
Universidad Autónoma de Tlaxcala

Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta
Posgrado en Ciencias Biológicas



Variación fenotípica de flores, frutos y semillas del
muérdago *Psittacanthus calyculatus* (Loranthaceae),
respecto al hospedero en distintas localidades del estado de
Tlaxcala

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

P r e s e n t a

Sandra Rodríguez Mendieta

Codirectores

Dr. Carlos Alberto Lara Rodríguez

Dr. Juan Francisco Ornelas Rodríguez

Tlaxcala, Tlax.

Octubre, 2015



Universidad Autónoma de Tlaxcala

Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta
Posgrado en Ciencias Biológicas

Variación fenotípica de flores, frutos y semillas del
muérdago *Psittacanthus calycularis* (Loranthaceae),
respecto al hospedero en distintas localidades del estado de
Tlaxcala

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

P r e s e n t a

Sandra Rodríguez Mendieta

Comité tutorial:

Dr. Carlos Alberto Lara Rodríguez

Dr. Juan Francisco Ornelas Rodríguez

Dr. Martín Alejandro Serrano Meneses

Dra. Mariana del Socorro Cuautle Arenas

Tlaxcala, Tlax.

Octubre, 2015

FINANCIAMIENTOS

- El presente trabajo de investigación se llevó a cabo dentro del programa de la Maestría en Ciencias Biológicas de la Universidad Autónoma de Tlaxcala, registrado en el Padrón de Nacional de Posgrado (PNP), e impartido en las instalaciones del Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta.
- Este proyecto se realizó gracias al financiamiento otorgado por parte del proyecto No. 155686, a través del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT).
- El autor de la presente tesis recibió beca de maestría CONACYT con número de registro 554659.



Sistema Institucional de Gestión de la Calidad Certificado Bajo la Norma: ISO 9001:2000-NMX-CC-9001-IMNC-2000



DR. MARTÍN ALEJANDRO SERRANO MENESES

DR. JUAN FRANCISCO ORNELAS RODRIGUEZ

DR. CARLOS ALBERTO LARA RODRIGUEZ

DRA. SUSANA GUILLÉN RODRIGUEZ

DRA. MARIANA DEL S. CUAUTLE ARENAS

ATENTAMENTE
TLAXCALA, TLAX., JULIO 15 DE 2015

Los abajo firmantes, miembros del jurado evaluador del Proyecto de tesis que Sandra Rodríguez Mendeta realiza para la obtención del grado de Maestra en Ciencias Biológicas, expresamos que, habiendo revisado la versión final del documento de tesis, damos la aprobación para que ésta sea impresa y defendida en el examen correspondiente. El título que llevará es: "Variación fenotípica de flores, frutos y semillas del muerdago *Psittacanthus calycularis* (Loranthaceae), respecto al hospedero en distintas localidades del Estado de Tlaxcala". Sin otro particular, le enviamos un cordial saludo.

COORDINACIÓN MAESTRÍA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
CENTRO TLAXCALA DE BIOLOGÍA DE LA CONDUCTA
UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE TLAXCALA
P R E S E N T E

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS



Universidad Autónoma de Tlaxcala
Posgrado del Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta



AGRADECIMIENTOS

- Al posgrado en Ciencias Biológicas del Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta, Universidad Autónoma de Tlaxcala.
- A el financiamiento otorgado por parte del proyecto No. 155686, a través del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT).
- Al apoyo del CONACYT a través de la beca 554659
- A mis directores de tesis Dr. Carlos Alberto Lara Rodríguez y Dr. Juan Francisco Ornelas Rodríguez, por su apoyo para el desarrollo y conclusión de este trabajo de investigación, sus oportunas y acertadas observaciones para la mejora constante del presente trabajo.
- A los miembros de mi comité tutoral: Dr. Alejandro Martín Serrano Menses, Dra. Mariana Cuautle Arenas y Dra. Susana Guillen Rodríguez por sus comentarios y observaciones de gran utilidad para la conclusión del presente trabajo de tesis.
- A mis compañeros de laboratorio, por el apoyo que me brindaron para realizar el trabajo de campo.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

A mi madre por apoyar todas mi decisiones y animarme para cumplir mis metas, por todas las noches de desvelo preocupada por mi descanso, por las tardes y mañanas de conversaciones alentadoras, por recordarme todos los días que tengo la capacidad para lograr grandes cosas, por los besos y deseos de un buen día cada mañana y también por los regalos, pero sobre todo por su infinito amor. Este logro también es tuyo.

A mis hermanos Eduardo, Elsa, Adriana y Alma, porque cada uno con su ejemplo me han enseñado, perseverancia, valor, bondad, respeto, confianza, esperanza, gratitud pero sobre todo el amor por los demás.

A mis sobrinos Santiago y Diana por hacerme muy feliz.

A mis compañeros de laboratorio, Hellen, Lucía, Magali, Chefa y Juan Manuel, por la ayuda que me brindaron para realizar mi trabajo de campo, pero, sobre todo por la amistad y buenos momentos que compartieron conmigo.

A mis grandes amigos por estar conmigo desde hace muchos años alentándome a conseguir mis metas, por todas la veces que han escuchado mis quejas y por los momentos divertidos que pase con cada uno de ustedes.

INDICE

1. INTRODUCCIÓN 1

1.1 Parasitismo y plantas parásitas 2

2. ANTECEDENTES 4

3. OBJETIVOS 8

3.1 Objetivo general 8

3.2 Objetivos específicos 8

4. METODOLOGÍA 9

4.1 Sistema de estudio 9

4.2 Sitios de estudio 9

4.3 Hospederos 11

4.4 Muestreos y toma de datos 12

4.4.1 Caracterización de hospederos 12

4.4.2 Morfometría floral y néctar 13

4.4.3 Visitantes florales 13

4.4.5 Tamaño de frutos y semillas 13

4.4.6 Análisis estadísticos 14

5. RESULTADOS 15

6. DISCUSIÓN 32

7. CONCLUSIONES 39

8. BIBLIOGRAFÍA 41

1. INTRODUCCIÓN

El conocimiento de las fuentes de variación en los organismos es un eje central para entender la variación natural y la respuesta de los organismos a su ambiente. La variación en características morfológicas, fisiológicas o conductuales puede ser una respuesta directa al ambiente donde los organismos viven y se desarrollan, fenómeno conocido como plasticidad fenotípica (Bradshaw 1965, Stearns 1989, Coleman y cols. 1994, Falconer 1989, Pedroso y cols. 2010); producto de diferencias heredables entre las subpoblaciones de diferentes sitios denominados ecotipos (Turesson 1922, Quinn 1978, Heide 2005), o una combinación de ambos.

En el caso de la variación fenotípica ambiental (plasticidad fenotípica), un genotipo expresa un fenotipo con características particulares en un entorno determinado pero al experimentar un segundo entorno este fenotipo podría sufrir modificaciones. La variación fenotípica es a menudo considerada una respuesta que maximiza la adaptación a entornos variables (Coleman y cols. 1994). Pero además, cuando las modificaciones fenotípicas se encuentran asociadas a caracteres involucrados con la supervivencia, la variación fenotípica se transforma en la herramienta con mayor valor adaptativo, al permitir a los organismos explorar nuevos nichos ecológicos y ampliar su tolerancia ambiental (Antonovics 2006, Levin 2009).

En organismos sésiles, como las plantas, que carecen de los complejos mecanismos de movimiento y comportamientos peculiares de los animales, la plasticidad fenotípica representa la herramienta adaptativa más importante para enfrentar los cambios ambientales (Bradshaw 1965, Van Kleunen y Fischer 2006). Por esta razón, las plantas, son consideradas organismos altamente plásticos (Sultan 1987, 2000). Dentro de la plasticidad fenotípica, es posible distinguir dos tipos de manifestaciones de variación, la morfológica y la fisiológica, aunque se ha establecido que todos los cambios en origen son fisiológicos, por lo que toda plasticidad es fundamentalmente fisiológica. Sin embargo, cuando los cambios tienen efectos finales predominantes en la morfología, se producen durante el desarrollo y son permanentes para el órgano afectado se habla de plasticidad morfológica. Por el contrario, las modificaciones estrictamente fisiológicas pueden ser reversibles y ocurrir en cualquier momento, incluso en órganos maduros. Estos dos tipos de plasticidad están estrechamente relacionados, a menudo de manera recíproca, ya que la estabilidad morfológica puede ser resultado de la plasticidad fisiológica (Bradshaw 1965).

El grupo de plantas parásitas pertenecen a las eudicotiledóneas con cerca de 4, 500 especies dentro de 280 géneros pertenecientes a 20 familias. De estas, alrededor de 390 especies son holoparásitas, es decir que carecen de clorofila; por lo tanto, el carbono debe ser obtenido junto con el agua y otros nutrientes del hospedero. Sin embargo, cerca de 4, 100 especies son hemiparásitas, lo que significa que cubren la mayoría o totalidad de sus necesidades de carbono a través de su propia fotosíntesis. Pueden estar unidas a las raíces de sus hospederos, y ser llamadas parásitas de raíces, en este caso, una porción del agua y otros nutrientes los obtienen del suelo a través de raíces y otra parte desde el hospedero a través de

Las plantas parásitas obtienen el agua y nutrientes necesarios para su desarrollo al establecer una conexión directa con el xilema, el floema o ambos, de sus hospederos, a través de raíces modificadas llamadas haustorios (Vidal-Russell y Nickrent 2008). Las plantas parásitas pueden ser facultativas o bien obligadas. En el primer caso las plantas pueden sobrevivir durante periodos prolongados e incluso producir algunas semillas viviendo de manera autótrofa mientras que en el segundo no pueden sobrevivir en ausencia de un hospedero (Westwo y cols. 2010).

El parasitismo se define como la interacción donde un organismo, el parásito, obtiene sus nutrientes de otro organismo, hospedero, normalmente causando daño pero no su muerte de inmediato. Se calcula que más del 50% de las especies sobre la tierra son parásitos (Begon y cols. 2006). En el caso particular de las plantas, se estima que aproximadamente el 1% de las especies de angiospermas son parásitas.

1.1 Parasitismo y plantas parásitas

La expresión de variación fenotípica en rasgos morfológicos y fisiológicos es considerada la respuesta directa de las plantas a una amplia variedad de factores ecológicos, que engloban a las modificaciones del ambiente abiótico, perturbación e interacciones ecológicas como la herbivora, el parasitismo, el mutualismo y la competencia (Callaway y cols. 2003). La respuesta ante la herbivoria (Agrawal 1998, Hervell 1990, Myers y Bazely 1991, Baldwin 1999) y competencia con plantas vecinas (Dudley y Schmitt 1996, Callaway y D'Antonio 1991, Callaway y Davis 1999, Pearcy 1999, Strauss-Debenetti y Bazzaz 1996) han sido las interacciones más estudiadas. Mientras que la disponibilidad de recursos es el factor abiótico analizado con mayor frecuencia en la expresión de plasticidad fenotípica en plantas.

Debido a que el ambiente inmediato para una planta parásita lo representa el hospedero, el sistema parásito-hospedero es un modelo ideal para determinar el posible efecto de los hospederos sobre variación fenotípica en rasgos morfológicos y fisiológicos de sus plantas parásitas. Por ello, en el presente estudio se analizó la variación fenotípica en rasgos asociados a la atracción de polinizadores y dispersores de semillas, en poblaciones naturales del muestreo *Psittacanthus calyculatus* en el Estado de Tlaxcala, que se encuentra distribuido bajo un gradiente altitudinal entre los 2200 a 2400 msnm y se encuentra parasitando a varias especies de árboles presentes en la llanura sur de la entidad. Este gradiente distribucional junto con la gama de hospederos ofrece la oportunidad de explorar si la variación en características de las especies de árboles hospederos (por ejemplo tipo de dosel, corteza, altura, densidad poblacional) y la variación entre localidades geográficas donde la interacción muestreo-hospedero se desarrolla, promueven una potencial variación fenotípica en características de flores, frutos y semillas de los muestreos.

gênero (Acosta y cols. 1992). *calyculatus*, conocida comúnmente como hongos o injerto, es la única especie reportada para este hospederos (Cházaro y Oliva 1988). Para la República Mexicana se reportan 11 especies, sus frutos poseen una capa viscosa, viscosa, que permite la adhesión de las semillas a nuevos (Acosta y cols. 1992). Sus flores son grandes y conspicuas, de color rojo, amarillo o naranja, zonas tropicales. Se encuentra distribuido desde México hasta Brasil y algunas islas del Caribe más numeroso de la familia Loranthaceae, consta de 75 a 80 especies, siendo la mayoría de adaptadas a polinización por aves (Vázquez 2002). El género *Psittacanthus* es el distribución geográfica es amplia al igual que su gama de hospederos, y están especialmente diversas son Viscaceae y Loranthaceae, a las pertenecen la mayoría de los géneros. Su Los muestreos son un grupo diverso del orden de los Santalales. Sus familias más algunas especies de *Rafflesia* y muestreos (Vidal-Russell y Nickrent 2008).

de parásitas aéreas incluyen *Cassytha* (Lauraceae), *Cuscuta* (Convolvulaceae), Apodanthaceae, inorgánicos del hospedero (Westwo y cols. 2010, Henning y Heide-Jorgensen 2011). Ejemplos vasto o aéreo, que se caracterizan por obtener la totalidad del agua y los nutrientes haustorios. Pero si las plantas hemiparásitas están asociadas a tallos, se les denomina parásitos

2. ANTECEDENTES

La variación fenotípica en tamaño, forma, coloración, conducta y fisiología, dentro de las especies tanto de plantas como de animales, pueden ser producto de las diferencias actuales entre sitios de distribución, plasticidad fenotípica, producto de las diferencias heredables entre subpoblaciones, variabilidad genética, o una combinación de ambos (Via y cols. 1995). Sin embargo, la respuesta a la variación ambiental en plantas y animales no es equiparable, debido en gran medida a la falta de movilidad de las plantas, lo que las obliga a permanecer en sus hábitats aun cuando las condiciones no sean las óptimas para su desarrollo. En contraste los animales pueden desplazarse de un lugar a otro cuando el entorno es desfavorable (Bradshaw 1965, Van Kleunen y Fischer 2006).

Bajo el contexto geográfico, ampliamente documentado en estudios de plasticidad fenotípica en plantas, la metodología clásica incluye trasplantes recíprocos o trasplantes a un ambiente común. Traspasar individuos que poseen diferentes rasgos para un ambiente constante o presentar cruza de trasplantes entre sitios naturales es una medida para evaluar la variación ambiental, genética y la importancia relativa de la variación fenotípica. Los hallazgos de diferencias persistentes entre subpoblaciones independientes de las condiciones ambientales sugieren que la variación genética subyace la variación fenotípica. Por el contrario, si estas diferencias dependen del ambiente donde las subpoblaciones se desarrollan, entonces se infiere plasticidad fenotípica (Lotie y Aarssen 1996).

La plasticidad fenotípica aumenta la capacidad de adaptación de las plantas a nuevos entornos ampliando los rangos ecológicos y reduciendo el impacto de la selección natural, lo cual favorece directamente al mantenimiento de las poblaciones (Mazer y Schick 1991, Sultan 1995, Via Lande 1985). Aunque no todas las respuestas plásticas pueden ser consideradas adaptativas, la existencia de rasgos plásticos en plantas pueden beneficiar a los individuos de una población al actuar como amortiguadores ante la variabilidad espacial o temporal de las condiciones de sus hábitat a través de la optimización de la adquisición y uso de recursos (Grime y cols. 1986, Robinson y Korison 1988).

