutos. La presencia de frutos en estos árboles puede deberse a una determinación sexual incompleta en ciertas flores. Esto puede estar relacionado con las diferencias observadas en el tamaño del androceo entre las flores de diferentes árboles masculinos, lo que podría estar generando que la asignación de sexos de las flores en individuos masculinos tenga variaciones y se estén produciendo además de flores masculinas, también flores femeninas o hermafroditas. Esto sugiere que *B. cordata* presenta un dioicismo parcial, y esto puede ser resultado de que morfológicamente este sistema sexual no se ha establecido de forma completa en la especie o que está presentando una reversión a un estado hermafrodita puesto que en especies dioicas es considerado común debido a que dentro de una misma población pueden encontrarse individuos que cuenten con los sexos separados y otros individuos con géneros polimórficos (Hernández-Cruz *et al.*, 2018; Mangla *et al.*, 2020).

En este trabajo se encontraron diversos puntos que permiten establecer que *B. cordata* presenta un sistema sexual predominantemente dioico, debido a las diferencias encontradas en los órganos sexuales. Sin embargo, este dioicismo parece estar en una etapa parcial debido a la presencia de frutos en individuos masculinos y a la variación de tamaños en el androceo dentro de los mismos individuos masculinos.

5.4 Visitantes florales

En especies pertenecientes a la familia Scrophulariaceae (géneros *Verbascum*, *Ourisia* y *Antirrhinum*), así como especies del género *Buddleja* (*B. cordata*, *B. lindleyana*, *B. loricata* y *B. tubiflora*), se han registrado como visitantes florales: abejas y avispas (Hymenoptera), mariposas y polillas (Lepidoptera), y moscas (Diptera) (Kampny, 1995; Chen *et al.*, 2012). En este trabajo se registró la presencia de estos y otros visitantes, como arañas (Araneae), escarabajos (Coleoptera), chinches y pulgones (Hemiptera), hormigas (Hymenoptera), neurópteros (Neuroptera), odonatos (Odonata), saltamontes (Orthoptera) y trips (Thysanoptera), con un total de 10 órdenes registrados como visitantes florales para *B. cordata*, por lo que se documentaron siete órdenes adicionales como visitantes de esta especie. Dentro de las familias observadas durante este trabajo y que se han registrado en la REPSA, la familia Apidae con *A. mellifera* fue la que mayores registros obtuvo (Figura 4.13), de igual forma se registraron algunos individuos de la familia Colletidae (3.4% de las visitas registradas para el orden Hymenoptera, Tabla 4.7).

Se encontró que la composición de visitantes florales entre ambos sexos es similar a nivel de orden; sin embargo, la frecuencia de visita de Araneae, Coleoptera, Diptera, Hemiptera, Hymenoptera, Lepidoptera, Neuroptera y Thysanoptera es mayor en árboles masculinos en comparación con los árboles femeninos (Tabla 4.6). Esta diferencia en visitas puede deberse al tipo de polinización que puede presentar esta especie, dado que si la polinización ocurre por vectores bióticos, los individuos masculinos tienden a producir una mayor cantidad de flores y a aumentar rasgos de

atracción para los polinizadores, puesto que los individuos masculinos tienden a competir entre sí por la visita de los polinizadores, mientras que los individuos femeninos llegan a presentar un número menor de visitas debido a que las flores pueden llegar a producir una menor cantidad de polen (Charlesworth, 1993; Delph *et al*, 1996; Waelti *et al*, 2009), en el caso del tepozán se observó que ciertas flores femeninas presentaban polen, esto puede deberse a que mantienen vestigios de los estambres.

Otro factor que podría explicar la diferencia de visitas entre ambos sexos podría estar relacionado con el nivel de urbanización donde los individuos femeninos se encontraban, dado que los dos individuos femeninos registrados (A-II y A-IV) y un masculino (A-III) se encontraban rodeados de edificios en todas las direcciones, así como la presencia de luz artificial por postes de luz y lámparas de techo. Se ha registrado que la urbanización puede generar efectos negativos en la diversidad y riqueza de los artrópodos terrestres; si bien no todas las especies responden de manera negativa a la urbanización, de manera general se ha reportado que la riqueza de artrópodos disminuye cuando la urbanización aumenta (Deguines *et al.*, 2016; Fenoglio *et al.*, 2020; Chatelain *et al.*, 2023). A pesar de lo anterior, parece no haber sido el caso en el presente estudio, dado que en el árbol masculino III ubicado en la zona más urbanizada se registró 20.7% del total de visitas registrado para los individuos masculinos, en comparación de 15.6, 27.1 y 36.6%, que registraron cada uno de los tres árboles masculinos localizados en el área menos urbanizada del sitio; de los nueve órdenes registrados para el sexo masculino (Tabla 4.5), el árbol III registro seis órdenes

(Araneae, Diptera, Hemiptera, Hymenoptera, Lepidoptera y Thysanoptera), por lo que el área urbanizada pareciera no tener un efecto directo en la diversidad de artrópodos en los árboles masculinos.

