



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE TLAXCALA

DIVISIÓN DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

**El papel del comportamiento de aves frugívoras y el tipo de
hospedero en la prevalencia, dispersión y establecimiento del
muérdago *Psittacanthus calyculatus* (Loranthaceae) en
Tlaxcala, Tlax.**

T E S I S

Que para obtener el grado de
Maestro en Ciencias Biológicas

P r e s e n t a

Guillermo Alejandro Pérez Flores

Director De Tesis:

Dr. Carlos Alberto Lara Rodríguez

Comité Tutorial

Dr. Juan Francisco Ornelas Rodríguez

Dr. Carlos Rafael Cordero Macedo

Este trabajo se realizó en el Laboratorio de Ecología del Comportamiento del Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta de la Universidad Autónoma de Tlaxcala y fue financiado como parte del proyecto SEP-CONACyT con número de registro 40180 dirigido por el Dr. Carlos Alberto Lara Rodríguez, así como por la beca CONACyT número 177871 otorgada al Biol. Guillermo Alejandro Pérez Flores para estudios de maestría.

El Programa de la Maestría en Ciencias Biológicas se encuentra registrado en el padrón del Programa Institucional de Fortalecimiento del Postgrado (PIFOP) SEP-CONACyT. Registro número PIFOP-UAT-2000-30-03.

AGRADECIMIENTOS

Manifiesto mis más sinceros agradecimientos: Al comité tutorial de este trabajo de tesis; Dr. Juan Francisco Ornelas y Dr. Carlos Rafael Cordero, por los valiosos comentarios que en su mayoría fueron vertidos en este trabajo.

Al comité evaluador por las observaciones críticas siempre bien intencionadas a este trabajo; Dr. Armando Martínez, Dr. Alejandro Córdoba y Dr. Arturo Estrada a quien agradezco además por su invaluable apoyo en la revisión minuciosa y estadística de este trabajo.

A la Lic. Socorro Romero por la revisión gramatical y ortográfica del escrito final.

Al Dr. Carlos Lara por la inversión de tiempo, dedicación y apoyo durante el desarrollo de este trabajo y por compartir amablemente sus conocimientos y experiencia.

A la Dra. Margarita Martínez Gómez por su aceptación y apoyo que permitieron el desarrollo y buen término de esta tesis en el programa de la maestría que coordina.

RESUMEN

El comportamiento de forrajeo de las aves que consumen frutos de muérdagos puede jugar un importante papel en la dispersión de estas plantas parásitas a distintos hospederos, así como en la prevalencia y distribución de los muérdagos en un sitio determinado. Los estudios enfocados en evaluar la interacción entre aves dispersoras, muérdagos y sus hospederos, generalmente han ignorado aspectos sobre el comportamiento de forrajeo de las aves y cuestiones relacionadas con la compatibilidad entre los muérdagos y sus hospederos, además de carecer de una visión integral de estos factores, obteniendo por consiguiente resultados aislados sin considerar el efecto de la interacción. En el presente trabajo se analizó la interacción de forma integral, al evaluar el papel del comportamiento de forrajeo del ave *Ptilonotus cinereus* en la dispersión de frutos y procesamiento de semillas del muérdago *Psittacanthus calyculatus*, así como el posible efecto del origen y destino de los frutos, en la germinación y establecimiento del muérdago sobre tres especies de árboles hospederos: *Crataegus pubescens*, *Prunus serotina* y *Salix bonplandiana*. Los resultados obtenidos sugieren que el comportamiento de *P. cinereus* así como sus patrones de forrajeo están estrechamente relacionados con los patrones de distribución de la infección del muérdago en la zona. Mediante experimentos de inoculación de semillas del muérdago sobre tres hospederos, se demostró que las semillas sometidas a un procesamiento digestivo del dispersor presentan una mayor proporción de germinación y establecimiento en los distintos hospederos con respecto a las semillas sin este tratamiento. Asimismo, se encontró que la germinación se ve afectada significativamente en relación con la especie de hospedero de la cual proceden las semillas depositadas. Lo anterior sugiere una posible especialización a nivel local entre el muérdago y los hospederos en el sitio de estudio, mediada principalmente por los patrones conductuales de forrajeo de su dispersor.

ÍNDICE

	<i>Pág.</i>
1. INTRODUCCIÓN.....	1
2. ANTECEDENTES.....	4
3. JUSTIFICACIÓN.....	6
4. OBJETIVOS.....	7
4.1. Objetivo general.....	7
4.2. Objetivos particulares.....	7
5. MÉTODOS	8
5.1. Sitio de estudio	8
5.2. Descripción de especies	8
5.2.1. El muérdago.....	8
5.2.2. Los hospederos.....	9
5.3. Cuantificación de la prevalencia e intensidad de infección.....	10
5.4. Determinación de aves consumidoras de <i>P. calyculatus</i>	11
5.5. Evaluación de la conducta de forrajeo de <i>P. cinereus</i>	11
5.6. Evaluación del procesamiento de frutos de <i>P. calyculatus</i> por <i>P. cinereus</i>	12
5.7. Germinación y establecimiento de <i>P. calyculatus</i> , sobre tres especies hospederas.....	12
5.7.1. Evaluación del papel del hospedero.....	12
5.7.2. Evaluación conjunta del procesamiento de semillas y el tipo de hospedero.....	13
5.8. Análisis estadísticos.....	13
6. RESULTADOS	15
6.1. Cuantificación de la prevalencia e intensidad de infección.....	15
6.2. Determinación de aves consumidoras de <i>Psittacanthus calyculatus</i>	17
6.3. Evaluación de la conducta de forrajeo de <i>P. cinereus</i>	17
6.3.1. Descripción de conductas de <i>P. cinereus</i> observadas durante el forrajeo.....	18
6.4. Evaluación del procesamiento de frutos de <i>P. calyculatus</i> por <i>P. cinereus</i>	19
6.5. Germinación y establecimiento de <i>P. calyculatus</i> , sobre tres especies de hospederos...	22
6.5.1. Germinación.....	22
6.5.2. Establecimiento.....	22

7. DISCUSIÓN.....	25
8. CONCLUSIONES.....	31
9. PERSPECTIVAS.....	32
10. REFERENCIAS.....	33
11. ANEXOS.....	40
12. PUBLICACIONES.....	43

1. INTRODUCCIÓN

Muérdagos-aves: la importancia de la conducta del dispersor

La asociación entre muérdagos y aves ha sido reportada desde los tiempos de Aristóteles (Browne 1646). Actualmente, es bien conocido que la mayoría de los muérdagos son dispersados por aves (Kuijt 1969, Restrepo 1987, Reid 1991, Murphy y cols. 1993, Reid y cols. 1995, Herrera 2002), muchas de las cuales han evolucionado adaptaciones digestivas como son un estómago muscular poco desarrollado y un intestino corto, lo cual les permite un procesamiento efectivo y una deposición de la semilla por defecación, como ha sido demostrado con aves de los géneros *Phainopepla*, *Bombycilla* y *Mimus* (Walsberg 1975, Restrepo 1987, Reid 1991, Murphy y cols. 1993, Soto-Gamboa y Bozinovic 2002). Esta alta especialización animal para la dispersión de los propágulos supone que la adecuación de los muérdagos dependería en gran medida de los patrones conductuales de forrajeo, desplazamiento y percha de sus aves dispersoras (Reid 1989, Sargent 1995, Ladley y Kelly 1996, López de Buen y Ornelas 1999, Wenny 2001, Aukema y Martínez del Rio 2002a).

Se sabe que algunas de las ventajas para las plantas que son dispersadas por aves incluyen: (1) el incremento en la supervivencia debido a la reducción de la competencia con plántulas vecinas, (2) la disminución en los niveles de mortalidad por depredadores, herbívoros y patógenos que responden a la densidad y distancia de la planta madre, y (3) los beneficios relacionados con el sitio de llegada o micrositios favorables (Herrera 2002). De esta manera, la forma en que un dispersor ingiere, mueve y procesa frutos, así como la forma en que deposita las semillas se relacionará directamente con la adecuación del muérdago.

La distribución de los muérdagos, como la de muchos otros macroparásitos, es agregada entre los árboles hospederos (Donohue 1995, Aukema y Martínez del Rio 2002b). Se ha sugerido que estos patrones de distribución pueden ser debidos a la conducta de los dispersores; sin embargo, sólo dos trabajos realizados en muérdagos de zonas áridas de Chile (*Tristerix aphyllus*) y Estados Unidos (*Phoradendron californicum*) han expuesto esta relación (Martínez del Rio y cols.1996, Aukema y Martínez del Rio 2002a). Ambos estudios demuestran que la preferencia de sitios de percha de las aves dispersoras (*Mimus thenca* y

Phainopepla nitens, respectivamente) puede resultar en una deposición diferencial de semillas de muérdagos entre especies de hospederos y que la selección del hospedero por parte de las aves es un factor que explica la prevalencia y grado de infección de individuos de una especie de hospedero. Estudios a este respecto sobre especies de muérdagos en zonas templadas son desconocidos hasta la fecha.

Muérdagos-hospederos: la importancia de la compatibilidad

Explicaciones alternativas o complementarias sobre la distribución de los muérdagos se han enfocado particularmente en el papel de las características de los hospederos. Los muérdagos (Loranthaceae) son hemiparásitos obligados que obtienen el agua, minerales y carbohidratos, del árbol hospedero por medio del haustorio (Hull y Leonard 1964, Ehleringer y Marshall 1995, Lamont 1983 y 1985, Pate 1995, Nickrent 2002). Se han considerado negativos para sus hospederos, debido a que provocan debilitamientos, deformaciones, reducción del crecimiento y eventualmente la muerte (Hernández 1991), aunque esto último no ocurre siempre (Reid y Lange 1988, Sterba y cols. 1993).

Los muérdagos pueden ser desde específicos hasta generalistas en cuanto a sus hospederos (Reid y cols. 1995, Norton y Carpenter 1998), aunque a menudo la prevalencia e intensidad de su infección difiere entre sus especies hospederas (López de Buen y Ornelas 1999, Aukema y Martínez del Rio 2002a). Por ello, ciertas características particulares de los árboles hospederos a escala local pueden estar jugando un papel muy importante en los patrones de distribución y prevalencia de los muérdagos. De esta manera, el uso diferencial de hospederos dentro de un sitio puede explicarse por tres procesos: (1) que las aves puedan defecar o perchar más frecuentemente sobre algunos hospederos que sobre otros (Reid 1989), (2) que las semillas de muérdago puedan llegar a establecerse con mayor éxito en algunas especies de hospederos que en otras (Reid y cols. 1995, López de Buen y Ornelas 2002), y (3) que los muérdagos adultos puedan diferir en persistencia entre especies de hospederos (Hoffman y cols. 1986, López de Buen y Ornelas 2002). Estos puntos sugieren que además de los aspectos conductuales de los dispersores, las características del hospedero son esenciales para los muérdagos. A este respecto, Radomiljac (1998) sugiere que la germinación de

semillas de muérdago está poco influenciada por el tipo de sustrato al cual se adhiere y sólo se requieren condiciones convenientes de agua, oxígeno y luz. Sin embargo, otros estudios han demostrado que la persistencia y establecimiento de la semilla depende del tamaño de la rama hospedera (Reid 1987 y 1989, Sargent 1995, Yan y Reid 1995, Ladley y Kelly 1996, Norton y Ladley 1998) y que la agrupación de semillas así como características de la corteza del árbol hospedero pueden explicar la falla en el desarrollo y crecimiento de semillas de muérdago (Sargent 1995, López de Buen y Ornelas 2002).