Bajo el contexto de la disponibilidad y uso de recursos para el crecimiento de las plantas, múltiples factores se han puesto a prueba, con la finalidad de evaluar el nivel de plasticidad fenotípica expresada bajo diversos escenarios. El agua, la luz y los nutrientes son los factores

ambientales más evaluados por su importancia en el crecimiento, sobrevivencia y reproducción

de las plantas.

La disponibilidad de agua en momentos críticos en el desarrollo de las plantas, como el crecimiento o floración y sus posibles efectos en la expresión de plasticidad fenotípica, han sido bien explorados. Se sabe que el periodo de maduración de las flores en gran parte es resultado de la expansión de células, en lugar de la división celular, por lo que la floración puede incurrir en costos significativos de agua (Galen y cols. 1999). En consecuencia, su disponibilidad podría influir en la expresión de plasticidad en rasgos florales. Mal y Lovett (2005) estudiaron la expresión de variabilidad en el crecimiento vegetal y rasgos florales de *Lythrum salicaria* (Lythraceae) en respuesta al aumento de humedad del suelo, y sus resultados indicaron variación en la longitud floral, del caliz, estambres y la biomasa floral. Caruso (2006) describió disminución en la longitud y anchura del tubo de la corola, el número total de flores, la altura del tallo de floración, y la fecha de apertura de la primera flor bajo condiciones de sequía en *Lobelia siphilitica* (Lobeliaceae). Asimismo, Carroll y cols. (2001) indujeron estrés hídrico durante la floración de *Epilobium angustifolium* observando efectos negativos sobre el tamaño de las flores y volumen de néctar pero un aumento en la concentración de azúcar del néctar floral.

La cantidad y calidad de luz disponible para las plantas también puede tener efectos diversos en su desarrollo, como en la elongación de estructuras florales (Chory y cols. 1989). Weimig (2002) sometió a plantas de *Brassica rapa* y *Arabidopsis thaliana* a alta y baja radiación con luz roja lejana (simulando condiciones de luz solar y bajo sombra foliar, respectivamente); donde las flores de *A. thaliana* expuestas a baja incidencia de luz roja lejana produjeron pétalos más pequeños y pistilos significativamente más cortos; mientras que *B. rapa* expreso pistilos más cortos y filamentos más largos, en comparación al tratamiento con alta radiación de luz roja lejana. Aunado a lo anterior se ha descrito que la disponibilidad de luz tiene efectos en rasgos fisiológicos como la producción de néctar floral, atributo sujeto a presiones selectivas de los polinizadores (Thomson y cols. 1989). Boose (1997) determinó el efecto conjunto la disponibilidad de agua y luz en la tasa de producción de néctar en *Epilobium cannum* (Onagraceae), utilizando tres tratamientos; un control (luz natural y riego diario), baja disponibilidad de agua (luz natural y riego cada tercer día) y baja luminosidad (30% de luz

natural y riego diario). En los tratamientos de baja luminosidad se redujo la tasa de producción de néctar en un 70%, mientras que la baja disponibilidad de agua lo redujo en un 26%, respecto

al control.

Por otra parte, las interacciones ecológicas como el parasitismo y mutualismo pueden disparar respuestas plásticas en las plantas (Baldwin 1999, Pearcy 1999), sin embargo su papel y consecuencias han sido menos exploradas. En el parasitismo, el hospedero brinda al parásito los recursos necesarios para su desarrollo, pero además representan su ambiente inmediato (Herrera 1988, Hutchings y Kroon 1994), y por ello la elección de hospederos puede ser trascendental para su éxito en sobrevivencia y reproducción. Algunos estudios con plantas parásitas han explorado el contexto geográfico y la selección de hábitats y microhábitats (Ye 1962, Wilkixs 1963, Borear 1969, Karlsson 1974, 1976, Hambler 1958, Ter Bore 1972, Smith 1963, Atsatt 1970). Sin embargo, la evaluación de la variación fenotípica inducida directamente por los hospederos ha sido prácticamente inexplorada. Una aproximación a este tipo de estudios fue el realizado por Atsatt y Guldberg (1978) en el que evaluaron la influencia de diferentes especies de hospederos, bajo condiciones ambientales controladas, en la frecuencia de expresión de estilos con elongación extrema en flores de *Orthocarpus densiflorus* (Scrophulariaceae), fenómeno detectado en observaciones de campo. Sus resultados sugirieron que la variación en la frecuencia de aparición del estilo extendido entre especies hospederas de *Orthocarpus densiflorus*, supone que las condiciones particulares impuestas por los hospederos afecta la aparición de variación fenotípica en plantas parásitas.

Otros trabajos en plantas parásitas como los muérdagos han explorado la variación fenotípica de este grupo en respuesta a otras condiciones asociadas a los hospederos, como la elongación de haustorio durante el establecimiento del muérdago *Tristerix aphyllus* (Gonzales y cols. 2007), la similitud fenotípica hospedero-parásito (Blick y cols. 2012) y la variación fenotípica entre y dentro de las poblaciones (Medel 1995).

Por otra parte, se ha propuesto que la plasticidad fenotípica puede alterar el signo y la magnitud de las interacciones de las plantas con otras especies dentro de las comunidades (Cayawai y cols. 2003), por lo que las interacciones de plantas con sus polinizadores y vectores de semillas podrían ser afectados ante procesos de plasticidad. Asimismo, se ha establecido que las respuestas de los polinizadores a la variación de la disponibilidad de néctar pueden tener

La expresión de variación fenotípica en plantas, sus potenciales efectos sobre las interacciones ecológicas con otras especies y en consecuencia su éxito reproductivo se encuentra inmersa en mecanismos de respuesta ante ambientes variables inducido por la interacción de

ambientales no son favorables o persisten situaciones de alto riesgo. cambiantes al favorecer la sobrevivencia de una fracción de las semillas cuando las condiciones o especies confiere una ventaja adicional ante ambientes heterogéneos espacial y temporalmente mantenimiento de la variación en la masa de las semillas dentro de los individuos, poblaciones fases iniciales de crecimiento se encuentran contenidos dentro de las semillas. Sin embargo, el establecimiento, los recursos necesarios para que se lleven a cabo tales procesos además de las observadas se deben, en gran medida, a que durante la fases iniciales de germinación y de radícula mayores respecto a las semillas de menor peso y sugieren que las diferencias demostraron que las semillas más pesadas presentan porcentajes de germinación y crecimiento *Phoradendron juniperinum* en la germinación y crecimiento de la radícula. Sus experimentos Dawson y Ehleringer (1990) evaluaron el efecto del peso de las semillas del muerdago

semilla, rasgo involucrado con la adecuación biológica de la planta (Moles y Westoby 2004). selectivas que actúan en el tamaño del fruto afectan por selección indirecta el tamaño de la estrecha relación entre el tamaño del fruto y el de semilla se ha sugerido que las fuerzas es un carácter con altos niveles de heredabilidad (Wheelerwright 1993). Pero además debido a la el tamaño del fruto es el más citado al estar menos limitado filogenéticamente (Jordano 1995) y por los vectores (Sobral y cols. 2010). Entre los caracteres de los frutos susceptibles a selección, Por lo tanto la dispersión de semillas esta sujeta a presiones selectivas ejercidas directamente son el resultado de una larga historia evolutiva de los interactuantes (Jordano y Herrera 1995). en plantas dispersadas por aves se ha demostrado que las características de los frutos y semillas Algo similar ocurre en la interacción entre plantas y dispersores de semillas. Por ejemplo,

de ser polinizadas exitosamente. (Galen y Plowright 1985, Cresswell 1990), lo que se traduciría en el aumento en la posibilidad (Thomson cols. 1989, Real y Rathcke 1991), o tener más flores visitadas por evento de forrajeo que las plantas con mayores recompensas por flor pueden recibir más visitas de polinizadores 1988, Zimmerman y Pyke 1988, Mitchell y Waser 1992). Numerosos estudios han mostrado consecuencias importantes en el éxito reproductivo de las plantas (Darwin 1859, Pyke y cols.

múltiples factores tanto bióticos como abióticos. En un sistema parásito-hospedero, como los muerdago, donde los recursos y el ambiente inmediato lo representa el hospedero nos brinda la posibilidad de entender si la presión ejercida sobre especies parásitas por sus hospederos induce variación fenotípica.

En Tlaxcala el muerdago *Psittacanthus calyculatus*, único representante de su género, distribuido en la llanura sur de la entidad y que parasita a dieciséis especies de árboles, representa un modelo idóneo para el estudio de la variación fenotípica en plantas. A la fecha, los estudios de esta especie en el estado, se reducen a la morfología floral, biología reproductiva y polinización (Azpeita y Lara 2006). Sin embargo, las especies de hospederos en las que se encuentra establecida *P. calyculatus* no han sido consideradas como una fuente de posible variación. Por ello, a través de la evaluación de la variación en rasgos de flores y frutos de muerdagos creciendo en distintas especies de árboles hospederos de tres localidades de Tlaxcala nos hemos planteado determinar si (1) ¿las poblaciones del muerdago *P. calyculatus* son homogéneas en sus rasgos morfológicos de flores y frutos?, y si (2) ¿estos rasgos varían independientemente de la especie de árbol hospedero infectada y/o de la localidad geográfica donde se da la interacción?

3. OBJETIVOS

3.1 Objetivo general

Analizar el efecto de diferentes especies de hospederos creciendo en distintas áreas geográficas sobre la expresión de variación fenotípica de rasgos morfológicos y fisiológicos de flores, frutos y semillas del muerdago *Psittacanthus calyculatus* en el estado de Tlaxcala.

3.2 Objetivos específicos

Evaluar en *P. calyculatus* la variación con respecto a tres especies de hospedero y áreas geográficas en:

1. La morfometría floral.
2. Disponibilidad y la concentración de azúcar del néctar floral.
3. Identidad, frecuencia y tiempo de ocurrencia de visitas de sus colibríes polinizadores.
4. Tamaño de frutos y semillas.

San Francisco Tetlanohcan, con coordenadas 19° 13' y 19° 18' N, 98° 01' y 98° 11' O, Tlaxcala. precipitación de 800-1000 mm y temperaturas que oscilan de los 4-16°C. San Francisco Tetlanohcan comprende una superficie de 50.3 kilómetros cuadrados, lo que representa el 1.24 por ciento del total del territorio estatal, del cual el 20% es destinado al cultivo de maíz. En las parcelas utilizadas para el cultivo es común observar el uso de barreras vivas de *Agave* sp y árboles de tejocote (*Crataegus pubescens*), capulín (*Prunus serotina*) y peral (*Pyrus communis*).

Los sitios de estudio fueron elegidos con base en el mapa de distribución de esta especie, publicado en el Folleto divulgativo 17 del Jardín Botánico Tizatlán del Gobierno del Estado de

4.2 Sitios de estudio

En Tlaxcala se reporta entre las altitudes de los 2200 a 2400 msnm, prácticamente solo ubicada sobre las llanuras del sur de la entidad, donde se observan árboles cultivados en programas de reforestación urbana y de áreas deforestadas. *Psittacanthus calyculatus* parasita a 16 especies arbóreas en la entidad, *Prunus serotina*, *Crataegus pubescens*, *Alnus acuminata*, *Salix babylonica*, *S. bomplandina*, *Juglans regia*, *Pearse americana*, *Pyrus communis*, *P. malus*, *Vernonia uniflora*, *Eucaliptus camaldulensis*, *Populus alba*, *P. deltoides*, *P. trichocarpa*, *Populus* sp. y *Fraxinus uhdei* (Acosta y cols. 1992).

Psittacanthus calyculatus (DC.) G. Don pertenece a la familia Loranthaceae, es una planta hemiparásita, erecta de 1 a 1.5 m de altura, tallos cuadrangulares con un pequeño margen laminar por ángulo, las hojas son ovaladas a lanceoladas con el ápice redondeado (Cházaro y Oliva 1988). Su periodo de floración se extiende de julio a noviembre, con síndrome de ornitofilia. Produce inflorescencias con grupos de 12 a 15 flores reunidas en triadas, cada una con seis pétalos. El color de las flores cambia desde amarillo claro a rojo brillante durante su vida (Azpentina y Lara 2006), con el mismo número de estambres que de pétalos y con el filamento unido a estas (Cházaro y Oliva 1988). La maduración de frutos se produce de noviembre a marzo y la dispersión de semillas la realizan aves frugívoras (Lara y cols. 2009).

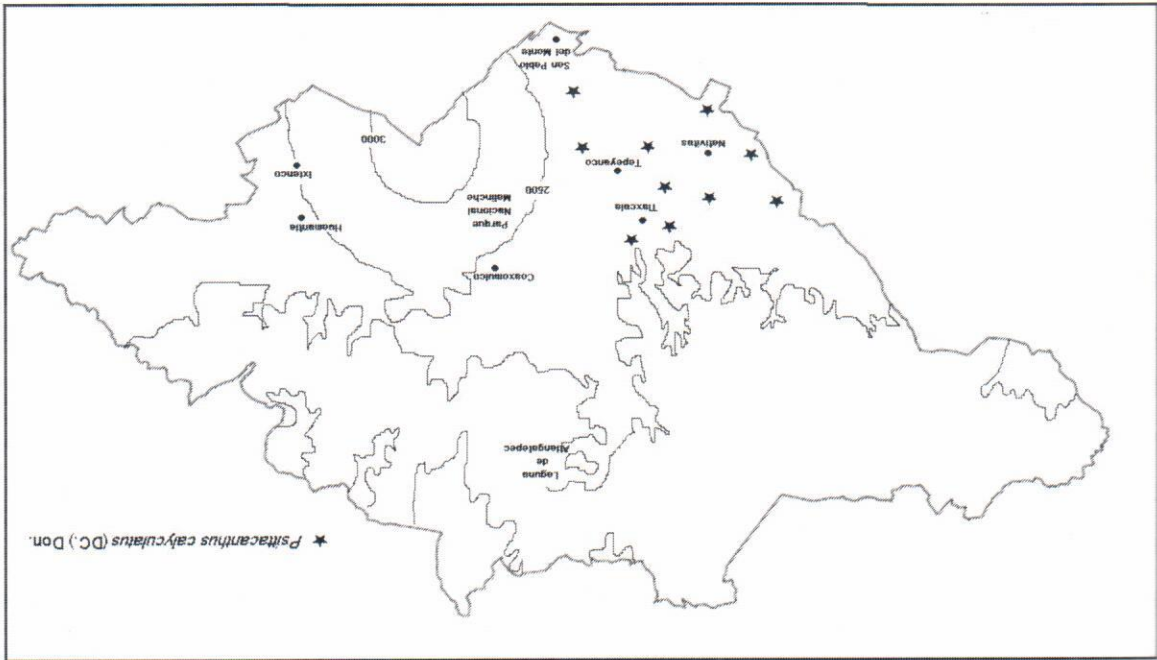
4.1 Sistema de estudio 4. METODOLOGÍA

Santiago Ayometla, comunidad que pertenece al municipio de Santa Cruz Quilitla. Con coordenadas geográficas 19°20'0" N y 98°12'0" O y clima templado subhúmedo con (*Prunus sp., Crataegus pubescens*).

parte de cercas vivas en zonas de cultivo de *Zea mays*, *Agave sp.* y diversos árboles frutales observar remanentes de bosque de *Quercus sp.*, *Acacia sp.* (Fabaceae), *Eucalyptus sp.*, y como En la comunidad de San Diego Metepec además del suelo destinado a la agricultura podemos municipio se encuentra urbanizado y una minoría es utilizada para la agricultura de temporal. verano, su temperatura media anual fluctúa de 2.8 a 23.7°C. La mayor parte del territorio de este San Diego Metepec, Tlaxcala se encuentra ubicado en las coordenadas geográficas 19° 15' 46.8" N, 98° 15' 54.2" O a 2 300 m.s.n.m. de clima templado subhúmedo con lluvias en donde se observa con regularidad remanentes de bosque de pino y encino.

total, y que se localizan en la parte oriente del municipio y en las cañadas que surcan su territorio, Malinche, se pueden observar grandes zonas accidentadas, que abarca el 10% de la superficie Debido a que la totalidad del municipio está dentro de las laderas del volcán de La (Acosta y cols. 1992).