El visitante floral que mayor frecuencia de visitas reportó fue *Apis mellifera*, tanto en árboles masculinos como en femeninos; esto puede estar relacionado con dos factores. El primero es la presencia de diferentes señales de atracción floral, como el aroma (Miyake y Yafuso, 2003), pues se han registrado que las flores de *B. cordata* emiten compuestos volátiles que le otorgan un olor dulce, y que se les ha considerado como señales de atracción para diferentes abejas (Chen *et al.*, 2012). El segundo factor es el nivel de urbanización que este estudio presentó, y es que se ha reportado que la riqueza de especies no nativas aumenta con la urbanización; mientras que la riqueza de especies nativas tiende a disminuir conforme el gradiente de urbanización aumenta (Liang *et al.*, 2023). Debido a la alta frecuencia de visitas de *A. mellifera* se podría considerar como un potencial polinizador de esta especie.

Es importante tener en cuenta que *A. mellifera* es introducida en América y actualmente naturalizada, lo que puede llevar a efectos negativos sobre la diversidad de la fauna local (Baena-Díaz *et al.*, 2022). A pesar de que en la REPSA se han registrado 29 especies diferentes de abejas, la que aprovecha la mayor cantidad de recursos es *A. mellifera* y es la que más visita las flores de *B. cordata* (Domínguez-Álvarez, 2009; Domínguez-Álvarez *et al.*, 2009).

5.5 Bondad del método y perspectivas de estudio

Durante esta investigación se buscó completar la información de la biología reproductiva de *B. cordata* analizando los diferentes factores que se ven involucrados en su reproducción. Los objetivos propuestos para este proyecto se lograron cumplir lo cual permitió obtener diversos datos en diferentes aspectos fenológicos y de interacciones con artrópodos de *B. cordata*; no obstante, existen elementos como información de su sistema de apareamiento, la producción de frutos y semillas en ambos sexos y sus potenciales polinizadores, que permitirían fortalecer la información de su reproducción.

Se sugiere realizar un muestreo dirigido a su sistema de apareamiento de *B. cordata*, dado que estos hacen referencia a la transmisión de la información genética, lo que afecta a las contribuciones genéticas de la siguiente generación (Dafni, 1992; Mandujano *et al.*, 2010; Orozco y Vázquez, 2013). Es por lo que se recomienda realizar un muestreo en el que se sometan a las flores de *B. cordata* a diferentes tratamientos para verificar que el sistema de apareamiento de esta especie sea la xenogamia, la cual se debe al dioicismo presente en los órganos florales de la especie. Se sugiere seguir la metodología planteada por Eckert *et al.* (2010), la cual propone la manipulación floral para comprender los sistemas de apareamiento mediante la producción de semillas. Para ello se recomienda someter a las flores a diferentes tratamientos: 1) manipulación floral: control y emasculadas y 2) condiciones ambientales: polinización natural,

exclusión de polinizadores bióticos y abióticos, polinización manual cruzada y en caso de verificar que las flores femeninas producen polen se puede incluir la autopolinización manual. Asimismo, para poder observar el efecto de la endogamia, se recomienda comparar el *seed-set* de las flores polinizadas de forma natural con aquellas sometidas a autopolinización manual; y si se verifica la presencia de polen en flores femeninas se propone para observar la capacidad de autofecundación comparar el *seed-set* de las flores excluidas de polinización entre las flores fecundadas por polinización manual cruzada y por autopolinización manual; estas comparaciones permitirán comprender el sistema de apareamiento que puede presentar la especie (Eckert *et al.*, 2010).

Respecto al registro de los visitantes diurnos y nocturnos, el muestreo se realizó en un sitio perturbado por la urbanización, la cual puede afectar la diversidad y abundancia de los visitantes florales en comparación con un sitio poco perturbado como lo sería la REPSA. Se ha registrado que la urbanización de los lugares tiene un impacto negativo en la diversidad y abundancia de los artrópodos; sin embargo, no todas las especies de artrópodos responden de la misma manera a la urbanización (Fenoglio *et al.*, 2020; Chatelain *et al.*, 2023). Por lo que se sugiere hacer un muestreo para determinar la variación e importancia relativa de los visitantes, diurnos y nocturnos de la especie, en un sitio poco perturbado como las zonas núcleo de la REPSA. Esto permitiría poder tener una primera comparación de la abundancia y diversidad de los visitantes florales en un área poco perturbada en comparación con un área con alta perturbación.

