



**UNIVERSIDAD MICHOACANA DE SAN NICOLÁS DE HIDALGO**  
**Coordinación de Estudios de Posgrado**

**PROGRAMA INSTITUCIONAL DE MAESTRÍA EN  
CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**FACULTAD DE BIOLOGÍA**

**ECOLOGÍA, HERBIVORÍA, CONTENIDO NUTRICIONAL  
Y DEFENSA QUÍMICA DEL MUÉRDAGO *Psittacanthus calyculatus*  
Y SU HOSPEDERO *Quercus deserticola* EN FRAGMENTOS DE  
BOSQUE DE LA CUENCA DE CUITZEO**

**T E S I S**

**QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE  
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
(ECOLOGÍA Y CONSERVACIÓN)**

**P R E S E N T A**

**BIÓL. GRISELDA PÉREZ LÓPEZ**

**DIRECTOR DE TESIS:  
Dr. PABLO CUEVAS REYES**

**CO-DIRECTOR DE TESIS:  
Dr. ANTONIO GONZÁLEZ RODRÍGUEZ**

**MORELIA, MICHOACÁN. SEPTIEMBRE 2010**



## **AGRADECIMIENTOS**

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada para mis estudios de maestría.

Al proyecto “Ecología y genética de poblaciones de plantas parásitas (muérdagos) de la familia Loranthaceae en México” (DGAPA-PAPIIT IN219108)

Al proyecto: “Asimetría fluctuante y patrones de herbivoría bajo diferentes condiciones de fragmentación en encinares en la cuenca de Cuitzeo: una aproximación empírica en la búsqueda de potenciales bioindicadores terrestres del estado de conservación” Financiado por el consejo de la investigación científica” (UMSNH-2010)

A los miembros de mi mesa sinodal: Dr. Mauricio R. Quesada Avendaño, Dr. Luis Felipe Mendoza Cuenca, Dr. Eduardo Cuevas García. Gracias por su tiempo y por sus aportaciones a lo largo del desarrollo de esta tesis.

A MIS PADRES JUAN Y ROSA

*Enseñarás a volar, pero no volarán tu vuelo.*

*Enseñarás a soñar, pero no soñarán tu sueño.*

*Enseñarás a vivir, pero no vivirán tu vida.*

*Sin embargo...*

*en cada vuelo,*

*en cada vida,*

*en cada sueño,*

**PERDURARÁ SIEMPRE LA HUELLA DEL CAMINO ENSEÑADO**

Gracias por todo su apoyo, confianza y amor. Gracias por todos sus consejos por todo lo que me han enseñado, siempre están en mi corazón. Los quiero mucho.

A mis hermanas Lupita y Mony, a mis hermanos Juan Carlos y Ricardo, los quiero mucho gracias por su apoyo.

A los angelitos que alegran cada fin de semana mi corazón, Vale, Sophy, Mayte y Juanito, los quiero mucho, gracias por su alegría y cariño.

AL AMOR DE MI VIDA

JIMMY

*Con un mismo principio,*

*con mil finales,*

*todo junto a ti, tú junto a mí,*

*una vida para recorrer,*

*mil momentos para compartir,*

*y un solo amor que vivir.*

Gracias por apoyarme siempre, por animarme, pero sobre todo por compartir mis alegrías y tonterías, y por todo tu amor y cariño, Te Amo.

## **AGRADECIMIENTOS**

A mi asesor el Dr. Pablo Cuevas Reyes, gracias una vez más, por permitirme formar parte de su equipo de trabajo, y poder realizar mis estudios de posgrado, gracias por su apoyo, consejos y dedicación.

Al Dr. Antonio González Rodríguez, gracias por el tiempo y dedicación, que me brindo en el desarrollo de este trabajo. Así como su apoyo y paciencia en las salidas a campo, al igual en la parte teórica.

Al Dr. Horacio Cano, por brindarnos un espacio en su laboratorio, que permitió realizar con éxito la parte química del trabajo.

A Carlos por apoyarme en las salidas a campo, al igual a Susana por su apoyo en el campo y sobre todo en el laboratorio, gracias por aguantar las traspasadas.

## CONTENIDO

<b>i. Resumen General</b>	5
<b>ii. Abstract</b>	6
<b>iii. Introducción General</b>	7
<b>iv. Antecedentes</b>	13
<b>v. Hipótesis</b>	16
<b>vi. Objetivos</b>	17
<b>vii. Resultados</b>	18
<b>Capítulo I: Patrones de infección del muérdago <i>Psittacanthus calyculatus</i> asociado a la arquitectura de su hospedero y la fragmentación del hábitat.</b>	18
Introducción	19
Materiales y métodos	20
Resultados	23
Discusión	24
Literatura citada	28
Tablas	33
Leyendas de figuras	35
Figuras	36
<b>Capítulo II: Efectos sinérgicos de la herbivoría e infección del muérdago <i>Psittacanthus calyculatus</i> sobre la calidad nutricional y defensa química de <i>Quercus deserticola</i> en bosques fragmentados de México</b>	41
Introducción	42
Materiales y métodos	44
Resultados	49
Discusión	53
Literatura citada	55
Tablas	62
Leyendas de figuras	63
Figuras	64
<b>viii. Discusión General</b>	68
<b>ix. Conclusiones Generales</b>	71
<b>x. Literatura Complementaria</b>	73