Por último, un aspecto poco explorado es la posible especialización local que puedan sufrir algunas poblaciones de muérdagos. En este sentido, Norton y De Lange (1999) sugieren que la variación en la abundancia relativa del árbol hospedero a través del tiempo puede ser un factor clave que determina el grado de especialización en muérdagos, por lo que los muérdagos desarrollarían compatibilidad y hasta especificidad en el hospedero en que son más frecuentemente depositados.

Interacción muérdago– aves dispersoras – hospederos

La conducta de las aves dispersoras y las características intrínsecas de los hospederos han sido consistentemente resaltadas como cruciales para el éxito reproductivo de los muérdagos en general, sin embargo es necesario considerar el estudio integral de este tipo de interacciones. En el presente trabajo se evaluó el papel que juegan las aves dispersoras locales (consumo y proceso digestivo de frutos de muérdago), y el tipo de hospedero en la prevalencia, germinación y establecimiento del muérdago *P. calyculatus* (Loranthaceae) sobre tres especies de árboles hospederos en Tlaxcala, Tlax.

2. ANTECEDENTES

El papel que juegan las aves en el consumo de frutos de muérdagos y el proceso digestivo que mejora la germinación de las semillas han sido reiteradamente resaltados (Ladley y Kelly 1996). Esta capacidad fisiológica del dispersor se puede ver también afectada por los patrones de forrajeo de cada especie de ave. Por ejemplo, en un estudio con el muérdago *Tristerix aphyllus* y el ave dispersora *Mimus thenca*, Martínez del Rio y cols. (1996) proponen que la distribución del muérdago se relaciona estrechamente con los patrones de forrajeo y conducta del dispersor.

En un estudio realizado en el centro de Veracruz, López de Buen y Ornelas (1999 y 2002) evaluaron el comportamiento de forrajeo y selección de hospedero de tres especies de aves dispersoras del muérdago *Psittacanthus schiedeanus*. Sus resultados concluyen que la selección de hospederos por aves dispersoras de muérdago es uno de los factores conductuales que sirven para explicar inicialmente las diferencias en prevalencia entre especies de hospedero y la variación en los niveles de infección entre individuos de una de las especies hospederas que estudiaron. Asimismo sugieren que la especialización local del muérdago por algunos hospederos es el resultado del comportamiento territorial de forrajeo de sus dispersores. A este respecto, Aukema y Martínez del Rio (2002a), en un estudio realizado con el muérdago *Phoradendron californicum*, que es dispersado por el ave *Phainopepla nitens* sobre árboles hospederos de la especie *Prosopis velutina*, sugieren que la distribución del muérdago es resultado de los patrones de deposición de semillas que generan los dispersores y que éstos dependen de la conducta de percha y forrajeo. En un estudio posterior, Aukema y Martínez del Rio (2002b) propusieron que la deposición de semillas se incrementa desproporcionadamente en árboles infectados y con mayor altura así como con las preferencias del ave por la arquitectura de dosel del árbol hospedero.

En cuanto al efecto de las características del árbol hospedero en la compatibilidad y establecimiento de los muérdagos, Sargent (1995) encontró que el tamaño de la rama en la cual es depositada la semilla influye fuertemente en el destino de la misma, debido a que en ramas del hospedero con diámetro de 10 a 14 mm es más factible el establecimiento del muérdago *Phoradendron robustissimum*. En este sentido, el papel que juegan otras

características de los árboles hospederos en el establecimiento de los muérdagos ha sido propuesto frecuentemente. Por ejemplo, Norton y De Lange (1999) cuantificaron el grado de especificidad del hospedero en cinco especies de muérdagos de Nueva Zelanda, sugiriendo que la abundancia relativa de los hospederos es el factor que determina el grado de especialización muérdago-hospedero, de tal modo que la disponibilidad en el espacio y tiempo del hospedero determina los patrones de especificidad. Rodl y Ward (2002) realizaron un estudio con el muérdago *Plicosepalus acaciae* en el cual señalaron que existen interacciones entre las semillas y su hospedero principal *Acacia radiana* durante la germinación; sus resultados sugieren que estas interacciones se basan en señales químicas que son activas durante las primeras etapas de desarrollo de las plántulas y que permiten la formación de la conexión haustorial.

Por todo lo anteriormente señalado, resulta importante vincular el papel que desempeña la conducta de los dispersores y las características de los hospederos en el establecimiento de los muérdagos, ya que el estudio integral de estas interacciones será útil para entender cuál es el rumbo ecológico y evolutivo en el cual se desarrollan.

3. JUSTIFICACIÓN

El comportamiento de las aves dispersoras y las características individuales de los hospederos han sido reiteradamente considerados como los factores decisivos para el éxito reproductivo de los muérdagos en general. Sin embargo, la mayoría de los estudios realizados sólo han considerado la interacción desde la perspectiva muérdago-ave o muérdago-hospedero de manera separada, lo cual limita el análisis conjunto de la interacción.

En el presente estudio se integran ambas perspectivas, por primera vez se evalúa conjuntamente el papel del comportamiento de las aves frugívoras y el tipo de hospedero en aspectos como la prevalencia, germinación y establecimiento de un muérdago de una región de clima templado. *P. calyculatus* es una especie ampliamente distribuida en el estado de Tlaxcala, se ha identificado como parásito de una extensa variedad de árboles hospederos nativos y cultivados de importancia ecológica y económica, pero no se tiene ningún antecedente de estudios que describan a las especies de aves dispersoras en el Estado así como de las interacciones entre los dispersores y los hospederos más frecuentes. Este estudio aportará datos sin antecedente en el Estado por lo que resulta una primera aproximación en la comprensión de los sistemas muérdago-ave-hospedero de regiones templadas.

4. OBJETIVOS

4.1. Objetivo general:

- Evaluar el papel de la conducta de forrajeo y el procesamiento digestivo de las aves dispersoras, y el efecto del hospedero, sobre la prevalencia, germinación y establecimiento del muérdago *Psittacanthus calyculatus* en Tlaxcala, Tlax.

4.2. Objetivos particulares:

- Evaluar la prevalencia e intensidad de infección por *P. calyculatus* en árboles de *Crataegus pubescens* y *Prunus serotina* en el sitio de estudio.
- Determinar las especies de aves que consumen frutos de *P. calyculatus* y describir su comportamiento de forrajeo.
- Evaluar la conducta de forrajeo de las aves dispersoras del muérdago *P. calyculatus*
- Evaluar experimentalmente la importancia del procesamiento de semillas por las aves dispersoras y el tipo de hospedero, en la germinación y establecimiento de *P. calyculatus*.

5. MÉTODOS

5.1. Sitio de estudio

El sitio de estudio es un área perturbada de aproximadamente 10 ha de un huerto inhabilitado de tejocote (*Crataegus pubescens*) en el cual también se encuentran árboles nativos de capulín (*Prunus serotina*). Ambas especies de árboles se encuentran parasitadas por el muérdago *Psittacanthus calyculatus* y dentro de la zona también se encuentran otras especies arbóreas como tepozán (*Buddleia cordata*), ocote (*Pinus leiophylla*) y eucalipto (*Eucalyptus camaldulensis*). El sitio pertenece al municipio de Acuitlapilco, Tlaxcala, y se localiza a 19° 17.97' N, 98° 14.6' O, a 2552 m.s.n.m.

5.2. Descripción de especies

5.2.1. El muérdago

Los muérdagos del género *Psittacanthus* (Loranthaceae) comprenden entre 75 y 80 especies a escala mundial. Son típicamente tropicales y de amplia distribución en el continente americano. En México se han identificado a la fecha 11 especies distribuidas desde el nivel del mar hasta las zonas montañosas. En el estado de Tlaxcala solo se reporta una especie, *P. calyculatus* (Acosta y cols. 1992), cuyos hospederos más frecuentes son: tejocote (*Crataegus pubescens*), capulín (*Prunus serotina*), aguacate (*Persea americana*), manzano (*Pyrus malus*), peral (*P. communis*) y zapote blanco (*Casimiroa edulis*). Se le encuentra también sobre especies ornamentales como ailite (*Alnus acuminata*) y sauces (*Salix bonplandiana* y *S. babilonica*) (Hernández 1991). No se cuenta con información local sobre las aves que dispersan sus semillas.

***Psittacanthus calyculatus* ((DC.) Don.), “Hongo o injerto”.** Es un arbusto hemiparásito que va de 0.3 a 1.8 m de longitud, con gran cantidad de ramificaciones erectas o colgantes (Hernández 1991). Posee tallos cuadrangulares con un pequeño margen laminal por ángulo, que se extiende a lo largo del entrenudo primordialmente en las partes más jóvenes. Sus hojas son ovadas o lanceoladas, de 3.5 a 14 cm de longitud, pinnatinervadas y con el ápice redondeado u obtuso. Produce inflorescencias corimbosas, con numerosas flores arregladas en

grupos de tres, de color amarillo naranja o rojo brillante y perianto de 3 a 8 cm de largo (Oliva 1983). Las flores son hermafroditas monostáficas (Bullock 1985), cada una con seis pétalos y seis estambres, unidos cada uno a cada parte del perianto. Su fruto es una baya de color negro rojizo cuando madura, subglobosa de hasta 1.5 cm (Oliva 1983), rodeada de una sustancia pegajosa llamada viscina (Cházaro y cols. 1992). En Tlaxcala sólo se localiza en las llanuras situadas al sur de la entidad, sobre árboles que en su mayoría han sido plantados en programas de reforestación dirigidos a áreas urbanas o desforestadas y dentro de una distribución altitudinal que va de los 2200 a 2500 m (Acosta y cols.1992).

5.2.2. Los hospederos

***Crataegus pubescens* (Kunth) Steud. (Rosaceae). Tejocote.** Es un árbol o arbusto de 4 a 10 m de altura, copa extendida, sombra densa, sus hojas son romboides-elípticas, margen aserrado, haz verde oscuro y glabro, envés más pálido y pubescente. Su tronco es recto, ramas rígidas con espinas y corteza color gris rojiza. Flores blancas en umbelas de 2 a 6 flores, su fruto es semejante a una pequeña manzana, amarilla anaranjada. (Vázquez-Yanes y cols. 1999). En Tlaxcala la floración inicia en enero y sus frutos maduran en noviembre y diciembre, se encuentra ampliamente distribuido por lo general en zonas llanas (Acosta y Delgado 1992). En el sitio de estudio se encuentra en forma cultivada.

***Prunus serotina* subsp. *capuli* (Cav.) McVaugh. (Rosaceae). Capulín.** Árbol caducifolio de 5 a 15 m de altura, con un diámetro a la altura del pecho de hasta 1.2 m, copa ancha. Hojas ovadas a lanceoladas, margen aserrado, verde oscuro y brillante. Tronco largo y recto en el bosque, pero en los claros corto y ancho. Ramas alternas, corteza café o grisácea. Flores pequeñas y blancas, en racimos colgantes. El fruto es una drupa color negro rojizo en la madurez, con una sola semilla esférica. (Vázquez-Yanes y cols. 1999). Su floración es de diciembre a mayo. Se encuentra diseminado de forma silvestre en todo el estado de Tlaxcala generalmente a orillas de caminos en zonas de cultivo y poblados (Acosta y Delgado 1992).