Una modificación a este protocolo que permitiría evaluar de mejor manera las visitas de los visitantes florales es que este se lleve a cabo con el mismo número de individuos en ambos sexos, tanto para un área perturbada como para una poco perturbada. Esta recomendación se realiza dado que en este trabajo las visitas registradas se encuentran sesgadas al sexo masculino y se realizaron modificaciones a las pruebas estadísticas, y es que el uso de este estudio como comparativo para un trabajo de visitantes florales en áreas poco perturbadas tendría que tomarse con cautela y ateniéndose a las consideraciones antes mencionadas.

Por otra parte, el hallazgo de frutos en árboles masculinos abre paso a seguir estudiando el comportamiento del dioicismo presente en la especie. Se propone verificar la presencia de polen en las flores de los individuos femeninos y hacer una revisión de las diferentes características de los frutos producidos por los árboles identificados en este estudio como masculinos en comparación con los producidos por árboles femeninos. Entre las características que se sugiere revisar son: tamaño, color, forma, así como la viabilidad de las semillas; para este último aspecto se sugiere revisar el método de germinación de semillas de *Buddleja cordata*, reportado por Mendoza-Hernández *et al.* (2010).

VI. CONCLUSIONES

Con base en los objetivos, los resultados obtenidos y la discusión planteada en esta investigación, se plantean las siguientes conclusiones:

1. Se registraron cinco fases fenológicas para individuos masculinos (botón joven y avanzado, flor joven, en antesis y senil), y ocho fases (botón joven y avanzado, flor joven, en antesis y senil, con las fases adicionales de fruto joven, maduro y senil) para los individuos femeninos.
2. Se observaron diferencias morfofisiológicas entre las flores masculinas y femeninas. Las flores masculinas son de mayor tamaño y tienen una mayor duración, aunque sus estructuras sexuales (androceo y gineceo) no presentan variaciones de tamaño; por otro lado, las flores femeninas son más pequeñas y de menor duración, con un androceo reducido en comparación con el androceo de las flores masculinas.
3. El periodo de floración de *Buddleja cordata* en 2023 tuvo lugar entre los meses de agosto a enero, y el periodo de fructificación de septiembre a febrero. Se registró una sincronización en la floración entre árboles femeninos y masculinos, lo que asegura su éxito reproductivo.
4. La asignación de recursos en individuos masculinos parece estar relacionada con la flor y sus estructuras de atracción, debido a su mayor tamaño y duración. En individuos femeninos esta asignación podría estar asociada con la producción

de frutos, puesto que esta fase registró el mayor tamaño y duración de las ocho fases reportadas.

5. Se registraron frutos en 23.8% de los individuos masculinos muestreados, lo que sugiere un dioicismo parcial. Este hallazgo ofrece una oportunidad para realizar una investigación sobre la determinación de sexos en esta especie, lo que aportaría a una mejor comprensión de los diferentes mecanismos que se encuentran presentes en el dioicismo.
6. El visitante floral que registró una mayor frecuencia en ambos sexos fue *Apis mellifera*, con un total de 253 visitas, lo que corresponde a 65.5% del total de visitas registradas. Otros artrópodos que visitaron las flores de esta especie fueron, además de Hymenoptera, Araneae, Coleoptera, Diptera, Hemiptera, Lepidoptera, Neuroptera, Odonata, Orthoptera y Thysanoptera.
7. La similitud entre la comunidad de visitantes florales a nivel de orden entre árboles de distinto sexo por medio de índices de similitud de Sørensen y de Jaccard fue de 0.824 y 0.700, respectivamente. De los 10 órdenes registrados entre ambos sexos, estos comparten 60.0%, con representantes de los siguientes órdenes: Coleoptera, Diptera, Hemiptera, Hymenoptera, Lepidoptera y Thysanoptera.

Dado este trabajo se sugiere que la evolución del dioicismo ocurre de manera paulatina en las especies, dado que pueden existir reversiones a otros sistemas como el hermafroditismo o que el sistema se encuentra aún en proceso de separación de los

sexos. Esto abre paso a seguir investigando los diferentes factores que pueden estar involucrados en la evolución del dioicismo como sistema sexual. Este tipo de estudios permite comprender como una población se comportan ante diferentes factores tanto bióticos como abióticos; así como las diferentes interacciones que pueden ocurrir con las especies dioicas debido a la presencia de individuos con diferentes sexos. La presencia de dos sexos en una misma población, como ocurre en *B. cordata*, permite entender la importancia que tienen ambos sexos dentro de las diferentes interacciones que ocurren, y es que estos poseen características y funciones diferentes dentro de la población, y la ausencia de uno de estos dos podría implicar un riesgo para el mantenimiento de la especie, o bien, a cambios en las estructuras sexuales que lleven a un sistema sexual diferente.

