



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

Estudio demográfico de la población de *Leonotis
nepetifolia* en la Reserva Ecológica del Pedregal de San
Ángel (REPSA), D.F., México

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

Bióloga

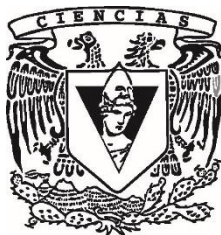
P R E S E N T A:

Sandra López Grether

DIRECTOR DE TESIS:

DRA. MARÍA DEL CARMEN MANDUJANO SÁNCHEZ

Abril, 2016



CIUDAD UNIVERSITARIA, CDMX



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Resumen

Las especies invasoras son especies que al colonizar un nuevo hábitat carecen de las medidas de control poblacional que existían en su área de distribución natural, estableciendo poblaciones que crecen descontroladamente y causando daños considerables a la biodiversidad, economía y/o salud pública. Debido al crecimiento poblacional de estas especies, deben de ser incluidas en planes de erradicación o control. Los estudios demográficos de especies invasoras pueden ser utilizados, para hacer el diagnóstico y así desarrollar programas de manejo y control. *Leonotis nepetifolia* (L.) R. Brown es originaria de África meridional, ha sido introducida a regiones como Australia, Hawái (Estados Unidos) y México como una especie ornamental. En este trabajo se determinó el estado de la población de *L. nepetifolia* en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA). Se monitoreó a partir del registro de presencia o ausencia en cuadros de 3' por lado dentro de la REPSA. Se obtuvo un registro de la mitad del territorio de la reserva, observando su presencia en aproximadamente la mitad del territorio monitoreado y mayormente en zonas de amortiguamiento y bordes de las zonas núcleo que en el centro de las zonas núcleo. Se evaluó si la germinación de semillas de la especie variaba dependiendo del tiempo de almacenamiento en laboratorio (1, 2, 3, 5, 7, 8.5, 11, 14 y 18 meses y 4 años de almacenamiento) y si éstas eran fotoblásticas positivas/negativas o indiferentes. Se encontró que las semillas son ligeramente fotoblásticas negativas, con una diferencia en porcentaje de germinación de 89% en luz y 93% en oscuridad ($p < 0.0001$). Se encontraron diferencias significativas en los porcentajes de germinación de semillas con diferentes tiempos de almacenamiento ($p < 0.0001$) siendo las semillas con 1 y 2 meses de almacenamiento las que contaban con porcentajes de almacenamiento menores al resto de las categorías de tiempo. Los parámetros demográficos y tasas vitales se obtuvieron mediante una tabla de vida a partir de censos poblacionales mensuales de una cohorte de 494 individuos, ubicados en 10 cuadros de 1 m² localizados dentro de la REPSA. Se registró el mes en el que se llevó a cabo la germinación de individuos nuevos cerca de los individuos de la cohorte, y con los registros de flores y muertes registrados de los individuos de la cohorte se evaluó la fenología de la germinación, floración y muerte de la población. Se obtuvo que los individuos empezaban a germinar en campo en mayo, que los picos de floración se encontraban en los meses de diciembre, enero y febrero, y la muerte se ubicó en los meses de enero a mayo. La población

contó con individuos que sobrevivieron hasta año y medio, y que se reprodujeron sólo el primer año (63.8%), sólo el segundo año (24.16%) y ambos años (12.1%). Se obtuvo una tasa intrínseca de crecimiento de $r = 22.74$ individuos por individuo por año, un tiempo generacional de $Tg = 262.9$ días, y una tasa reproductiva neta de $R_0 = 286.6$ descendientes. Esto indica que la población se encuentra creciendo de forma acelerada. Se llevaron a cabo simulaciones del crecimiento poblacional tomando en cuenta diferentes porcentajes de establecimiento y se encontró que la población necesita un porcentaje de establecimiento de al menos 0.35% poder mantener la población; mayor a 0.36% para que la población crezca y menor a 0.34% para que la población decrezca. La información generada indica que es una especie con un crecimiento poblacional elevado y que *L. nepetifolia* tiene la mayoría de los atributos biológicos de una especie invasora: una alta tasa reproductiva, tiempo generacional pequeño y periodo juvenil corto, además, de una viabilidad potencial de las semillas de al menos 4 años, por lo que cualquier programa de erradicación debe contemplar el potencial de regeneración del banco en el suelo.

ÍNDICE GENERAL

INTRODUCCIÓN _____	7
OBJETIVOS _____	17
MATERIALES Y MÉTODOS _____	17
Sitio de estudio	17
Especie de estudio	18
Distribución	20
Fotoblastismo y viabilidad de las semillas por edades ...	21
Fenología del ciclo de vida	23
Tabla de vida de una cohorte	23
RESULTADOS _____	25
Distribución	25
Germinación	26
Ciclo de vida	27
Descripción de la cohorte	29
Tabla de vida de la cohorte	31
Simulaciones	35
Número de semillas por glomérulo y por individuo reproductivo	36
DISCUSIÓN _____	37
Distribución	37
Tasa de germinación de las semillas y fotoblastismo	39

Fenología del ciclo de vida.....	40
Crecimiento de la población.....	41
Características de estrategia K-r	43
Leonotis nepetifolia como invasora	45
CONCLUSIONES.....	46
LITERATURA CITADA	47
ANEXO 1	54
Fórmulas para calcular los parámetros demográficos... 	54

ÍNDICE DE FIGURAS

<i>Figura1. Foto de un manchón de Leonotis nepetifolia.</i>	<i>19</i>
<i>Figura2. Estados de la República Mexicana donde se ha registrado Leonotis nepetifolia ____</i>	<i>20</i>
<i>Figura3. Mapa de la REPSA</i>	<i>21</i>
<i>Figura 4. Mapa de la REPSA.....</i>	<i>26</i>
<i>Figura 5. Número de estructuras de reproducción en diferentes estados de desarrollo (Sin flores, con flores en antesis, y glomérulos nuevos y secos en el intervalo correspondiente) de la cohorte de la población de Leonotis nepetifolia en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA).</i>	<i>28</i>
<i>Figura 6. Porcentaje de individuos reproductivos por año. En azul se muestra el porcentaje de individuos que se reprodujeron sólo el primer año; en naranja se muestra el porcentaje de individuos que se reprodujeron sólo durante el segundo año; y en gris se muestra el porcentaje de individuos que se reprodujeron tanto el primer como el segundo año.</i>	<i>29</i>
<i>Figura 7. Histograma por tamaños de la cohorte de la población de Leonotis nepetifolia en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA) a finales de agosto de 2013</i>	<i>31</i>
<i>Figura 8. Supervivencia (lx) de la cohorte de la población en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA)......</i>	<i>33</i>
<i>Figura 9. Número estandarizado de muertes (dx) de la cohorte de la población de Leonotis nepetifolia en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA).</i>	<i>34</i>

Figura 10. Curva de supervivencia de la población de Leonotis nepetifolia en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA). _____ 35

Figura 11. Simulaciones tomando en cuenta diferentes porcentajes de establecimiento. Se observa el cambio en la tasa intrínseca de crecimiento anual r tomando en cuenta diferentes porcentajes de establecimiento de las semillas en la población de Leonotis nepetifolia en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA). _____ 35

Figura 12. Gráfica de caja y bigote del número de semillas producidos por glomérulos de distintos tamaños de individuos de Leonotis nepetifolia en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA). _____ 37

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Pruebas de hipótesis secuenciales para los efectos fijos de los porcentajes de germinación de las semillas de Leonotis nepetifolia colectadas en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA) en los tratamientos de luz/obscuridad, edad de la semilla y su interacción. _____ 27

Tabla 2. Número de individuos por cuadro. _____ 30

Tabla 3. Tabla de vida de la población de Leonotis nepetifolia en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel. _____ 31

Tabla 4. Parámetros poblacionales _____ 32

Tabla 5. Pruebas de hipótesis secuenciales para los efectos fijos del número de semillas producidas por _____ 36

Introducción

Las especies nativas son aquellas que habitan una zona o región dentro de su distribución natural; son resultado de un largo proceso de adaptación a las condiciones ambientales del lugar y pueden haber desarrollado interacciones complejas con otras especies (CANSEI, 2010). Por el contrario, las especies exóticas son aquellas que han sido introducidas en lugares fuera de su distribución natural; por ello también se les llama especies introducidas (Fraume, 2007; Richardson *et al.*, 2011). En ciertos casos, las especies exóticas desarrollan un carácter invasivo debido a que el lugar en el cual se introducen carece de las medidas de control poblacional que existían en su distribución natural, como depredadores, condiciones específicas del ambiente y competencia por los recursos, entre otros. Por ello, su población puede comenzar a crecer descontroladamente causando daños considerables a la biodiversidad, economía o a la salud pública (UICN, 2000). Una especie potencialmente invasora puede competir en el sitio en el que es introducida con especies nativas por algún recurso esencial, hibridar o convertirse en agente transmisor de enfermedades (Fraume, 2007). Por ejemplo, en Inglaterra, *Rhododendron ponticum* (Ericaceae) ha invadido una gran cantidad de hábitats, formando en algunos lugares manchones densos que impiden el establecimiento de especies nativas (Cronk y Fuller, 1995). Otro ejemplo es el del Parque Nacional de Great Smoky Mountains en Estados Unidos, en donde se estima que 400 de las 1,500 especies de plantas vasculares son exóticas que éstas están desplazando y amenazando a las especies de plantas nativas (Pimentel, 2009).

Actividades humanas como el comercio y la urbanización, han sido los responsables, deliberada o accidentalmente, de la alteración de las áreas de distribución de un gran número de especies. El traslado de semillas o de partes vegetativas, así como el uso descontrolado de especies de ornato, compiten con la flora y fauna nativa y en ocasiones pueden adquirir la conducta invasiva, además de transmitir un gran número de parásitos y enfermedades (Fraume, 2007). El número de especies introducidas que no causan un efecto perjudicial en la flora y fauna nativas es mayor que el número de especies invasoras. Por ejemplo, en Hawái (Estados Unidos) se estima que existen 900 especies de plantas nativas y 4000 especies introducidas de las cuales 870 especies se han naturalizado y sólo 91 se han vuelto invasoras y presentan problemas significativos de manejo (Cronk y Fuller, 1995). Aunque afortunadamente pocas

especies introducidas se vuelven invasoras, se necesita tener precaución cuando se introducen especies en nuevas áreas debido a que no se puede predecir el comportamiento que tendrán en su nueva localidad. Además, aquellas especies que se vuelven invasoras tienen efectos más allá de la proporción de sus cifras, es decir, aunque sean pocas las que se vuelven invasoras, las que lo hacen pueden generar daños muy serios a los ecosistemas. Por ello y con el propósito de conservación, en ambientes sensibles, todas las especies exóticas deben de ser consideradas como amenazas potenciales y sus poblaciones deben de monitorearse con cuidado. Los costos de prevención es posible que sean menores comparados con los costos de remediación o combate. Puede ocurrir que las especies que ahora son consideradas como invasoras pudieron no haberse considerado como tales cuando su población era pequeña o sólo se habían encontrado en hábitats influidos por humanos (Cronk y Fuller, 1995).

Marco teórico

El que una especie pueda o no ser invasora depende tanto de las características biológicas que posee como del hábitat en el cual fue introducida y no por ser invasora *per se*. Es crucial identificar estas características para poder explicar y predecir las invasiones (Rejmánek, 1996), sin embargo, esta labor ha resultado ser una tarea complicada (Alpert *et al.*, 2000) en parte porque, como Pyšek y Richardson dijeron en 2007, “es totalmente irreal encontrar un conjunto de características asociadas con la invasividad que apliquen para todas las plantas vasculares y en todos los biomas del mundo”¹ por lo que diferentes atributos biológicos pueden ser importantes en diferentes formas de vida de plantas, ambientes y etapas de invasión; y porque otros factores, como la presión de propágulo, es decir, el número de individuos liberados en una región en la que no son nativos (Lockwood *et al.*, 2005), y tiempo de residencia, el cual se refiere al tiempo que lleva la introducción de un taxón en un área

¹ Pyšek P. y Richardson D. M. 2007. *Traits associated with invasiveness in alien plants: where do we stand?*. En: Wolfgang Nentwig (ed.). *Ecological Studies*, Vol. 193: *Biological Invasions*. Springer, Berlin, pp: 113.

nueva (Rejmánek *et al.*, 2013), a menudo enmascaran diferencias en invasividad que pueden deberse a atributos biológicos (Rejmánek *et al.*, 2013).

Según Rejmánek *et al.* (2013) si se asume la compatibilidad abiótica del ambiente, los cinco atributos biológicos que en diferente grado son responsables de la invasividad en todos los grupos de organismos, son: 1) la homeostasis de la adecuación de la población, b) la adecuación de la población en ambientes particulares, 3) el tiempo generacional mínimo, 4) la tasa de expansión poblacional y 5) la competitividad de los organismos y/o la modificación del ambiente a su conveniencia. Su importancia relativa variará dependiendo de la cantidad de recursos críticos, el régimen de disturbio y la heterogeneidad espacial del ambiente.

Por otra parte, en el meta análisis elaborado por Pyšek y Richardson (2007), enfocado en las características biológicas, ecológicas y fisiológicas de las plantas, encontraron que características como la altura de la planta, el crecimiento vegetativo vigoroso, una floración temprana y extendida, y la atracción a los humanos están asociadas con la invasividad. Sin embargo, destacan que algunas características, como la altura de la planta, la forma de crecimiento y el peso de las semillas, han sido probadas lo suficientemente como para que un patrón emerja, pero que existen otras características que son importantes para el éxito en la introducción que no han sido puestas a prueba o las cuales no cuentan con datos suficientes como para que surja un patrón, como por ejemplo la palatabilidad y la producción de semillas.

Dentro del mismo estudio existen resultados en los cuales no se encontró un patrón claro, por ejemplo, al comparar a las especies invasoras con las nativas, en algunos estudios las primeras tienden a ser de vida más larga (Thompson *et al.*, 1995; Williamson y Fitter, 1996), mientras que los resultados de otros trabajos indican lo contrario (Pyšek *et al.*, 1995; Cadotte y Lovett-Doust, 2001). Esta diferencia en los resultados lo explican como un sustento a la conclusión de Crawley *et al.* (1996) quienes proponen que las especies exóticas necesitan ser mejores en su estrategia de vida que las especies nativas y que por lo tanto existen dos grupos característicos de exóticas. El primer grupo abarca a las especies que son mejores como especies de estrategia *K* que las nativas de estrategia *K* (de vida larga, altas y con semillas grandes), y el segundo a aquellas que son mejores como especies de estrategia *r* que las nativas de estrategia *r* (pequeñas, de maduración rápida, con floración larga que pronto

sucumben a la competencia interespecífica durante la sucesión secundaria). Otro ejemplo de resultados ambiguos es el del tamaño de las semillas, pues hay estudios en los cuales las semillas de las exóticas se reportaban como muy grandes o muy pequeñas, otros en los que la probabilidad de las exóticas de tener semillas más pequeñas que las nativas estaba asociada con hábitats perturbados y otros en los que no se encontraron resultados significativos. Pyšek y Richardson indican que estos resultados pueden deberse a la existencia de los dos grupos de exóticas mencionados anteriormente (hierbas de vida corta y especies leñosas de vida larga) los cuales son exitosos en diferentes ambientes, o que tener semillas grandes o pequeñas trae diferentes pros y contras para las especies exóticas (Pyšek y Richardson, 2007).