Figura 1. Mapa de distribución de *Psittacanthus calycularis*, para el estado de Tlaxcala



lluvias en verano. La temperatura del municipio fluctúa entre 14 – 16°C y la precipitación de 800 – 1 000 mm. Del territorio total la zona urbana abarca un 51% y agricultura 49%. Por su ubicación geográfica, clima y crecimiento urbano, la vegetación silvestre de este municipio prácticamente ha desaparecido. Los árboles que se observan en el área corresponden a vegetación secundaria, encontrando cubierta arbolada en barrancas, caminos y calles, con especies como Fresno (*Fraxinus uhdei*), sauces (*Salix bonplandiana*), tepozán (*Buddleia cordata*), álamo blanco (*Populus alba*), sabino (*Juniperus deppeana*), zapote blanco (*Casimiroa edulis*), capulín (*Prunus serotina*), nogal y algunas especies introducidas como casahuate, trueno, eucalipto y árboles frutales de pera, chabacano y durazno.

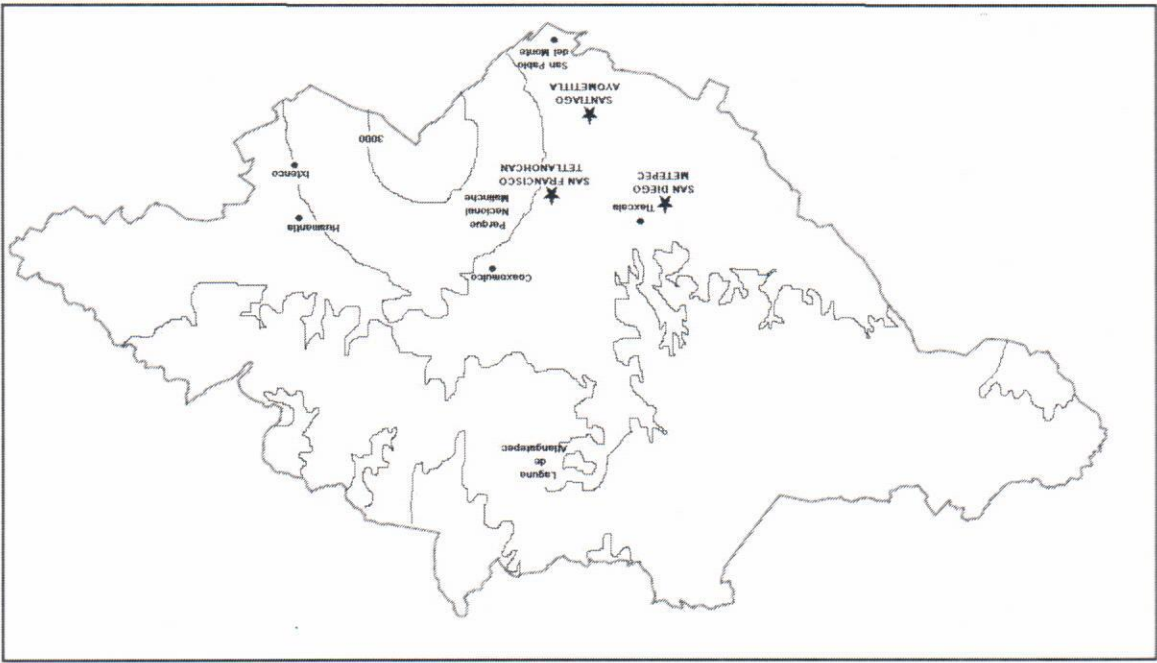


Figura 2. Ubicación de los sitios de muestreo de flores y frutos de *Psittacanthus calyculatus*.

4.3 Hospederos

De acuerdo a la presencia y abundancia de las especies de hospederos de muestreo de *Psittacanthus calyculatus* dentro de los tres sitios de estudios, se seleccionaron tres especies de hospederos: *Prunus serotina*, *Crataegus pubescens* y *Quercus crassifolia*.

Prunus serotina (Ehm), árbol de la familia Rosaceae de 5-15 m de alto y con un tronco de hasta 1.2 m de diámetro, de copa ancha de forma ovoide que produce una sombra densa, de

hojas lanceoladas a ovaladas de borde finamente acerrado, flores numerosas, frutos globosos de color rojo a negro. Originaria de América se encuentra en las regiones montañosas, distribuida actualmente desde Canadá hasta Guatemala en altitudes que van de los 2300-2900 msnm. Comúnmente es conocido como "capulín", habita sobre pendientes accentuadas y zonas de cultivo en lugares templados y fríos de la República Mexica.

Craiaegus pubescens (H.B.K.), árbol perteneciente a la familia Rosaceae, caducifolio de 4 a 10 m de altura provisto de espinas, de copa ovoide, hojas simples, alternas, margen aserrado, en forma irregular; haz verde oscuro y glabro; envés más pálido y a veces pubescente. Originaria de México, distribuida de San Luis Potosí a Jalisco, Veracruz y Chiapas, en altitudes de 1,200 a 3,000 msnm. Conocido como "tejojocote", habita en laderas de cerros con topografía escarpada (60 % de pendiente) en barrancas, y en las zonas de cultivo. Florece de enero a abril mientras que los frutos se forman en primavera madurando hasta noviembre o diciembre.

Quercus crassifolia (Humb. & Bonpl), árbol de 3 hasta 10 ó 15 m de altura; tronco con un diámetro hasta de 1 m con la corteza muy oscura, hojas con el peciolo tomentoso, borde engrosado y revoluto, con 3 a 6 dientes aristados de cada lado hacia la parte terminal de la hoja, a veces entero y aristado, base redondeada o cordada, venas 6 a 10 pares, haz al principio tomentoso y después se va haciendo glabro y algo lustroso, muy rugoso, venas impresas, envés lanoso-tomentoso, cubierto de tomento café-amarillento; flores femeninas 1 ó 2, pilosas; fruto generalmente solitario o por pares. En el Valle de México se encuentra formando parte de los bosques de encino o pino-encino, entre 1600 y 2800 m de altitud y se extiende de Jalisco a San Luis Potosí, Veracruz y Guatemala.

4.4 Muestreros y toma de datos

4.4.1 Caracterización de hospederos

En enero de 2015 dentro de los tres sitios de estudio se seleccionaron al azar 10 individuos por especie de hospedero. Se evaluó, para los 90 árboles incluidos en los muestreros, la altura total, de la copa y el diámetro a la altura del pecho (DAP). Para estimar la altura total y de la copa se utilizó un clinómetro SUNTO PM-5. El DAP se calculó a partir del perimetro medido con una cinta métrica a una altura de 1.3 m sobre el nivel del suelo y transformado a diámetro aplicando la fórmula: $D=P/\pi$.

4.4.2 Morfometría floral y néctar

Durante los meses de agosto y septiembre de 2014 se colectaron muestras de flores de muérdago *P. calyculatus* para la medición de rasgos florales asociados a la atracción de polinizadores. Por cada especie de hospedero: *P. serotina*, *C. pubescens* y *Q. crassifolia*; se cosecharon 20 flores de todas las edades por cada árbol, acumulando en total 200 flores por especie de hospedero y 600 por sitio de estudio. La longitud del tubo floral, estilo y estambre, estambre exerto, antera y longitud y ancho del ovario se midieron con un vernier digital siguiendo la metodología de Mal y Lovett (2005), Caruso (2006), Azpeta y Lara (2006).

Además de las dimensiones de las estructuras florales de *P. calyculatus* se midió el volumen y la concentración de azúcar del néctar floral, con la finalidad de determinar si la cantidad y la calidad disponible para los polinizadores varía entre los muérdagos creciendo en los diferentes hospederos. Para la extracción del néctar se emplearon tubos capilares de 10 µL, el volumen de néctar se calculó midiendo con un venir digital la longitud del tubo capilar ocupada por el néctar que posteriormente se transformó en volumen realizando una operación de proporción en relación a la longitud del afore del tubo capilar. La concentración de azúcar del néctar se obtuvo en °Brix utilizando un refractómetro de bolsillo (VEE GEE modelo TX-1) que posteriormente fueron transformados a unidades de concentración peso/volumen a partir de tablas de conversión (Kearns y Inouye 1993).

4.4.3 Visitantes florales

Con la finalidad de registrar posibles diferencias en los patrones de visitas de los polinizadores a las flores de *P. calyculatus* creciendo en diferentes hospederos, se realizaron visualizaciones focales para cada especie de hospedero y localidad durante agosto-septiembre de 2014, para lo cual se seleccionaron individuos focales que fueron observados por periodos de 20 minutos hasta acumular tres horas de observación. Se registró en cada evento de observación la hora de visita, número de flores visitadas por evento de forrajeo y la especie de colibrí.

4.4.5 Tamaño de frutos y semillas

Durante la temporada de fructificación (noviembre a marzo) de 2013 y 2014 se realizó el muestreo de frutos de *P. calyculatus*. De cada uno de diez árboles hospederos por especie y por localidad elegidos al azar, se cortaron treinta frutos provenientes de diferentes plantas de muérdago, esto con la finalidad de contemplar la mayor variabilidad posible dentro de los individuos. Los frutos se colocaron en bolsas de plástico con cierre y etiquetados, para ser

trasladadas al laboratorio donde se pesaron y midieron. Posteriormente se retiró el pericarpio y vicina de los frutos con toallas de papel dejando a la semilla perfectamente limpia para pesarla y medirla, y las dimensiones registradas para ambos casos fueron longitud y ancho. Las medidas de longitud se realizaron con un vernier digital y para el peso se utilizó una báscula con precisión de 0.01 g.

4.4.6 Análisis estadísticos

Se estimó el coeficiente de correlación entre pares de variables (de flores, frutos y semillas), con el objetivo de prescindir de aquellas con una correlación > 0.80 y simplificar el análisis de los datos obtenidos. Una vez seleccionadas las variables con coeficientes de correlación menores, se realizaron modelos lineales generalizados (MGL) para determinar si las especies de hospederos y los sitios de estudio donde se desarrollan los murdagos, así como su interacción, tienen efecto sobre los rasgos florales y atributos de tamaño de frutos y semillas. Inicialmente, las características evaluadas de los hospederos, altura total, de la copa y DAP, fueron incluidas en los modelos como covariables, sin embargo, el criterio de información de Akaike (AIC) utilizado para determinar el ajuste del mejor modelo a los datos tuvo un menor valor y la devianza obtenida se incrementó, al ser excluidas estas covariables del modelo. De esta manera, los modelos lineales generalizados utilizados solo incluyen como variables explicativas a la especie de hospedero y el sitio de estudio.

Las posibles diferencias en la frecuencia de visitantes florales con respecto a los hospederos y sitios de estudio, fue abordada bajo dos aspectos diferentes. El primero para identificar diferencias en el número de visitas registradas y el segundo para evaluar el tiempo transcurrido hasta la ocurrencia de un evento de visita. Para la primera aproximación se realizó un modelo lineal generalizado con distribución de errores tipo Poisson y enlace logarítmico. Para la segunda aproximación, los datos registrados del tiempo transcurrido para que ocurra un evento de visita, fueron utilizados para elaborar curvas de supervivencia y pruebas de Mantel-Cox.

Todos los modelos lineales generalizados fueron realizados utilizando el paquete estadístico R-studio ver. 0.98.490 (R core Team 2014), mientras que las curvas de supervivencia se realizaron en el programa IBM SPSS versión 21.

5. RESULTADOS

De acuerdo a los resultados obtenidos de la matriz de correlación entre pares de variables, solo los pares compuestos por las variables longitud del estilo y longitud del estambre tuvieron una correlación de 0.8947 (Tabla 2), ancho y peso del fruto 0.8241 y peso y ancho de la semilla de 0.8427 (Tabla 1), por lo que descartamos para los siguientes análisis a las variables longitud del estilo y ancho de frutos y semillas.

Tabla 1. Valores de correlación de Pearson entre las variables medidas en flores

	Ancho del fruto	Ancho de la semilla	Longitud del fruto	Longitud semilla	Peso del fruto	Peso de la semilla
Ancho del fruto	1.0000	0.5402	0.5505	0.4997	0.8241	0.5822
Ancho de la semilla	0.5402	1.0000	0.3672	0.5523	0.5986	0.8427
Longitud del fruto	0.5505	0.3672	1.0000	0.6655	0.7073	0.4748
Longitud semilla	0.4997	0.5523	0.6655	1.0000	0.6397	0.7015
Peso del fruto	0.8241	0.5986	0.7073	0.6397	1.0000	0.6880
Peso de la semilla	0.5822	0.8427	0.4748	0.7015	0.6880	1.0000

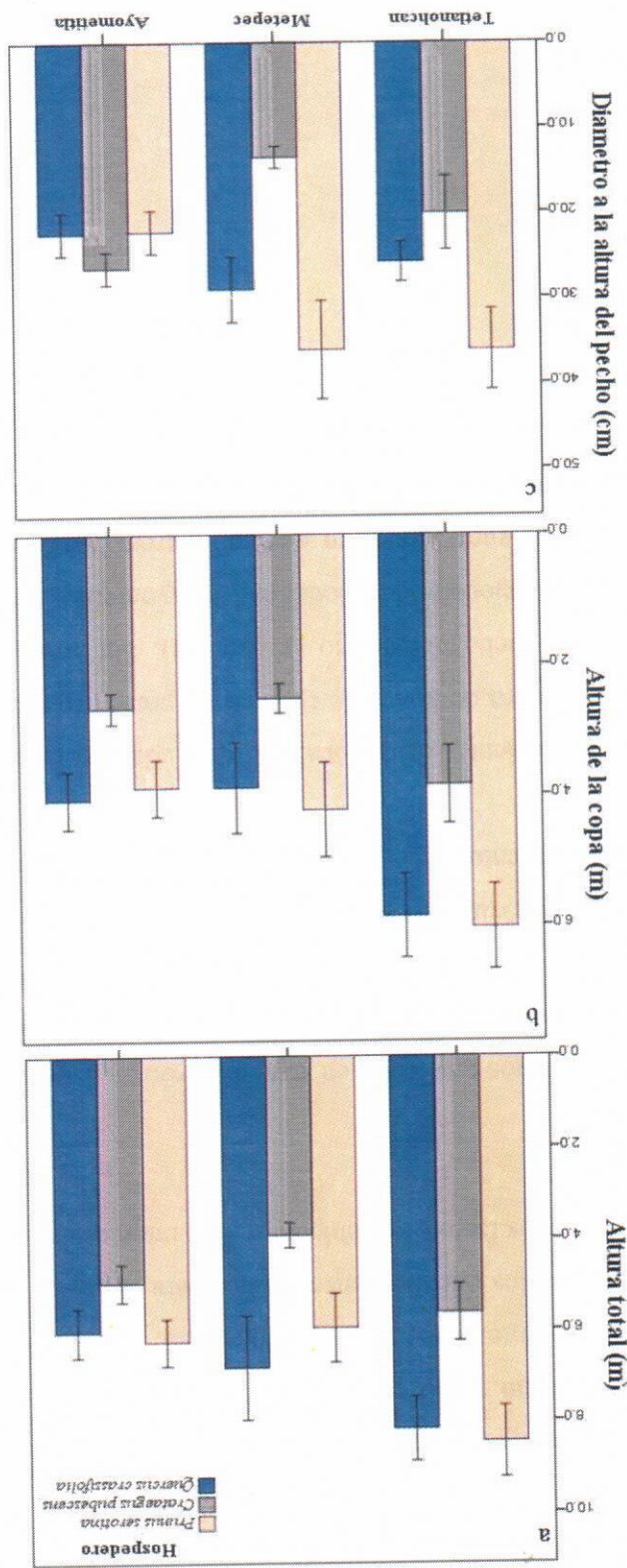
Hospederos

Las medidas dasométricas de los árboles hospederos muestrados fueron calculadas con la finalidad de evaluar su posible efecto en la expresión de variación fenotípica, de manera que fueron incluidas inicialmente en los modelos lineales generalizados como covariables. La altura total, de la copa y el diámetro a la altura del pecho demostraron no ser factores determinantes en la expresión de variación de las características de flores y frutos, por lo que fueron excluidos de los MLG finales. Debido a que el objetivo de determinar estas características de los árboles no fue establecer diferencias significativas entre hospederos o sitios de estudio solo se presentan las gráficas de sus medidas promedio (Figura 3).