La dinámica de los sistemas sexuales da paso a estudiar los diferentes cambios florales que ocurren a nivel poblacional o de especie, como ha sido registrado en este proyecto con *Buddleja cordata*.

LITERATURA CITADA

- Abrol, D.P. 2015. *Pollination biology*, vol. 1. Springer Science y Business Media, Heidelberg.
- Acha-Cordero, D., Fonturbel-Rada, F., Mondaca-Gutiérrez, D. y Zambrana-Flores, I. 1999. *Introducción a la botánica: manual universitario*. Laboratorios de Biología “San Calixto”, La Paz, Bolivia.
- Aguilar-Rodríguez, S., Terrazas, T. y López-Mata, L. 2005. Anatomical wood variation of *Buddleja cordata* (Buddlejaceae) along its natural range in Mexico. *Trees*, 20: 253-261.
- Alves-dos-Santos, I., Silva, C.I.D., Pinheiro, M. y Kleinert, A.D.M.P. 2016. Quando um visitante floral é um polinizador? *Rodriguésia*, 67: 295-307.
- Anderson, G.J. y Symon, D.E. 1989. Functional dioecy and andromonoecy in *Solanum*. *Evolution*, 43: 204-219.
- Armstrong, J.E. e Irvine, A.K. 1989. Flowering, sex ratios, pollen-ovule ratios, fruit set, and reproductive effort of a dioecious tree, *Myristica insipida* (Myristicaceae), in two different rain forest communities. *American Journal of Botany*, 76: 74-85.
- Ashman, T.L. y Schoen, D.J. 1994. How long should flowers live? *Nature*, 371: 788-791.
- Baena-Díaz, F., Chévez, E., Ruiz de la Merced, F. y Porter-Bolland, L. 2022. *Apis mellifera* en México: producción de miel, flora melífera y aspectos de polinización. *Revista Mexicana de Ciencias Pecuarias*, 13: 525-548.
- Barr, A., Black, A. y McCaughey, H. 2009. Climatic and phenological controls of the carbon and energy balances of three contrasting boreal forest ecosystems in Western Canada. En Noormets, A. (ed.). *Phenology of ecosystem processes: applications in global change research*. Springer Science y Business Media, Dordrecht, pp. 3-34.
- Barrett, S.C.H. 2002. The evolution of plant sexual diversity. *Nature Reviews Genetics*, 3: 274–284.

- Bawa, K. S. y Beach, J. H. 1981. Evolution of sexual systems in flowering plants. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 68: 254–274.
- Borges, R.M., Somanathan, H. y Kelber, A. 2016. Patterns and processes in nocturnal and crepuscular pollination services. *The Quarterly Review of Biology*, 91: 389-418.
- Cano-Santana, Z. 1994a. Flujo de energía a través de *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Acrididae) y productividad primaria neta aérea en una comunidad xerófita. Tesis doctoral. Centro de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Cano-Santana, Z. 1994b. La reserva del Pedregal como ecosistema: estructura trófica. En Rojo, A (comp.). *Reserva Ecológica "El Pedregal" de San Ángel: ecología, historia natural y manejo*. Universidad Nacional Autónoma de México, México, pp. 149-158.
- Cano-Santana, Z. y Meave, J. 1996. Sucesión primaria en derrames volcánicos: el caso del Xitle. *Ciencias*, 41: 58-68.
- Caporali, E., Spada, A., Marziani, G., Failla, O. y Scienza, A. 2003. The arrest of development of abortive reproductive organs in the unisexual flower of *Vitis vinifera* ssp. *silvestris*. *Sexual Plant Reproduction*, 15: 291-300.
- Cardoso, J.C.F., Viana, M.L., Matias, R., Furtado, M.T., Caetano, A.P. de S., Consolaro, H. y Brito, V.L.G. 2018. Towards a unified terminology for angiosperm reproductive systems. *Acta Botanica Brasilica*, 32: 329–348.
- Carr, S.G., Carr, D.J. y Ross, F.L. 1971. Male flowers in eucalypts. *Australian Journal of Botany*, 19: 73-83.
- Castillo-Argüero, S., Montes-Cartas, G., Romero-Romero, M.A., Martínez-Orea, Y., Guadarrama-Chávez, P., Sánchez-Gallén, I. y Núñez-Castillo, O. 2004. Dinámica y conservación de la flora del matorral xerófilo de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (DF, México). *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 74: 51-75.