***Salix bonplandiana* Kunth. (Salicaceae). Sauce, Ahuejote o Huejote.** Árbol perennifolio o caducifolio, de 10 hasta 25 m de altura, diámetro a la altura del pecho de hasta 80 cm, copa

columnar estrecha, sombra escasa. Hojas simples, alternas, linear-lanceoladas a oblongas, glabras, margen serrulado, ramas abundantes, delgadas, corteza café oscuro, rugosa, fisurada. Inflorescencias con flores densas, su fruto es una cápsula corta color pardo-amarillento o rojizo claro. Es Monoico y se encuentra como árbol típico del paisaje lacustre, es nativo del Valle de México, silvestre y cultivado. En estado silvestre se le encuentra a orilla de canales, zanjas y arroyuelos, en climas templados. (Vázquez-Yanes y cols. 1999). En el estado se encuentra en suelos arenosos sobre márgenes de escurrimientos y ríos (Acosta y Delgado 1992).

5.3. Cuantificación de la prevalencia e intensidad de infección

La proporción de árboles infectados por muérdago, así como la cantidad de muérdagos por árbol en un sitio determinado, pueden aportar información indirecta sobre los patrones locales de dispersión de las aves frugívoras. Con esta finalidad, se cuantificó la prevalencia e intensidad de infección por *P. calyculatus* en los árboles hospederos del sitio de estudio (*C. pubescens* y *P. serotina*).

Para obtener la prevalencia de infección, en septiembre de 2002 y en mayo de 2004 se cuantificó el número total de árboles de *C. pubescens* y *P. serotina*, el número de árboles infectados en total y por especie, con la finalidad de detectar variaciones en el tiempo. La prevalencia se calculó como el porcentaje de la población de árboles que se encuentran infectados con el muérdago *P. calyculatus*.

La intensidad de infección (número de muérdagos/árbol) se cuantificó en tres muestreos (Octubre 2002, Julio 2003 y Mayo 2004) para detectar alguna variación temporal. Se seleccionaron aleatoriamente árboles infectados de ambas especies hospederas (10 árboles de *C. pubescens* y 21 de *P. serotina*) y se cuantificó el número de plantas de muérdago por árbol. Se consideraron todas las plantas visiblemente establecidas sobre ramas del hospedero sin tomar en cuenta tamaño o edad de las mismas.

5.4. Determinación de aves consumidoras de *P. calyculatus*

Con el fin de registrar a las especies de aves que se alimentan de frutos de *P. calyculatus*, entre Octubre de 2002 y Febrero de 2003 (época de fructificación del muérdago) para determinar las especies de aves que consumen muérdago se efectuaron observaciones mediante recorridos en dos periodos diarios entre las 0800–1000 y las 1600–1800 h en árboles de *C. pubescens* y *P. serotina* infectados con *P. calyculatus*. Para las observaciones se utilizaron binoculares (de 8 X 20), se registró el tiempo de visita y conducta de forrajeo. La determinación taxonómica se llevó a cabo haciendo uso de las guías de campo para identificación de aves de Howell y Webb (1995) y National Geographic Society (2002).

5.5. Evaluación de la conducta de forrajeo de *Ptilogonys cinereus*

En la fase de observaciones para determinación de especies consumidoras se reveló que la especie *Ptilogonys cinereus* fue la más consistente espacial y temporalmente en el consumo de frutos del muérdago. Además a diferencia de otras especies también registradas fue frecuente observar individuos de esta especie en toda la zona a lo largo del estudio, lo anterior junto con las observaciones de conducta de forrajeo llevaron a evaluar a *P. cinereus* como el principal dispersor de muérdago en el sitio de estudio, por lo que esta investigación se enfocó en la conducta de esta especie.

Para evaluar la conducta de forrajeo de *P. cinereus* se realizaron observaciones en el área de estudio en árboles infectados (*P. serotina* y *C. pubescens*) en los que se detectó la llegada de individuos de *P. cinereus*. Las observaciones se llevaron a cabo en la época de fructificación del muérdago, de Diciembre de 2003 a Marzo de 2004, en intervalos de dos horas (0800–1000 ó 1400–1600 h). En cada periodo de observación se registraron los siguientes datos: Número de aves visitantes, especie de hospedero, tiempo de permanencia en el árbol, número de frutos ingeridos y número de semillas defecadas. Además se registró la conducta de las aves durante el forrajeo.

5.6. Evaluación de procesamiento de frutos de *P. calyculatus* por *P. cinereus*

Para evaluar el procesamiento de muérdago por el ave dispersora, entre Octubre y Diciembre de 2003, se recolectaron frutos maduros de *P. calyculatus* provenientes de diferentes plantas de muérdago en las tres especies de hospederos (*P. serotina*, *C. pubescens* y *S. bonplandiana*) (n = 30 frutos por hospedero) y se midieron en largo y ancho con un calibrador digital.

Se capturaron cuatro individuos del ave *P. cinereus* a los cuales se mantuvo separados en jaulas de 35x30x30 cm con una dieta de plátano macho. Doce horas antes del experimento se les retiró el alimento para asegurar que su tracto digestivo estuviera vacío. El tiempo de procesamiento digestivo se evaluó con una muestra de frutos de cada especie de hospedero (*P. serotina*: n = 9, *C. pubescens*: n = 10, *S. bonplandiana*: n = 8), se suministró un sólo fruto a la vez y agua *ad libitum* a cada individuo, con un cronómetro digital se registró el tiempo transcurrido desde la ingestión del fruto hasta la deposición de la semilla. Este tratamiento se repitió siete veces por cada ave (n = 27 frutos). Sucesivamente se suministraron a las aves frutos de muérdago *ad libitum* para registrar el número máximo de frutos que ingieren en cada forrajeo. Todas las semillas defecadas se separaron por especie de hospedero del que provenían (n = 30) y se midieron en largo y ancho al igual que los frutos.

5.7. Germinación y establecimiento de *P. calyculatus* sobre tres especies de hospederos

5.7.1. Evaluación del papel del hospedero

Para determinar la importancia del tipo de hospedero en el establecimiento y sobrevivencia de *P. calyculatus*, sin considerar el efecto directo del paso de las semillas a través del tracto digestivo del dispersor, entre Febrero y Mayo de 2003 se simuló experimentalmente la dispersión de semillas por aves en tres hospederos: *P. serotina*, *C. pubescens* y *S. bonplandiana* (n = 5 árboles/especie). Para ello se colectaron 30 frutos maduros de muérdago provenientes de cada una de las tres especies (hospederos origen). El exocarpo de cada uno de estos frutos fue separado manualmente para la obtención de las semillas (semillas sin procesamiento), las cuales fueron posteriormente inoculadas, a manera de que cada árbol hospedero recibiera semillas provenientes de muérdagos desarrollados en los distintos

hospederos origen ($n = 6$ semillas/hospederos origen/hospedero destino) en tres ramas de cada hospedero de tal forma que cada rama fue inoculada con dos semillas de cada origen. Las ramas seleccionadas para la inoculación en cada árbol hospedero destino se localizaron en dosel medio, con un diámetro de 5-8 cm y 100-150 cm de largo. A partir de la inoculación se realizaron revisiones cada dos semanas para registrar el número de semillas en germinación y posteriormente el número de plántulas establecidas en los tres hospederos.

5.7.2. Evaluación conjunta del procesamiento de semillas y el tipo de hospedero

Paralelamente al experimento anterior con el fin de evaluar integralmente la importancia del procesamiento de frutos por las aves dispersoras y del tipo de hospedero, se recolectaron las semillas provenientes de excretas de los individuos de *P. cinereus* utilizados en el experimento de procesamiento de frutos (5.6.). De esta manera, se contó con semillas de frutos de muérdago provenientes de las tres especies de hospederos a las cuales el exocarpo fue desprendido por el procesamiento digestivo de las aves dispersoras (semillas procesadas). Las semillas se mantuvieron en bolsas de papel por 48 horas aproximadamente hasta que se completaron 30 por cada especie de hospedero, posteriormente se inocularon y monitorearon mediante el mismo diseño del experimento anterior.

5.8. Análisis estadísticos

Para el análisis de los resultados se verificó previamente el cumplimiento de los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas mediante las pruebas de Shapiro-Wilk's, K-S Lilliefors y Bartlett respectivamente (Zar 1999).

La prevalencia de infección para la población total de árboles así como para cada especie de hospedero en cada uno de los periodos de muestreo fue analizada mediante tablas de contingencia de 2X2 (Zar 1999). Asimismo el análisis conjunto de ocurrencia de infección por especie de hospedero y por año fue analizado a través de una tabla de contingencia de 2X2X2 (Zar 1999).

La intensidad de infección entre árboles hospederos a lo largo del tiempo se analizó mediante una prueba de ANDEVA para medidas repetidas (Zar 1999). En el modelo, la especie de hospedero fue tratada como efecto fijo y el año de muestreo fue el factor repetido. Los datos sobre intensidad fueron transformados a raíz cuadrada ($\sqrt{x+1}$) antes de aplicar la prueba, pero los datos no transformados son presentados en la figura 1.

Los registros de observación de conducta de forrajeo (número de aves visitantes, número de frutos de muérdago ingeridos, número de semillas defecadas y tiempo de permanencia) fueron analizados a través de pruebas de Mann-Whitney (Zar 1999).

El tamaño de los frutos y semillas, así como el tiempo de procesamiento de frutos por individuos de *P. cinereus* en cautiverio y el tiempo de procesamiento de semillas provenientes de los tres diferentes hospederos, fueron analizados mediante ANDEVA unifactorial (Zar 1999).

Las diferencias en la proporción de semillas germinadas con respecto al número de semillas inoculadas fueron evaluadas mediante ANDEVA de tres factores (Zar 1999), en el modelo se analizaron los factores: tratamiento (con procesamiento y sin procesamiento), hospedero origen, y hospedero destino, así como las interacciones entre las tres variables. El mismo análisis se realizó sobre la proporción de semillas establecidas con respecto al número de semillas germinadas. En ambos análisis los datos fueron previamente transformados al arcoseno para no violar los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas, los datos no transformados se reportaron en las figuras 3 y 4.

En los análisis de varianza realizados, las comparaciones múltiples se calcularon mediante el modelo de Tukey (Zar 1999).

Todos los análisis estadísticos fueron realizados mediante modelos lineales generalizados con los paquetes StatView y SuperANOVA (Abacus concepts 1989, 1996). En los resultados con el símbolo (\pm) se presenta promedio \pm error estándar.

6. RESULTADOS

6.1. Cuantificación de la prevalencia e intensidad de infección

Se cuantificaron un total de 307 árboles en el sitio de estudio, de los cuales 273 pertenecen a la especie *C. pubescens* y 34 son de *P. serotina*. En Septiembre de 2002 se registró una prevalencia total de infección por el muérdago *P. calyculatus* de 45.6% (140 árboles infectados) y de 42% en Mayo de 2004 (129 árboles infectados). Sin embargo, las diferencias entre estos valores no fueron estadísticamente significativas ($\chi^2 = 0.724$, g.l. = 1, $P > 0.05$).