Tabla 2. Valores de correlación de Pearson entre las variables medidas en flores.

	Ancho del ovario	Longitud de la antera	Longitud del estambre	Longitud del estilo	Estambre exerto	Longitud del ovario	Longitud del tubo floral
Ancho del ovario	1.0000	0.3819	0.3363	0.3501	0.2680	0.3513	0.2325
Longitud de la antera	0.3819	1.0000	0.4572	0.4895	0.4097	0.2031	0.3135
Longitud del estambre	0.3363	0.4572	1.0000	0.8947	0.7512	0.3340	0.4345
Longitud del Estilo	0.3501	0.4895	0.8947	1.0000	0.7190	0.3358	0.4396
Estambre exerto	0.2680	0.4097	0.7512	0.7190	1.0000	0.2557	0.3152
Longitud del ovario	0.3513	0.2031	0.3340	0.3358	0.2557	1.0000	0.2920
Longitud del tubo floral	0.2325	0.3135	0.4355	0.4396	0.3152	0.2920	1.0000

Figura 3. Promedios (\pm E.E.) de la altura total (a), altura de la copa (b) y diámetro a la altura del pecho (c) de los árboles hospederos de *P. calyculatus*



Modelos lineales generalizados

Los modelos lineales generalizados mostraron que la mayoría de los rasgos evaluados (con excepción de la longitud de la semilla) varían significativamente en relación al hospedero y sitio de estudio. Asimismo, tanto el volumen de néctar como su concentración de azúcar variaron significativamente respecto a la localidad. La Tabla 3 resume los valores encontrados en los modelos lineales generalizados para cada una de las variables respuesta evaluadas en relación a los factores establecidos y su interacción.

Morfometría floral

Aquellos muestreos creciendo en *Prunus serotina* (capulín) presentaron flores con mayor longitud del tubo floral (Figura 4a), estambres (Figura 4b) y estambres exsertos (Figura 4c), particularmente aquellas provenientes de Metepec. Por el contrario, las flores de muestreo colectadas en *Crataegus pubescens* (tejocote) mostraron los valores menores para estos rasgos, específicamente en las flores de los hospederos establecidos en la localidad de Ayometitla.

Las flores provenientes de la localidad de Tetlanohcan, independientemente de la especie de árbol hospedero de donde se colectaron, presentaron los valores promedio más bajos con respecto al ancho del ovario (Figura 5a). Sin embargo, fueron las flores de muestreos creciendo en tejocotes de la localidad de Ayometitla, las que tuvieron las menores longitudes de ovario (Figura 5b); y en general fueron las flores de muestreos de esta localidad quienes mostraron los menores valores de longitudes de anteras (Figura 5c).

Tabla 3. Modelos lineales generalizados (GLM) para evaluar el efecto de la especie hospedera y la localidad de desarrollo del muérdago *Psittacanthus calyculatus* sobre rasgos florales y características de sus frutos. Los valores de los efectos no significativos son resaltados en negro.

Variables respuesta	Variables explicativas								
	Hospedero			Sitio de estudio			Hospedero*Sitio de estudio		
Flores	t	gl	p	t	gl	p	t	gl	p
Ancho del ovario	1.885	2	0.05064	2.613	2	0.00904**	1.681	4	0.093
Longitud del ovario	3.149	2	0.00167**	1.231	2	0.21845	1.931	4	0.05367
Longitud del estambre	2.719	2	0.0066**	3.906	2	9.74E-05***	4.419	4	1.05E-05***
Longitud del estambre exerto	3.178	2	0.00151**	2.431	2	0.01515*	2.188	4	0.02880*
Longitud de la antera	1.988	2	0.046926*	3.743	2	0.000188***	1.989	4	0.04690*
Longitud del tubo floral	2.598	2	0.000947**	5.263	2	1.59E-07***	1.983	4	0.04752*
Néctar									
Volumen de néctar µl	1.011	2	0.312	5.0672	2	4.46E-07***	0.748	4	0.455
Concentración de azúcar mg/ µl	1.132	2	0.257733	6.907	2	6.84E-12***	3.852	4	0.00012***
Frutos									
Peso fruto	3.668	2	0.000249***	4.888	2	1.08E-06***	3.128	4	0.00177**
Longitud del fruto	1.632	2	0.10269	3.808	2	0.00014***	2.028	4	0.04680*
Peso semilla	4.484	2	7.65E-06***	4.627	2	3.89E-06***	6.06	4	1.55E-09***
Longitud de la semilla	1.74	2	0.082	0.289	2	0.772	0.312	4	0.755

Códigos de significancia: *** 0.001, ** 0.01, * 0.05

Figura 4. Promedios (\pm E.E.) por especie de hospedero y sitio de estudio de la longitud del tubo floral (a), del estambre (b) y estambre exerto (c) de flores de *P. calyculatus*

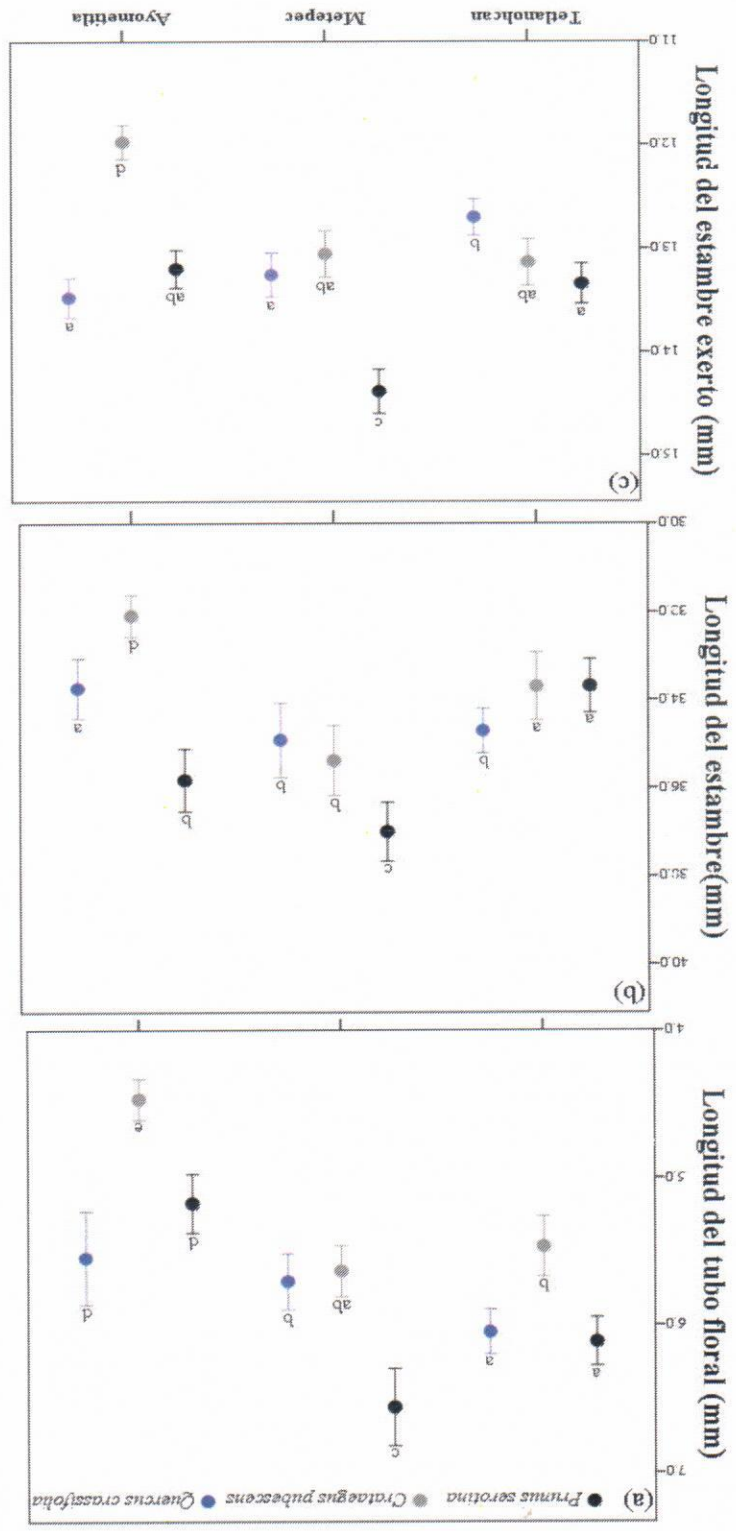
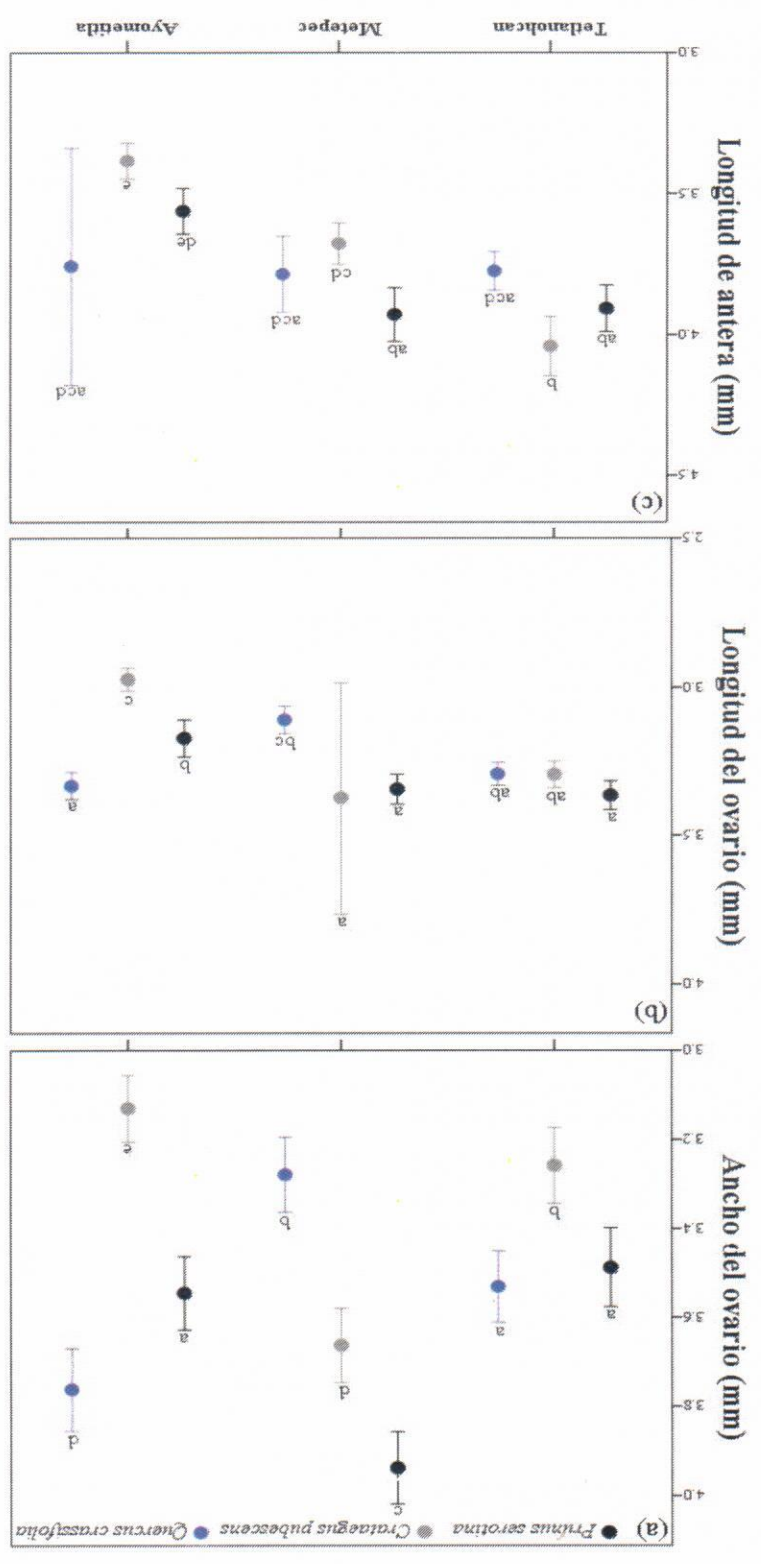


Figura 5. Promedios (\pm E.E.) por especie de hospedero y sitio de estudio de (a) ancho del ovario, (b) longitud del ovario y (c) longitud de la antera de flores de *P. calyculatus*



Néctar floral

En la cantidad de néctar disponible para colibríes polinizadores de *P. calyculatus* el sitio Tetlanohcan tuvo los promedios más bajos en las tres especies de hospederos. Sin embargo, estos valores no mostraron diferencias significativas con aquellos registrados en flores de muerdago creciendo en capulín de la localidad de Metepec. En promedio, el mayor volumen de néctar fue colectado en flores de muerdago de la localidad de Ayometitla. Independientemente de la localidad de registro, fueron las flores de muerdago creciendo en tejocote tuvieron en promedio el mayor volumen de néctar (Figura 6a). Este mismo patrón fue registrado con respecto a la concentración de azúcar (Figura 6b).