- Castillo-Argüero, S., Martínez-Orea, Y., Romero-Romero, M.A., Guadarrama-Chávez, P., Castillo-Núñez, O., Sánchez-Gallén, I. y Meave, J. 2007. *La Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel: aspectos florísticos y ecológicos*. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Castillo-Argüero, S., Martínez-Orea, Y., Nava-López, M. y Almeida-Leñero, L. 2016. El matorral xerófilo de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel y sus servicios ecosistémicos. En Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) y Secretaría del Medio Ambiente del Distrito Federal (SEDEMA). 2016. *La biodiversidad en la Ciudad de México*. CONABIO/SEDEMA, México, pp. 50-69.
- César-García, F. 2002. Análisis de algunos factores que afectan la fenología reproductiva de la comunidad vegetal de la Reserva del Pedregal de San Ángel, D.F. (México). Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Charlesworth, D. 1993. Why are unisexual flowers associated with wind pollination and unspecialized pollinators? *The American Naturalist*, 141: 481-490.
- Chatelain, M., Rüdiger, J. y Traugott, M. 2023. Urban-driven decrease in arthropod richness and diversity associated with group-specific changes in arthropod abundance. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 11: 980387.
- Chattopadhyay D. y Sharma, A.K. 1991. Sex determination in dioecious species of plants. *Feddes Repertorium*, 102: 29-55.
- Chen, G., Gong, W.C., Ge, J., Dunn, B.L. y Sun, W.B. 2012. Floral scents of typical *Buddleja* species with different pollination syndromes. *Biochemical Systematics and Ecology*, 44: 173-178.
- CONAGUA. Comisión Nacional del Agua. 2023. *Resúmenes mensuales de lluvia y temperatura*. Recuperado el 29 de abril del 2024 de <<https://smn.conagua.gob.mx/es/climatologia/temperaturas-y-lluvias/resumenes-mensuales-de-temperaturas-y-lluvias>>

- Crimmins, T.M., Crimmins, M.A. y Bertelsen, C.D. 2010. Complex responses to climate drivers in onset of spring flowering across a semi-arid elevation gradient. *Journal of Ecology*, 98: 1042-1051.
- Dafni, A. 1992. *Pollination ecology*. Oxford University Press, Oxford.
- Dalling, J.W. 2002. Ecología de semillas. En Guariguata, M.R y Kattan, G.H. (eds.). *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Libro Universitario Regional, San José, pp. 345-375.
- de Vega, C. y Gómez, J.M. 2014. Polinización por hormigas: conceptos, evidencias y futuras direcciones. *Ecosistemas*, 23: 48-57.
- Deguines, N., Julliard, R., De Flores, M. y Fontaine, C. 2016. Functional homogenization of flower visitor communities with urbanization. *Ecology and Evolution*, 6: 1967-1976.
- Delph, L.F., Galloway, L.F. y Stanton, M.L. 1996. Sexual dimorphism in flower size. *The American Naturalist*, 148: 299-320
- Delph, L.F. y Wolf, D.E. 2005. Evolutionary consequences of gender plasticity in genetically dimorphic breeding systems. *New Phytologist*, 166: 119-128.
- Domínguez-Álvarez, L.A. 2009. Fenología de las abejas de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel y su relación con la fenología floral. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Domínguez-Álvarez, L.A., Z. Cano-Santana y R. Ayala-Barajas. 2009. Estructura y fenología de la comunidad de abejas nativas (Hymenoptera: Apoidea). En: Lot, A. y Z. Cano-Santana (eds.). *Biodiversidad del ecosistema del Pedregal de San Ángel*. Universidad Nacional Autónoma de México, México, pp. 421-432.
- Eckert, C.G., Kalisz, S., Geber, M.A., Sargent, R., Elle, E., Cheptou, P.O., Goodwillie, C., Johnston, M.O., Kelly, J.K., Moeller, D.A., Porcher, E., Ree, R.H., Vallejo-Marín, M. y Winn, A.A. 2010. Plant mating systems in a changing world. *Trends in Ecology and Evolution*, 25: 35-43.