Respecto al sistema de cruza y el hábito sexual en plantas exóticas, Pyšek y Richardson (2007) encontraron también resultados contrastantes. En dos estudios revisados (Williamson y Fitter, 1996; Cadotte y Lovett-Doust 2001) se concluye que las especies exóticas son más a menudo hermafroditas que las especies nativas. Sin embargo, en otro estudio realizado con la flora norteamericana, no se encontró diferencia significativa entre especies exóticas y nativas (Sutherland, 2004). Recientemente en un estudio global realizado con 1752 especies de angiospermas se encontró que la capacidad de auto-fertilizarse fomenta la naturalización de las plantas exóticas, siendo ésta una etapa clave en el proceso de invasión (Razanajatovo *et al.*, 2016).

El que una especie presente las características biológicas reportadas en especies invasoras no asegura que se convierta en especie invasora, porque existen también características del lugar que invade que favorecen o no el establecimiento, crecimiento y dispersión de su población. Rejmánek *et al.* (2013) indican que las comunidades de plantas en ambientes méxicos son más propensos a la invasión que los ambientes terrestres extremos y que el disturbio, el enriquecimiento de nutrientes, una tasa lenta de recuperación de la vegetación residente y la fragmentación de comunidades avanzadas sucesionalmente generalmente promueven la entrada de plantas invasoras. Otra característica que favorece el establecimiento de especies invasoras es la ausencia de depredadores y parásitos naturales que controlen la población de la invasora. Se ha reportado que *Pinus radiata* (Pinaceae), *Myrica faya* (Myricaceae), y *Clidemia hirta* (Melastomataceae) crecen y se reproducen más vigorosamente en ausencia de las plagas y enfermedades de su lugar de origen (Cronk y

Fuller, 1995). De igual forma, la similitud en las condiciones climáticas con las de la región de origen de la invasora tiene un efecto positivo en su población (Cronk y Fuller, 1995; Primack *et al.*, 2001).

El impacto que genera una especie invasora puede ser mayor o menor y éste no necesariamente está relacionado con la invasividad. Existen especies que se propagan rápidamente que presentan un impacto ambiental o económico pequeño y, por otro lado, especies con una dispersión relativamente más lenta pueden tener un efecto ambiental muy grande (Rejmánek *et al.*, 2013).

Algunas especies invasoras pueden modificar hábitats naturales, cambiando el carácter, condición, forma o naturaleza de los ecosistemas en un área substancial relativa al tamaño de un ecosistema. A estas especies se les conoce como “transformadoras”, término propuesto por Wells *et al.* (1986) y usado más recientemente por Richardson *et al.* (2000) y Rejmánek *et al.* (2013). Usualmente estas especies son los objetivos más obvios para el control y erradicación ya que tienen un impacto profundo en la biodiversidad. Por ejemplo, una especie invasora que ha causado graves daños es la *hormiga loca*, *Anoplolepis gracilipes*, la cual ha invadido ecosistemas nativos y causado daños al medio ambiente desde Hawái hasta las islas Seychelles. En la Isla de Navidad, estas hormigas han formado supercolonias con múltiples reinas y han diezmando la población de cangrejos rojos de tierra (*Gecarcoidea natalis*), matando a tres millones en 18 meses. Este cangrejo juega un papel importante en el ecosistema de la isla, pues ayuda en los procesos de descomposición (Lowe *et al.*, 2004). Dentro de las “especies transformadoras” se distinguen varias categorías, tales como: 1) aquellas que usan desmedidamente un recurso como agua, luz y oxígeno o que, por otra parte, agotan un recurso al inhibir su producción. *Andropogon gayanus*, por ejemplo, inhibe la nitrificación del suelo y por lo tanto agota el nitrógeno total del suelo en suelos pobres en este recurso (Rejmánek *et al.*, 2013); 2) donadores o promotores de recursos limitantes como nitrógeno y fósforo; 3) promotores o supresores de fuego; 4) estabilizadores de arena; 5) promotores de la erosión; 6) colonizadores de marismas intermareales; 7) acumuladores de sedimento; 8) modificadores del almacenamiento de carbono en el suelo, promoviéndolo o suprimiéndolo; y 9) acumuladores o redistribuidores de sal. Hay que tomar en cuenta que existen impactos que no son tan obvios como los descritos anteriormente, como, por ejemplo,

aquellos sobre la polinización y el éxito reproductivo de plantas nativas, o la hibridación con parientes cercanos de la biota nativa, que puede eliminar genotipos únicos de las poblaciones locales (Primack *et al.*, 2001; Sakai *et al.*, 2001; Lambritos, 2004).

Las especies invasoras son la segunda causa de pérdida de biodiversidad en el mundo, sólo por debajo de la destrucción directa de los hábitats actividades humanas, a través del uso inadecuado de recursos o la contaminación (CONABIO, 2008). El problema de las invasiones se ha subestimado a pesar de que es potencialmente una amenaza grave, duradera y penetrante. Puede ser duradera debido a que a pesar de que los organismos invasores dejen de introducirse, perduran debido a que su población ya se ha establecido e incluso a veces continúa dispersándose y consolidándose, por lo cual se le puede llamar una *amenaza penetrante* (Cronk y Fuller, 1995). La introducción de especies que se vuelven invasoras no solamente afecta la biodiversidad, también tiene un impacto directo en algunas de las actividades productivas esenciales para los humanos. En la actualidad se gastan grandes cantidades de dinero en el control de especies exóticas invasoras que tienen un impacto directo en actividades como la agricultura, la silvicultura, la pesca, la ganadería y el turismo (Primack *et al.*, 2001; CONABIO, 2008). En 1994, Campbell estimó que *Centaurea solstitialis*, una planta invasora de Estados Unidos, dominaba más de 4 millones de hectáreas en los pastizales del norte de California, lo que resultó en la pérdida total de este pastizal, valuado en 200 millones de dólares. Otro ejemplo de los gastos que pueden producir las especies invasoras a los países es el caso de Florida, Estados Unidos, en donde se gasta cerca de 14.5 millones de dólares cada año en un programa de control de la planta invasora acuática *Hydrilla verticillata* (Pimentel, 2009). En México se invirtieron 5 millones de dólares en una campaña preventiva en contra de la palomilla del nopal (*Cactoblastis cactorum*), de origen sudamericano, debido a que tiene el potencial de afectar todo un sector de producción de nopal y tuna que es muy importante en el país (CANSEI, 2010).

Un aspecto importante a tomar en cuenta al elaborar un programa de erradicación de una planta exótica es si cuenta con banco de semillas y cuál la longevidad de éste ya que el tiempo que toma erradicar una infestación dependerá de la longevidad del banco de semillas y la efectividad del programa de erradicación en la prevención de la producción de semillas y la inmigración de individuos nuevos (Clarkson *et al.*, 2012). Los bancos de semillas se

dividen en temporales y persistentes, es decir, aquellos cuyas semillas permanecen menos de un año en el suelo y aquellos cuyas semillas pueden permanecer más de un año en el suelo (Christoffoleti y Caetano, 1998). La longevidad de las semillas en el suelo varía dependiendo de la especie, características de las semillas, profundidad del entierro y condiciones climáticas (Christoffoleti y Caetano, 1998). Thompson (2000) resalta la importancia de diferenciar la longevidad de las semillas guardadas en laboratorio y de las semillas que persisten en el suelo. Las semillas guardadas en laboratorio se encuentran en un ambiente mucho más propicio para su conservación que las semillas que se encuentran en el suelo, donde pueden ser comidas, atacadas por patógenos, germinar o simplemente perder viabilidad en el tiempo y morir (Fenner y Thompson, 2005).

Respecto al tema de las especies invasoras, en el mundo se han establecido varios acuerdos y lineamientos internacionales con diversas organizaciones. Un ejemplo de éstas son el Convenio Internacional para la Protección de las Plantas (IPPC), la Organización Mundial de Sanidad Animal (OIE), la Organización Mundial de la Salud (WHO), el Programa Global de Especies Invasoras (GISP), los Lineamientos para la Prevención de la Pérdida de Biodiversidad causada por Especies Invasoras Exóticas de la Unión Mundial para la Conservación de la Naturaleza (IUCN) y el Convenio sobre Diversidad biológica (CBD). Los países que han ratificado el CBD deben dar cumplimiento al artículo 8 subíndice h, que establece que, en la medida de lo posible, cada parte impedirá que se introduzcan, y controlará o erradicará las especies exóticas que amenacen a ecosistemas, hábitats o especies (CONABIO, 2008).

México, a través del Plan Estratégico Norteamericano de Cooperación en la Conservación de la Biodiversidad de la Comisión para la Cooperación Ambiental (CCA) establece el desarrollo de esfuerzos conjuntos para combatir especies invasoras exóticas en América del Norte. Otro esfuerzo a nivel continental es la red Interamericana de Información sobre Biodiversidad (IABIN), con el apartado I3N dedicado a especies invasoras (CONABIO, 2008).

Dos ejemplos de proyectos de control y erradicación de especies invasoras vegetales en México, son aquellos llevados a cabo en Cuatrociénegas a través de la Estrategia de Cambio Climático desde las Áreas Naturales Protegidas (ECCAP) por parte de la Comisión

de Áreas Naturales Protegidas (CONANP) para controlar y erradicar el Pino salado (*Tamarix ramosissima*) y el Carrizo gigante (*Arundo donax*). En estos proyectos se controlaron 137.2 ha de la población de Pino salado en la temporada de 2010 a 2014, mientras que se tuvo un avance del 87.1% en el control del Carrizo Gigante en los años de 2007 a 2014 (CONANP y FMCN, 2015a; CONANP y FMCN, 2015b)

Antecedentes

Dentro de la comparación de la demografía de especies invasoras y nativas hecha por Ramula *et al.* (2008), se juntaron datos de 21 estudios demográficos de especies invasoras y 179 de especies nativas, de los cuales se reportan, entre otros parámetros, la tasa finita de crecimiento λ y la duración de la vida de las especies. En este trabajo, para las especies invasoras se obtuvieron tasas finitas de crecimiento de entre $\lambda = 0.52$ ($r = -0.65$ en un estudio realizado con *Picris hieracioides* (Asteraceae)) y $\lambda = 22.454$ ($r = 3.11$ en un estudio realizado con *Lespedeza cuneata* (Fabaceae)). Dentro de éstos sólo dos de los estudios demográficos de especies invasoras indicaron un decremento en su población y en general presentan tasas finitas de crecimiento mayores a uno ($\lambda > 1$). Para las especies bienales invasoras (*Alliaria petiolata*, Brassicaceae; y *Polygonum perfoliatum*, Polygonaceae) se reportaron tasas finitas de crecimiento de $\lambda = 1.415$ y 1.46 ($r = 0.3471$ y 0.3784 respectivamente). Respecto a los estudios demográficos de las 179 especies nativas, el valor más alto reportado para la tasa finita de crecimiento fue de $\lambda = 2.927$ ($r = 1.074$) para *Linum catharticum* (Linaceae), seguido de $\lambda = 1.943$ ($r = 0.6642$) para *Eupatorium resinosum* (Asteraceae), los otros valores de la tasa finita de crecimiento varían, pero en general se encuentran cerca de la estabilidad (alrededor de $\lambda = 1$). En plantas anuales nativas se reportan $\lambda = 0.466$ y 1.088 ($r = -0.7636$ y 0.0843) para *Aeschynomene virginica* (Fabaceae); y *Polygonum perfoliatum* (Polygonaceae), respectivamente (Ramula *et al.*, 2008).

Leonotis nepetifolia (L.) R. Brown es una hierba erecta anual originaria de Sudáfrica y el sur de India. Ha sido reconocida como una maleza invasora en Australia, donde ha causado daños a plantaciones de caña y azúcar. En 1990 fue reconocida dentro del campus universitario de la Universidad Nacional Autónoma de México, UNAM, México D.F. Sin embargo, no se tiene un registro del tamaño o distribución de su población (Segura-Burciaga, 2009).

El género *Leonotis* pertenece a la Familia Lamiaceae, es originario de África meridional y comprende 15 especies, las cuales son mayoritariamente perennes (Vos *et al.*, 1994). Son polinizadas predominantemente por pájaros sol (Nectariniidae) y abejas (Vos *et al.*, 1994).

En *Noxious Weeds of Australia*, Parson y Cuthbertson (2001) resumen varios aspectos importantes de las poblaciones de *L. nepetifolia* en Australia. Dentro de estos aspectos se encuentran que es considerada tanto como ornamental como una maleza nociva afectando plantaciones de arroz y caña de azúcar, más en el norte de Australia que en el sur; que coloniza áreas perturbadas, a lo largo de los bordes de los caminos, en áreas sobrepastoreadas, terrenos vacíos cerca de las ciudades y tiene la capacidad de formar manchones densos; que las cabezas puntiagudas de las flores son incómodas de manipular. Estos autores también describen la fenología de su ciclo vida en el norte de Australia, que comienza con la germinación de las semillas a principios de la temporada húmeda (octubre-diciembre) con poco retraso después de ese periodo, pasando más tarde a plántulas que crecen rápidamente durante los meses de verano y florecen en marzo (finales del verano). Las semillas maduran durante mayo-junio y finalmente la planta muere durante la estación seca. Además, se propone una forma de manejo de sus poblaciones, la cual consiste en que, si existe un pequeño número de plantas, deben de ser removidas manualmente antes de que se formen las semillas y debe quemarse el lugar. Después de esto, el lugar debe de revisarse y deben de eliminarse todas las plántulas. Los manchones más grandes pueden ser controladas mediante el cultivo o el establecimiento de pastos, siempre que sea posible. En donde el cultivo no es viable, los herbicidas pueden ofrecer un buen control. Hay que rociar las plantas en estado vegetativo antes de que florezcan con amino 2, 4-D a la escorrentía y repetir cuando aparezcan nuevas plántulas (Parsons y Cuthbertson, 2001).

Respecto a la germinación de semillas de *L. nepetifolia*. El Jardín Botánico de Kew ha realizado diferentes experimentos de germinación y reportan un cambio de 89 a 92% en el porcentaje de germinación de semillas de 11 años de edad almacenadas bajo las condiciones especificadas en el Instituto Internacional de Recursos genéticos de plantas (IPGRI) (RBGK, 2017). Por otra parte, Lal y Ambasht (1982) reportan que las semillas de *L. nepetifolia* presentan una latencia inicial debida a la presencia de inhibidores solubles en agua

en la cubierta de las semillas, la cual termina con el almacenamiento en seco por 6 meses a una temperatura que va de 15 y 35°C. Tomaz y colaboradores (2004) reportaron que, las semillas recién colectadas tienen una tasa de germinación menor (alrededor de 25% de germinación) que las semillas con 15 meses de edad (alrededor de 70% de germinación) (Tomaz *et al.*, 2004).

Justificación

Al ser catalogada como una maleza exótica (Villaseñor y Espinosa, 1998; CONABIO, 2016) es importante generar un estudio para poder determinar el crecimiento de su población, conocer diferentes características biológicas como la fenología floral, la temporada en la que germina en campo y si la tasa de germinación en laboratorio cambia a lo largo del tiempo, ya que no existe un estudio de la ecología de esta población y para poder proponer un programa de manejo adecuado de esta especie a las autoridades correspondientes. Los datos, además, pueden ser utilizados para comparaciones con otras especies invasoras.