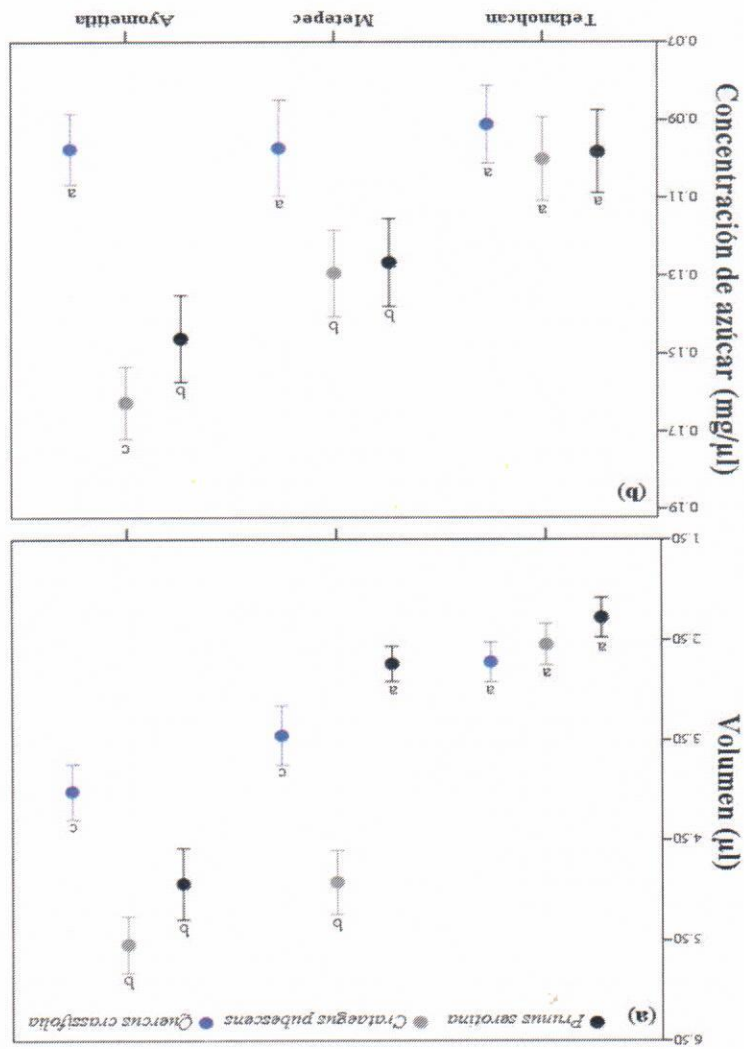
Visitantes florales

Se registraron un total de 163 visitas de colibríes a flores de *P. calyculatus* pertenecientes a doce especies: *Arthya heloisa*, *Eugenes fulgens*, *Archilochus colubris*, *A. alexandri*, *Hylocharis leucotis*, *Selasphorus rufus*, *S. sasin*, *S. platycercus*, *Calothorax lucifer*, *Amazilia beryllina*, *Colibri thalassinus* y *Lampornis clemenciae*. La localidad con mayor número de visitas registradas fue Tetlanohcan, donde el encino *Q. crassifolia* fue el hospedero con menor frecuencia de visitas, mientras que los dos hospederos restantes presentaron el mismo número de visitas. En los sitios Metepec y Ayometitla el número de visitas fue similar (47 y 46 respectivamente). En relación a los hospederos, el de mayor número de visitas de colibríes registradas fue el tejocote para las tres localidades (Figura 7, Taba 4). La especie *A. alexandri* fue registrada solo en Ayometitla, *A. beryllina* y *C. thalassinus* únicamente en Metepec, mientras que *L. clemenciae*, *S. rufus* y *S. sasin* se observaron en los tres sitios de estudio (Tabla 5).

Localidad	Chi-cuadrado	gl	p
Localidad	6.335	2	0.042
Hospedero	18.081	2	0.001
Localidad*Hospedero	10.736	4	0.030

Tabla 4. Modelo lineal generalizado, para el número de visitas realizadas por colibríes polinizadores de *Psittacanthus calyculatus*

Figura 6. Promedios (\pm E.E.) por especie de hospedero y sitio de estudio del volumen de (a) y concentración de azúcar (b) del néctar floral de *P. calyculatus*

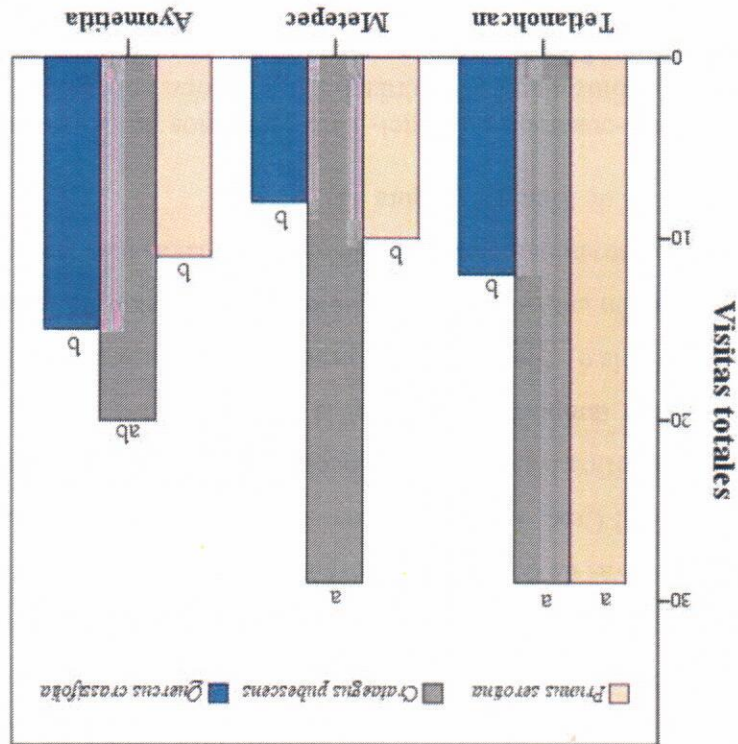


Prunus serotina (Ps), *Crataegus pubescens* (Cp), *Quercus crassifolia* (Qc)

Especie	Tetlanohcan			Metepc			Ayometitla		
	Ps	Cp	Qc	Ps	Cp	Qc	Ps	Cp	Qc
<i>Amazilia beryllina</i>				5					
<i>Archilochus colubris</i>	5	2		2					
<i>Archilochus alexandri</i>							2	7	7
<i>Aithya heloisa</i>	6			3					
<i>Caloherax lucifer</i>		17	1				5	3	
<i>Colibri thalassinus</i>				4	4				
<i>Eugenes fulgens</i>									2
<i>Hylcocharis leucotis</i>	2	2	3			2			
<i>Lampornis clemenciae</i>	7	2	5			5			1
<i>Selaphurus platycercus</i>				2			2	1	7
<i>Selaphurus rufus</i>	5	6	3	1	3	13			5
<i>Selaphurus sasin</i>	4					5			2

Tabla 5. Frecuencia de visitas por especie de colibrí para hospederos y localidad

Figura 7. Número de visitas de colibríes polinizadores a flores del muérdago *Psittacanthus calyculatus*, por sitio de estudio y especie de hospedero



Visitas			
	Chi-cuadrado	gl	p
Tetlanohcan	0.144	2	0.93
Metepec	2.441	2	0.295
Ayometitla	0.387	2	0.824
Hospederos	2.586	2	0.274
Localidades	6.029	2	0.049

Tabla 6. Pruebas de chi-cuadrado de Matel-Cox para datos de tiempos transcurrido para ocurrencia de visita de polinizadores al muerdago *Psittacanthus calyculatus*, en los diferentes sitios de estudio y especies hospederas

Con la finalidad de determinar si el tiempo de ocurrencia de las visitas que los colibríes hacen a las flores de *P. calyculatus* varía con respecto a la identidad del hospedero y/o la localidad donde se encuentre, se realizaron curvas de supervivencia (Figuras 8, 9, 10 y 11). Diferencias entre las curvas de ocurrencia de eventos de visita fueron analizadas a través de chi-cuadrada de Mantel-Cox. Los resultados de estas pruebas indicaron diferencias estadísticamente no significativas entre las especies hospederas dentro de cada una de las localidades de estudio y tampoco lo son para la comparación de las especies cuando se excluyen a los sitios (Tabla 6). Sin embargo, la prueba donde se excluyeron a los hospederos; es decir en la comparación entre localidades; se observó un valor marginal significativo ($\chi^2 = 6.029, p = 0.049$), mostrando que es probable registrar visitas más tempranas en flores de muerdago en la localidad de Metepec (Figura 12).

Con la finalidad de determinar si el tiempo de ocurrencia de las visitas que los colibríes hacen a las flores de *P. calyculatus* varía con respecto a la identidad del hospedero y/o la localidad donde este se encuentre, se realizaron curvas de supervivencia (Figuras 8, 9, 10 y 11). Diferencias entre las curvas de ocurrencia de eventos de visita fueron analizadas a través de chi-cuadrada de Mantel-Cox. Los resultados de estas pruebas indicaron diferencias estadísticamente no significativas entre las especies hospederas dentro de cada una de las localidades de estudio y tampoco lo son para la comparación de las especies cuando se excluyen a los sitios (Tabla 6). Sin embargo, la prueba donde se excluyeron a los hospederos; es decir en la comparación entre localidades; se observó un valor marginal significativo ($\chi^2 = 6.029, p = 0.049$), mostrando que es probable registrar visitas más tempranas en flores de muerdago en la localidad de Metepec (Figura 12).

Tabla 6. Pruebas de chi-cuadrado de Mantel-Cox para datos de tiempos transcurrido para ocurrencia de visita de polinizadores al muerdago *Psittacanthus calyculatus*, en los diferentes sitios de estudio y especies hospederas

Visitas			
	Chi-cuadrado	gl	p
Telanohcán	0.144	2	0.93
Metepec	2.441	2	0.295
Ayometitla	0.387	2	0.824
Hospederos	2.586	2	0.274
Localidades	6.029	2	0.049

Figura 8. Datos del tiempo transcurrido para la observación de un evento de visita de polinizadores a las flores del muerdago *Psittacanthus calycularis* para cada especie de hospedero dentro de la localidad de Tetlanohcan

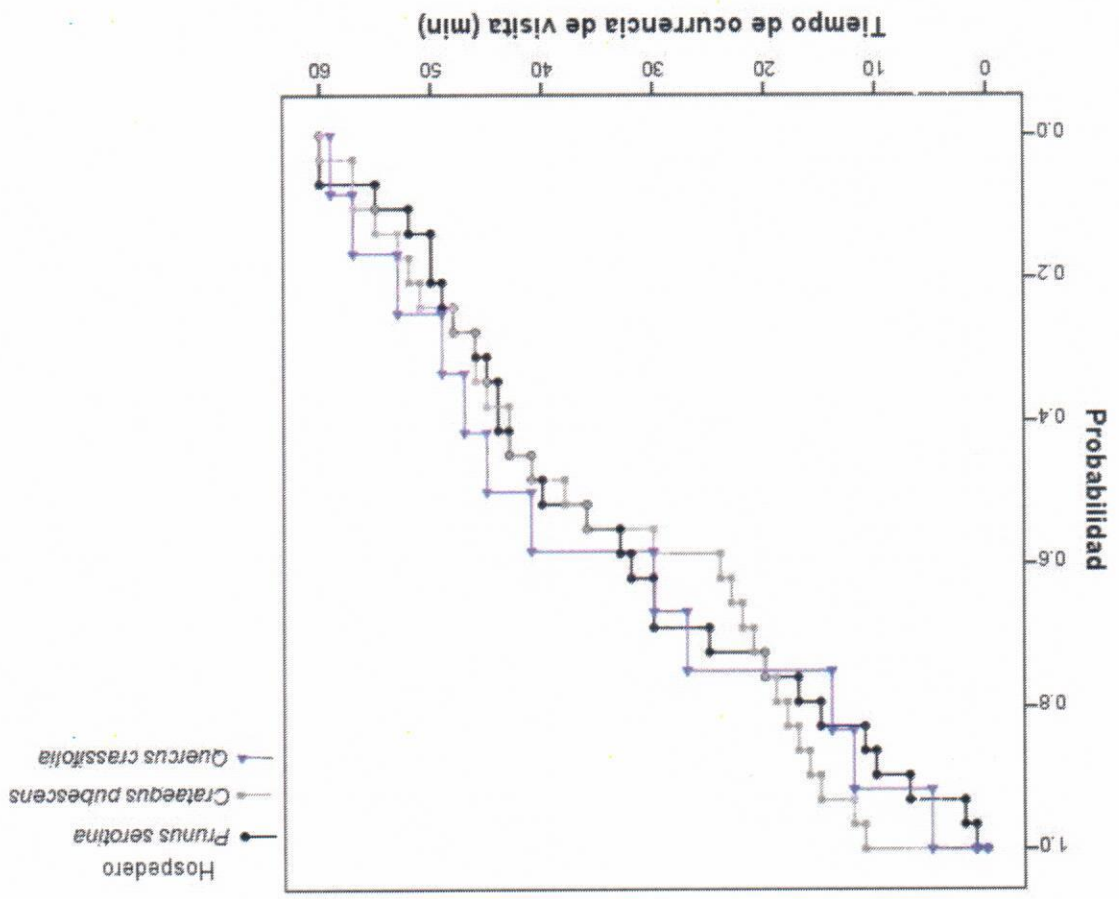


Figura 9. Datos del tiempo transcurrido para la observación de un evento de visita de polinizadores a las flores del muérdago *Psittacanthus calyculatus* para cada especie de hospedero dentro de la localidad de Metepec

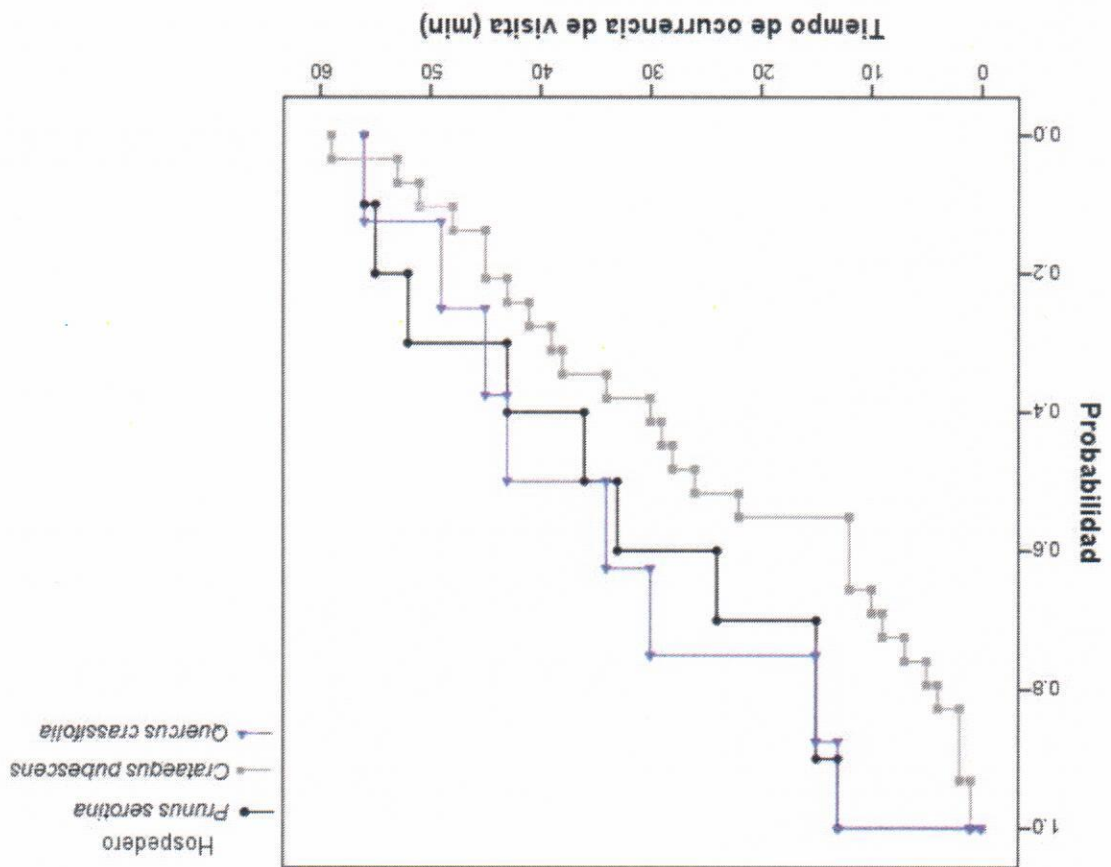


Figura 10. Datos del tiempo transcurrido para la observación de un evento de visita de polinizadores a las flores del muérdago *Psittacanthus calyculatus* para cada especie de hospedero dentro de la localidad de Ayometitla