- Faife-Cabrera, M., Díaz-Alvarez, E., Cañizares-Morera, M. y Torres-Roche, E.M. 2012. Síndromes de polinización y dispersión de endemismos en las serpentinitas al suroeste de Santa Clara, Cuba. *Centro Agrícola*, 39: 61-66.
- Fenoglio, M.S., Rossetti, M.R. y Videla, M. 2020. Negative effects of urbanization on terrestrial arthropod communities: A meta-analysis. *Global Ecology and Biogeography*, 29: 1412-1429.
- Fenster, C.B., Armbruster, W.S., Wilson, P., Dudash, M.R. y Thomson, J.D. 2004. Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35: 375-403.
- Galli, M.G., Bracale, M., Falavigna, A., Raffaldi, F., Savini, C. y Vigo, A. 1993. Different kinds of male flowers in the dioecious plant *Asparagus officinalis* L. *Sexual Plant Reproduction*, 6: 16-21.
- García-García, P.L. y Cano-Santana, Z. 2015. Nutritional ecology, growth and density of *Acronyctodes mexicanaria* (Lepidoptera: Geometridae) on a dioecious plant *Buddleja cordata* (Scrophulariaceae). *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 86: 172-177.
- Goldberg, E.E., Kohn, J.R., Lande, R., Robertson, K.A., Smith, S.A. e Igić, B. 2010. Species selection maintains self-incompatibility. *Science*, 330: 493-495.
- González, V. y Camacho, F. 1994. Avances en la propagación de cuatro especies presentes en El Pedregal de San Ángel, D.F. En Rojo, A. (comp.). *Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel: ecología, historia natural y manejo*. Universidad Nacional Autónoma de México, México, pp. 403-410.
- González-Jaramillo, S.I. 2018. Estructura y composición de la comunidad vegetal de dos sitios sujetos a acciones de restauración durante el periodo 2005-2012 en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, Ciudad de México, México. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.

- González-Zertuche, L., Orozco-Segovia, A., Baskin, C. y Baskin, J.M. 2002. Effects of priming on germination of *Buddleja cordata* ssp. *cordata* (Loganiaceae) seeds and possible ecological significance. *Seed Science and Technology*, 30: 535-548.
- Güemes, J. 2001. La sexualidad en las plantas. *Métode: Anuario*, 3987: 87-92.
- Guerrero Olaya, N.Y. 2015. Comparación de visitantes florales y polinizadores de tres especies de palmas de género *Syagrus* (Arecaceae) endémicas y alopátricas de Colombia. Tesis de licenciatura. Departamento de Ciencias Básicas. Universidad de La Salle, Bogotá, D.C.
- Hall, D.M., Camilo, G.R., Tonietto, R.K., Ollerton, J., Ahrné, K., Arduser, M., Ascher, J.S., Baldock, K.C.R., Fowler, R., Frankie, G., Goulson, D., Gunnarsson, B., Hanley, M.E., Jackson, J.I., Langellotto, G., Lowenstein, D., Minor, E.S., Philpott, S.M., Potts, S.G., Sirohi, M.H., Spevak, E.M., Stone, G.N. y Threlfall, C.G. 2016. The city as a refuge for insect pollinators. *Conservation Biology*, 31: 24-29.
- Hernández-Cruz, R., Barrón-Pacheco, F., Sánchez, D., Arias, S. y Vázquez-Santana, S. 2018. Functional dioecy in *Echinocereus*: ontogenetic patterns, programmed cell death, and evolutionary significance. *International Journal of Plant Sciences*, 179: 257-274.
- Jabbour, F., Espinosa, F., Dejonghe, Q. y Le Péchon, T. 2022. Development and evolution of unisexual flowers: A review. *Plants*, 11: 155.
- Johri, B.M. 2001. Reproductive biology of plants. En Johri, B.M. y Srivastava, P.S. (eds.). *Reproductive biology of plants*. Narosa Publishing House, Delhi, p. 1.
- Johri, B.M., Srivastava, P.S. y Singh, N. 2001. Reproductive biology of angiosperms. En Johri, B.M. y Srivastava, P.S. (eds.). 2001. *Reproductive biology of plants*. Narosa Publishing House, Delhi, pp. 237-272.
- Kampny, C.M. 1995. Pollination and flower diversity in Scrophulariaceae. *The Botanical Review*, 61: 350-366.
- Kaul, M.L. 1988. *Male sterility in higher plants*. Springer Verlag, Berlín.