En el 2002, se encontraron diferencias significativas en la prevalencia de infección entre *C. pubescens* (41%, 112 árboles infectados) y *P. serotina* (82.3%, 28 árboles infectados) ($\chi^2 = 20.84$, g.l. = 1, $P < 0.05$). En el 2004 las diferencias significativas en la prevalencia se mantuvieron ($\chi^2 = 42.32$, g.l. = 1, $P < 0.05$), al cuantificar un 35.5% para *C. pubescens* (97 árboles infectados) y un 94.1% para *P. serotina* (32 árboles infectados). Al comparar la prevalencia registrada entre especies hospederas y entre años las diferencias no fueron significativas ($\chi^2 = 4.185$, g.l. = 3, $P > 0.05$).

La intensidad de infección se registró como sigue: En *C. pubescens* 10.1 ± 2.3 plantas de muérdago por árbol y para *P. serotina* de 9.8 ± 0.9 (Promedio \pm E.S). El análisis de varianza de medidas repetidas de los datos obtenidos en tres muestreos demostró que no existen diferencias significativas entre especies de hospedero (ANDEVA g.l. = 1, $F = 0.150$, $P = 0.7015$), ni en la interacción entre especies de hospedero y muestreos (ANDEVA g.l. = 2, $F = 2.832$, $P = 0.067$), pero se encontraron diferencias significativas entre los muestreos con respecto a la intensidad cuantificada (ANDEVA g.l. = 2, $F = 10.943$, $P = 0.0001$) (Tabla 1, figura 1). Comparaciones múltiples de Tukey demostraron que para *C. pubescens* el tercer muestreo difiere significativamente con respecto al primer y segundo muestreo ($q = 5.72$, $P < 0.05$). Asimismo, la intensidad de infección determinada en *P. serotina* durante el primer muestreo fue estadísticamente mayor a la cuantificada para el tercer muestreo ($q = 5.86$, $P < 0.05$).

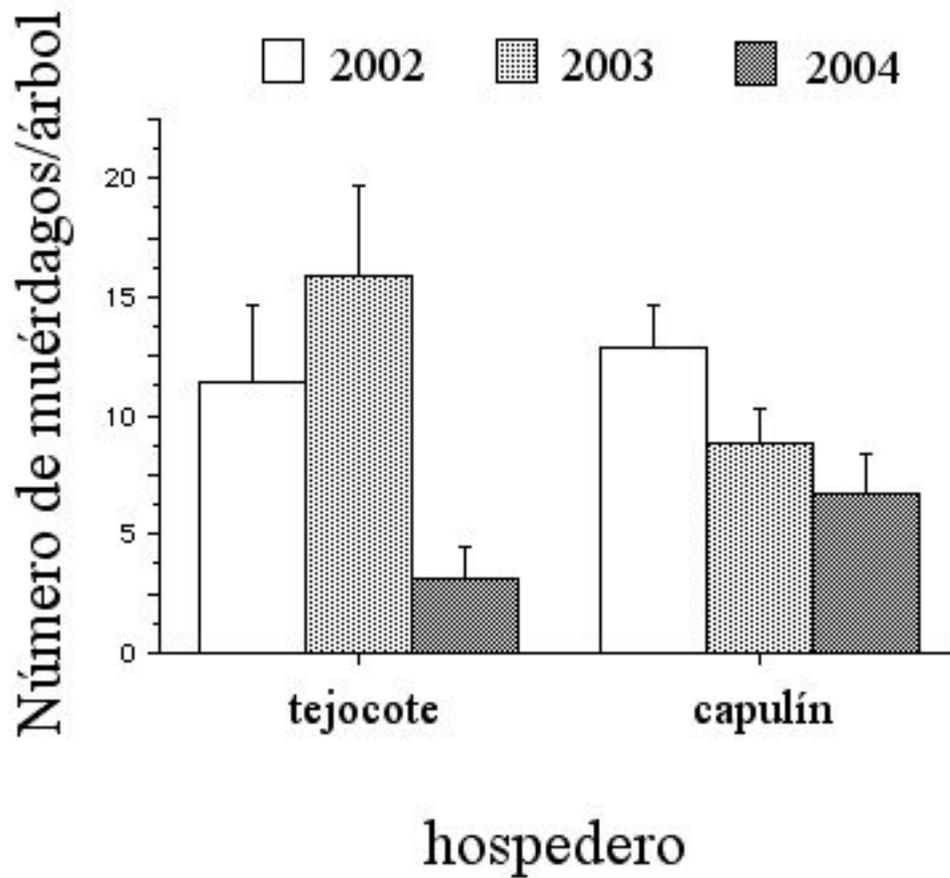


Figura 1. Intensidad de infección representada por el número promedio de plantas de *P. calyculatus* por árbol en *C. pubescens* y *P. serotina* en tres muestreos.

6.2. Determinación de aves consumidoras de *P. calyculatus*

Durante las observaciones de campo se determinaron las siguientes especies de aves que consumieron frutos de *P. calyculatus* en el sitio de estudio:

1. ***Tyrannus vociferans* (papamoscas gritón):** especie residente; permanece en *P. serotina* hasta 6 minutos, percha en dosel superior de los hospederos o sobre las plantas de muérdago; generalmente forrajea de manera solitaria; sólo hubo un registro de ingestión de fruto de muérdago, generalmente caza insectos.

2. ***Carpodacus mexicanus* (gorrión mexicano):** especie residente; permanece en los árboles infectados en periodos que van de uno a tres minutos en *P. serotina* y *C. pubescens*; generalmente fueron observados en campo en parejas o grupos de tres; sólo hubo un par de registros de alimentación con frutos de *P. calyculatus* en enero y diciembre de 2003. Su alimentación está basada en otros recursos como las semillas. Además en cautiverio no consumen frutos de muérdago.

3. ***Bombycilla cedrorum* (chinito):** especie migratoria; fueron observados consumiendo frutos en periodos de cinco a diez minutos en *P. serotina* y *C. pubescens*, en parvadas de más de diez individuos. En el invierno de 2002 consumieron consistentemente los frutos, moviéndose en parvadas entre árboles hospederos de *P. calyculatus* en el sitio de estudio (*C. pubescens* y *P. serotina*) y árboles cercanos de *Cupressus benthamii* y *Juniperus deppeana*. Sin embargo, en el invierno de 2003 esta especie no arribó al sitio de estudio.

4. ***Ptilogonys cinereus* (capulinero):** especie residente; fueron observados como visitantes asiduos de los árboles infectados de *C. pubescens* y *P. serotina*, aún antes de la fructificación; llegan a permanecer periodos desde 15 hasta 56 minutos en cada árbol. Forrajean de forma solitaria o en parejas, engullen frutos de muérdago y perchan en ramas de *P. calyculatus*. Generalmente realizan vuelos cortos entre árboles hospederos parasitados en territorios de tres a diez árboles.

6.3. Evaluación de la conducta de forrajeo de *P. cinereus*

De Febrero a Marzo de 2004 se obtuvieron un total de 30 registros de consumo de frutos de muérdago por *P. cinereus* en 50 horas de observación. En la mayoría de los árboles del sitio de estudio, las plantas de muérdago y sus frutos fueron dañadas por heladas, por lo que las observaciones se limitaron a los árboles en que no hubo daño.

Del total de las observaciones focales, se registraron 11 eventos de aves consumiendo frutos de muérdago sobre árboles de *C. pubescens* y 19 en árboles de *P. serotina*. El número de aves registradas en cada evento de observación varió dadas la conducta solitaria o gregaria de esta especie. Sin embargo, las diferencias entre hospederos en el número de visitas de aves no fueron significativas ($U = 79.5$, $P = 0.14$). Asimismo, no se encontraron diferencias significativas en el número de frutos ingeridos en *C. pubescens* (2 ± 0.6) y en *P. serotina* (2.7 ± 0.4) ($U = 70.5$, $P = 0.14$), ni en el número de semillas defecadas en cada especie hospedera (*C. pubescens* 1.2 ± 0.2 y en *P. serotina* 1.0 ± 0.5) ($U = 67.0$, $P = 0.10$). El tiempo de permanencia de las aves visitantes fue estadísticamente distinto entre especies de hospederos (en *C. pubescens* fue de 24.6 ± 4.6 minutos y en *P. serotina* de 10.7 ± 1.4 minutos) ($U = 44.0$, $P = 0.009$). En este experimento los datos se analizaron con la prueba de Mann-Whitney.

6.3.1. Descripción de conductas de *P. cinereus* observadas durante el forrajeo

En cada una de las observaciones focales se registró la conducta que presentaron individuos de *P. cinereus* durante el forrajeo de frutos:

1. Forrajeo solitario: Consistió en la visita de un solo individuo al árbol infectado para forrajear frutos en las plantas de muérdago, el tiempo de percha es desde tres hasta 15 minutos e ingiere como máximo cuatro frutos.

2. Forrajeo en parejas: Cuando el árbol infectado es visitado por una pareja, en algunos casos fueron aves jóvenes del mismo sexo. En estos eventos uno de los individuos percha en las ramas del dosel superior asumiendo la conducta característica de centinela mientras el otro consume de 4 a 6 frutos en plantas de muérdago localizadas en dosel medio, se observó cambio de posiciones en intervalos de 2 a 6 minutos.

3. Interacciones agresivas: En varias observaciones durante el forrajeo, algunos individuos de *P. cinereus* presentaron conducta agresiva frente a individuos de la misma especie y contra parejas de *Carpodacus mexicanus* que se aproximaban al árbol, emitiendo sonidos para ahuyentarlos y en algunas observaciones con persecución en vuelo.

4. Selección de frutos: Los individuos seleccionan los frutos más maduros entre las infrutescencias, los cuales son conspicuos por el color más oscuro que el de los inmaduros, para cortarlos tiran con el pico del fruto hacia atrás o hacia arriba para desprenderlo del cáliz.

5. Manejo e ingestión de fruto: Con el pico hacen presión sobre el fruto y al mismo tiempo lo acomodan por uno de sus extremos para engullirlo entero, algunos frutos que presentan cicatrices o exocarpo duro son rechazados en esta fase.

6. Defecación: Mientras están perchados y en reposo sobre ramas del árbol hospedero o de la planta de muérdago. Muestran un erizamiento de plumas y un movimiento de la cloaca hacia abajo que son característicos de la defecación. El sitio de percha en doseles altos permite que las excretas al caer tengan mayor probabilidad de adherirse en las ramas inferiores. Todas las observaciones de individuos en reposo fueron en árboles hospederos, en ningún caso se observaron sobre otros árboles o superficies diferentes.

7. Acicalamiento: Después de forrajear los frutos, se observó frotamiento del pico contra ramas delgadas con movimientos de la cabeza hacia ambos lados, probablemente para desprenderse los restos de la pulpa del fruto también se observó acicalamiento desde el cuello hasta las plumas caudales.

6.4. Evaluación de procesamiento de frutos de *P. calyculatus* por *P. cinereus*.

El análisis sobre las medidas de longitud de los frutos que se suministraron a las aves en cautiverio procedentes de cada hospedero (*S. bonplandiana* 14.9 ± 0.33 mm; *C. pubescens* 14.5 ± 0.29 mm y *P. serotina* 13.3 ± 0.48 mm) mostró diferencias estadísticamente significativas (ANDEVA g.l. = 2, F = 4.765 P = 0.0169). Asimismo a través de comparaciones múltiples se determinaron diferencias entre los frutos de *S. bonplandiana* y *P. serotina* (q = 1.43, P = 0.05) y entre *C. pubescens* y *P. serotina* (q = 1.72, P = 0.05). Las medidas obtenidas para el ancho

de los frutos procedentes de cada especie hospedera (*S. bonplandiana* 8.3 ± 0.26 mm; *C. pubescens* 8.4 ± 0.17 mm y *P. serotina* 8.7 ± 0.35 mm) no presentaron diferencias significativas (ANDEVA g.l. = 2, F = 0.660, P = 0.5249).