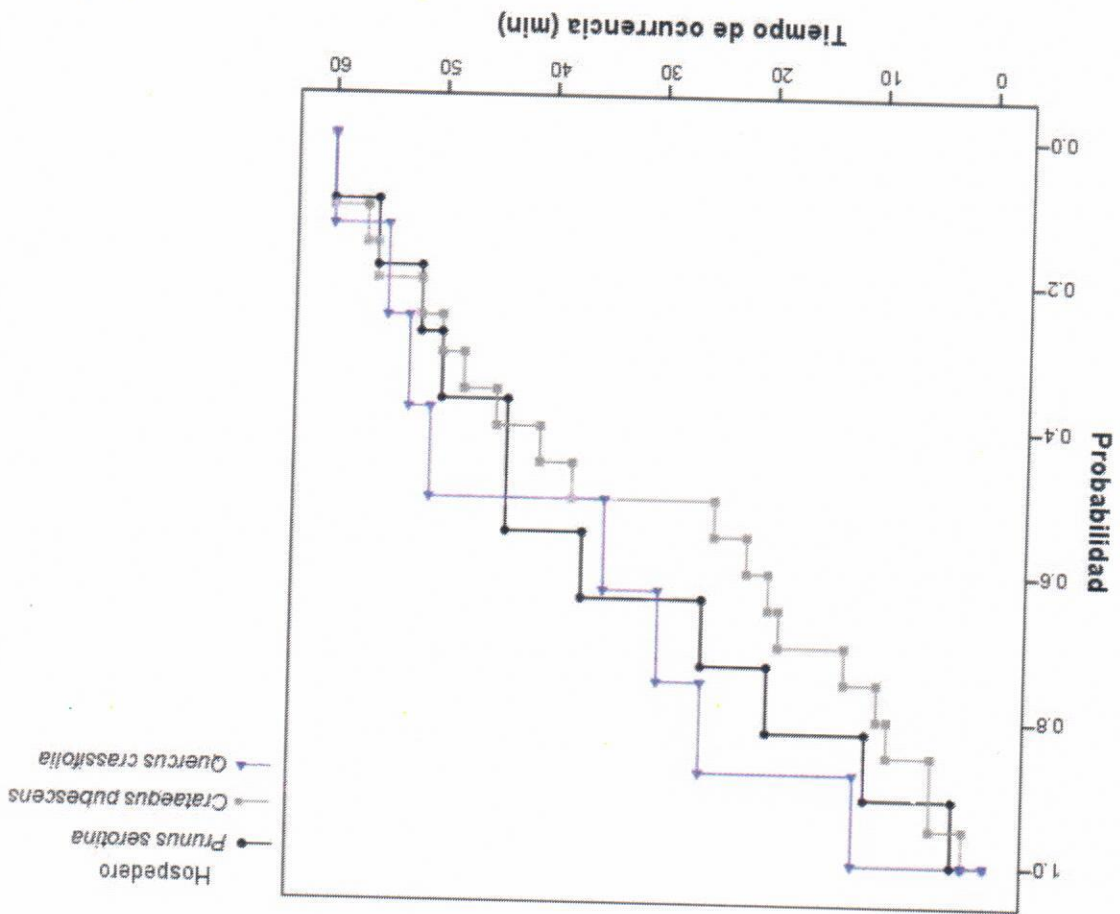
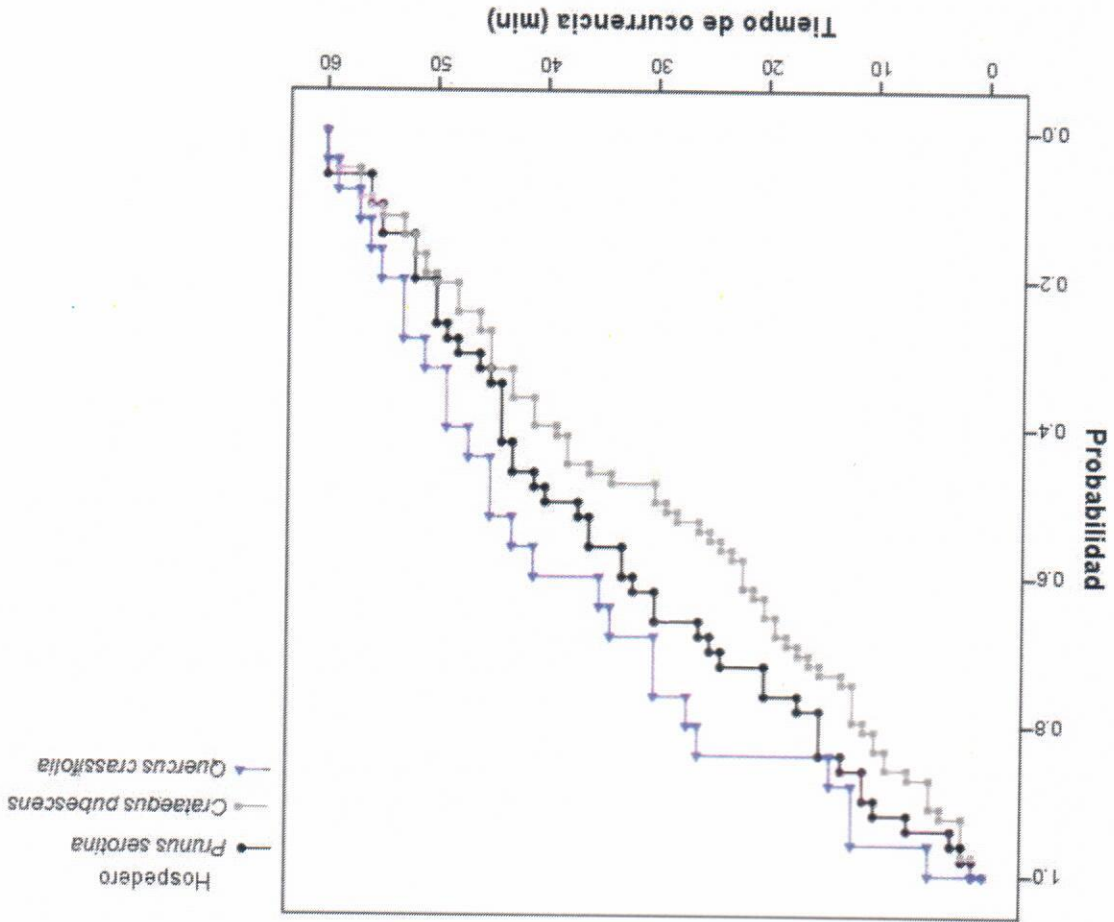
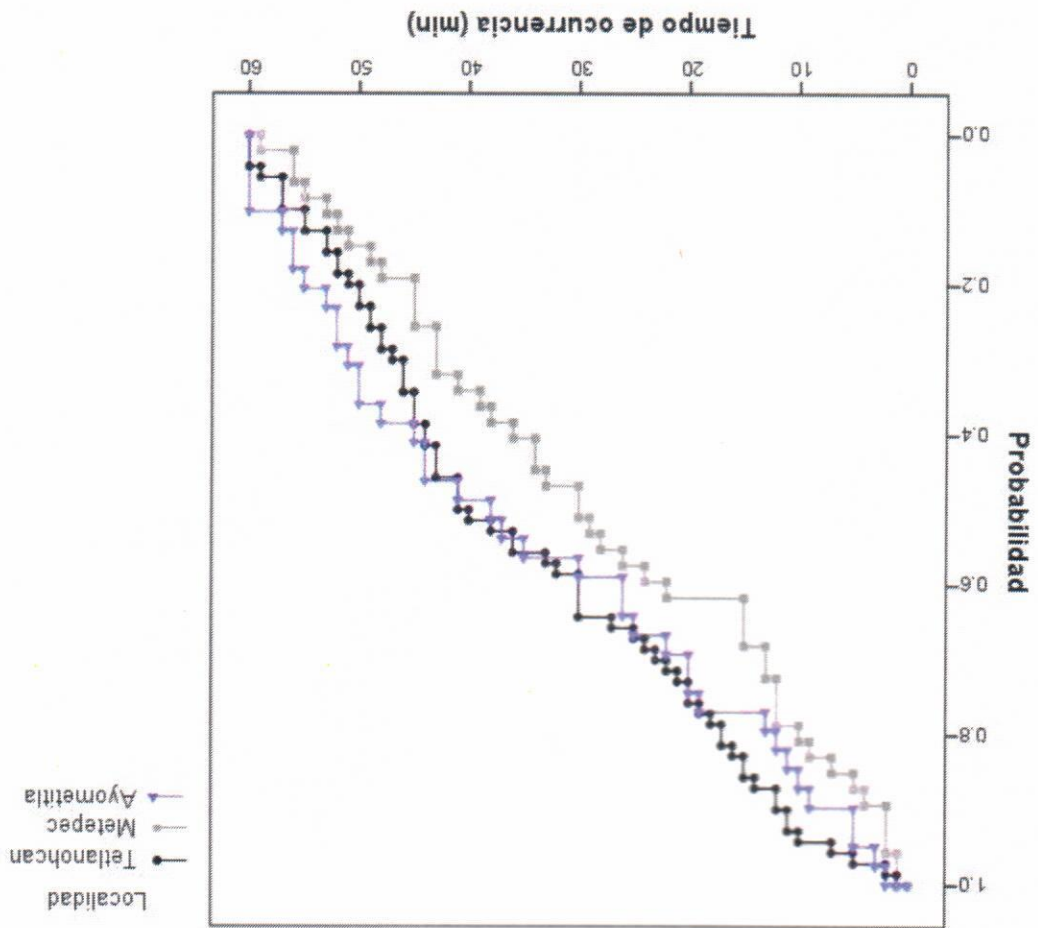


Figura 11. Datos del tiempo transcurrido para la observación de un evento de visita de polinizadores a flores del muérdago *Psittacanthus calycularis* por especie de hospedero excluyendo a los sitios de estudio



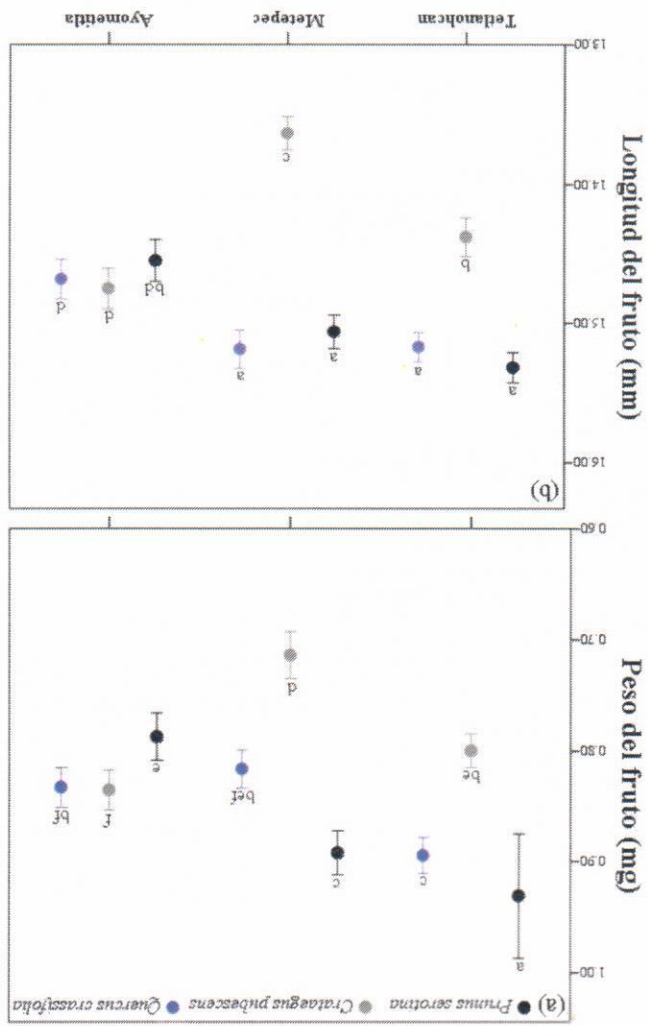
Frutos y semillas
 Al igual que en los rasgos morfológicos de las flores, los frutos con los menores valores de masa (Figura 13 a) y longitud (Figura 13b) fueron registrados en muestreos establecidos en tejocote, en específico de aquellos colectados en la localidad de Metepec.

Figura 12. Datos del tiempo transcurrido para la observación de un evento de visita de polinizadores a flores del muestreo *Psittacanthus calycularis* por sitio de estudio



En el caso del peso de las semillas de los frutos, los mayores valores fueron registrados en muérdagos creciendo en encinos de Tetlanohcan, mientras que aquellas semillas de muérdago provenientes de teocote creciendo en Metepec tuvieron los valores más bajos (Figura 14a).

Figura 13. Promedios (\pm E.E.) por especie de hospedero y sitio de estudio del peso del fruto (a) y el peso de la semilla (b) de *P. calyculatus*



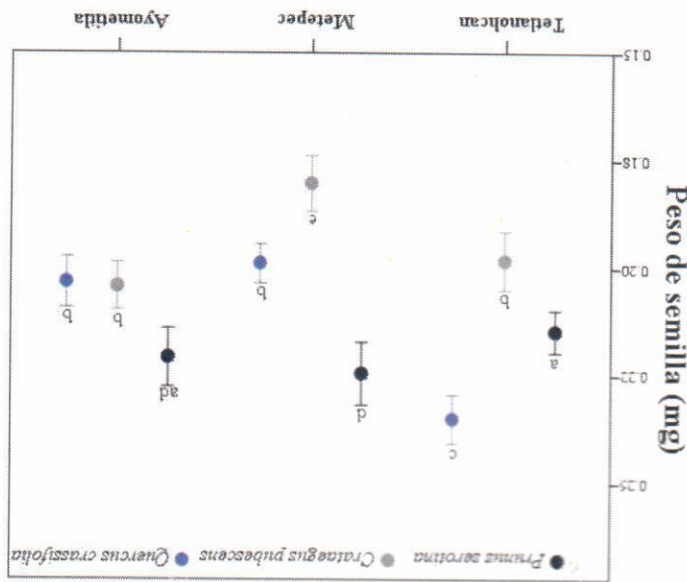
La variación en el tamaño de estructuras florales en relación a la disponibilidad de recurso o condiciones ambientales ha sido descrita en plantas autótrofas como fuente de expresión de

Rasgos florales

mayor número de visitas de colibríes. Sin embargo, las que contuvieron mayor volumen de néctar, y consecuentemente registraron el tamaño de estudio Ayometitla. Por el contrario, las flores más pequeñas correspondieron a los muestreos establecidos en tejocote (*C. pubescens*) del sitio también en los muestreos viviendo en este hospedero. Por el contrario, las flores más grandes se encuentran. Coincidentemente, los frutos y semillas de mayor tamaño fueron registrados establecidos en el capulín (*P. serotina*), independientemente de la localidad donde estas se desarrollan, afectan directamente la expresión de variación fenotípica en estos rasgos. Nuestros datos mostraron que las flores y sus estructuras son más grandes en muestreos y frutos. Asimismo, la especie de hospedero y el sitio geográfico donde los muestreos se establecieron en Tlaxcala, no son homogéneas en la expresión de rasgos morfológicos en flores de *P. calyculatus* en nuestro estudio sugieren que las poblaciones muestreadas de *P.*

6. DISCUSIÓN

Figura 14. Promedios (\pm E.E.) por especie de hospedero y sitio de estudio del peso del fruto *P. calyculatus*



las propiedades genéticas de las poblaciones. En el caso particular de las plantas parásitas, como *P. calyculatus*, la variaciones en arquitectura, tamaño o expresión de fenotipos inusuales han sido atribuidas a dos factores, el primero asociado a las condiciones ambientales de los sitios donde se encuentran y el segundo, aunque menos abordado, a los hospederos con los que interactúan. En el estado de Michoacán, por ejemplo, se describió un desfase en la fenología de *P. calyculatus* entre sitios de muestreo, que por sus condiciones ambientales fueron considerados contrastantes, las diferencias encontradas en la fenología son atribuidas a cambios en altitud mientras que la disponibilidad de nutrientes asociada a la variación en tamaño de las flores, como efecto indirecto (Díaz-Estrada 2009). El efecto de los nutrientes también fue propuesto por Medel (1995) que sitúa al estado fisiológico y de nutrientes de los hospederos como factor determinante para la expresión de variación fenotípica dentro de las poblaciones en plantas holoparasitas. Con base en lo anterior se podría suponer que el hospedero tejocote de la localidad de Ayometitla podría estar creciendo bajo deficiencia de nutrientes y como consecuencias produce flores con estructuras de menor tamaño en comparación con el resto de los hospederos y sitios de estudio, una predicción que amerita ser puesta a prueba en estudios futuros.