Por lo tanto, las preguntas de investigación en este trabajo son:

¿La población de *Leonotis nepetifolia* se encuentra creciendo, decreciendo o estable?
¿Cómo es la fenología floral y de vida de *L. nepetifolia* en la REPSA? ¿Ésta difiere con la descrita para poblaciones en Australia? ¿La germinación de las semillas se ve afectada por la luz? ¿La viabilidad de las semillas se ve afectada por el tiempo de almacenamiento de éstas?
¿En qué sitios de la REPSA se encuentra distribuida? Tomando en cuenta la información generada con el estudio ¿Se debe considerar a *L. nepetifolia* una especie invasora?

Hipótesis

Debido a que *L. nepetifolia* es considerada como una maleza exótica (Villaseñor y Espinosa, 1998; CONABIO, 2016); que presenta una distribución amplia en el mundo, considerándose una especie pantropical (Parson y Cuthbertson, 2001); que ha sido considerada como una especie invasora en el Norte de Australia; se espera que su población en la REPSA se encuentre creciendo.

De acuerdo con la fenología presentada por Parson y Cuthbertson (2001) se espera que los individuos germinen poco después de la época de lluvias (junio-julio), florezcan a finales de verano y mueran durante la época de secas de ese mismo año (noviembre a mayo).

Tomando en cuenta que en el jardín botánico de Kew hay registro de semillas de 11 años de *L. nepetifolia* guardadas en laboratorio que no presentan un cambio en su viabilidad (RBGK, 2017), se espera que ésta no se reduzca con el incremento en el tiempo de almacenamiento.

Objetivos

Objetivo general

El objetivo de este trabajo es determinar, mediante un estudio demográfico, si *Leonotis nepetifolia* (L.) R. Brown es una especie invasora en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, D.F. (México).

Objetivos particulares

1. Conocer la distribución espacial de *Leonotis nepetifolia* en la REPSA.
2. Evaluar si las semillas de *L. nepetifolia* son fotoblásticas positivas/negativas o indiferentes, y su viabilidad con relación al tiempo de almacenamiento.
3. Describir la fenología de tres etapas de ciclo de vida, germinación, floración y muerte de los individuos de *L. nepetifolia* en la REPSA.
4. Elaborar una tabla de vida de *L. nepetifolia* para estimar si su población se encuentra creciendo, estable o decreciendo.

Materiales y métodos

Sitio de estudio

La Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA) se encuentra en las coordenadas 19°18'21"–19°19'17" N, 99°10'15"–99°12'4" O; con una altitud de 2,200–2,277 m. y se encuentra dentro de Ciudad Universitaria en la Ciudad de México. Tiene tres zonas núcleo que cubren 171 ha y 13 áreas de amortiguamiento que ocupan 66 ha. Su clima es templado subhúmedo, con un régimen de lluvias en verano, la época de lluvias es de junio a octubre y la época seca es de noviembre a mayo, su precipitación media anual es de 833 mm y su temperatura media anual de 15.6°C. Los suelos de la REPSA son escasos y poco profundos, y en una gran superficie la roca madre, de origen volcánico, que genera una gran cantidad de micro-hábitats, debido a su superficie accidentada (SEREPSA, 2013). Cuenta con un tipo de vegetación de matorral xerófilo dominado por la Asteraceae *Pittocaulon* (= *Senecio*) *praecox* (Rojo y Rodríguez, 2002).

Especie de estudio

Leonotis nepetifolia (L.) R. Brown, conocida comúnmente como oreja de león, bastón de San Francisco, bola del rey, entre otros, es una hierba erecta, anual y en México es descrita tanto como una planta anual (Rzedowski y Rzedowski, 2001) como una planta perenne (Heike, 2009), de entre 1 y 3 m de altura, hermafrodita, de tallos cuadrangulares cubiertos de pubescencias blanquecinas, originaria de Sudáfrica (Parsons y Cuthbertson, 2001) (Fig.1). Dentro de su género, *L. nepetifolia* es la única especie anual y es predominantemente autógama, siendo visitada en su lugar de origen por pájaros sol de la familia Nectariniidae y abejas como *Apis mellifera* y abejas del género *Lasioglossum* (Vos *et al.*, 1994). Aunque la mayoría de las especies de este género son originarias de África meridional, *L. nepetifolia* es nativa de regiones tropicales de África. Habita en el trópico húmedo y subhúmedo a lo largo de los caminos, en pastizales pastoreados y en terrenos baldíos cercanos a las ciudades (Parsons y Cuthbertson, 2001). Las hojas son opuestas en los tallos, miden entre 6 a 12 cm de largo y entre 3 y 6 cm de ancho dependiendo de su posición; las hojas cuentan con márgenes dentados, siendo las que se encuentran en la base las más grandes, estrechándose hacia el ápice (Parsons y Cuthbertson, 2001). Las flores son de color anaranjado, se encuentran rodeadas por dos brácteas puntiagudas y se agrupan en inflorescencias las cuales tienen forma de pseudovérticilos globosos llamados glomérulos, agrupados lo largo de los tallos. Los glomérulos miden de 3-7 cm de diámetro cuando están maduros, pueden producir

más de 800 semillas cada uno. El número de glomérulos depende de la altura de la planta, en general presentan entre 2 y 4 por planta, pero pueden llegar a tener más de 10 (Parsons y Cuthbertson, 2001; Tomaz *et al.*, 2004). Únicamente presenta propagación por semillas, mismas que no presentan una adaptación especial que ayude a su dispersión. Las semillas son dispersadas más bien por agua y con el lodo que se pega en llantas de vehículos o en las patas de los animales. Cuando el fruto maduro es agitado, las semillas son lanzadas al aire, y se ha visto que pueden viajar con la corriente de ríos (Parsons y Cuthbertson, 2001). En el norte de Tanzania, en las granjas massái abandonadas, se establecen como manchas circulares, excluyendo a otras plantas (Andrews *et al.*, 2011).



Figura1. Foto de un manchón de *Leonotis nepetifolia*. Foto tomada por Pedro Tenorio Lezama (Heike, 2009).

En México, *L. nepetifolia* se ha registrado en los siguientes estados: Chiapas, Colima, Distrito Federal, Durango, Guanajuato, Hidalgo, Jalisco, Estado de México, Michoacán, Morelos, Nayarit, Nuevo León, Oaxaca, Querétaro, Sinaloa, Tabasco, Tamaulipas, Tlaxcala, Veracruz (especialmente en bosque mesófilo de montaña y de selva alta perennifolia) y Yucatán (Villaseñor y Espinosa, 1998; Montoy Koh, 2010) (Fig.2).



Figura2. Estados de la República Mexicana donde se ha registrado *Leonotis nepetifolia* (marcados en rojo) (Datos de registros tomados de: Villaseñor y Espinosa, 1998; Montoy Koh, 2010).

Distribución

Para determinar la distribución de *Leonotis nepetifolia* en la REPSA, con ayuda del Biólogo Armando Bayona Celis del Centro Queretano de Recursos Naturales quien proporcionó el mapa, se dividió en cuadros de 3” por lado (459 cuadros de aproximadamente 100 m²), considerando tanto las zonas núcleo (Zona Núcleo Poniente, Zona Núcleo Oriente, Zona Núcleo Sur Oriente) como las zonas de amortiguamiento (A1 Circuito Exterior Norte, A2 Circuito Exterior Sur, A3 Cantera Oriente, A4 Senda Ecológica, A5 Paseo de las Esculturas, A6 Centro Cultural, A7 Biomédicas, A8 Biológicas, A9 Estadio de Prácticas, A10 Jardín Botánico, A11 Vivero Alto, A12 Espacio Escultórico y A13 Zona Administrativa Exterior)

(Fig.3). Con ayuda de un GPS se ubicó el centroide o el sitio accesible más cercano al centroide de 237 cuadros ubicados en camellones, orillas y dentro de las zonas núcleo, y se evaluó si había presencia de *L. nepetifolia* en éstos. Con los datos obtenidos se realizó un mapa con la presencia de la especie en estas zonas.

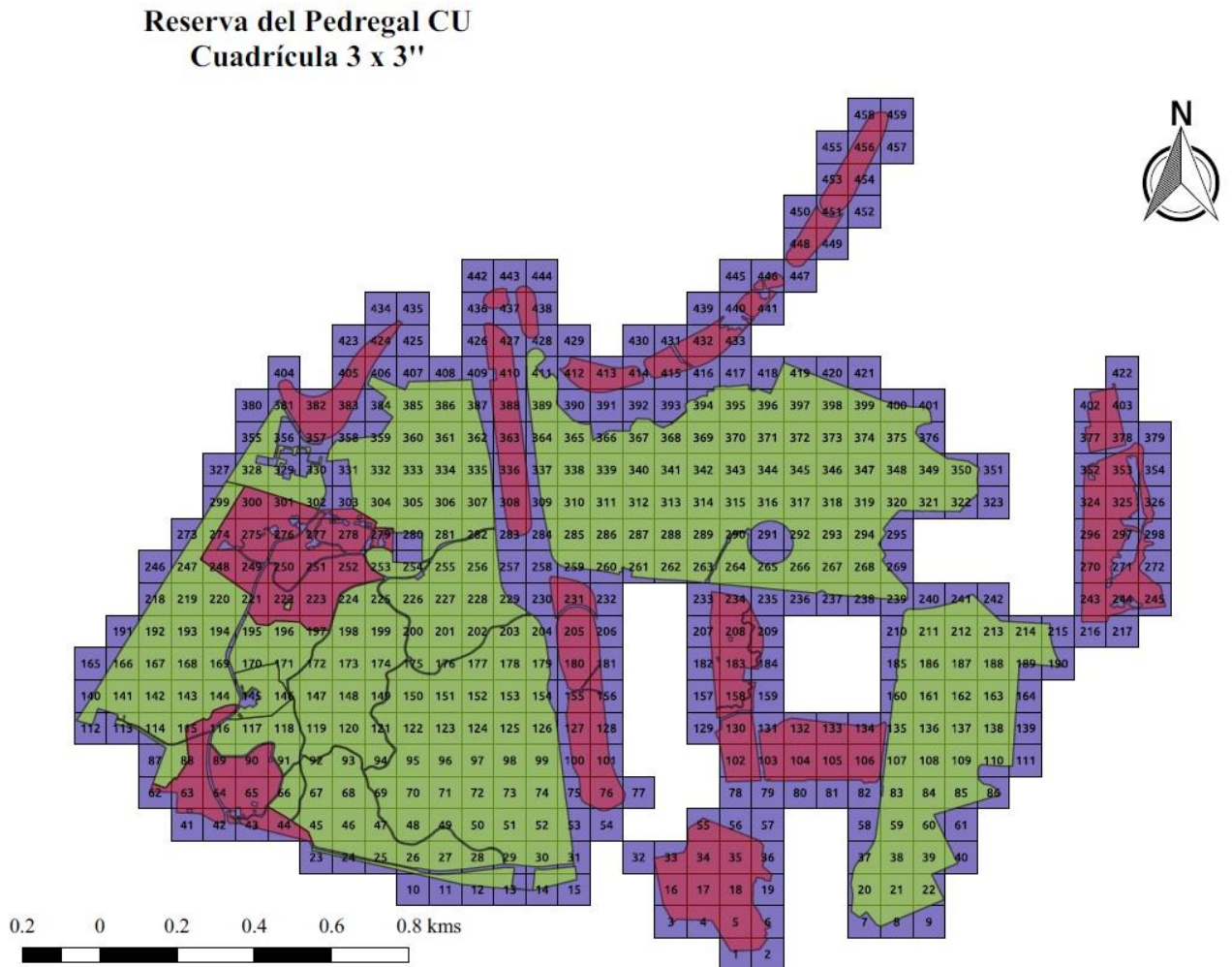


Figura3. Mapa de la REPSA. Dividió en cuadros de 3" por lado. Las áreas verdes corresponden a las zonas núcleo, mientras que las áreas magenta corresponden a las zonas de amortiguamiento de la REPSA. El área morada corresponde a las zonas de los cuadros fuera de la REPSA.

Fotoblastismo y viabilidad de las semillas por edades

Para evaluar la germinación de *Leonotis nepetifolia* se realizó un experimento factorial con dos factores, luz y edad de la semilla, en el cual el factor luz contó con dos niveles, luz (periodo de luz/obscuridad de 12/12) y obscuridad, mientras que el factor “edad de la semilla” contó con 10 niveles (1, 3, 5, 7, 8.5, 11, 14 y 18 meses de semillas colectadas en 2013; 2 meses de semillas colectadas en 2015 y 4 años de semillas colectadas en 2010). Las semillas de *Leonotis nepetifolia* utilizadas fueron colectadas en Ciudad Universitaria y guardadas en bolsas de papel estraza a temperatura y humedad ambiente. Éstas fueron colectadas en marzo de 2013 para los experimentos con semillas de 1, 3, 5, 7, 8.5, 11, 14 y 18 meses de edad, marzo de 2015 para un experimento con semillas de 2 meses de edad y en 2010 para semillas de cuatro años de edad.

Se sembraron 200 semillas en los meses establecidos, con 100 semillas designadas a cada uno de los niveles del factor luz. Éstas fueron colocadas en cajas de Petri con agar bacteriológico al 1% y con 10 semillas por caja como unidad experimental. La mitad de las cajas (10 cajas con 100 semillas en total) fueron cubiertas con papel aluminio para impedir el paso de la luz, (semillas en obscuridad); mientras que el resto se mantuvieron sin cubrirse. Todas las unidades experimentales fueron colocadas en una cámara ambiental del Instituto de Ecología de la UNAM bajo condiciones de temperatura constante de 26°C, con un periodo de luz/obscuridad de 12/12. En el mes de mayo de 2014 se sembraron de igual forma 200 semillas colectadas en el 2010 (cuatro años de edad) guardadas en una bolsa de papel estraza a temperatura y humedad ambiente. Finalmente, en mayo de 2015 se sembraron 200 semillas colectadas en marzo de ese mismo año (semillas de 2 meses de edad) bajo las mismas condiciones, para corroborar el efecto que se observó en semillas jóvenes (< 2 meses de edad).

Durante el mes de abril de 2013 se revisaron las cajas de Petri con las semillas del tratamiento de luz, aproximadamente a la misma hora del día, todos los días, tomándose un registro del número de semillas germinadas por caja de Petri por día. En los meses subsiguientes se hicieron observaciones correspondientes con el mismo procedimiento, sólo que se detuvo la observación aproximadamente 1 semana después de que no se observara ningún evento de germinación. Para el tratamiento de semillas en obscuridad, éstas fueron contabilizadas al terminar las observaciones de las semillas expuestas a la luz.

Con los datos obtenidos se realizó un Modelo Lineal Generalizado de dos vías con una función de ligamiento logit y una distribución de error binomial con el programa Infostat. Si existen diferencias significativas en los porcentajes de germinación dependiendo de los factores o de su interacción se aplicará una prueba de comparaciones múltiples de DGC (Di Rienzo *et al.* 2002).

Fenología del ciclo de vida

Se identificó la época del año en que ocurrían 3 etapas importantes del ciclo de vida (germinación, floración y sobrevivencia). Para estimar la época de germinación se registró la presencia de plántulas cerca de los individuos de la cohorte utilizada para generar la tabla de vida; para estimar la época de floración se realizó una gráfica con los números de glomérulos en diferentes estados de desarrollo en el tiempo ubicando los meses en los que se presentaron más estructuras de reproducción con flores en anthesis. Finalmente, para estimar la época de su muerte se utilizó el número estandarizado de muertes (d_x) para determinar en qué época moría la mayor parte de la cohorte.