El análisis respecto a la longitud de las semillas de frutos procesados por aves en cautiverio (*S. bonplandiana* 11.7 ± 0.23 ; *C. pubescens* 10.2 ± 0.16 mm y *P. serotina* 10.1 ± 0.19 mm) demostró que existen diferencias estadísticamente significativas (ANDEVA g.l.= 2, F = 15.46 P<0.0001). Comparaciones múltiples demostraron que las semillas de frutos recolectados en *S. bonplandiana* fueron estadísticamente diferentes con respecto a las de frutos provenientes de *C. pubescens* (q = 0.72, P = 0.05) así como con respecto a las de frutos provenientes de *P. serotina* (q = 0.66, P = 0.05). El análisis estadístico de las medidas en ancho de semillas (*S. bonplandiana* 5.8 ± 0.11 ; *C. pubescens* 5.3 ± 0.99 mm y *P. serotina* 5 ± 0.86 mm) mostró diferencias significativas (ANDEVA g.l.= 2, F = 9.12, P = 0.0002), a través de comparaciones múltiples se encontraron diferencias entre las semillas de frutos recolectados en *S. bonplandiana* con respecto a las provenientes de *C. pubescens* (q = 0.39, P = 0.05) y *P. serotina* (q = 0.36, P<0.05).

El experimento de procesamiento indicó que *P. cinereus* procesa los frutos de muérdago a través del tracto digestivo con deposición de la semilla por defecación. El tiempo promedio general de procesamiento fue de 19.26 ± 1 minutos. Entre individuos no se encontraron diferencias estadísticamente significativas (ANDEVA, g.l. = 2, F = 1.563, P = 0.2493). Sin embargo en el tiempo de procesamiento por semillas provenientes de los tres diferentes hospederos (*S. bonplandiana* 16.5 ± 1.05 min., *C. pubescens* 22.04 ± 1.09 min. y *P. serotina* 18.4 ± 0.84 min.) se encontraron diferencias significativas (ANDEVA, g.l. = 2, F = 7.801, P = 0.0025). Comparaciones múltiples demostraron que el tiempo de procesamiento de las semillas provenientes de *C. pubescens* presenta diferencias significativas con respecto al de las semillas recolectadas en *S. bonplandiana* (q = 3.19, P = 0.0448) y también con respecto a las de *P. serotina* (q = 2.95, P = 0.0037). (Figura 2).

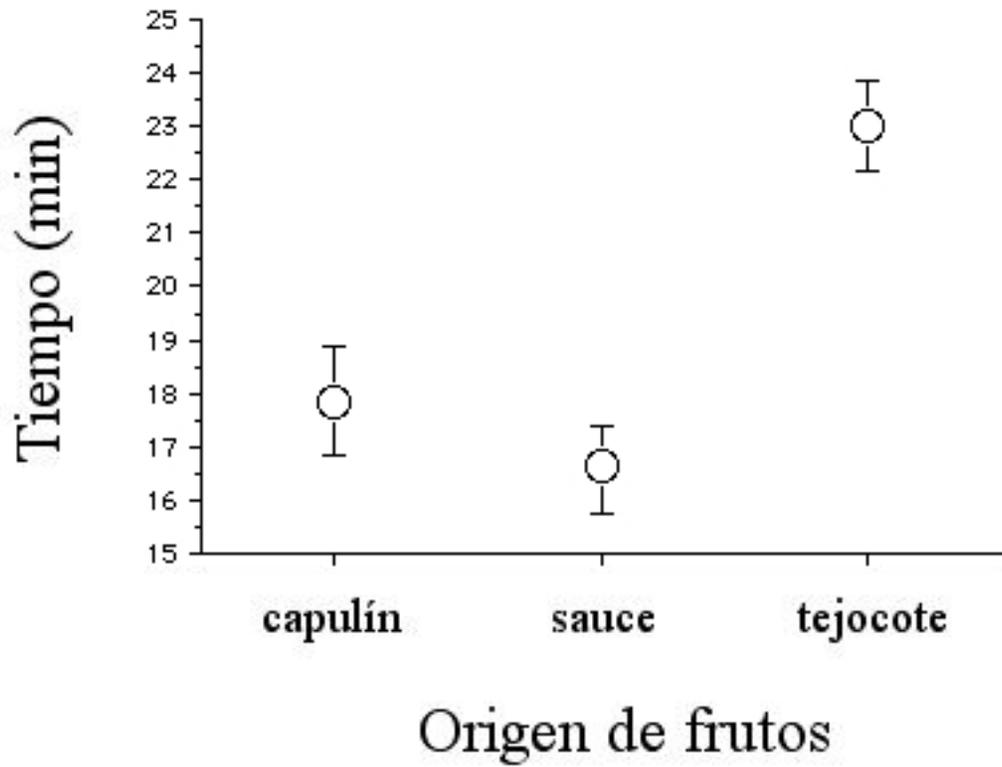


Figura 2. Tiempo de procesamiento de frutos de *P. calyculatus* ingeridos por individuos de *P. cinereus* en cautiverio. Los frutos fueron colectados en tres hospederos distintos.

6.5. Germinación y establecimiento de *P. calyculatus* sobre tres especies hospederas

6.5.1. Germinación

En este estudio se consideró un evento de germinación a partir de que los cotiledones de la semilla se mostraron extendidos, lo cual ocurrió en un tiempo de cuatro a seis semanas.

El análisis de los datos obtenidos a través de los experimentos de inoculación de semillas obtenidas directamente de frutos y de excretas de aves, expuso diferencias significativas en la proporción de semillas germinadas entre el tratamiento con procesamiento (0.66 ± 0.05) y el tratamiento sin procesamiento (0.37 ± 0.05) ANDEVA g.l. = 1, $F = 16.088$, $P = 0.0001$). Asimismo, los resultados sugieren que proporción de germinación se ve afectada significativamente por el factor origen de la semilla (*S. bonplandiana* 0.35 ± 0.06 , *C. pubescens* 0.60 ± 0.07 y *P. serotina* 0.61 ± 0.07) al encontrarse diferencias significativas entre hospederos origen (ANDEVA g.l. = 2, $F = 5.940$, $P = 0.0041$). Las diferencias entre los hospederos destino y las interacciones entre los factores no fueron significativas (Tabla 2, figura 3).

Comparaciones múltiples de Tukey revelaron diferencias estadísticamente significativas en la germinación de *S. bonplandiana* con respecto a las de *P. serotina* y *C. pubescens* ($q = 0.09$, $P = 0.05$).

6.5.2. Establecimiento

El análisis de los datos obtenidos en cuanto al establecimiento a partir de la octava semana de la inoculación, muestra diferencias significativas en la proporción de semillas establecidas por tratamiento (con procesamiento 0.29 ± 0.07 , sin procesamiento 0.13 ± 0.05) (ANDEVA g.l. = 1, $F = 6.144$, $P = 0.0168$). El efecto de los factores origen y destino, así como las interacciones entre los tres factores analizados no representaron diferencias significativas (Tabla 3, figura 4).

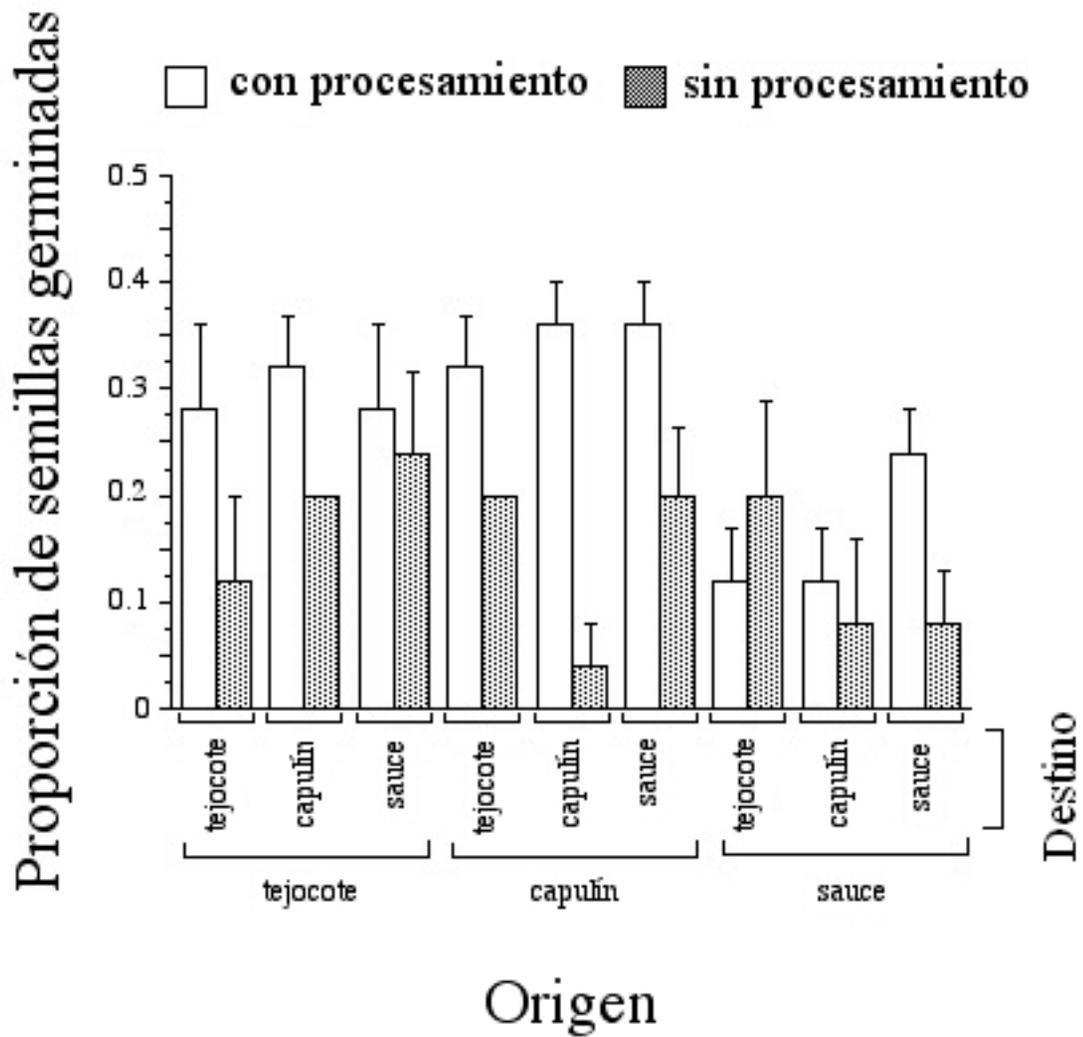


Figura 3. Germinación de *P. calyculatus* en dos tratamientos (con procesamiento y sin procesamiento), el modelo incluye el origen y destino de las semillas.