- Kay, Q.O.N., Lack, A.J., Bamber, F.C. y Davies, C.R. 1984. Differences between sexes in floral morphology, nectar production and insect visits in a dioecious species, *Silene dioica*. *New Phytologist*, 98: 515-529.
- Kevan, P.G. y Baker, H.G. 1983. Insects as flower visitors and pollinators. *Annual Review of Entomology*, 28: 407-453.
- Knight, T.M., Steets, J.A., Vamosi, J.C., Mazer, S.J., Burd, M., Campbell, D.R., Dudash, M.R., Johnston, M.O., Mitchell, R.J. y Ashman, T.L. 2005. Pollen limitation of plant reproduction: pattern and process. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36: 467-497.
- Krebs, C.J. 1989. *Ecological methodology*. Harper & Row, Pub., Cambridge.
- Liang, H., He, Y. D., Theodorou, P. y Yang, C. F. 2023. The effects of urbanization on pollinators and pollination: A meta-analysis. *Ecology Letters*, 26: 1629-1642.
- Lewis, D. 1942. The evolution of sex in flowering plants. *Biological Reviews*, 17: 46-67.
- Lot, A. y Camarena, P. 2009. El Pedregal de San Ángel de la Ciudad de México: reserva ecológica urbana de la Universidad Nacional. En Lot, A. y Cano-Santana, Z. (eds.). *Biodiversidad del ecosistema del Pedregal de San Ángel*. Universidad Nacional Autónoma de México, México, pp. 19-25.
- Lot, A., Pérez Escobedo, M., Gil Alarcón, G., Rodríguez Palacios, S. y Camarena, P. 2012. *La Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel: Atlas de riesgos*. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Madriz, R. y Ramírez, N. 1996. Biología reproductiva de *Coccoloba uvifera* (Polygonaceae) una especie polígamo-dioica. *Revista de Biología Tropical*, 44: 105-115.
- Mandujano, M.C., Carrillo-Ángeles, I., Martínez-Peralta, C. y Golubov, J. 2010. Reproductive biology of Cactaceae. En Ramawat, K.G. (ed.). *Desert plants*. Springer, Heidelberg, pp. 197-230.
- Mangla, Y., Manisha, Tandon, R. y Goel, S. 2020. Dynamics of eco-evolutionary forces in shaping dioecy. En: Tandon, R., Shivanna, K. y Koul, M. (eds.). *Reproductive*

- ecology of flowering plants: Patterns and processes*. Springer, Singapur, pp. 173-196.
- Mendoza-Hernández, P.E. 2003. El tepozán. *Ciencias*, 70: 32-33.
- Mendoza-Hernández, P.E., Orozco-Segovia, A. y Pisanty, I. 2010. Germination, emergence, and survival of *Buddleja cordata* in an urban forest. *Ecological Restoration*, 28: 263-265.
- Miller-Rushing, A.J. y Primack, R.B. 2008. Global warming and flowering times in Thoreau's Concord: a community perspective. *Ecology*, 89: 332-341.
- Ming, R., Wang, J., Moore, P.H. y Paterson, A.H. 2007. Sex chromosomes in flowering plants. *American Journal of Botany*, 94: 141-150.
- Mitchell, C.H. y Diggle, P.K. 2005. The evolution of unisexual flowers: morphological and functional convergence results from diverse developmental transitions. *American Journal of Botany*, 92: 1068-1076.
- Miyake, T. y Yafuso, M. 2003. Floral scents affect reproductive success in fly-pollinated *Alocasia odora* (Araceae). *American Journal of Botany*, 90: 370-376.
- Moore, L.M. y Lauenroth, W.K. 2017. Differential effects of temperature and precipitation on early-vs. late-flowering species. *Ecosphere* 8: e01819. 10.1002/ecs2.1819
- Moza, M.K. y Bhatnagar, A.K. 2007. Plant reproductive biology studies crucial for conservation. *Current Science-Bangalore*, 92: 1207.
- Norman, E.M. 2000. Buddlejaceae. *Flora Neotropica*, 81: 1–224.
- Orozco, G. y Vázquez, S. 2013. Sistemas de reproducción sexual. En Márquez, G.J., Collazo, O.M., Martínez, G.M., Orozco, S A. y Vázquez, S.S. (eds.). *Biología de angiospermas*. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, pp. 344-363.
- Parachnowitsch, A.L. y Elle, E. 2004. Variation in sex allocation and male–female trade-offs in six populations of *Collinsia parviflora* (Scrophulariaceae s.l.). *American Journal of Botany*, 91: 1200-1207.
- Pérez-Bote, J.L. 2020. Inferencia estadística. En *Introducción a la estadística circular*. Universidad de Extremadura, Cáceres, pp. 79-124.