Tabla de vida de una cohorte

A finales de agosto y principios de septiembre de 2013, en las zonas de amortiguamiento de la REPSA se establecieron 10 cuadros permanentes de 1 m² cada uno. Los cuadros fueron marcados y se registró su localización geográfica (latitud y longitud). Los individuos de *L. nepetifolia* dentro de los cuadros se marcaron con una etiqueta de aluminio de 3 x 3 cm de manera consecutiva, y a cada uno se le contó el número de hojas que tenían y se midió su altura (cm). Aproximadamente mensualmente, hasta la muerte de todos los individuos, durante un periodo de año y medio, se llevó a cabo un seguimiento de los individuos dentro de los cuadros midiendo las mismas características de tamaño de altura y número de hojas, y contando el número de estructuras de reproducción en diferentes estados de desarrollo (glomérulos no completamente desarrollados, glomérulos con flores en anthesis e glomérulos secos).

Para determinar la fecundidad, a finales de marzo de 2015 se eligieron 60 glomérulos producidos por individuos ubicados en las zonas de amortiguamiento de la REPSA, considerando tres rangos de tamaño diferentes: chicas (menores de 4 cm de diámetro);

medianas (iguales o mayores que 4 cm, y menores a 5 cm de diámetro); y grandes (mayores a 5 cm de diámetro). Se midió el diámetro de diferentes glomérulos y se escogieron 20 por categoría de tamaño, los cuales se cortaron directamente de las plantas, guardaron en bolsas de papel estraza y se etiquetaron para posteriormente contar el número de semillas de cada una. Las semillas fueron separadas de las inflorescencias cuidadosamente y se contó el número de semillas que contenían. Se obtuvieron las medidas de tendencia central y de dispersión del número de semillas por glomérulos (media, moda, mediana, varianza, desviación estándar, mínimo y máximo) y con ayuda de un Modelo Lineal Generalizado con una función de ligamiento log y una distribución del error tipo Poisson en el programa Infostat, se determinó si existe una diferencia entre el número de semillas contenidas en los glomérulos respecto a los diferentes tamaños éstos. Si existen diferencias significativas en el número de semillas producido por glomérulos de diferentes tamaños se aplicará una prueba de comparaciones múltiples de DGC (Di Rienzo *et al.* 2002).

Con los datos obtenidos de supervivencia y cantidad de glomérulos nuevos por intervalo de los 494 individuos de la cohorte seguida ubicados en 10 cuadros de 1m², el número promedio de semillas generado por glomérulo de 60 glomérulos de 3 tamaños diferentes y las fórmulas descritas en Gotelli (2008) (Anexo 1), se elaboró una tabla de fecundidad y se estimó la tasa de supervivencia (l_x) entre cada intervalo de tiempo, la fecundidad (m_x), el número estandarizado de muertes (d_x), la esperanza de vida (e_x), la tasa reproductiva neta (R_0), la tasa intrínseca de crecimiento poblacional exacta (r) y el tiempo generacional (T_g). Se graficó la supervivencia (l_x), el número estandarizado de muertes (d_x) y la curva de supervivencia ($\ln(l_x)$). Se determinó que la población crecía si presentaba valores mayores a 0 en r , y mayores a 1 en R_0 ; que decrecía si presentaba valores menores a 0 en r , y menores a 1 en R_0 ; y que estaba estable si presentaba valores cercanos a 0 en r , y cercanos a 1 en R_0 .

A su vez, se realizaron simulaciones para describir cómo cambian las tasas de crecimiento poblacional r y R_0 si se tomaban en cuenta diferentes porcentajes de establecimiento, tomando como porcentaje de establecimiento la tasa de germinación y sobrevivencia de un individuo desde que es dispersado hasta que tiene un tamaño similar al promedio de la categoría $x=0$. Estas simulaciones también permitieron encontrar el porcentaje aproximado

de establecimiento necesario para que la población crezca, esté estable o decrezca, y se realizaron al multiplicar la fecundidad por el porcentaje de establecimiento a medir y encontrando el valor exacto de r en cada caso (Ebert, 1999).

Resultados

Distribución

La población se encuentra establecida principalmente en los bordes de las zonas núcleo de la REPSA y las zonas de amortiguamiento. Se observaron pocos manchones de *L.nepetifolia* dentro de las zonas núcleo (no considerando los bordes), sin embargo no se tiene un registro completo del interior de las zonas núcleo (Fig.4). Se registró el 51.634% del total de los cuadros (237 cuadros de 459 en total), de los cuales se observó al menos un individuo de la especie en el 47.257% de ellos (112 de los cuadros registrados).

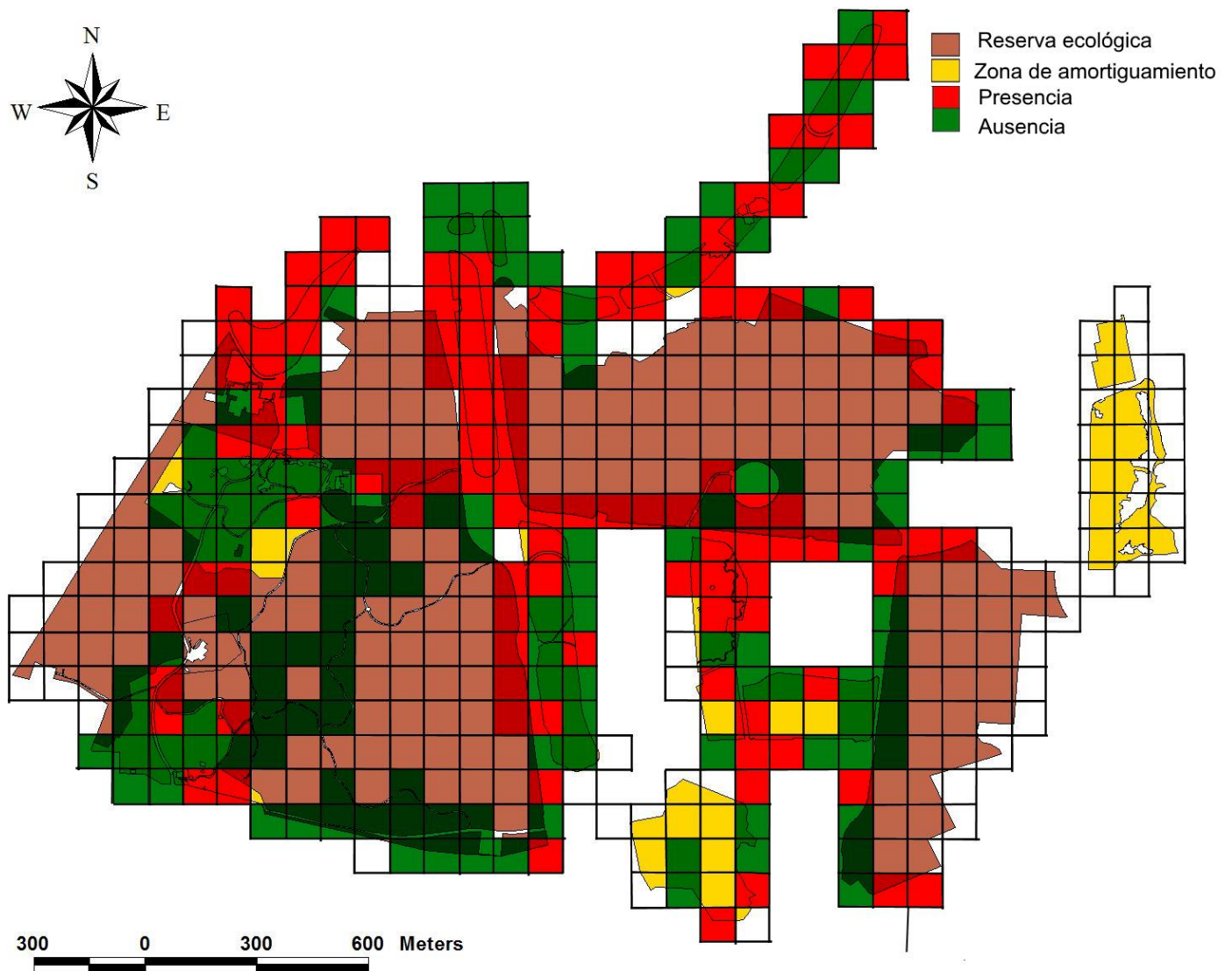


Figura 4. Mapa de la REPSA. Los cuadros verdes representan las zonas en las que no se observaron individuos de *Leonotis nepetifolia* y en los cuadros rojos las zonas donde sí se observaron individuos de *L. nepetifolia*. Las áreas amarillas corresponden a las zonas de amortiguamiento mientras que las áreas rojo crema corresponden a las zonas núcleo de la REPSA. Los registros de la presencia/ausencia se realizaron de 2013 a 2016.

Germinación

Se obtuvieron porcentajes de germinación de entre el 56 y el 100% de las semillas colocadas en las cámaras de incubación. Se obtuvo una diferencia significativa tanto entre los meses

como entre los tratamientos de luz/obscuridad, pero no en la interacción ($p < 0.0001$, g.l. = 9; y $p = <0.0001$, g.l. = 1 respectivamente; AIC del modelo de 499.72) con una reducción de la desviación correspondiente al efecto de los tratamientos de 163.31 y 16.05 respectivamente (Tabla 1). En la prueba de comparaciones múltiples se encontraron dos grupos de acuerdo a los meses (edades de la semilla), uno formado por aquellas germinadas en los meses de abril de 2013 (1 mes de edad) y mayo de 2015 (2 mes de edad), y otro formado por las semillas germinadas en los demás meses, incluyendo las semillas de 2010 (de 4 años de edad). Respecto al efecto de la luz en la germinación se encontró que las semillas tienen una tasa de germinación un poco más alta en obscuridad que en luz (93% y 89% respectivamente).

Tabla 1. Pruebas de hipótesis secuenciales para los efectos fijos de los porcentajes de germinación de las semillas de *Leonotis nepetifolia* colectadas en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA) en los tratamientos de luz/obscuridad, edad de la semilla y su interacción. Experimento factorial con 10 réplicas de 10 semillas cada una.

	g.l.	Reducción de la desviación	g.l. de los residuos	Desviación de los residuos	p(>Chi)
Nulo			199	391.24	
Luz/obscuridad	1	16.05	198	375.19	<0.0001
Edad	9	163.31	189	211.88	<0.0001
Luz/obscuridad*Edad	9	8.02	180	203.86	0.5326

Ciclo de vida

Se observaron plántulas de *Leonotis nepetifolia* cerca de las parcelas permanentes en donde se estableció la cohorte seguida para la tabla de vida, tanto en mayo de 2014 como en mayo de 2015, por lo que se sugiere que la germinación de las semillas ocurre a inicios de esos meses, los cuales corresponden al final de la temporada seca e inicios de la temporada de lluvias. En la cohorte se registraron estructuras de reproducción durante todo el año comenzando en octubre de 2013. Sin embargo, el número de estructuras de reproducción en diferentes estados de desarrollo varió durante el año. Los meses que presentaron más

estructuras de reproducción con flores en antesis fueron diciembre, enero y febrero tanto en la transición del año de 2013 a 2014 como de 2014 a 2015 y su frecuencia bajó en los meses de mayo a julio de 2014, los cuales corresponden al inicio de la época de secas (Fig.5). Finalmente, la muerte de los individuos se registró en los meses de enero a mayo, corresponden a la época de secas, debido a que, en estos meses del 2014, al cerrarse el ciclo anual, murió el 46.15% de los individuos (Fig.9).

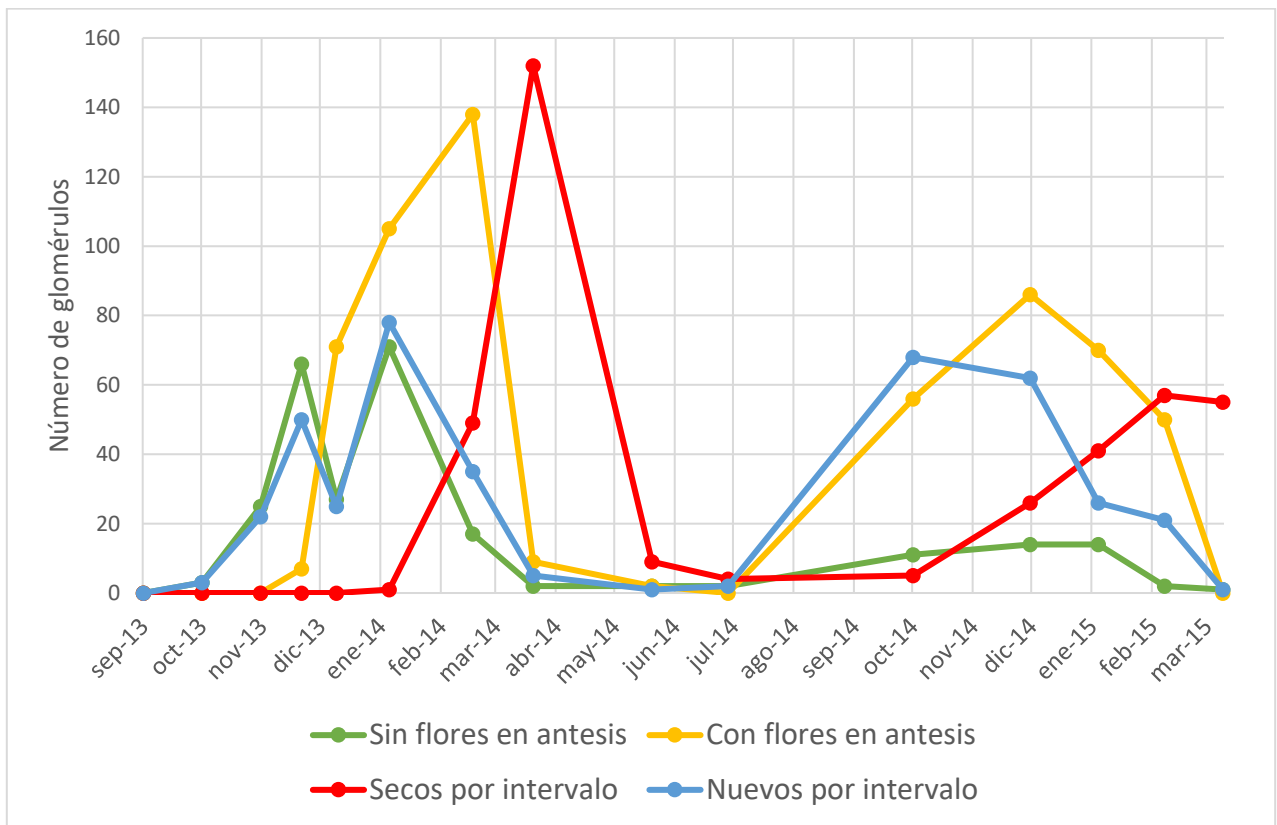


Figura 5. Número de estructuras de reproducción en diferentes estados de desarrollo (Sin flores, con flores en antesis, y glomérulos nuevos y secos en el intervalo correspondiente) de la cohorte de la población de *Leonotis nepetifolia* en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA). Datos de 10 parcelas permanentes censadas mensualmente durante año y medio. n=494.

De la cohorte seguida se observó que no todos los individuos son anuales, pues aproximadamente 31.38% de la población sobrevivió hasta la época de lluvias del siguiente año y 21.86% vivieron más de 1 año. Además, dentro de los 149 individuos reproductivos

de la cohorte, 95 generaron inflorescencias sólo durante el primer año (63.76% de los reproductivos), 36 generaron inflorescencias sólo el segundo año (24.16% de los individuos reproductivos) y 18 generaron inflorescencias ambos años (12.08% de los individuos reproductivos) (Fig.6).