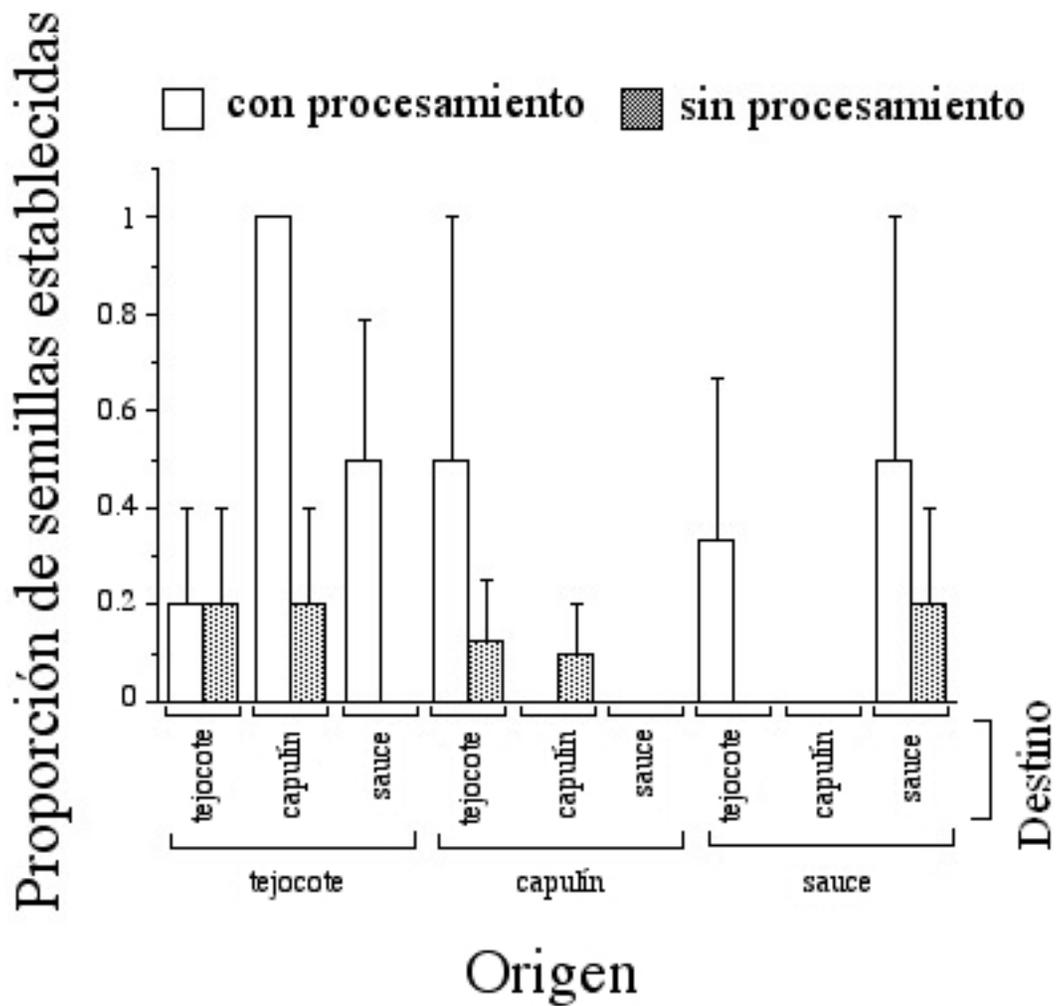


Figura 4. Proporción de semillas establecidas con respecto a las semillas germinadas en cada especie de hospedero, para dos tratamientos (con procesamiento y sin procesamiento), incluyendo el origen y destino de las semillas.

7. DISCUSIÓN

Prevalencia e intensidad de *P. calyculatus*

La prevalencia total registrada al inicio y al final del estudio, independientemente de la especie hospedera, sugiere un balance entre el establecimiento y la mortalidad de plantas de muérdago en el sitio. Sin embargo entre especies de hospederos la prevalencia en los dos años de muestreo fue mayor en *P. serotina*. La explicación de esta diferencia está fuera del alcance de las variables estadísticamente evaluadas, pero observaciones del sitio sugieren que esta diferencia puede deberse a causas como la distribución de los árboles hospederos y sus características intrínsecas. En el sitio de estudio los árboles infectados de *C. pubescens* están en disposición de cultivo y estas agregaciones incluyeron en todos los casos árboles de *P. serotina*, estos últimos son menos abundantes pero su distribución es irregular y dispersa en el sitio. Además, las observaciones realizadas sobre individuos de *P. cinereus* en el sitio de estudio sugieren el establecimiento de territorios de forrajeo que incluyen un grupo de árboles de *C. pubescens* y al menos un árbol de *P. serotina*. La relación entre prevalencia y comportamiento de forrajeo en aves ha sido sugerida previamente por López de Buen y Ornelas (1999), quienes encontraron que la mayor prevalencia de infestación por el muérdago *P. schiedeana* en árboles de *Liquidambar styraciflua* en el centro de Veracruz está influenciada por la selección de hospedero que realizan las aves dispersoras. Asimismo, Martínez del Rio y Aukema (2002a) señalan que la altura del árbol es una característica que las aves dispersoras del muérdago *Phoradendron californicum* seleccionan para perchar y depositar semillas. En el sistema estudiado los datos conductuales no revelan selección preferencial hacia ninguno de los hospederos, sin embargo se requerirían experimentos de evaluación de la deposición para evaluar si existe la posible selección de hospedero para perchar. Por otro lado, la diferencia en la prevalencia entre especies hospederas podría estar causada por aspectos relacionados con las características microambientales, estructurales y fisiológicas propias de la especie hospedera que permiten que las plantas de *P. calyculatus* prevalezcan más en los individuos de una especie de hospedero que en otra. Se han encontrado diferencias en la supervivencia de las plantas de muérdago entre especies hospederas en los trabajos de Hoffman *et al.* 1986, López de Buen y Ornelas 2002 y Aukema

y Martínez Del Rio 2002b, en este aspecto sería interesante considerar experimentos que incluyan el monitoreo de las plantas de muérdago desde la deposición de la semilla siguiendo todas las etapas hasta la fructificación en cada hospedero.

Aun cuando el número y distribución de los árboles hospederos por especie es distinto en el sitio de estudio, la intensidad de infección fue similar. Este resultado indirectamente sugiere que la deposición de semillas por las aves dispersoras fue similar en ambos hospederos en los cuales las plantas parásitas se encontraron en agregación en cada hospedero y en el conjunto de árboles infectados. En otros sistemas se ha reportado que las aves dispersoras pueden reconocer las plantas de muérdago y visitar preferentemente los árboles hospederos más infectados, promoviendo así un proceso de reinfección (Martínez del Rio y cols. 1996). Asimismo, estas preferencias aumentan la probabilidad de que los árboles más cercanos sean infectados (López de Buen y Ornelas 1999). Las diferencias entre muestreos en las dos especies de hospederos se atribuyen principalmente a la mortalidad de plantas de muérdago causada por eventos ambientales propios de la temporada invernal como son incendios y heladas y que han sido referidos en la literatura como factores limitantes de la supervivencia de los muérdagos (Watson 2001).

El papel de los dispersores

Durante el consumo de frutos de muérdago las aves se encargan de la remoción del exocarpo de los frutos, esta acción es imprescindible para la germinación de los muérdagos (Ladley y Kelly 1996). En este estudio, la forma en que se retiró el exocarpo de la semilla tuvo efecto en la germinación como lo muestran los resultados. Las semillas sometidas al procesamiento (paso a través del intestino de *P. cinereus*) presentaron mayor germinación, lo cual sugiere que el ave dispersora juega un papel muy importante en la dispersión exitosa de las semillas de muérdago y que sus procesos digestivos actúan de alguna manera sobre la cubierta de la semilla para favorecer la germinación.

Durante los registros de las aves que consumen muérdago, individuos de *Tyrannus vociferans* y *Carpodacus mexicanus* fueron observados alimentándose esporádicamente de

estos frutos debido a que se alimentan de otros recursos y en el caso de la segunda especie no se registró ingesta de la semilla por lo que se sugiere que estas especies no participan en la dispersión del muérdago *P. calyculatus* en el sitio de estudio. Por el contrario, las observaciones señalan que *Bombycilla cedrorum* es dispersor del muérdago ya que consume totalmente a los frutos y se mueve constantemente entre árboles donde deposita las semillas por defecación. No obstante, esta especie hace irrupciones migratorias que resultan impredecibles para asegurar su participación continua en la dispersión del muérdago ya que sus movimientos invernales han sido poco estudiados (Paynter 1995, Witmer y cols. 1997, Forcey 2002). Esta especie se observó en el invierno de 2002, pero estuvo ausente en el siguiente año, fenómeno conductual que también fue reportado por López de Buen y Ornelas (1999) en Veracruz central, donde la especie se considera una de las principales dispersoras del muérdago *P. schiedeanus*. Debido a su ausencia en el sitio de estudio durante el segundo año, esta especie no se consideró en el diseño de los experimentos de procesamiento e inoculación.

Ptilononys cinereus es una especie residente en Tlaxcala, se observó consistentemente consumiendo frutos de muérdago sobre árboles de *C. pubescens* y *P. serotina*. En época estival presenta dieta insectívora la cual en época invernal cambia frugívora específicamente de frutos de muérdago *P. calyculatus* de acuerdo con observaciones personales. Este cambio de dieta sugiere que los frutos de muérdago probablemente son un recurso nutricional utilizado como fuente de carbohidratos, agua, minerales y vitaminas, composición que ya se ha verificado en la especie *P. schiedeanus* (López de Buen y Ornelas 1999). *P. cinereus* ha sido señalado en estudios anteriores como dispersor de muérdagos del género *Psittacanthus* en los estados de Veracruz y Michoacán (López de Buen y Ornelas 2001, Vázquez 2002). En el sitio de estudio establece territorios de forrajeo y percha que abarcan de 3-10 árboles de ambas especies de hospederos. Aun cuando los individuos de esta especie permanecen más tiempo durante sus eventos de forrajeo en *C. pubescens*, el número de frutos consumidos y semillas defecadas es semejante entre hospederos, lo cual explica en primera instancia la similitud en la intensidad de infección registrada en campo para ambas especies. Los prolongados periodos de permanencia registrados para los individuos de *P. cinereus* en *C. pubescens* parecen estar relacionados con las características distintivas de este árbol que es de poca altura y perenne,

esto permite que en invierno cuando caen la mayoría de las hojas de *P. serotina*, los individuos de *P. cinereus* se perchen en árboles de *C. pubescens* cuando se presentan ráfagas de viento que son frecuentes en los meses de Enero y Febrero. Aparentemente, la presencia de un dosel en esta temporada sirve como refugio para las aves y consecuentemente podría promover deposiciones adicionales de semillas de muérdago no registradas en este estudio. Durante las observaciones, el lugar más frecuente de forrajeo fue el dosel superior de los árboles, lo cual se relaciona con el hecho de que las semillas defecadas tengan alta probabilidad de adherirse a las ramas de doseles inferiores.