Además de la variación en rasgos morfológicos inducidos en las flores de *P. calyculatus*, la recompensa disponible para los polinizadores también indican diferencias significativas. En contraste con el tamaño de las estructuras florales, la disponibilidad de néctar floral fue mayor en muestreo establecido en tejocote de las localidades de Ayometitla y Metepec cuyas flores son también visitadas con mayor frecuencia por colibríes. Esta relación entre grandes recompensas y mayor número de visitas ha sido reportada como un patrón en otros sistemas (Thomson y cols. 1989, Galen y Plawright 1985).

La fuente de variación en la producción de néctar floral se ha analizado bajo el contexto de disponibilidad de recursos, el agua y luz, por ejemplo, y han demostrado ser trascendentales en su producción pero también han sido asociados a la elongación de estructuras florales. Asumiendo que la inversión de agua para mantener la turgencia de las flores y la producción de néctar se traducen en gastos significativos de agua, el tamaño de las flores y disponibilidad de néctar estaría sujeta a presiones relacionadas a su disponibilidad. De esta manera y con base en lo observado se podría sugerir que *P. calyculatus* establecido en tejocote podría estar reduciendo la inversión de agua para producir estructuras florales de

menor tamaño para beneficiar la producción de néctar y de esta manera asegurar mayor número de visitas de colibríes para asegurar la polinización de una mayor cantidad de flores, desafortunadamente nuestros datos no nos permiten saber si esto se traduce en un mayor éxito reproductivo.

En relación a la identidad de los visitantes florales es importante destacar que a pesar de encontrarse especies generalistas como visitantes, solo dos especies fueron registradas dentro de los tres sitios, sin embargo, ninguna de las dos fueron observadas visitando flores de *P. calyculatus* establecido en los tres hospederos. Además, en la frecuencia de visitas por especie en ninguno de los casos representan más del 50 % de las visitas registradas lo que sugiere que las especies de polinizadores no tienden a la preferencia por muerdago creciendo en un determinado hospedero. Asimismo, aunque las diferencias en el número total de visitas puede ser atribuible a la disponibilidad de néctar ofertado por las flores en de muerdago establecido en diferentes hospederos, en el caso particular de los hospederos capulín y tejocote de Tetlanohcan que presentan frecuencias de visitas altas pero representan los valores de néctar disponible más bajos, el ensamble y tamaño de las poblaciones de colibríes dentro de los sitios sería la respuesta tentativa a esta situación (Sobral y cols. 2010).

Frutos y semillas

El tamaño del fruto es uno de los caracteres sujetos a selección por parte de sus dispersores-consumidores (Jordano 1995). Por ejemplo, las aves frugívoras buscan la optimización del consumo de energía a favor de los frutos de mayor tamaño con semillas pequeñas ejerciendo una fuerza selectiva indirecta en las semillas que se traduce en efectos directos en el éxito reproductivo de las plantas (Jordano 1987). Esto sugiere que las diferencias encontradas en el tamaño de frutos de *P. calyculatus* entre hospederos podría repercutir en la dispersión de semillas, sin embargo esto no puede ser asegurado debido a que en nuestro trabajo no se realizaron observaciones para determinar las preferencias de los dispersores. Asimismo, debido a que en este muerdago los frutos de mayor peso tuvieron también las semillas con mayor masa, es difícil determinar qué podrían estar optimizando los dispersores de esta especie, y posiblemente la gran disponibilidad de frutos durante la fructificación sea la respuesta. Observaciones adicionales a este respecto son necesarias. Pese a ello, desde la perspectiva del muerdago, el tamaño de las semillas podría traducirse en mayores posibilidades de un establecimiento exitoso (Dawson y Ehleringer 1990, Gonzales y cols.

2007) basándose en el supuesto de que esto representa mayor cantidad de recursos para el desarrollo del hábitat antes de establecerse la interacción con su hospedero (Dawson y Ehleringer 1990).

Alternativamente, las diferencias en el tamaño del fruto podrían estar asociadas al ensamblaje de las poblaciones de aves frugívoras. Las características de estas poblaciones podrían estar actuando como limitantes a través de la selección tamaños específicos de frutos por situaciones ajenas a la recompensa ofrecida, por ejemplo, el tamaño de la apertura del pico podría determinar el tamaño de fruto con más éxito para ser consumido y dispersado (Sobral y cols. 2010).

La variación encontrada en el tamaño de los frutos y semillas de *P. calyculatus* entre las especies de hospederos ya había sido reportada por Lara y cols. (2009). Sin embargo las diferencias encontradas en este trabajo donde se evaluó la longitud y ancho de frutos y semillas de *P. calyculatus* no son significativas en frutos pero sí en semillas. Además opuesto a lo que nuestros resultados indican, las semillas de los muérdagos creciendo en capulín y tejocote son estadísticamente similares y de menor tamaño que aquellas tomadas de individuos establecidos en *Salix bonplandiana*, hospedero no contemplado para este estudio.

Efecto de los hospederos

Los hospederos pueden afectar de distintas maneras a los muérdagos, particularmente en su establecimiento y la posterior dispersión de sus semillas. Es evidente que en un sitio específico, aun cuando los potenciales árboles hospederos estén en densidad y abundancia similar, la presencia de muérdagos sea variable, como consecuencia de la falla en el establecimiento derivada de múltiples factores. Las características morfológicas de los hospederos vecinos pueden simplificarse como características atractivas o poco atractivas a los dispersores (por ejemplo mayor dosel, altura, etc.), pero además rasgos distintivos que faciliten la adhesión de las semillas de muérdago durante el establecimiento y la penetración de la corteza para su germinación juegan un papel importante. Debido a que las semillas de muérdago pueden inicialmente adherirse fuertemente a la corteza de las ramas (por la presencia de la vicina que cubre las semillas), para posteriormente iniciar la germinación y penetración de la corteza, pequeñas diferencias en sus propiedades físicas (como dureza o rugosidad) o químicas de esta, así como características asociadas a la densidad del dosel

(abierto o cerrado) del hospedero pueden representar la diferencias para un establecimiento exitoso (Dawson y Ehleringer 1990, Glatzel y Geils 2009).

Estudios en este sentido han sido realizados en muérdagos del género *Psittacanthus*. Por ejemplo, se demostró que semillas de *P. schiedeanus* en el centro de Veracruz se establecen con más éxito en árboles de su hospedero más abundante (*Liquidambar styraciflua*) que además tiene, en comparación con las otras especies de hospedero, el dosel más abierto (López de Buen y Ornelas 2002). Asimismo, posteriores resultados utilizando la misma especie de muérdago mostraron que las semillas inoculadas en las mismas especies hospederas de donde fueron colectadas, presentaron las mayores tasas de establecimiento, denotando compatibilidad hospedero-específica (Ramírez y Ornelas 2012).

Patrones de compatibilidad con hospederos particulares ha sido reportada previamente en *P. calyculatus* en Tlaxcala. Lara y cols. (2009), mostraron que las semillas de frutos de muérdagos colectados en el capulín, se establecen con más éxito al ser depositadas en individuos de la misma especie que las depositadas en otras especies de hospederos como tejocote o sauce (*S. bonplandiana*). Coincidentemente, es el capulín el hospedero con el dosel más abierto, sugiriendo que posiblemente la incidencia solar y su posterior relación con la tasa fotosintética del muérdago, es mejor en los doseles abiertos que cerrados. Si un efecto se da a este nivel, las diferencias encontradas en nuestro estudio respecto a la morfología de las flores y frutos posiblemente estén relacionadas con este aspecto. Sin embargo, es indispensable indicar que además de las propiedades físicas, la composición química de los hospederos es determinantes en la germinación de las semillas de muérdagos ya que puede disminuir su viabilidad (Dawson y Ehleringer 1990).

Una vez que un muérdago se ha establecido, suficiente agua, nutrientes minerales y luz son necesarios para completar el ciclo de vida, lo cual indirectamente también depende de la condición del hospedero. Por ejemplo, para el muérdago *Loranthus europaeus* creciendo en distintas especies de *Quercus*, una mejor condición del hospedero reduce el desarrollo de los muérdagos. En un ambiente favorable de humedad y nutrientes, estos árboles tienen un desarrollo óptimo y pueden incluso cubrir totalmente a los muérdagos y afectar su crecimiento; pero en sitios secos e infértiles los encinos tienen un desarrollo más lento, y los muérdagos se incrementan y eventualmente proliferan con rapidez (Glatzel y Geils 2008). Sin embargo, estas condiciones de calidad de los hospederos no necesariamente

La variación encontrada en el tamaño de estructuras florales en relación a los sitios de estudio nos remite a que las flores con estructuras de mayor tamaño las encontramos dentro de la localidad de Metepec. En contraste, la localidad de Ayometitla, más cálida, se es considerado el más frío.

mucho mayor al de Metepec e igual al máximo de Tetlanohcan, y en relación a este último podría considerarse como el sitio más cálido, debido a que el valor inferior de su rango es temperatura que oscila entre 14-16°C que no representa el valor máximo entre sitios pero si distinguir que Ayometitla localidad con el valor intermedio de altitud, tiene un rango de Tetlanohcan representan la altitud más baja y alta, respectivamente. También se puede En nuestro estudio se puede observar un gradiente altitudinal donde Metepec y

del ambiente (Premoli y Mathiasen 2011).

pueden analizar las respuestas de los organismos a las variaciones en las condiciones físicas gradientes altitudinales se consideran "experimentos naturales" a lo largo de los cuales se físico de los ambientes como la temperatura, humedad y precipitación. De esta manera, los (Pedroso 2010). La altitud, por ejemplo, se sabe tiene efectos sobre la variación en el medio variabilidad fenotípica de las características vegetativas y reproductivas de las plantas población se encuentra establecida pueden estar asociada a la expresión o aumento de la Características geográficas, edáficas, latitudinales, longitudinales y climáticas donde una

Efecto de los sitios de estudio

ellos), pueden tener o no un efecto directo en los muerdagos. hospederos creciendo en distintas zonas (que impliquen también diferencias en calidad para de la compleja interacción hospedero-muerdago, sugieren que aun las mismas especies de en relación a los encontrados en los sitios control. Aunque estos son solo algunos ejemplos la condición del hospedero coincidió con el aumento del número de brotes de los muerdagos en las áreas manipuladas incrementaron el consumo de agua y carbón. El mejoramiento de mejorar el status de agua y nutrientes de los hospederos. En relación al control, los árboles *Pinus ponderosa*, uno de los cuales fue manipulado por adelgazamiento (forest thinning) para examinaron el desarrollo de brotes de *Arceuthobium vaginatum* en dos sitios similares de familia Viscaeeae (Hawksworth y Wiens 1996). Por ejemplo, Bickford y cols. (2005) forma independiente a ellas, tal como fue demostrado en muerdagos holoparasitos de la implican una mayor o menor viabilidad de los muerdagos, pudiendo estos desarrollarse de

encontraron las flores de menor tamaño. Esta relación podría ser explicada por la tasa de transpiración de agua incrementada por la temperatura del sitio, aumentando la pérdida de agua y por lo tanto la disponibilidad para la elongación de las células y mantenimiento de la turgencia de flores. De esta manera, los muestreos establecidos en esta localidad podrían estar reduciendo el tamaño de sus flores como estrategia para reducir los costos de agua en la manutención de las flores y la posibilidad de invertir en la disponibilidad de néctar para polinizadores. Esta relación agua-producción de néctar y biomasa, ha sido ya demostrada en plantas donde al disminuir la disponibilidad de este recurso la biomasa y tamaño de estructuras florales además de la producción de néctar se ve afectada negativamente (Carroll y cols. 2001, Mal y Lovett 2005, Caruso 2006). En este sentido es importante destacar que Ayometitla presumiblemente representa el sitio con mayor perturbación debido en gran medida a su ubicación geográfica al encontrarse cercana a una carretera con gran afluente vehicular lo que provocaría un aumento en la temperatura del sitio.

En relación a Tetlanohcan, que es el sitio más elevado y frío, es importante destacar que el volumen de néctar disponible es significativamente menor que en las otras dos localidades, este fenómeno que podría ser explicado en relación a la disponibilidad de agua sin embargo según las datos con los que se cuentan de precipitación indican que no existen diferencias entre los sitios de estudio, por lo que sería necesario indagar otras posibilidades sobre las posibles causas de este fenómeno en Tetlanohcan.

Por último, en relación con los sitios de estudio, como se ha señalado en la metodología la distribución de *P. calyculatus* en el estado de Tlaxcala se reduce a la llanura sureste de la entidad donde no existen barreras geográficas que generen aislamiento de nuestras poblaciones de estudio y que pudieran fomentar la formación de ecotipos. La variación observada en los fenotipos de *P. calyculatus* entre poblaciones en ausencia de barreras geográficas podría interpretarse como una variación continua o clinar, que es característica de especie con distribución amplia en presencia de gradientes ambientales sobre las características de las especies (Donoso 1979). Sin embargo, esto implicaría que nuestros resultados siguieran este gradiente, situación que no sucede pues Ayometitla que es la comunidad intermedia del gradiente altitudinal representa los valores más pequeños en la morfología de frutos y flores.

- Finalmente, los patrones de variación fenotípica en la morfología de flores y peso de semillas y frutos observados en *P. calyculatus* indican que la interacción de las características ambientales de los sitios y las de los hospederos actúan de manera conjunta en la expresión de variación fenotípica de esta especie. Las características físicas de los sitios de estudio también ejercen presiones importantes para inducir variación fenotípica en nuestro sistema de estudio. Es importante destacar que el medio físico de los sitios de estudio pueden ser un factor determinante en el estado fisiológico y de nutrientes para el hospedero por lo que la disponibilidad de recursos en estos sitios repercutiría indirectamente en *P. calyculatus*. Al ser una planta hemiparásita aérea, todos los recursos para llevar a cabo la fotosíntesis son provistos por los hospederos, lo que significaría que diferencias en la disponibilidad de recursos para el hospedero se traducen en recursos para el muérdago. Sin embargo, tendría que tomarse en consideración que al ser diversas las especies hospederas donde *P. calyculatus* se logra establecer tienen diferentes capacidad para obtener sus recursos.
- Además cuando agregamos las consecuencias de un despliegue diferencial de recompensa para los polinizadores y dispersores de semillas, consecuencia de la diferencia en disponibilidad y uso de recursos el éxito reproductivo podría ser afectado de manera indirecta. En general, los resultados obtenidos por el presente estudio sugieren que la expresión se los genotipos de *P. calyculatus* y la consecuente variación en sus fenotipos debe entenderse como el resultado de la adaptación al medio ambiente abiótico y sus interacciones con hospedero, polinizadores y dispersores de semillas.
- Las poblaciones muestreadas de *P. calyculatus* en Tlaxcala, no son homogéneas en la expresión de rasgos morfológicos en flores y frutos.
- La especie de árbol hospedero y el sitio geográfico donde los muérdagos se desarrollan, afectan directamente la expresión de variación fenotípica en estos rasgos. Las flores y sus estructuras, los frutos y semillas son más grandes en muérdagos establecidos en el capulín *Prunus serotina*, independientemente de la localidad donde estas se encuentren.
- Por el contrario, las flores más pequeñas correspondieron a los muérdagos establecidos en tejocote *Crataegus pubescens* del sitio de estudio Ayometitla. Sin

7. CONCLUSIONES

embargo, son estas flores, las de menor tamaño, las que contuvieron mayor volumen de néctar, y consecuentemente registraron el mayor número de visitas de colibríes.