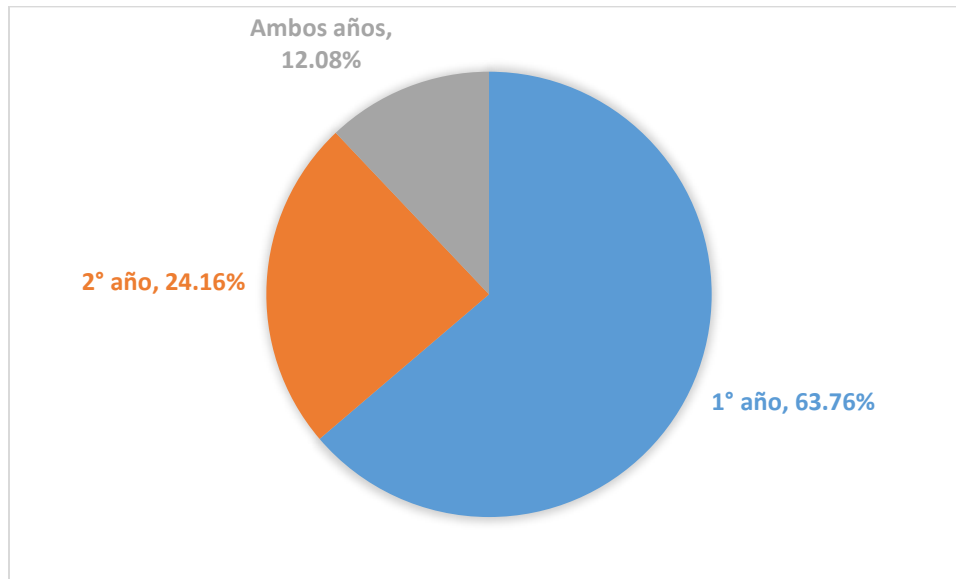


Figura 6. Porcentaje de individuos reproductivos por año. En azul se muestra el porcentaje de individuos que se reprodujeron sólo el primer año; en naranja se muestra el porcentaje de individuos que se reprodujeron sólo durante el segundo año; y en gris se muestra el porcentaje de individuos que se reprodujeron tanto el primer como el segundo año. Datos de los individuos reproductivos de 10 parcelas permanentes censadas mensualmente durante año y medio. n=149.

Descripción de la cohorte

La cohorte de individuos de *Leonotis nepetifolia* consistió de 494 individuos establecidos en los 10 cuadros de 1 m² (Tabla 2). En su primera medición los individuos de la cohorte tuvieron una altura de entre 3 y 148 cm, una media de 47.074 cm (d.e. 31.26 cm), una mediana de 44 cm, y una moda de 10 y 17 cm. La cohorte estaba constituida predominantemente por individuos de tamaños pequeños (76.5% de la población midió entre 3 y 70 cm de altura) y con una menor frecuencia de individuos de tamaños grandes (23.5% de la población midió entre 71 y 148 cm de altura) (Fig. 7).

Cuadro	Número de individuos
1	67
2	30
3	16
4	20
5	39
6	51
7	120
8	69
9	13
10	69
Total	494

Tabla 2. Número de individuos por cuadro. Se muestra el número de individuos de la cohorte dentro de los cuadros establecidos. Datos de 10 cuadros permanentes censados mensualmente durante año y medio n=494

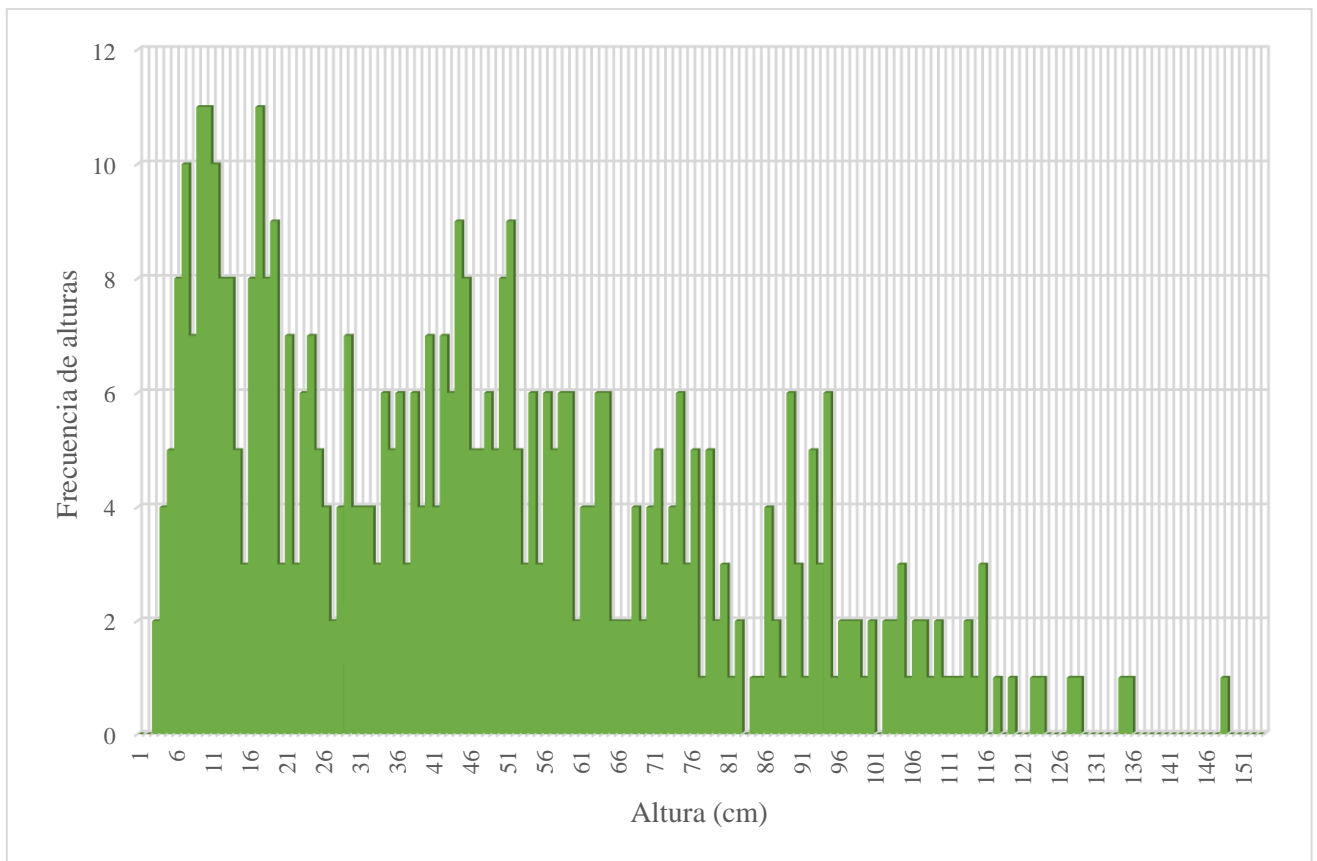


Figura 7. Histograma por tamaños de la cohorte de la población de *Leonotis nepetifolia* en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA) a finales de agosto de 2013.

Tabla de vida de la cohorte

En la tabla de vida se presenta el tiempo en días en el cual se realizó el monitoreo de la cohorte (x), el número de individuos vivos encontrado en esa categoría de tiempo (n_x), junto con varios estadísticos vitales como el número absoluto de muertos en la categoría (D_x), la supervivencia específica por edad (l_x), el número estandarizado de muertes (d_x), la mortalidad específica por categoría, (q_x) la potencia de la mortalidad que experimenta cada categoría y la fecundidad (m_x), la cual se obtuvo multiplicando el número de glomérulos nuevos dentro de cada categoría por la cantidad promedio de semillas generadas por glomérulo obtenido con datos de 60 inflorescencias de tres tamaños diferentes colectadas en la REPSA (354.85 semillas generadas por glomérulo en promedio d.e. 276.84) (Tabla 3).

Tabla 3. Tabla de vida de la población de *Leonotis nepetifolia* en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel. x) Intervalo de edad en días; n_x) Número de individuos vivos en la categoría x ; D_x) Número absoluto de individuos muertos en la edad x ; l_x) Supervivencia, proporción de organismos sobrevivientes al inicio del intervalo; d_x) Número estandarizado de muertes, proporción de la cohorte original que muere durante la edad x ; q_x) Mortalidad específica por edades; k_x) Potencia de la mortalidad que experimenta la edad x ; m_x) Fecundidad. Datos de 10 parcelas permanentes censadas mensualmente durante año y medio. $n=494$.

X	n_x	D_x	l_x	d_x	q_x	k_x	m_x
0	494	29	1	0.0587	0.0587	0.0263	0
30	465	26	0.9413	0.0526	0.0559	0.025	2.289
60	439	3	0.8887	0.0061	0.0068	0.003	17.783
81	436	10	0.8826	0.0202	0.0229	0.0101	40.694
99	426	14	0.8623	0.0283	0.0329	0.0145	20.825
126	412	107	0.834	0.2166	0.2597	0.1306	67.18
169	305	60	0.6174	0.1215	0.1967	0.0951	40.72
200	245	61	0.496	0.1235	0.249	0.1243	7.242
261	184	29	0.3725	0.0587	0.1576	0.0745	1.929

300	155	47	0.3138	0.0951	0.3032	0.1569	4.579
395	108	27	0.2186	0.0547	0.25	0.1249	223.424
455	81	7	0.164	0.0142	0.0864	0.0393	271.614
490	74	21	0.1498	0.0425	0.2838	0.145	124.677
524	53	20	0.1073	0.0405	0.3774	0.2058	140.601
554	33	33	0.0668	0.0668	1		10.753
	0	0	0	0			

La tasa intrínseca de crecimiento (r) y la tasa reproductiva neta (R_0) indican que la población de *Leonotis nepetifolia* en la REPSA se encuentra creciendo aceleradamente, y en promedio un individuo tiene 286.61 descendientes en su vida. El tiempo generacional (Tg) indica que en promedio un individuo de la cohorte tiene su primer descendiente 262.92 días después de haber nacido (Tabla 4).

Tabla 4. Parámetros poblacionales: r) Tasa intrínseca de crecimiento, λ) Tasa finita de crecimiento $\lambda = e^r$, R_0) Tasa reproductiva neta, Tg) Tiempo generacional de la población de *Leonotis nepetifolia* en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA). Datos de 10 cuadros permanentes censados mensualmente durante año y medio $n=494$.

Parámetros poblacionales	Valor estimado
r	22.738 individuos por individuo en un año
λ	7501527176
Tg	262.92 días
R_0	286.61 descendientes promedio

La supervivencia (l_x) baja con el tiempo y la transición del día 126 (15 de enero 2014) al 169 (27 de febrero de 2014) es el cambio más abrupto, pues pasan de tener el 83.4% de la cohorte a contar solamente con 61.74% (Fig. 8). El número estandarizado de muertes muestra que la transición del día 126 al 169 es la que cuenta con el valor más grande, seguida de las 2 posteriores (169-200 y 200-261). En estos intervalos muere un gran porcentaje de la cohorte (46.15%; Fig. 8). Este periodo corresponde del 15 de enero al 30 de mayo de 2014 (Fig.9). La curva de supervivencia presenta una forma ligeramente parecida a una curva de Tipo II

en la cual los individuos presentan mortalidad semejante independientemente de la categoría de edad en la que se encuentren. Sin embargo, se puede observar un cambio en la pendiente de la curva entre los intervalos de 0 a 126 días y de 126 a 554 días. La forma de la curva indica que los individuos presentan una mortalidad más o menos semejante independientemente de su categoría de edad, pero después del periodo de 126 días (15 de enero de 2014) los individuos se ven sometidos a un incremento en su mortalidad la cual se mantiene hasta la muerte de todos los individuos (Fig. 10).

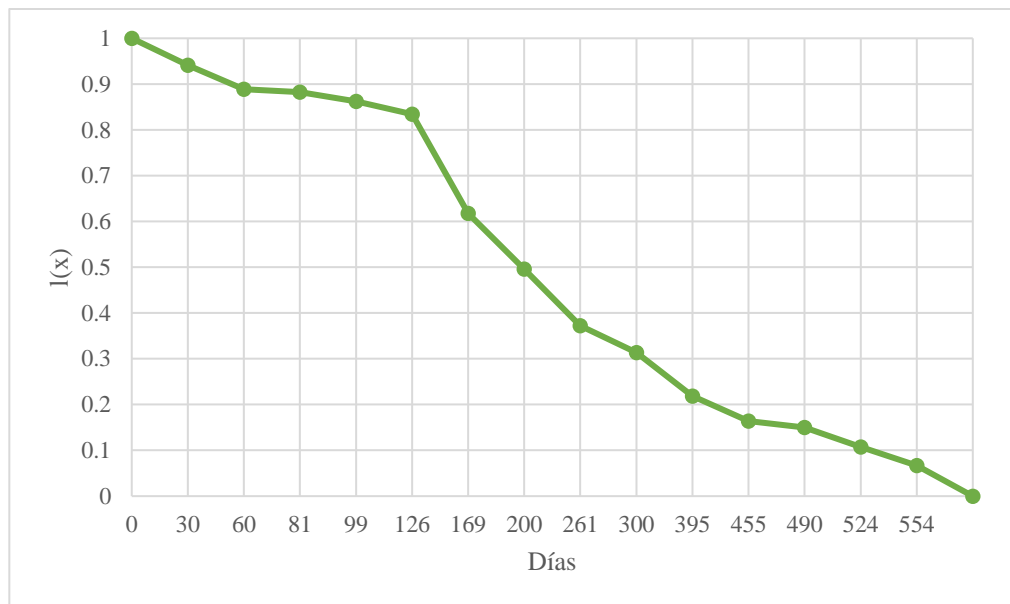


Figura 8. Supervivencia (l_x) de la cohorte de la población en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA). Datos de 10 cuadros permanentes censados mensualmente durante año y medio. $n=494$.

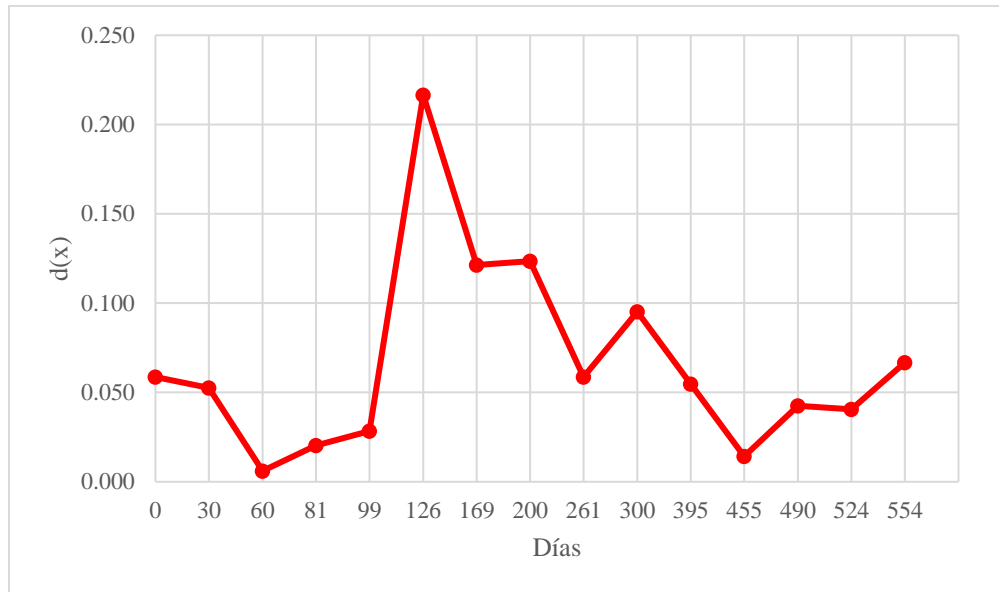


Figura 9. Número estandarizado de muertes (dx) de la cohorte de la población de *Leonotis nepetifolia* en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA). Datos de 10 cuadros permanentes censados mensualmente durante año y medio. $n=494$.