- Pérez-Calix, E. 2011. Scrophulariaceae. *Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes*, 173: 1-22.
- R Core Team. 2017. R: A language and environment for statistical computing. R Found. *Stat. Comput.*, Viena.
- Ramirez, N. y Brito, Y. 1990. Reproductive biology of a tropical palm swamp community in the Venezuelan llanos. *American Journal of Botany*, 77: 1260-1271.
- Rawal, D.S., Kasel, S., Keatley, M.R. y Nitschke, C.R. 2014. Herbarium records identify sensitivity of flowering phenology of eucalypts to climate: implications for species response to climate change. *Austral ecology*, 40: 117-125.
- Rios-Casanova, L. y Z. Cano-Santana. 1994. Análisis cuantitativo de los artrópodos epifitos del Pedregal de San Ángel. En Rojo, A. (comp.). *Reserva Ecológica "El Pedregal" de San Ángel: ecología, historia natural y manejo*. Universidad Nacional Autónoma de México, México, pp. 275-281.
- SADER, SEMARNAT, SENASICA, CONABIO y CONANP. Secretaría de Agricultura y Desarrollo Rural, Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales, Servicio Natural de Sanidad, Inocuidad y Calidad Agroalimentaria, Comisión Nacional para el Conocimiento y el Uso de la Biodiversidad y Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. 2021. *Diagnóstico. Situación actual de los polinizadores en México*. SADER/SEMARNAT/SENASICA/CONABIO/CONANP, México.
- Sen, S. 2001. Cytology and genetics of reproduction. En Johri, B.M. y Srivastava, P.S. (eds.). 2001. *Reproductive biology of plants*. Narosa Publishing House, Delhi, pp. 273-303.
- SEREPSA (Secretaría Ejecutiva de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel). 2024. *Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel de Ciudad Universitaria, Informe 2024*. Coordinación de la Investigación Científica, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Simpson, M.G. 2019. Plant reproductive biology. En *Plant systematics*. Academic Press, Amsterdam.

- Smith-Ramírez, C. y Armesto, J.J. 1994. Flowering and fruiting patterns in the temperate rainforest of Chiloe, Chile-ecologies and climatic constraints. *Journal of Ecology*, 82: 353–365.
- Sreekala, A.K. 2017. Importance of plant reproductive biology in conservation. National Conference on “Bioresources: conservation, utilization and future prospects”. Gandhigram Rural Institute, Gandhigram.
- UNAM. Universidad Nacional Autónoma de México. 2025. Acuerdo por el que se rezonifica y delimita la zona de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel de Ciudad Universitaria y reestructura su comité técnico. *Gaceta UNAM*, (5,539): 7-12.
- Utteridge, T.M. y Saunders, R.M. 2001. Sexual dimorphism and functional dioecy in *Maesa perlarius* and *M. japonica* (Maesaceae/Myrsinaceae). *Biotropica*, 33: 368-374.
- Valiente-Banuet, A. y de Luna, E. 1990. Una lista florística actualizada para la Reserva del Pedregal de San Ángel, México D.F. *Acta Botanica Mexicana*, 9: 13-30.
- Vargas, A.A. 2001. Loganiaceae. En Calderón, G. y Rzedowski, J. (eds.). *Flora fanerogámica del Valle de México*. Comisión Nacional para el Estudio de la Biodiversidad e Instituto de Ecología, A.C., México, pp. 546-550.
- Vernet, P., Lepercq, P., Billiard, S., Bourceaux, A., Lepart, J., Dommée, B. y Saumitou-Laprade, P. 2016. Evidence for the long-term maintenance of a rare self-incompatibility system in Oleaceae. *New Phytologist*, 210: 1408-1417.
- Waelti, M.O., Page, P.A., Widmer, A. y Schiestl, F.P. 2009. How to be an attractive male?: floral dimorphism and attractiveness to pollinators in a dioecious plant. *BMC Evolutionary Biology*, 9: 1-7.
- Waser, N.M. 2006. Specialization and generalization in plant-pollinator interactions: A historical perspective. En Waser, N. M. y Ollerton, J. (eds.). *Plant-pollinator interactions: from specialization to generalization*. University of Chicago Press, Chicago, pp. 3-17.

- Williams-Linera, G. y Meave, J. 2002. Patrones fenológicos. En Guariguata, M.R y Kattan, G.H (eds.). *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Libro Universitario Regional, Cartago, pp. 407-431.
- Zambrano, L., Rodríguez-Palacios, S., Pérez-Escobedo, M., Gil-Alarcón, G., Camarena, P. y Lot, A. 2016. *La Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel: Atlas de riesgos*. Universidad Nacional Autónoma de México, México, pp. 28-31.
- Zambrano, L., Cano-Santana, Z., Wegier, A., Arroyo-Lambaer, D., Zúñiga-Vega, J.J., Suárez, A., Bouchain, C., Gual Sill, F., Campo, J., Ortega-Larrocea, P., Fonseca, A., Ramos, G.A., Coronel-Arellano, H., Bonilla-Rodríguez, M., Castillo, A., Negrete-González, M., Ramírez-Cruz, A.G., Pérez-López, J. y González Calderón, B. 2019. Evaluating socio-ecological interactions for the management of protected urban green spaces. *Frontiers in Environmental Science*, 7: 144.
- Zar, J.H. 2010. *Biostatistical analysis*. Pearson Education, Upper Saddle River, Nueva Jersey.