- Estudios futuros en la dirección de la presente tesis deben analizar la (1) compatibilidad reproductiva en entrecruzadas de flores de muérdagos creciendo en los distintos hospederos; y (2) la relación de las diferencias en las recompensas ofrecidas (néctar y frutos) por muérdagos creciendo en distintos hospederos sobre la conducta de polinizadores y dispersores, y el consecuente efecto en el éxito reproductivo de *Psittacanthus calycularius*.

- Antonomics J. 2006. Evolution in a closely adjacent plant population x long term persistence of pre reproductive isolation at a mine boundary. *Heredity* 97:33-37.
- Acosta R, Cházaro M y Patiño RM. 1992. Los muerdagos del Estado de Tlaxcala, México. Folleto divulgativo 17, Jardín Botánico Tizatlán-Gobierno del Estado de Tlaxcala, México.
- Agrawal A. 1998. Induced response to herbivory and increased plant performance. *Science* 279:1201-1202.
- Atsatt PR. 1970. Hemiparasitic flowering plants: Phenotypic canalization by hosts. *Nature* 225: 1161-1163.
- Atsatt PR y Guldberg L. 1978. Host influence on floral variability in *Orthocarpus densiflorus* (Scrophulariaceae). *Plant Systematics and Evolution* 129: 167-176.
- Azpetia F y Lara C. 2006. Reproductive biology and pollination of the parasitic plant *Psittacanthus calyculatus* (Loranthaceae) in central México. *Journal of the Torrey Botanical Society* 133: 428-429.
- Baldwin I T. 1999. Inducible nicotine production in native *Nicotiana* as an example adaptive phenotypic plasticity. *Journal of Chemical Ecology* 25:3-30.
- Begon M, Townsend CR y Harper J. L. 2006. *Ecology, from individuals to ecosystems*. Editorial Blackwell publishing, Australia.
- Bickford, CP, Kolb TE y Geils, B.W. 2005. Host physiological condition regulates parasitic plant performance: *Arceuthobium vaginatum* subsp. *cryptopodum* on *Pinus ponderosa*. *Oecologia* 146: 179-189.
- Blick R, Burns K y Moles A. 2012. Prediction network topology of mistletoes-host interactions: do mistletoes really mimic their hosts? *Oikos* 121:761-771.
- Bradshaw AD. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics* 13:115-155.
- Borear JB. 1969. An analysis of populations of Irish *Euphrasia L.* *Watsonia* 7: 69-91.
- Boose D. 1997. Sources of variation in floral nectar production rate in *Epilobium canum* (Onagraceae): implications for natural selection. *Oecologia*. 110:493-500

8. BIBLIOGRAFIA

- Carroll AB, Pallardy SB y Galen. 2001. Drought stress, plant water status, and floral trait expression in fireweed, *Epilobium angustifolium* (Onagraceae). American Journal of Botany 88: 438–446.
- Callaway RM y D'Antonio CM. 1991. Shrub facilitation of coast live oak establishment in central California. Madroño 38:158–169.
- Callaway RM y Davis FW. 1999. Recruitment of *Quercus agrifolia* in central California: the importance of shrub-dominated "gaps." Journal of Vegetation Science 9: 646–656.
- Callaway R, Pennings S y Richards C. 2003. Phenotypic plasticity and interactions among plants. Ecology 84 (5): 1115–1128
- Caruso C. 2006. Plasticity of inflorescence traits in *Lobelia siphilitica* (Lobeliaceae) in response to soil water availability. American Journal of Botany 93(4): 531–538.
- Chazaro M y Oliva H. 1987. Loranthaceae del centro de Veracruz y zona limítrofe de Puebla I. Cact. Y Suc. Mex. 32(3): 55–60.
- Chory J, Peto CA, Ashbaugh M, Saganich R, Pratt L y Ausubel F. 1989. Different roles for phytochrome in etiolated and green plants deduced from characterization of *Arabidopsis thaliana* mutants. Plant Cell 1: 867–880.
- Cresswell JE. 1990. How and why do nectar-foraging bumblebees initiate movements between inflorescences of wild bergamot *Monarda fistulosa* (Lamiaceae)? *Oecologia* 82:450–460.
- De Buen LL y Ornelas, JF. 2002. Host compatibility of the cloud forest mistletoe *Psittacanthus schiedeanus* (Loranthaceae) in central Veracruz, Mexico. American Journal of Botany 89: 95–102.
- Dawson TE y Ehleringer. 1991. Ecological correlates of seed mass variation in *Phoradendron juniperinum*, a xylem-tapping mistletoe. *Oecologia* 85:332–342.
- Díaz-Estrada CN. 2010. Biología reproductiva del muérdago *Psittacanthus calyculatus* (DC) Don. (Loranthaceae) en tres sitios contrastantes en la cuenca Cuitzeo, Michoacán, México. Tesis de licenciatura en biología. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo.
- Donoso, C. 1979. Geneecological differentiation in *Nothofagus obliqua* (Mirb.) oerst. in Chile. Forest Ecology and Management 2: 53–66.

- Dudley SA y Schmitt J. 1996. Testing the adaptive plasticity hypothesis: density-dependent selection on manipulated stem length in *Impatiens capensis*. American Naturalist 147:445-465.
- Falconer DS. 1989. *Introduction to quantitative genetics*. Longman Science and Technology, New York, USA.
- Galen C, Sherry R y Carrol A. 1999. Are flowers physiological sinks or faucets? Costs and correlates of water use by flowers of *Polemonium viscosum*. Oecologia 118: 461-470.
- Galen C y Plowright R. 1985. The effects of nectar level and flower development on pollen carry-over in inflorescences of fereweed (*Epilobium angustifolium*). Can J Bot 63:488-491.
- Glatzel G y Geils BW. 2008. Mistletoe ecophysiology: host-parasite interactions. Botany, 87: 10-15.
- Gonzales WL, Suarez LH, Guíñez R y Medel R. 2007. Phenotypic plasticity in the holoparasitic mistletoe *Tristerix aphyllus* (Loranthaceae): consequences of trait variation for successful establishment. Evol. Ecol. 21:431-444.
- Grime JP, Crick J y Rincon J. 1986. The ecological significance of plasticity. Pages en Jennings D. y Trewas A., editores. Plasticity in plants. The Company of Biologists, Cambridge, UK.
- Hambler DJ. 1958: Some taxonomic investigations on the genus *Rhinanthus*. Watsonia 4:101-116.
- Harvell CD. 1990. The ecology and evolution of inducible defenses. Quarterly Review of Biology 65:323-340.
- Hawksworth FG y Wiens D. 1996. Dwarf mistletoe: biology, pathology, and systematics. [Online]. Agricultural Handbook 709. United States Department of Agriculture, Forest Service, Washington, D.C. Disponible en: www.fjvtrmrs.nau.edu/publications/ah_709/ [accesado 20 mayo 2015].
- Heide OM. 2005. Ecotypic variation among European arctic and alpine populations of *Oxyria digyna*. Arctic, Antarctic, and Alpine Research 37: 233-238

- Henning S y Heide-Jørgensen. 2011. Parasitic plants. En *Encyclopedia of biological Invasions*. Simberloff D. y Rejmánek M (eds.). Editorial Berkeley and Los Angeles: University of California Press. California pp. 504-510.
- Hawksworth FG y Wiens D. 1996. Dwarf mistletoe: biology, pathology, and systematics. [Online]. Agricultural Handbook 709. United States Department of Agriculture, Forest Service, Washington, D.C. Disponible en: www.rmrs.nau.edu/publications/ah_709/ [accesado 20 mayo 2015].
- Herrera C. 1988. Plant size, spacing patterns, and host-plant selection in *Ostrya quadrivartita*, a hemiparasitic dioecious shrub. *Journal of Ecology* 76: 995-1006.
- Hutchings M, y Kroon H. 1994. Foraging in plants: the role of morphological plasticity in resource acquisition. *Advances in Ecological Research* 25: 159-238.
- Jordano P. 1995. Frugivore-mediated selection on fruit and seed size: birds and St Lucie's cherry *Prunus mahaleb*. *Ecology* 76:2637-2639
- Karlsson T. 1976. *Euphrasia* in Sweden: hybridization, parallelism, and species concept. *Bot. Notiser* 129: 49-60.
- Karlsson. 1974. Recurrent ecotypic variation in *Rhinantheae* and *Gentianaceae* in relation to hemiparasitism and mycotrophy. *Bot. Notiser* 127: 527-539.
- Kearns CA, Inouye DW 1993. *Techniques for pollination biologists*. University Press of Colorado.
- Lara C, Pérez G y Ornelas J F. 2009. Provenance, guts, and fate: Field and experimental evidence in a host-mistletoe-bird system. *Ecoscience* 16(3):399-407.
- Levin DA. 2009. Flowering-time plasticity facilitates niche shifts in adjacent populations. *New Phytologist* 183:661-666.
- Lortie CJ y Aarssen, L. W. 1996. The specialization hypothesis for phenotypic plasticity in plants. *International Journal of Plant Sciences* 157: 484-487.
- Mal T y Lovett-Doust J. 2005. Phenotypic plasticity in vegetative and reproductive traits in an invasive weed, *Lythrum salicaria* (Lythraceae), in response to soil moisture. *American Journal of Botany* 92(5): 819-825.
- Mazer S y Schick C. 1991. Consistency of population parameters for life history and floral traits in *Raphanus sativus* L. L Norms of reaction and the nature of genotype by environment interactions. *Heredity* 67:143-156.

- Medel R, Vergara E, Silva A y Serey I. 1995. Variation of the architectural phenotype of *Tristerix aphyllus* in central Chile. *Revista chilena de historia natural*. 68:451-458
- Mitchell RJ y Waser NM. 1992 Adaptive significance of *Ipomopsis aggregata* nectar production: pollination success of single flowers. *Ecology* 73:633-638
- Myers JH y Bazely D. 1991. Thorns, spines, prickles, and hairs: are they stimulated by herbivory and do they deter herbivores? En: *Phytochemical induction by herbivores*. Tallamy DW y Raupp MJ (eds.) Editorial John Wiley and Sons. New York, USA. Pp 325-345.
- Morales AT y Westoby M. 2004. Seedling survival and seed size: a synthesis of the literature. *J Ecol* 92:372-383
- Mostacedo B y Fredericksen T. 2000. Manual de métodos básicos de muestreo y análisis en ecología vegetal. Manejo Forestal Sostenible (BOLFOS). Bolivia pp. 8-17.
- Pearcy R. W. 1999. Responses of plants to heterogeneous light environments. *En Handbook of functional ecology*. Pugnaire FI y Valladares F (eds.). Editorial Marcel Dekker, New York, USA. pp. 269-314.
- Pedroso HL, Rocha-Filho LC y Lomônaco C. 2010. Variación fenotípica de plantas del Cerrado (Sabana brasileña) frente a la heterogeneidad ambiental Ecosistemas 19 (1): 24-36.
- Premoli C. y Mathiasen P. 2011. Respuestas ecofisiológicas adaptativas y plásticas en ambientes secos de montañas: *Nothofagus pumilio*, el árbol que acaparo los Andes australes. *Ecología Austral* 21:251-269.
- Pyke GH, Day LP y Wale KP. 1988. Pollination ecology of Christmas bell (*Blandfordia nobilis* SM): effects of adding artificial nectar on pollen removal and seed set. *Aust J Ecol* 13:279-284.
- Quinn, J. A. 1978. Plant ecotypes: ecological or evolutionary units?. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 105: 58-64.
- R Core Team. 2014. A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>.
- Ramírez MM y Ornerías JF. 2012. Cross-infection experiments of *Psittacanthus schideanus*: effects of host provenance, gut passage, and host fate on mistletoe seedling survival. *Plant Disease* 96:780-787.

- Real L y Rathcke BJ. 1991. Individual variation in nectar production and its effects on fitness in *Kalmia latifolia*. *Ecology* 72: 149-155.
- Robinson D y Rorison IH. 1988. Plasticity in grass species in relation to nitrogen supply. *Functional Ecology* 2:249-257.
- Smith AJE. 1963. Variation in *Melampyrum pratense* L. *Watsonia* 5: 336--367.
- Sobral M, Larrinaga AR y Guitián J. 2010. Do seed-dispersing birds exert selection on optimal plant trait combinations? Correlated phenotypic selection on the fruit and seed size of hawthorn (*Crataegus manoxynda*). *Evol. Ecol.* 24: 1277-1290.
- Stearns SC. 1989. Trade-offs in life-history evolution. *Functional Ecology* 2:259-268.
- Strauss-Debenedett S y Bazzaz FA. 1996. Photosynthetic characteristics of tropical trees along successional gradients. Pp. 162-186 en Mulkey S.S, Chazdon R. L. y Smith A.P. Editores. *Tropical forest plant ecophysiology*. Chapman and Hall, New York, New York, USA.
- Sultan SE. 1987. Evolutionary implications of phenotypic plasticity in plants. *Evolutionary Biology* 21:127-178.
- Sultan SE. 1995. Phenotypic plasticity and plant adaptation. *Acta Botanica Neerlandica* 44:363-383.
- Sultan SE. 2000. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends in Plant Science* 5: 537-542.
- Ter Borg SJ. 1972. Variability of *Rhinanthus serotinus* Oborny in relation to the environment. Ph.D. Dissert., Groningen State Univ., The Netherlands.
- Thomson J D, McKenna MA y Cruzan M.B. 1989. Temporal patterns of nectar and pollen production in *Aralia hispida*: implications for reproductive success. *Ecology* 70:1061-1068.
- Turesson G. 1922. The genotypical response of the plant species to the habitat. *Hereditas* 3: 211-350.
- Van Kleunen M y Fischer M. 2005. Constraints on the evolution of adaptive phenotypic plasticity in plants. *New Phytologist* 166: 49-60.
- Via S y Lande R. 1985. Genotype-environment interaction and the evolution of phenotypic plasticity. *Evolution* 39:505-522.

- Via S, Gornikiewicz R De Jong G, Scheiner SM, Schlichting CD y Van Tienderen PH. 1995. Adaptive phenotypic plasticity: consensus and controversy. Trends in Ecology and Evolution 10: 212-217.
- Vidal-Russell y Nickrent D. 2008. The first mistletoes: Origins of aerial parasitism in Santalales. Molecular phylogenetics and evolution 47:523-537.
- Weinig C. 2002. Phytochrome photoreceptors mediate plasticity to light quality in flowers of the Brassicaceae. American Journal of Botany 89: 230-235.
- Weatwood JH, Yoder JI, Timko MP y de Pamphilis C.W. 2010. The evolution of parasitism in plants. Trends in Plant Science 15:227-235.
- Whealwright NT. 1993. Fruit size in a tropical tree species: variation, preference by birds, and heritability. Vegetation 107:163-174.
- Wilkins DA. 1963. Plasticity and establishment in *Euphrasia*. Ann. Bot. 27: 533-552.
- Yeo, P.F., 1964. The growth of *Euphrasia* in cultivation. Watsonia 6: 1-24.
- Zimmerman M y Pyke GH. 1988. Experimental manipulations of *Polemonium foliosissimum*: effects on subsequent nectar production, seed production, and growth. J Ecol. 76:777-789.