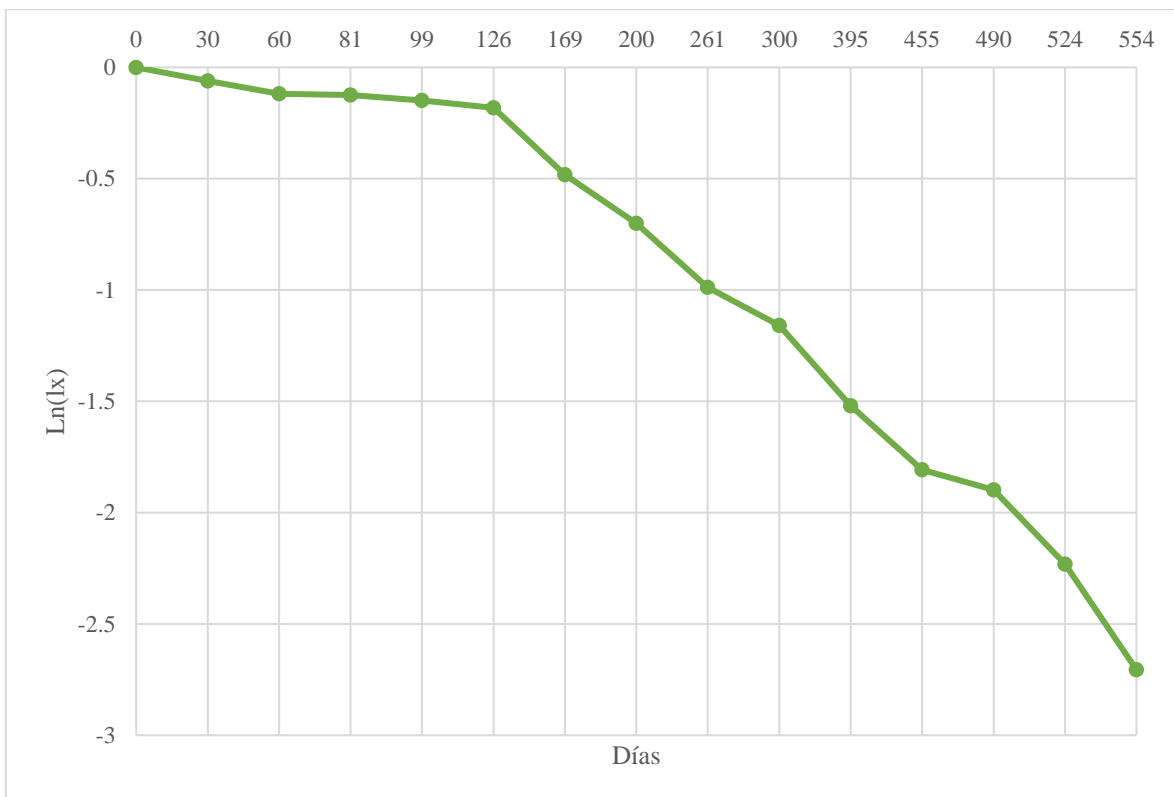


Figura 10. Curva de supervivencia de la población de *Leonotis nepetifolia* en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA). Datos de 10 cuadros permanentes censados mensualmente durante año y medio. $n=494$.

Simulaciones

En las simulaciones se estimó que para que la población decrezca ($r < 0$) se deben de establecer menos de 0.34% de las semillas producidas por la cohorte; para que se mantenga ($r = 0$) se deben establecer alrededor del 0.34-0.36% de las semillas producidas por la cohorte ($r = 0.0044$ anual y $R_0 = 1.003$ con un porcentaje de establecimiento del 0.35%); y para que crezca ($r > 0$) se deben de establecer más de 0.36% de las semillas producidas. Si se toma en cuenta un porcentaje de establecimiento de 0.4%, es decir que se establezcan 4 de cada 1000 semillas producidas, se obtiene una tasa intrínseca de crecimiento anual de $r = 0.195$ ($\lambda = 1.216$); mientras que si se establecieran cinco semillas de cada 1000 (0.5% de establecimiento) se tendría una $r = 0.543$ anual ($\lambda = 1.72$) (Fig. 7).

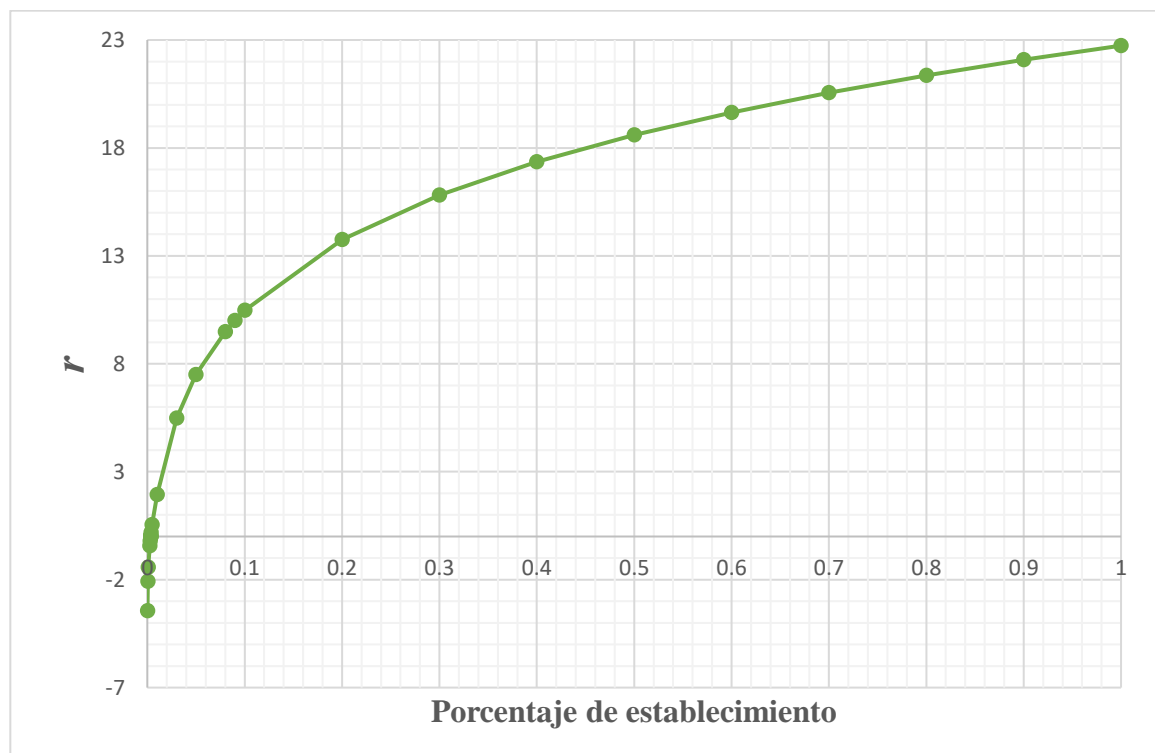


Figura 11. Simulaciones tomando en cuenta diferentes porcentajes de establecimiento. Se observa el cambio en la tasa intrínseca de crecimiento anual r tomando en cuenta diferentes porcentajes de

establecimiento de las semillas en la población de *Leonotis nepetifolia* en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA).

Número de semillas por glomérulo y por individuo reproductivo

El promedio general estimado en los glomérulos a los que se les contó el número de semillas fue de $354.85 \pm \text{d.e. } 276.84$ semillas por glomérulo y se encontraron diferencias significativas en el número de semillas producidas por glomérulos de diferentes categorías de diámetros (GLM: Poisson, $p < 0.0001$; Criterio de información de Akaike: AIC del modelo de 3765.7), teniendo con el modelo una reducción de la desviación de 8990.5 correspondiente al efecto de los tratamientos (Tabla 5). En la prueba de comparaciones múltiples se encontró que las tres categorías (glomérulos grandes, medianos y chicos) eran significativamente diferentes (Alfa = 0.05). Los glomérulos grandes tuvieron en promedio 669.4 semillas (d.e. = 210.54); los medianos 275.15 semillas (d.e. = 143.62); y los chicos 120 semillas (d.e. = 64.33) (Fig. 12), lo que nos indica que el tamaño del glomérulo determina el número de semillas, de modo que mientras mayor sea el glomérulo más semillas tendrá.

De los individuos de la cohorte, 149 fueron reproductivos en algún momento de su vida (30.16%) y generaron 2.68 glomérulos en promedio. Tomando en cuenta la media del número de semillas por glomérulo (354.85 semillas por glomérulos, d.e. = 276.84 semillas), se tiene que en promedio un individuo reproductivo puede generar 950.24 semillas (d.e. 741.33 semillas).

Tabla 5. Pruebas de hipótesis secuenciales para los efectos fijos del número de semillas producidas por glomérulos de distintos tamaños de la población de *Leonotis nepetifolia* en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA). Se observa una diferencia significativa en el número de semillas producidos por glomérulos de diferentes tamaños, tomando en cuenta tres categorías de tamaño: chicos (menores de 4 cm de diámetro); medianos (iguales o mayores que 4 cm, y menores a 5 cm de diámetro); y grandes (mayores a 5 cm de diámetro). $n=60$.

	g.l.	Reducción de la desviación	g.l.	Desviación	$p(>Chi)$
Nulo			59	12309.86	

Categorías de tamaño de glomérulos	2	8990.5	57	3319.36	<0.0001
------------------------------------	---	--------	----	---------	---------

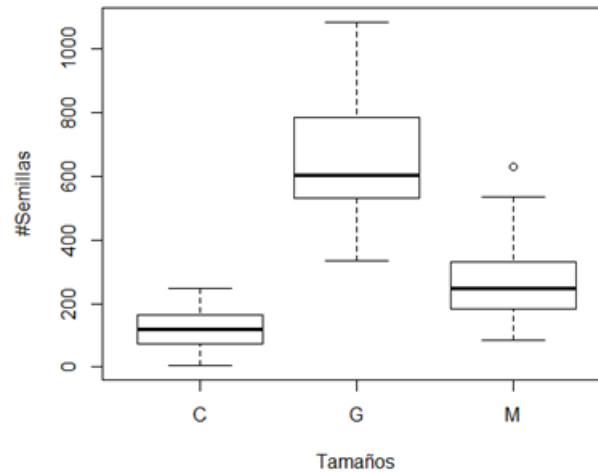


Figura 12. Gráfica de caja y bigote del número de semillas producidos por glomérulos de distintos tamaños de individuos de *Leonotis nepetifolia* en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA). C) Chico, menor de 4 cm de diámetro n= 20; M) Mediano, iguales o mayores que 4 cm y menores a 5 cm de diámetro, n= 20; G) Grandes, mayores a 5 cm de diámetro n= 20. Todos los glomérulos n=60.

Discusión

Distribución

En este estudio se observó que *L. nepetifolia* se encuentra establecida más en zonas de amortiguamiento y bordes de las zonas núcleo, que dentro de estas últimas. El que se hayan encontrado establecidas más en los bordes y zonas de amortiguamiento que en las zonas núcleo puede deberse a dos factores, uno es la dispersión de las semillas y otro es su establecimiento bajo diferentes condiciones, tanto bióticas como abióticas (recursos,

ambiente físico y enemigos naturales) (Rejmánek *et al.*, 2013; Shea y Chesson, 2002; Sakai *et al.*, 2001).

L. nepetifolia solamente se reproduce por semillas, por lo que la dispersión de éstas es importante en el movimiento de los individuos de la población (Begon *et al.*, 2006). Las semillas no presentan adaptaciones especiales que ayuden en su dispersión, que se realiza al ser expulsadas de los glomérulos secos cuando el tallo es agitado (barocoria), con ayuda de la corriente de ríos o en el lodo en las patas de animales (Parsons y Cuthbertson, 2001). Sin embargo, no se han descrito mecanismos de dispersión a grandes distancias (Clarkson *et al.*, 2012). Una mala dispersión de las semillas a grandes distancias puede generar un patrón en el que la distribución se encuentre restringida a ciertas zonas. Begon *et al.*, (2006) describen que cuando las semillas son dispersadas por el viento o son expulsadas del tejido de la madre, la mayor parte de la lluvia de semillas cae cerca de la planta parental, lo cual generaría un patrón de distribución en manchones (círculos monoespecíficos) en las zonas que ha invadido. Sakai *et al.*, (2001) resaltan que la dispersión de los propágulos (en este caso de las semillas) es necesaria para una invasión subsecuente y una dispersión secundaria a nuevos hábitats y que debe de ocurrir más rápidamente en paisajes fragmentados, pero que este proceso es difícil de cuantificar.

El establecimiento de las plántulas ocurre cuando existen las condiciones necesarias para la germinación de las semillas y la posterior supervivencia de las plántulas (Raven *et al.*, 2005). Shea y Chesson (2002) mencionan que los factores principales que afectan a la tasa de crecimiento de las poblaciones de invasoras son la disponibilidad de los recursos, los enemigos naturales y el ambiente físico, todos los cuales varían en tiempo y espacio. Estos son factores que afectan a los individuos de la población y su contribución individual afecta a la tasa de crecimiento de la población. Rejmánek *et al.* (2013) mencionan que una alta adecuación constante promueve la invasión. Esto es especialmente importante en ecosistemas con una gran heterogeneidad ambiental como la REPSA, la cual cuenta, además, con dos factores físicos limitantes importantes para las plantas (agua y suelo).

El que las zonas núcleo de la REPSA presenten un menor número de manchones de *L. nepetifolia* podría estar ligado a los dos factores mencionados anteriormente, sin embargo, se desconoce qué papel juega cada uno de ellos en la distribución de la especie. Con base en

los datos demográficos presentados, una situación grave que se debe de atacar es el establecimiento de *L. nepetifolia* en las zonas de amortiguamiento, ya que puede impedir el establecimiento de especies nativas, debido a que genera manchones densos y podría convertirse en una especie “transformadora” lo que podría cambiar drásticamente el entorno en la REPSA en donde se encuentre *L. nepetifolia*.

Tasa de germinación de las semillas y fotoblastismo

Las semillas son ligeramente fotoblásticas negativas, es decir, tienen tasas de germinación un poco más altas en obscuridad que con luz (93% obscuridad; 89% luz $p < 0.0001$). Además, se obtuvo que la tasa de germinación de semillas de 1 y 2 meses de edad fue menor y significativamente diferente a la de semillas de más edad (69.5% y 93.625% en promedio, respectivamente), esto concuerda con los experimentos de germinación hechos con semillas recién colectadas y semillas de 15 meses de edad provenientes de glomérulos secos y parcialmente secos, donde se observó que las semillas recién colectadas tenían una tasa de germinación menor (alrededor de 25% de germinación) que las semillas con 15 meses de edad (alrededor de 70% de germinación) (Tomaz *et al.*, 2004), y con lo reportado por Lal y Ambasht (1982) en donde describen que las semillas de *L. nepetifolia* presentan una latencia inicial debida a la presencia de inhibidores solubles en agua en la cubierta de las semillas, la cual termina con el almacenamiento en seco por 6 meses a una temperatura que va de 15 y 35°C. Went (1949) reporta que la presencia de inhibidores solubles en agua puede ser un indicador de la cantidad de lluvia para algunas especies del desierto, las cuales sólo germinan después de que han sido lavados de su cubierta. Esta latencia inicial puede ser una adaptación para escapar de la época seca y germinar sólo cuando esté establecida la época de lluvias (Thompson, 2000). La estrategia permitiría que las semillas germinen en respuesta a las lluvias, sin importar la condición lumínica en la que se encuentren.