## RESUMEN GENERAL

Las plantas en general se enfrentan a diferentes factores bióticos y abióticos que afectan su desempeño en términos de su crecimiento y reproducción. Algunos de los factores bióticos están representados por enemigos naturales con los que las plantas interactúan como son los insectos herbívoros y las plantas parásitas. Más recientemente, la fragmentación antropogénica del hábitat ha alterado de forma substancial numerosos ecosistemas, con consecuencias aún no evaluadas para las comunidades vegetales. Se puede suponer que los efectos de estos diversos factores no son independientes, sino que probablemente presentan diversas sinergias. Sin embargo, la mayoría de los estudios solo consideran uno o pocos factores simultáneamente. Un sistema interesante para el análisis de las interacciones entre los factores mencionados es el constituido por el encino blanco *Quercus deserticola* (Fagaceae), el muérdago *Psittacanthus calyculatus* y las comunidades de herbívoros asociadas a ambas especies. En este estudio se evaluaron aspectos ecológicos y químicos de dicha interacción en varias poblaciones dentro de un gradiente de perturbación del hábitat.

El estudio se realizó en cinco fragmentos de bosque de encino que presentan diferentes grados de perturbación, ubicados dentro de la Cuenca de Cuitzeo, Michoacán, México. Primero, se relacionó la intensidad de la infección por el muérdago *P. calyculatus*, con características individuales de los hospederos, como son el diámetro a la altura del pecho (DAP), el diámetro de la copa y el número de ramas principales, así como con características a nivel de paisaje, particularmente la precipitación media anual y los niveles de perturbación antropogénica en cada sitio. Se encontró que la arquitectura de los árboles hospederos es un factor importante que determina el grado de infección por muérdago. Los hospederos infectados presentaron un mayor diámetro (DAP) y cobertura de la copa que árboles no infectados. La precipitación media anual y la intensidad de infección por muérdago en cada sitio están relacionadas negativamente, mientras que el grado de perturbación no es factor claro que determine los patrones de infección de este muérdago. Segundo, se determinó el efecto conjunto de la infección por plantas parásitas y la herbivoría por insectos sobre la química y el contenido nutricional de *Quercus deserticola*. Se estimó el porcentaje de herbivoría, el contenido de compuestos nutricionales (agua y azúcares simples) y compuestos de defensa (fenoles, flavonoides y taninos totales) de hospederos infectados y no infectados, así como del muérdago. La infección por muérdago disminuyó los niveles de herbivoría en los hospederos, lo que puede estar asociado con el mayor contenido de fenoles y taninos totales, y esto a su vez con un alto contenido de agua. Sin embargo la infección genera una disminución del contenido de azúcares simples en los hospederos. Por otra parte, comparando a los hospederos infectados con el muérdago, se encontraron mayores niveles de herbivoría en los hospederos, resultado que se asocia con el alto contenido de fenoles y taninos totales presentes en los parásitos. En cambio, el contenido de agua fue mayor en el hospedero, mientras que el contenido de azúcares simples fue mayor en el muérdago. No se encontró un patrón definido en cuanto al nivel de fragmentación que pudiera explicar en conjunto la intensidad de infección, los niveles de herbivoría y el contenido de compuestos nutricionales y de defensa química.

## ABSTRACT

Plants have to deal with different biotic and abiotic factors present in the environment, in order to develop successfully. Some of the biotic factors are represented by plant natural enemies such as herbivorous insects and parasitic plants. More recently, anthropogenic habitat fragmentation has substantially altered numerous ecosystems, with consequences for plant communities still to be evaluated. It can be presumed that the effects of these diverse factors are not independent, but probably show various synergies. However, most studies only consider one or a few factors simultaneously. An interesting study system for the analysis of interactions among the mentioned factors is constituted by the white oak *Quercus deserticola* (Fagaceae), the parasitic mistletoe *Psittacanthus calyculatus*, and the herbivorous communities associated to both species. In this study, we evaluated ecological and chemical aspects of the interaction in several populations representing a gradient of habitat perturbation.