El papel de los hospederos

Se ha planteado hasta aquí que la variación espacial en la abundancia de *P. calyculatus* en el sitio de estudio puede ser explicada por características atribuibles a los árboles hospederos y a la conducta de las aves dispersoras. Un factor de suma importancia para el establecimiento de los muérdagos es la compatibilidad con sus hospederos (Sargent 1995, López de Buen y Ornelas 2002). En este sentido los resultados obtenidos en los experimentos de germinación sugieren que el lugar de origen de las semillas (hospedero donde se recolectaron los frutos) es un aspecto importante para explicar la distribución espacial de *P. calyculatus*. Al evaluar la germinación de semillas provenientes de orígenes diferentes podemos sugerir que las plantas de *P. calyculatus* son capaces de desarrollar cierta especificidad por los hospederos en los que han crecido históricamente. Rödl y Ward encontraron interacciones entre las semillas del muérdago *Plicosepalus acacieae* y el hospedero que permiten la germinación y que se relacionan con el tipo de sustrato en el que son adheridas. De esta manera, tanto la germinación como el establecimiento de un muérdago podrían estar afectados en mayor o menor medida por la compatibilidad con su nuevo hospedero (López de Buen y Ornelas 2002).

Generalmente se ha manifestado que la mayoría de las especies de muérdagos presentan tasas altas de germinación (Watson 2001) poco influenciadas por el tipo de sustrato al cual se adhieren y que sólo requieren de condiciones favorables de humedad, oxígeno, temperatura y luz (Radomiljac 1998). No obstante, estas condiciones microambientales pueden diferir de un

hospedero a otro. Otros factores intrínsecos a los hospederos que tienen la posibilidad de estar involucrados en el establecimiento de los muérdagos son el tamaño y diámetro de las ramas (May 1971, Reid 1989, 1991), se ha sugerido que las ramas más pequeñas del hospedero son infectadas con mayor facilidad. Sargent (1995) encontró que muérdagos de la especie *Phoradendron robustissimum* logran establecerse y tienen mayor sobrevivencia en un intervalo de diámetro de rama del hospedero de 10 a 14 mm. El muérdago *P. calyculatus* emite tallos y hojas en cinco meses (Vázquez 2001), lo cual involucra una lenta penetración del haustorio hasta los tejidos conductores de la rama hospedera por lo que debe establecerse más fácilmente en ramas delgadas, esta consideración fue la causa de que en los experimentos de germinación y establecimiento se controlara el diámetro y largo de rama. Los resultados obtenidos en este estudio no indicaron que algún hospedero posea otras características que provocaran mayor establecimiento del muérdago, sin embargo como lo sugiere la literatura éste ocurre en proporciones bajas (Watson 2001).

Integración de la conducta de los dispersores y el efecto de los hospederos

La conducta de forrajeo de *P. cinereus* registrada en este estudio es coherente con la intensidad de infección en *C. pubescens* y *P. serotina*, no así con la prevalencia, la cual parece estar relacionada con aspectos intrínsecos del hospedero no explorados en este estudio. Sin embargo, nuestros resultados sugieren que el origen de la semilla dispersada es un factor importante en la germinación del muérdago, así como el procesamiento digestivo de *P. cinereus* que favorece la germinación y establecimiento de *P. calyculatus*. El efecto positivo en la germinación de las semillas procesadas por *P. cinereus* es similar a lo encontrado por Traveset y Verdú (2002) quienes reportaron un efecto positivo en el porcentaje de germinación de semillas pasadas por el tracto digestivo de sus dispersores, particularmente en aves y murciélagos. Se ha sugerido que un tiempo relativamente corto de procesamiento digestivo de las semillas está relacionado estrechamente con la calidad de procesamiento (Schupp1993). En el presente estudio, el tiempo de procesamiento que provee *P. cinereus* a las semillas de *P. calyculatus* generó mayor germinación que en aquellas semillas a las que se quitó el exocarpo manualmente. Existen evidencias de que el éxito de germinación de un

muérdago disminuye cuando aumenta el tiempo de retención en el intestino de su dispersor (Murray y cols. 1994), por lo que *P. cinereus* tiene las características de comportamiento y fisiología adecuadas para considerarse un legítimo dispersor del muérdago *P. calyculatus*.

El efecto del origen de las semillas (hospedero donde se recolectaron los frutos), sobre los niveles de germinación del muérdago *P. calyculatus* en los distintos hospederos utilizados en este estudio, es la primera evidencia presentada hasta ahora en cuanto a una posible especialización a nivel local del muérdago sobre hospederos particulares. Esto es, los muérdagos parecen estar mejor adaptados a determinados hospederos, producto tal vez de los patrones territoriales de sus dispersores, que mueven usualmente las semillas en árboles de la misma especie, promoviendo re-infecciones, y por consiguiente haciendo alta la posibilidad de que una semilla sea depositada en la misma especie hospedera en la que nació. Estudios futuros pueden evaluar esta posibilidad mediante experimentos de inoculación, controlando el origen genético de los muérdagos, que permitan analizar el desempeño en la adecuación de los muérdagos. Con relación al tamaño de las semillas, las más pequeñas son retenidas por periodos más largos en el intestino de sus dispersores que las semillas de mayor tamaño (Garber 1986, Levey y Grajal 1991, Gardener y cols. 1993) esta característica fue corroborada en el experimento de procesamiento de frutos por *P. cinereus*. Los resultados de este trabajo muestran la importancia del procesamiento digestivo del dispersor así como de las características de los hospederos y de la compatibilidad muérdago-hospedero que se desarrollan en estos sistemas.

Finalmente, la información actual sobre los muérdagos se ha difundido desde el punto de vista del daño que ocasionan a sus hospederos como plantas parásitas sin considerar su papel como especies clave de numerosos ecosistemas. En contraste con esta visión popular acerca de los muérdagos el presente estudio ha revelado importante información básica de *Psittacanthus calyculatus* en Tlaxcala. Además, se ha mostrado que las interacciones dispersor-muérdago-hospedero juegan un importante papel en la persistencia temporal y espacial de un muérdago y las aves que lo dispersan.

8. CONCLUSIONES

De acuerdo con los resultados que se obtuvieron en este estudio se argumentaron las siguientes conclusiones:

- 1) La prevalencia de infección por *P. calyculatus* en el sitio de estudio fue mayor en árboles de *P. serotina* que en árboles de *C. pubescens*.
- 2) La intensidad de infección por *P. calyculatus* fue similar en las dos especies hospederas.
- 3) *P. cinereus* es el principal consumidor y dispersor legítimo de los frutos de *P. calyculatus* en el sitio de estudio.
- 4) Los individuos de *P. cinereus* presentan patrones de forrajeo similares en ambos hospederos en cuanto al número de visitas, número de frutos y semillas defecadas.
- 5) Las semillas de frutos procesados por *P. cinereus* presentaron mayor proporción de germinación y establecimiento que las semillas a las que se retiró el exocarpo manualmente.
- 6) El hospedero en el que el fruto de muérdago es consumido (origen) es un factor importante para explicar el éxito en la germinación en *P. calyculatus*.
- 7) Los resultados de este estudio proveen evidencia de campo y experimental de que la intensidad de infección del muérdago a nivel local, es el resultado conjunto de la conducta de forrajeo y procesamiento digestivo del dispersor, así como de las características intrínsecas de los hospederos

9. PERSPECTIVAS

Para darle continuidad a este trabajo en el mismo sitio de estudio se sugieren las siguientes consideraciones:

1. Integrar la medición de factores abióticos para la inoculación de semillas en pruebas de germinación *in situ* así como incluir en el diseño la germinación de semillas *in vitro*.
2. A partir de la inoculación monitorear de forma continua desde la germinación de semillas y establecimiento de plántulas, hasta las etapas reproductivas incluyendo las mediciones necesarias como altura de la planta, número de hojas, flores o frutos.
3. Evaluar la deposición diaria y total de semillas en un periodo para cada hospedero para determinar si existe selección de hospederos por los dispersores.
4. Realizar un estudio genético de las plantas de muérdago en las diferentes especies de hospedero para determinar el efecto del origen y destino de las semillas.
5. Extender las observaciones conductuales integrando la participación en la dispersión del ave migratoria *Bombycilla cedrorum* para determinar el tipo de procesamiento, deposición y patrones conductuales de forrajeo, percha y dispersión así como la existencia de interacciones con los dispersores locales y la distribución espaciotemporal de los dispersores.

10. REFERENCIAS

- Abacus Concepts Inc. 1996. Statview versión 4.53. (software) Abacus Concepts, Inc., Berkeley, CA.
- Abacus Concepts Inc. 1989. Super-ANOVA. Versión 1.1. Abacus Concepts, Inc., Berkeley, CA.
- Acosta R y Delgado JL. 1992. Árboles más comunes de los llanos tlaxcaltecas. Folleto divulgativo núm. 16. Jardín Botánico Tizatlán-Gobierno del Estado de Tlaxcala.
- Acosta R Cházaro M y Patiño RM. 1992. Los muérdagos del estado de Tlaxcala, México. Folleto divulgativo núm. 17 Jardín Botánico Tizatlán-Gobierno del Estado de Tlaxcala.
- Aukema JE y Martínez del Rio C. 2002a. Where does a fruit-eating bird deposit mistletoe seeds? Seed deposition patterns and an experiment. *Ecology* 83:3489-3496.
- Aukema JE y Martínez del Rio C. 2002b. Variation in mistletoe seed deposition: Effects of intra and interspecific host characteristics. *Ecography* 25:139-144.
- Browne ST. 1646. *Pseudodoxia epidemica*, or, enquiries into very many received tenents and commonly presumed truths. Impreso por T.H. para Edward Dod, Londres.
- Bullock SH. 1985. Breeding systems in the flora of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* 17:287-301.
- Calder DM. 1983. Mistletoes in focus: An introduction. En: *The biology of mistletoes*. Calder DM, Bernhardt P, (eds). Academic press. Sydney, Australia. pp. 1-18.
- Cházaro M y Oliva H. 1987. Loranthaceae del Centro de Veracruz y zona limítrofe de Puebla. *Cact y Suc Méx* 32:55-60.
- Cházaro M, Huerta M, Patiño R, Sánchez R, Lomelí E y Flores A. 1992. Los muérdagos (Loranthaceae) de Jalisco, parásitas poco conocidas. *Rev Ciencia y Desarrollo* 17:70-85.

- Davidar P. 1983. Birds and neotropical mistletoes: Effects on seedling recruitment. *Oecología* 60:271-273.
- Donohue K. 1995. The spatial demography of mistletoe parasitism on a Yemeni acacia. *Int J Pl Sci* 156:816-823.
- Ehleringer JR y Marshall JD. 1995. Water relations. En: *Parasitic plants*. Press MC, Graves J, (eds). London: Chapman and Hall, pp. 125-40.
- Fahn A. 1978. *Anatomía vegetal*. H. Blume Ediciones. España 643 pp.
- Forcey JM. 2002. Notes on the birds of central Oaxaca, part III: Hirundinidae to Fringillidae *Huitzil* 3:43-55.
- Garber PA. 1986. The ecology of seed dispersal in two species of callitrichid primates (*Saguinus mystax* and *Saguinus fuscicollis*). *Am J Prim* 10:155-170.
- Gardener C J McIvor, J.G. y Janzen, A. 1993 Passage of legume and grass seeds through the digestive tract of cattle and their survival in faeces. *J Ap Ecol* 30:63-74.
- Goulding M. 1980. *The fishes and the forest: explorations in Amazonian natural history*. Univ. Calif. Press. Berkeley, CA.
- Hernández CL. 1991. Los muérdagos (Loranthaceae) de la región central del estado de Tlaxcala. Folleto divulgativo núm. 4. Jardín Botánico Tizatlán-Gobierno del Estado de Tlaxcala.
- Herrera CM. 2002. Seed dispersal by vertebrates. En: *Plant-animal interactions: An evolutionary approach*. Herrera CM y Pellmyr O (eds). Editorial Blackwell Science. Oxford, UK. pp. 185-208.
- Herrera CM y Jordano P. 1981. *Prunus mahaleb* and birds: The high-efficiency seed dispersal system of a temperate fruiting tree. *Ecol Monog* 51:203-218.
- Hoffman AJ, Fuentes ER, Cortes I, Liberona F, y Costa V. 1986. *Tristerix tetrandrus* (Loranthaceae) and its host-plants in the Chilean matorral: patterns and mechanisms. *Oecologia* 69:202-206.