La tasa de germinación no disminuye con el tiempo. Tanto la tasa de germinación como su mantenimiento en el tiempo, corresponden con experimentos hechos en el Jardín Botánico de Kew para semillas de 11 años de edad (tasa de germinación 92%) almacenadas bajo las condiciones especificadas en el Instituto Internacional de Recursos genéticos de plantas (IPGRI). Se reporta que, en general, las semillas de especies anuales y malezas presentan una longevidad ecológica alta y pueden permanecer en el banco de semillas del

suelo (Christoffoleti y Caetano, 1998). Las semillas de *L. nepetifolia* pueden germinar a cualquier profundidad ya que no requieren de luz para hacerlo y es posible que algunas semillas germinaran muy enterradas sin que la plántula pueda emerger del suelo. A pesar de que no se tenga un estimado de la longevidad de las semillas en el suelo y si éstas pueden formar un banco de semillas, es importante saber cómo se comporta la tasa de germinación de semillas de diferentes edades ya que ésta será una medida del potencial de supervivencia que tienen esas semillas en un medio óptimo. Clarkson *et al.*, (2012) indican que para generar un plan de manejo adecuado es importante tener una medida de la longevidad del banco de semillas de *L. nepetifolia*, ya que éste estará directamente relacionado con el tiempo que se deberá monitorear las zonas de las que se desee erradicar a la especie. En el caso de la REPSA, los datos generados en este trabajo indican que por lo menos las semillas mantienen la misma viabilidad por 4 años, y este podría ser el tiempo mínimo de seguimiento de un programa de erradicación. No obstante, si se consideran los datos de Kew, este tiempo se incrementa a 11 años de seguimiento.

Fenología del ciclo de vida

El ciclo de vida de *L. nepetifolia* parece responder a la estacionalidad al igual que la población del Norte de Australia descrita por Parson y Cuthbertson (2001). La presencia de plántulas cerca de los individuos de la cohorte se registró tanto en mayo de 2014 como en mayo de 2015. En este mes, aunque se considera como parte de la época de secas, se empieza a registrar una mayor precipitación que en los meses previos (precipitación normal para Coyoacán entre 1981-2010, mes de abril = 32.1 mm y mes de mayo = 59.3 mm). Estas precipitaciones, aunque escasas, pueden ser suficientes para que la especie de estudio comience a germinar en campo. La reproducción comenzó en octubre (mediados de otoño) y continuó hasta la muerte de todos los individuos de la cohorte. Sin embargo, se observaron diferencias en el número de glomérulos con flores en anthesis a lo largo del tiempo, pues fueron más frecuentes entre diciembre de 2013 y febrero de 2014 (alrededor de 104.7 glomérulos con flores en anthesis por mes). Se registró una reducción de este tipo de glomérulos en los meses de mayo a julio de 2014 (dos meses con sólo uno y dos glomérulos con flores en anthesis) y una nueva elevación de su frecuencia en los meses de octubre a diciembre de 2014 y enero y febrero de 2015 (de alrededor de 87.3 glomérulos con flores en

antes por mes). Los picos de abundancia de los glomérulos con flores en antesis corresponden a mediados de la época seca (noviembre-mayo) y la reducción de su frecuencia corresponde a la época de lluvias (junio-octubre), lo que coincide con lo reportado por Rojo y Rodríguez (2002). La muerte del 46.15% de la cohorte ocurrió en los meses de enero a mayo de 2014, que corresponden al final de la época seca del año.

Existen tres diferencias importantes entre el ciclo de vida descrito por Parson y Cuthbertson (2001) y el descrito para la población en la REPSA. La primera es que no todos los individuos son anuales. La segunda es que hay individuos que se reproducen solamente durante el primer año, comportándose como individuos anuales (63.76% de los individuos reproductivos), otros que se reproducen hasta el segundo año, comportándose como individuos bienales (24.16% de los individuos reproductivos), y algunos que se reproducen ambos años (12.08% de los individuos reproductivos) (Fig.6). Finalmente, la tercera es que la época de floración, que es difusa y extendida a lo largo del año (Fig.5).

L. nepetifolia es considerada como una planta anual en la mayor parte del mundo (Vos *et al.*, 1994; Parson y Cuthbertson, 2001; Andrews *et. al.*, 2011), en México Rzedowski y Rzedowski (2001) la describen también como una especie anual, sin embargo, en las fichas de identificación y descripción de malezas de México es descrita como una planta perenne (Heike, 2009). En este trabajo se encontró que, aunque la mayor parte de los individuos de esta población se comportaron como anuales, no toda la población lo hizo, lo que puede deberse a que las condiciones ecológicas del sitio invadido les permitieron a algunos organismos vivir y crecer durante dos años consecutivos, soportando la época desfavorable (secas) y a algunos florecer ambos años.

La duración del ciclo de vida, ya sea anual, bienal o perenne de vida corta afecta la planeación de un posible plan de control y erradicación, ya que el que no todas sean anuales eleva la cantidad de descendientes que un individuo puede tener. El control manual y químico se ve afectado debido a que no todos los individuos se comportan de la misma forma durante el año y por ende no se puede tener un protocolo de extracción o aplicación de herbicidas igual para toda la población.

Crecimiento de la población

Los parámetros poblacionales obtenidos con la tabla de vida nos indican que la población de *Leonotis nepetifolia* en la REPSA se encuentra creciendo a una tasa muy alta ($r = 22.6738$ individuos por individuo por año), presenta un tiempo generacional menor a un año ($Tg = 262.92$ días) y una tasa reproductiva neta elevada ($R_0 = 286.61$ descendientes promedio). Si comparamos la tasa intrínseca de crecimiento r obtenida para *L. nepetifolia* en la REPSA, con las tasas finitas de crecimiento (y su conversión respectiva a tasas intrínsecas de crecimiento) de los estudios demográficos revisados por Ramula *et al.* (2008) resalta que la obtenida para *L. nepetifolia* es 7.3 veces más alta que la tasa intrínseca de crecimiento más alta reportada en especies invasoras. Hay que tomar en cuenta que los datos obtenidos en la tabla de vida se realizaron con el seguimiento de una cohorte ya establecida (plantas de entre 3 y 148 cm de altura) y a pesar de que alrededor del 50% consistía de individuos pequeños (plantas de entre 3 y 44 cm de altura), la tabla de vida realizada no toma en cuenta la parte del ciclo de vida correspondiente a la germinación y establecimiento de plántulas, las cuales son fases críticas en el ciclo de vida de las plantas dado que en ella los individuos son más vulnerables a daños, enfermedades y estrés hídrico los cuales pueden ocasionar la muerte de un gran porcentaje de semillas y plántulas. Estas condiciones también pueden traducirse en una muy baja o nula germinación debido a que las semillas no se encuentran bajo condiciones que la favorezcan, lo que se traduce en un reclutamiento bajo (Thompson, 2000; Raven *et al.*, 2005). Éstas fases críticas no fueron incluidas dentro de la cohorte debido a la dificultad que representa monitorear el establecimiento de individuos en forma de semilla y los riesgos que pueden surgir de los experimentos de establecimiento de especies exóticas invasoras en zonas protegidas como la REPSA. Al no considerar estas fases del ciclo de vida, se puede sobre-estimar el crecimiento de la población, por lo que se realizaron simulaciones para determinar cómo cambiaba la tasa intrínseca de crecimiento (r) con diferentes porcentajes de establecimiento y así encontrar con qué porcentaje de establecimiento la población se mantenía estable. Al simular que la cohorte estudiada representaba diferentes porcentajes de establecimiento, es decir, que los 494 individuos de la cohorte eran el resultado de diferentes escenarios de establecimiento se obtuvo que se necesitaba un porcentaje de establecimiento de entre 0.34 y 0.36% para que la población se estableciera (es decir, alrededor de 3.4 semillas establecidas por cada 1000 semillas producidas) y que alrededor de ese valor el cambio en la tasa intrínseca de crecimiento (r) era muy grande. Si se establecieran anualmente cuatro

semillas de cada 1000 semillas producidas (0.4% de establecimiento) se tendría una $r = 0.195$ individuos por individuo por año ($\lambda = 1.216$), mientras que si se establecieran cinco semillas de cada 1000 (0.5% de establecimiento) se tendría una $r = 0.543$ individuos por individuo por año ($\lambda = 1.72$), valores similares a los obtenidos para especies invasoras bienales en la recopilación de Ramula *et al.* (2008).

Tomando en cuenta que la REPSA presenta una superficie heterogénea que genera una gran cantidad de micro-ambientes (vgr. suelos de escasos o poco profundos dentro de las Zonas Núcleo y algunas zonas con suelos más profundos en zonas de amortiguamiento; sitios sombreados o con luz directa, secos o con mayor cantidad de humedad, entre otros) y que, al menos en las zonas de pedregal existen dos recursos limitantes importantes para el establecimiento de las plantas (el suelo y el agua) (Rojo y Rodríguez, 2002; Shea y Chesson, 2002) se puede esperar que el porcentaje de establecimiento de *L. nepetifolia* varíe dependiendo de si existen o no condiciones favorables para esto. Uno de los factores que se describen para los sitios resistentes a invasiones es que presentan ambientes extremos, y en el caso de los ecosistemas áridos esta resistencia es debida a que las condiciones de aridez generan una alta mortalidad de semillas y plántulas, mermando así el crecimiento de poblaciones que no presenten adaptaciones adecuadas para aquellos sitios (Rejmánek *et al.*, 2013). *L. nepetifolia* es una planta pantropical que se puede establecer en sitios con una precipitación estacional (Parson y Cuthbertson, 2001). Sin embargo, no se conoce cómo afecta la escasez del suelo a su establecimiento, reproducción y supervivencia. Los datos obtenidos con la tabla de vida sugieren que la población se encuentra creciendo mucho y que hace falta un porcentaje de establecimiento bajo (0.5%) para tener un crecimiento similar al registrado para otras especies invasoras.

Características de estrategia K-r

La población de *Leonotis nepetifolia* en la REPSA tuvo un tiempo generacional (T_g) corto de 262.92 días; una tasa reproductiva neta (R_0) elevada de 286.61 descendientes. En general los individuos se reprodujeron durante un solo año (87.9% de los individuos reproductivos se reprodujeron sólo durante el primer o el segundo año y 12.1% se reprodujeron ambos años); y se estimó que los individuos reproductivos pueden generar muchas semillas (950.24 semillas en promedio); no sobrevivieron más de año y medio; y se obtuvo una tasa intrínseca

de crecimiento elevada ($r = 22.738$ individuos por individuo por año). El número de semillas promedio por glomérulo concuerda con lo descrito en otros estudios (Tomaz *et al.*, 2004), lo que indica que no existe una reducción en la producción de semillas de la planta.

De acuerdo al modelo de historias de vida descrito por Pianka (1970), las características descritas anteriormente se encuentran en especies con estrategia-*r* las cuales son consideradas como buenas colonizadoras en sitios con poca competencia (por ejemplo, especies de malezas) (Pianka, 1970; Begon *et al.*, 2006; Gotelli, 2008). Otras características descritas para la estrategia-*r* incluyen que sean individuos de tamaños pequeños, descendientes pequeños, una curva de supervivencia tipo III (individuos jóvenes mueren más que individuos adultos) y que sean poblaciones que pasan por tiempos benignos cuando las condiciones son favorables y malos cuando las condiciones son desfavorables o el sitio en el que se establecieron fue totalmente explotado (Begon *et al.*, 2006).

Se esperaba que el tiempo generacional (T_g) fuera menor debido a que en el ciclo de vida de poblaciones de *L. nepetifolia* en el Norte de Australia, los individuos germinan en la primavera e inician su floración en el verano, es decir, en el transcurso de medio año (alrededor de 182.5 días) germinan, se establecen, crecen y generan sus flores (Parson y Cuthbertson, 2001). A pesar esta diferencia el tiempo generacional T_g obtenido fue menor a un año (262.92 días), y pudo haberse incrementado debido a que la cohorte presentó flores desde octubre de 2013 hasta la muerte de todos los individuos seguidos año y medio después, en lugar de tener una sola época de floración bien establecida.

Aunque *L. nepetifolia* en la REPSA genera un número grande de semillas por individuo reproductivo (950.24 semillas por individuo), comparado con otras especies de malezas de trópicos húmedos se encuentra dentro del rango inferior, Calderón *et al.* (2000) reportaron un rango de producción de semillas que va de 1290 a 195008 semillas (*Asclepias curassavica*, Asclepyadaceae; y *Ludwigia* sp., Onagraceae). Sin embargo, la producción de 950.24 semillas por individuo reproductivo sigue siendo un número elevado de semillas que en general son pequeñas, con un peso promedio de 1.8 g (RBGK, 2017).

Se obtuvo una curva de supervivencia parecida a la de tipo II, en la cual los individuos presentan mortalidad semejante independientemente de la categoría de edad en la que se

encuentren. La curva de sobrevivencia esperada para malezas es una curva tipo III en la que mueren más individuos juveniles que los individuos adultos (Begon *et al.*, 2006; Gotelli; 2008). Para una planta anual se esperaría observar dos etapas de muertes “masivas”, la primera ocurriendo en la etapa de establecimiento de las plántulas y la segunda al término de su ciclo de vida anual, después de su reproducción o al comenzar la estación desfavorable del año. Sin embargo, en la práctica los patrones de sobrevivencia son más complejos, por ejemplo, en poblaciones de *Erophila verna*, una especie anual de vida muy corta, la sobrevivencia puede generar una curva tipo I cuando la planta crece en densidades bajas; una curva tipo II en densidades medias; y una curva tipo III en las primeras etapas de vida y bajo las densidades más altas (Begon *et al.*, 2006). En la curva generada para *L. nepetifolia* se pueden distinguir dos etapas. La primera, que va del día 0 al día 126 (15 de enero de 2014), en la que los individuos presentan una mortalidad baja y muy semejante entre todas las categorías de edad de este intervalo; y la segunda, que va del día 126 al 554, en la que se observa un cambio en la pendiente, indicando que los individuos de estas categorías se ven sometidos a un incremento en la mortalidad respecto a las categorías de la primera etapa. Este cambio en la pendiente coincide con los meses más secos del primer año (Fig. 10). Considerando que los individuos de la cohorte ya se encontraban establecidos cuando fueron marcados y que desconocemos la mortalidad de las semillas y plántulas, se podría esperar que, si añadiéramos una categoría de semillas, los individuos juveniles (semilla-plántula establecida) tendrían una mortalidad más alta de la que se obtiene a partir de los datos obtenidos en este estudio (Thompson, 2000; Raven *et al.*, 2005). Al menos para la cohorte analizada, la curva de supervivencia es parecida a la de tipo II y se observa un cambio en la pendiente de la curva en el periodo de antes y después del día 126, que coincide con los meses secos del primer año.

***Leonotis nepetifolia* como invasora**

Algunas de las características identificadas y corroboradas en este estudio, que presenta *L. nepetifolia* que favorecen su invasión y dificultan su extracción de la REPSA son sus flores hermafroditas, capacidad para autofertilizarse, estrategia tendiente a tipo *r* (favorece la colonización), generación de un gran número de semillas pequeñas, una época de floración extendida, individuos dentro de la población que se comportan como bienales,

tasa de germinación alta en semillas de diferentes edades y un ligero fotoblastismo negativo por lo que no requiere que sus semillas se encuentren expuestas a la luz para poder germinar. Sin embargo, algunas características que son descritas como poco beneficiosas para la invasión que presenta *L. nepetifolia* son, que sólo presenta propagación por semillas y una falta de mecanismos de dispersión a grandes distancias (este último punto tiene que estudiarse). Por otro lado, algunas características de la REPSA que son listadas para sitios vulnerables a la invasión por Rejmánek *et al.*, (2013) son: la fragmentación de los sitios, presencia de áreas perturbadas y con suelo exógeno (presenta un enriquecimiento de recursos). Sin embargo, la REPSA también tiene algunas de las características que presentan los sitios resistentes a la invasión: una gran heterogeneidad (muchos micro-nichos) y un ambiente extremo seco y con poco suelo.

Debe tomarse en cuenta que son características en general y que la invasión es un proceso dependiente del contexto en el que se da, por lo que ningún ecosistema puede estar exento de posibles invasiones (Rejmánek *et al.*, 2013).

Por lo anterior, se debe considerar a *Leonotis nepetifolia* como una especie invasora en la REPSA y es importante controlarla.

Conclusiones

- La población de *Leonotis nepetifolia* en la REPSA se encuentra creciendo a un ritmo acelerado ($r = 22.738$ individuos por individuo por año), presenta un tiempo generacional menor a un año ($T_g = 262.92$ días) y una tasa reproductiva neta elevada ($R_0 = 286.61$ descendientes promedio).
- Para que la población se mantenga se requiere que se establezcan entre el 0.34 y 0.37 % de las semillas producidas por la población.
- La germinación comienza alrededor del mes de mayo, que corresponde con el final de la temporada seca e inicios de la temporada de lluvias.
- La floración es difusa y extendida, comienza en el mes de octubre y cuenta con picos de floración en los meses de diciembre, enero y febrero.
- La mayor parte de los individuos mueren en la época de secas en los meses de enero a mayo.

- No todos los individuos son anuales, alrededor del 20% sobreviven más de un año.
- La mayor parte de los individuos reproductivos generaron flores sólo el primer año. Sin embargo, algunos individuos produjeron flores ambos años o sólo hasta el segundo año.
- La especie está distribuida tanto en las zonas núcleo como en las zonas de amortiguamiento de la REPSA, sin embargo, en las primeras sólo se presenta en los bordes y como manchones escasos más en el centro.
- Las semillas son ligeramente fotoblásticas negativas; aquellas recién cosechadas presentan una tasa de germinación menor a las semillas que cuentan con cuatro meses de edad o más; y la tasa de germinación de semillas con más de cuatro meses de edad hasta cuatro años de edad no presenta diferencias significativas.

Literatura citada

- Alpert P., Bone E. y Holzapfel C. **2000**. *Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants*. *Perspect Plant Ecol Evol Syst*, 3:52-66.
- Andrews P., Marion B.K., Efrem-Fred N. y Godson L. **2011**. Chapter 8. *The Ecology and Biogeography of the Endulen-Laetoli área in Northern Tanzania*, en: Harrison T. (eds.). *Paleontology and Geology of Laetoli: Human Evolution in Context*. Vol 1: *Geology, Geochronology, Paleoecology and Paleoenvironment*. Springer. New York USA.
- Begon M., Townsend C.R., y Harper J.L. **2006**. *Ecology: from individuals to ecosystems*. 4^o edición. Blackwell Publishing. UK.
- Cadotte M. W. y Lovett-Doust J. **2001**. *Ecological and taxonomic differences between native and introduced plants of southwestern Ontario*. *Ecoscience* 8:230-238.

Calderón J., Alán E. y Barrantes U. **2000**. *Estructura, dimensiones y producción de semilla de malezas del trópico húmedo*. Agronomía mesoamericana 11(1):31-39.

CANSEI, Comité Asesor Nacional Sobre Especies Invasoras. **2010**. *Estrategia nacional sobre especies invasoras en México, prevención, control y erradicación*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Comisión Nacional de Áreas Protegidas, Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. México.

Christoffoleti P.J. y Caetano R.S.X. **1998**. *Soil seed Banks*. Sci. Agric., Piracicaba. 55: 74-78.

Clarkson J.R., Grice A.C., y Dollery C. **2012**. *Chasing the lion's tail. The value of program review: a case study from the management of Leonotis nepetifolia (L.) R.Br. in Rinyirru (Lakefield) National Park*. Proceedings of the 18th Australasian Weeds Conference (ed. Eldershaw V.): 53-56.

CONABIO, Comisión Nacional para el conocimiento y uso de la biodiversidad (CONABIO). **2008**. Especies invasoras: Introducción. <<http://www.conabio.gob.mx/invasoras/index.php/Introducci%C3%B3n>> Consultado el 25 de febrero de 2013.

CONABIO, Comisión Nacional para el conocimiento y uso de la biodiversidad (CONABIO). **2016**. Sistema de información sobre especies invasoras en México. <<http://www.biodiversidad.gob.mx/especies/Invasoras/pdf/Plantas.pdf>> Consultado el 24 de enero de 2017

CONANP y FMCN. 2015a. Protocolo para el control y erradicación del Carrizo gigante (*Arundo donax*). Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. México.

CONANP y FMCN. 2015b. Protocolo para el control y erradicación del Pino Salado (*Tamarix ramosissima*). Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. México.

Crawley M. J., Harvey P. H. y Purvis A. **1996**. *Comparative ecology of the native and alien floras of the British Isles*. Biol Trans R Soc 351:1251-1259.

Cronk Q. C. B., y Fuller J, L. **1995**. *Plant invaders: the threat to natural ecosystems*. Chapman y Hall. Inglaterra.

Fraume R. N. J. **2007**. *Diccionario ambiental*. Ecoe ediciones. Bogotá, Colombia.

Fenner M. y Thompson K. **2005**. *Post-dispersal hazards*. En: *The ecology of seeds*. Cambridge University Press. UK.

Gotelli N.L. **2008**. *A Primer of Ecology*. 4° edition. Sinauer Associates, Inc. Publishers. USA.

Heike Vibrans (ed.). **2009**. *Malezas de México*. <<http://www.conabio.gob.mx/malezasdemexico/lamiaceae/leonotis-nepetifolia/fichas/ficha.htm#3>>. Identificación y descripción

Consultado el 10 de diciembre del 2016.

Lal y Ambasht. **1982**. *Ecological studies on seed germination of Leonotis nepetifolia (L.) Ait.f. in relation to environmental factors, with emphasis on fluoride polluted soils*. *Geo-Eco-Trop*. 6:229-237.

Lockwood J. L., Cassey P. y Blackburn T. **2005**. *The role of propagule pressure in explaining species invasions*. *Trends in Ecology and Evolution*. **20.5**, 223-228.

Lowe S., Browne M., Boudlejas S., De Poorter M. **2004**. *100 de las especies exóticas invasoras más dañinas del mundo. Una selección del Global Invasive Species Database*.

Villaseñor R., J.L. y Espinosa G. **1998**. *Catálogo de malezas de México*. Universidad Nacional Autónoma de México. Consejo Nacional Consultivo Fitosanitario. Fondo de Cultura Económica. México. D.F.

Montoy Koh, L. A. **2010**. *Estudio apibotánico para un mejor aprovechamiento de los recursos Naturales en la Región de las Montañas, Veracruz*. Ingeniero Agrónomo. Instituto de tecnológico de China.

- Parsons W.T. y Cuthbertson E.G. **2001**. *Noxious Weeds of Australia*. 2° Edición. Csiro Publishing. Australia.
- Pianka E.R.. **1970**. *On r- and K- Selection*. The American Naturalist. 104 (940): 592-597.
- Primack R., Rozzi R., Feinsinger P., y Massardo F. **2001**. *Capítulo VII. Especies Exóticas, enfermedades y sobreexplotación; en Fundamentos de Conservación Biológica: Perspectivas latinoamericanas*. Fondo de Cultura Económica. México.
- Pimentel D. **2009**. *Chapter 1, Invasive Plants: Their Role in Species Extinctions and Economic Losses to Agriculture in the USA*. En: Management of Invasive Weeds. Inderjit (Ed.). Springer Science + Business Media B. V. EUA.
- Preston S. H., Heuveline P., y Gwillot M. **2008**. *Demography: Measuring and Modeling population processes*. Blackwell Publishing. Singapur.
- Pyšek P., Prach K. y Smilauer P. **1995**. *Relating invasion success to plant traits: an analysis of the Czech alien flora*. En: Pyšek P., Prach K., Rej,ánek M. y Wade M. (eds.). Plant invasions: general aspects and special problems. SPB Academic, Amsterdam, pp 39-60.
- Pyšek P. y Richardson D. M. **2007**. *Traits associated with invasiveness in alien plants: where do we stand?*. En: Wolfgang Nentwig (ed.). Ecological Studies, Vol. 193: Biological Invasions. Springer, Berlin, pp 97-126.
- Ramula S., Knight T.M., Burns J.H., Buckley Y.M. **2008**. *General guidelines for invasive plant management based on comparative demography of invasive and native plant populations*. Journal of Applied Ecology. 45: 1124-1133.
- Raven, P.H., Evert R.F. y Elchhorn S.E. **2005**. *Biology of Plants*, 7th Edición, Nueva York. W.H. Freeman and Company Publishers.
- Razanajatovo M., Maurel N., Dawson W., Essl F., Kreft H., Pergl J., Pyšek P., Weigelt P., Winter M. y Van Kleunen M. **2016**. *Plants capable of selfing are more likely to become naturalized*. Nature Communications. 7: 13313.

- Rejmánek M. **1996**. *A theory of seed plant invasiveness: the first sketch*. Biol Conserv. 78:171-181.
- Rejmánek M., Richardson D. M. y Pyšek P. **2013**. *Plant invasions and invasibility of plant communities*. En: Van der Maarel E. y Franklin J. (eds.). *Vegetation Ecology*. 2° ed. Wiley-Blackwell, Chichester, pp. 387-424.
- Richardson D.M., Pyšek P., Rejmánek M., Barbour M. G., Panetta F. D. y West C. J. **2000**. *Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions*.
- Richardson M. D., Pyšek P. y Carlton J. T. **2011**. *A compedium of essential concepts and terminology in invasion ecology*. En: Richardson D. A. (ed.). *Fifty years of invasion ecology: The legacy of Charles Elton*. Wiley -Blackwell, Chichester, pp. 409-420.
- Rojó A. y Rodríguez J. **2002**. *La flora del Pedregal de San Ángel*. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. Instituto Nacional de Ecología. México DF.
- Royal Botanic Gardens Kew (RBGK). (2017) Seed Information Database (SID). Version 7.1. Available from: <http://data.kew.org/sid/> (February 2017)
- Rzedowski, G. C. de y J. Rzedowski. **2001**. *Flora fanerogámica del Valle de México*. 2a ed. Instituto de Ecología y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Pátzcuaro, Michoacán, México.
- Sakai A.K., Allendorf F.W., Holt J.S., Lodge D.M. Molofsky J., With K.A., Baughman S., Cabin R.J.J., Cohen J.E., Ellstrand N.C., McCauley D.E., O'Neil P., Parker I.M., Thompson J.N., Weller S.G. **2001**. *The population biology of invasive species*. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 32:305-332
- Shea K., y Chesson P. **2002**. *Community ecology theory as a framework for biological invasions*. *Trends in Ecology & Evolution*. 17(4): 170-176.
- Segura-Burciaga S. **2009**. *Introducción de especies: la invasión y el control de Eucalyptus resinífera*. En: Biodiversidad del ecosistema del Pedregal de San Ángel. Eds. Lot A., Cano-Santana Zenón. UNAM, Coordinación de la Investigación Científica, Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel.

- SEREPSA (Secretaría Ejecutiva de la Reserva Ecológica Pedregal de San Ángel). **2013**. *Portal oficial de la Reserva Ecológica Pedregal de San Ángel*. Coordinación de la Investigación Científica, UNAM. Ciudad Universitaria, México, D.F. Fecha de creación: 4-sep-2013. (Consultado en: <http://www.repsa.unam.mx>)
- Solbrig O.T. **1980**. *Demography and Natural Selection*, en: *Solbrig O.T. (eds.) Demography and Evolution in Plant Populations*. University of California Press. Inglaterra. 1-20p.
- Sutherland S. **2004**. *What makes a weed a weed: life history traits of native and exotic plants in the USA*. *Oecologia* 141:24-39.
- Sydenham T. E. y Lindley J. **1818**. *The botanical register: Consisting of coloured figures of exotic plants, cultivated in British Gardens; with their history and Mode of treatment*. Vol IV. Londres. Harvard University Herbarium.
- Thompson K., Hodgson J. G. y Rich T. C. G. **1995**. *Native and alien invasive plants: more of the same?*. *Ecography* 18:390-402.
- Thompson K. **2000**. *Chapter 9: The functional ecology of soil seed banks*. En: *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. 2° edición. Ed. Fenner M. CABI Publishing. UK.
- Tomaz M.A., Araújo E.F., Ferreira F.A. y Sagrilo E. **2004**. Germinação de sementes de *Leonotis nepetaefolia*, em função do estágio de maturação e da posição do glomérulo na planta. *Planta Daninha*, 22(3), 359-364.
- UICN. **2000**. *UICN Guidelines for the prevention of biodiversity loss caused by alien invasive species*. Gland Switzerland.
- Vargas W. G. **2002**. *Guía Ilustrada de Las Plantas de las montañas de Quindío y los Andes Centrales*. Universidad de Caldas. Colombia.
- Vos, W.T., Edwards, T.J., y Van Staden J. **1994**. *Pollination biology of anual and perennial Leonotis species (Lamiaceae)*. *Plant Systematics and evolution*. 192: 1-9.

- Wells M. J., Poynton R. J., Balsinhas A. A., Musil C.F., Joffe H., van Hoepen E. y Abbott S. K. **1986.** *The history of introduction of invasive alien plants to southern Africa.* En: Macdonald I.A.W., Kruger F.J. y Ferrar A.A. (eds.). *The ecology and management of biological invasions in Southern Africa.* Oxford University Press, Cape Town, pp. 21-35.
- Went F.W. **1949.** *Ecology of desert plants. The effect of rain and temperature on germination and growth.* *Ecology* 30, 1-13.
- Williamson M. H. y Fitter Alastair. **1996.** *The characters of successful invader.* *Biological Conservation* 78, 163-170.

Anexo 1

Fórmulas para calcular los parámetros demográficos

l_x	n_x/n_0
m_x	$\frac{\text{(Nuevas glomérulos en anthesis } x) * \text{(Promedio de semillas por glomérulo)}}{n_x}$
D_x	$n_x - n_{x+1}$
dx	$l_x - l_{x+1}$
qx	d_x/l_x
kx	$\log l_x - \log l_{x+1}$
Lx	$\frac{(l_x + l_{x+1})}{2}$
Tx	SL_x
ex	$\frac{\underline{T}_x}{L_x}$
Vx	$(Se^{-ry}l_y m_y) * (e^{rx}/l_x)$
r	$1 = \sum_{x=0}^k e^{-rx} l(x) m(x)$
Ro	$Sl_x m_x$
G	$\frac{\underline{Sx} l_x m_x}{Ro}$