- Howe HF y Smallwood J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Ann Rev Ecol Syst* 13:201-218
- Howell SNG y Webb S. 1995. *A Guide to the Birds of Mexico and Northern Central America*. University Press. Oxford.
- Hull RJ y Leonard OA. 1964. Physiological aspects of parasitism in mistletoes (*Arceuthobium* and *Phoradendron*). I. The carbohydrate nutrition of mistletoe. *Plant Physiol.* 39:996–1007.
- Kuijt J. 1969. *The biology of parasitic flowering plants*. Univ. California Press. Berkeley, CA.
- Lamont B. 1983. Mineral nutrition of mistletoes. En: *The biology of mistletoes*. Calder DM, Bernhardt P (eds). Academic Press. Sydney, Aust. pp.185-204.
- Lamont B. 1985. Host distribution, potassium content, water relations and control of two co-occurring mistletoe species. *J R Soc West Aust* 68:21-25.
- Ladley JJ y Kelly D. 1996. Dispersal germination and survival of New Zealand mistletoes (Loranthaceae) dependence on birds. *New Zeal J Ecol* 20:69-79.
- Levey DJ y Grajal A. 1991. Evolutionary implications of fruit-processing limitations in cedar waxwings. *Am Nat* 138:171-189.
- López de Buen L y Ornelas JF. 1999. Frugivorous birds, host selection and the mistletoe *Psittacanthus schiedeana* in central Veracruz, México. *J Trop Ecol* 15:329–340.
- López de Buen L y Ornelas JF. 2001. Seed dispersal of the mistletoe *Psittacanthus schiedeana* by birds in Central Veracruz, Mexico. *Biotropica* 33:487-494.
- López de Buen L y Ornelas JF. 2002. Host compatibility of the cloud forest mistletoe *Psittacanthus schiedeana* (Loranthaceae) in central Veracruz México. *Am Bot.* 89:95-102.
- Martínez del Río C, Silva A, Medel R y Hourdequin M. 1996. Seed dispersers as disease vectors: Bird transmission of mistletoe seeds to plant hosts. *Ecology* 77:912-921.

- May DS. 1971. The role of populational differentiation in experimental infection of *Prosopis* by *Phoradendron*. *Am J Bot* 58:921-931.
- Murray KG, Russell S, Picone CM, Winnett-Murray K, Sherwood W y Kuhlmann, ML. 1994. Fruit laxatives and seed passage rates in frugivores: Consequences for plant reproductive success. *Ecology* 75:989-994.
- Murphy SR, Reid N, Yan Z y Venables WN. 1993. Differential passage time of mistletoe fruits through the gut of honeyeaters and flowerpeckers: Effects on seedling establishment. *Oecologia* 93:171-176.
- Nathan T, y Muller-Landau HC. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecol and Evol* 15:278-285.
- National Geographic. 2002. Field Guide to the Birds of North America. National Geographic, 3ra ed. Washington, D.C., U.S.A.
- Nickrent DL. 2002. Plantas parásitas en el mundo. En: Plantas Parásitas de la Península Ibérica e Islas Baleares. López-Sáez JA, Catalán P y Sáez L. (eds). Mundi-Prensa Libros, S. A, Madrid. pp. 7-27
- Norton DA y Carpenter MA. 1998. Mistletoes as parasites: Host specificity and speciation. *Trends in Ecol and Evol* 13:101-105.
- Norton DA y De Lange PJ. 1999. Host specificity in parasitic mistletoes (Loranthaceae) in New Zealand. *Funct Ecol* 13:552-559.
- Norton DA y Ladley JJ. 1998. Establishment and early growth of *Alepis flavida* in relation to *Nothofagus solandri* branch size. *New Zeal J Bot* 36:213-217.
- Oliva RH. 1983. Contribución al conocimiento de la familia Loranthaceae del centro de Veracruz y zona limítrofe de Puebla. Tesis profesional. Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Veracruzana, Xalapa, Ver. 104 pp.
- Pate JS. 1995. Mineral relationships of parasites and their hosts. En: Parasitic plants. Press MC y Graves J (eds). Chapman and Hall. London. pp. 80-102.

- Paynter RA. 1995. Nearctic passerine migrants in South America. Publ Nuttall Ornithol Club, num. 25.
- Radomiljac AM. 1998. The influence of pot host species, seedling age and supplementary nursery nutrition on *Santalum album* Linn (Indian sandal wood) plantation establishment within the Ord River Irrigation Area, Western Australia. For Ecol and Manag 102:193-201.
- Reid N. 1987. The mistletoebird and Australian mistletoes: Co-evolution or coincidence? Emu 87:130-31.
- Reid N. 1989. Dispersal of mistletoe by honeyeaters and flowerpeckers: components of seed quality. Ecology 70:137-45.
- Reid N. 1991. Coevolution of mistletoes and frugivorous birds? Aust J Ecol 16:457-469.
- Reid N y Lange RT. 1988. Host specificity, dispersion and persistence through drought of two arid zone mistletoes. Aust J Bot 36:299-313.
- Reid N, Stafford Smith M, Yan Z. 1995. Ecology and population biology of mistletoes. En: Forest canopies. Lowman MD y Nadkarini NM, (eds). Academic Press, San Diego, California, U.S.A. pp. 285-310.
- Restrepo C. 1987. Aspectos ecológicos de la diseminación de cinco especies de muérdagos por aves. Humboldtia 1:65-116.
- Restrepo C, Sargent S, Levey DJ y Watson DM. 2002. The role of vertebrates in the diversification on new world mistletoes. En: Seed dispersal and frugivory: Ecology, evolution and conservation. Levey DJ, Silva WR, y Galetti M. (eds). CAB International Wallingford, U.K. pp. 83-98.
- T y Ward D. 2002. Host recognition in a desert mistletoe: early stages of development are influenced by substrate and host origin. Funct Ecol 16: 128-134.
- Sargent S. 1995. Seed fate in a tropical mistletoe: The importance of host twig size. Funct Ecol 9:197-204.

- Schupp EW. 1993. Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. *Vegetatio* 108:15-19.
- Soto-Gamboa M y Bozinovic F. 2002. Fruit disperser interaction in a mistletoe–bird system: A comparison of two mechanisms of fruits processing on seed germination. *Plant Ecol* 15:329-340.
- Sterba H, Andrae F y Pambudhi F. 1993. Crown efficiency of oak standards as affected by mistletoe and coppice removal. *Ecol Manag* 62:39-49.
- Traveset A, Verdú M. 2002. A meta-analysis of the effect of gut treatment on seed germination. En: *Seed dispersal and frugivory: Ecology, evolution and conservation*. Levey DJ, Silva WR, y Galetti M. (eds). CAB International Wallingford, U.K. pp. 339-350.
- Vázquez C. 2002. *Psittacanthus* in Mexico. En: *Mistletoes of North American Conifers* Geils BW, Cibrián TJ, Moody B. Gen. Tech. Rep. RMRS–GTR–98. Ogden, UT:U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station. pp. 9-16
- Vázquez-Yanes C, Batis Muñoz AI, Alcocer Silva MI, Gual Díaz M y Sánchez Dirzo C. 1999. Árboles y arbustos potencialmente valiosos para la restauración ecológica y la reforestación. Reporte técnico del proyecto J084. CONABIO - Instituto de Ecología, UNAM. pp 224-235.
- Walsberg GE. 1975. Digestive adaptations of *Phainopepla nitens* associated with the eating of mistletoe berries. *Condor* 77:169-174.
- Watson DM. 2001. Mistletoe - A keystone resource in forests and woodlands worldwide. *Ann Rev Ecol Syst* 32:219-249.
- Watson DM. 2002. Effects of mistletoe on diversity: A case-study from southern New South Wales. *Emu* 102:275-285.
- Wellman FL. 1964. Parasitism among neotropical phanerogams. *Ann Rev Phytopath* 2:43-56.

- Wenny DG. 2001. Advantages of seed dispersal: A re-evaluation of directed dispersal. *Evol Ecol Res* 3:51-74
- Witmer MC, Mountjoy DJ y Elliot L. 1997. Cedar waxwing (*Bombycilla cedrorum*). En: *The Birds of North America*. No.309. Poole A y Gill F (eds). The Academy of Natural Sciences and The American Ornithologists' Union. Philadelphia, PA and Washington, D.C.
- Yan Z y Reid N.1995. Mistletoe (*Amyema miquelii* and *A. pendulum*) seedling establishment on eucalypt hosts in eastern Australia. *J Appl Ecol* 32:778–84.
- Zar J.1999. *Biostatistical Analysis*. 4th edit. Prentice Hall. New Jersey. U.S.A.

11. ANEXOS

Tabla 1. Resultados de ANDEVA de medidas repetidas para evaluar la intensidad de infección por *P. calyculatus* sobre *C. pubescens* y *P. serotina* en tres muestreos.

FUENTE	SC	GL	CM	F	P
Variación entre hospederos					
Especie	0.399	1	0.399	0.150	0.7015
Error	27.179	29	2.661		
Variación dentro de los hospederos					
Muestreo	27.277	2	13.638	10.943	0.0001
Muestreo x Especie	7.059	2	3.530	2.832	0.067
Error	72.283	58	1.246		

Tabla 2. Resultados de ANDEVA de tres factores para la proporción de germinación de semillas de *P. calyculatus* inoculadas en tres especies de hospedero destino, mediante dos tratamientos (semillas procesadas y sin procesar) y provenientes de tres especies de hospedero origen.

FUENTE	SC	GL	CM	F	P
Tratamiento	0.833	1	0.833	16.088	0.0001
Origen	0.615	2	0.308	5.940	0.0041
Destino	0.106	2	0.053	1.023	0.3647
Tratamiento * Origen	0.137	2	0.069	1.326	0.2720
Tratamiento * Destino	0.106	2	0.053	1.023	0.3647
Origen * Destino	0.321	4	0.080	1.549	0.1973
Tratamiento * Origen * Destino	0.411	4	0.103	1.982	0.1064
Residual	3.728	72	0.052		

Tabla 3. Resultados de ANDEVA de tres factores para proporción de semillas de *P. calyculatus* establecidas sobre tres diferentes hospederos mediante dos tratamientos (semillas procesadas y sin procesar) y provenientes de tres especies de hospedero origen.

FUENTE	SC	GL	CM	F	P
Tratamiento	1.856	1	1.856	6.144	0.0168
Origen	1.291	2	0.645	2.136	0.1294
Destino	0.018	2	0.009	0.029	0.9711
Tratamiento * Origen	0.691	2	0.345	1.143	0.3276
Origen * Destino	0.008	2	0.004	0.013	0.9872
Tratamiento * Destino	2.492	4	0.623	2.062	0.1009
Tratamiento * Origen * Destino	1.816	4	0.454	1.503	0.2166
Residual	14.198	47	0.302		