The study was conducted in five oak forest fragments with different degrees of disturbance, located within the watershed of Cuitzeo, Michoacan, Mexico. First, we related the intensity of infection by the mistletoe *P. calyculatus*, with individual characteristics of the hosts, such as diameter at breast height (DBH), crown diameter and number of main branches, as well as with characteristics at the landscape level, particularly the annual average rainfall and levels of anthropogenic disturbance at each site. It was found that the architecture of host trees is an important factor that determines the degree of mistletoe infection. Infected hosts have DBHs and crown diameters significantly larger than uninfected trees. At the site level, mean annual precipitation and the intensity of mistletoe infection are negatively correlated, while the degree of disturbance of each site does not obviously determine the patterns of infection by this mistletoe. Second, we determined the combined effect of the infection by the parasitic plant and insect herbivory on the chemistry and nutritional content of *Q. deserticola*. The percentage of herbivory, the content of nutritional compounds (water and simple sugars) and defense compounds (phenols, flavonoids and total tannins) were determined in infected and uninfected hosts, and in the mistletoes. Infection levels decreased herbivory in the hosts, which can be associated with the higher content of total phenols and tannins, and this in turn with the higher water content. However, the infection generated a reduced content of simple sugars in the hosts. In addition, comparing infected trees with the mistletoes, higher levels of herbivory were found in the hosts, a result that is associated with a higher content of phenols and total tannins present in the mistletoe. In contrast, the water content is higher in the host, while the content of simple sugars is higher in the mistletoe. A definite pattern was not found regarding the level of fragmentation that could explain the intensity of infection, herbivory levels and the content of nutritional and defense compounds.

## INTRODUCCIÓN GENERAL

El parasitismo ha resultado evolutivamente un modo exitoso de vida de algunas especies de plantas. Las plantas parásitas son un componente importante en procesos ecológicos y evolutivos en los ecosistemas naturales (López-De Buen y Ornelas 2002). Los muérdagos son un grupo diverso de plantas parásitas que pertenecen a la familia Loranthaceae (Watson 2001) que parasitan tallos y ramas de gimnospermas y angiospermas (Qasem 2009), estableciendo una conexión con el xilema de sus hospederos para obtener agua, nitrógeno, minerales y otros nutrientes (Ehleringer *et al.* 1985; Marvier y Smith 1997; Watson 2001) mediante estructuras denominadas haustorios (Marvier y Smith 1997; López-De Buen y Ornelas 1999). Dado que los muérdagos contienen clorofila y puede producir sus propios nutrientes se consideran plantas hemiparásitas, aunque en algunos casos llegan a obtener más del 60% de sus carbohidratos y otros nutrientes a partir de sus plantas hospederas (Overton 1994; Watson 2001). Esta forma de vida permite que el crecimiento de los muérdagos sea menos afectado por factores edáficos, hidrológicos y nutricionales, que limitan la distribución y crecimiento de la mayoría de las plantas (Watson 2001).

Los muérdagos son un claro ejemplo de organismos con una distribución agregada (Aukema y Martínez del Río 2002; Aukema 2004; Medel *et al.* 2004) ya que dependen principalmente de dos factores. En primer lugar están los factores bióticos, como son los patrones de dispersión de semillas por parte de las aves. Esto se debe a que la mayoría de las lorantáceas dependen casi por completo de aves para su exitosa dispersión y germinación (Room 1972; Norton *et al.* 1995; Norton y Reid 1997; López-De Buen y Ornelas 1999), puesto que los frutos del muérdago deben ser consumidos para que las semillas al ser defecadas en otros sitios se adhieran en las ramas de las plantas hospederas y así puedan establecerse con éxito (Overton 1994; Marvier y Smith 1997). En segundo



lugar se encuentran una serie de factores relacionados con la compatibilidad en la interacción hospedero-parásito, mediada tanto por la disponibilidad de agua y nutrientes, como por los diferentes mecanismos de defensa por parte del hospedero (Norton *et al.* 1995; Bach *et al.* 2005).

La calidad del hospedero desde el punto de vista de los muérdagos está determinada por la existencia de condiciones apropiadas de contenido de agua, nutrientes y temperatura, así como por la incidencia de luz, que son factores importantes para la germinación, establecimiento y crecimiento de los muérdagos (Norton *et al.* 1995; Marvier y Smith 1997; Norton y Reid 1997; Radolmiljac 1998). Lamont (1983) clasifica el periodo de establecimiento del muérdago después de su dispersión en cuatro fases: (i) adhesión de la semilla, (ii) germinación de semilla, (iii) establecimiento de la plántula y (iv) sobrevivencia y reproducción de la planta. La adhesión de la semilla ocurre gracias a la capa viscosa que cubre la semilla de muérdago, lo cual garantiza la adhesión a la rama del hospedero (Norton *et al.* 2002). La germinación de la semilla depende de condiciones adecuadas de temperatura humedad y luz (López-De Buen y Ornelas 2002; Mathiasen *et al.* 2008). El proceso de establecimiento involucra la penetración del haustorio en el tejido del hospedero, donde la semilla del muérdago forma un hipocotíleo que se elonga hasta formar un disco adhesivo que se adhiere firmemente a la rama del hospedero (Mathiasen *et al.* 2008). El establecimiento también se ha sugerido que está en función de la compatibilidad del muérdago con el hospedero (Roxburgh y Nicolson 2005). La sobrevivencia de las plántulas de muérdago, puede disminuir dentro de cada una de las fases, debido a necesidades y riesgos que caracterizan a cada fase. La depredación es otro factor, así como el tamaño de la rama, y/o las características de la corteza del hospedero que pueden explicar el éxito o fracaso para el futuro desarrollo y crecimiento de plántulas del muérdago (Lopez-De Buen y Ornelas 2002).

Algunos autores han establecido que los herbívoros y los muérdagos son comparables por la forma en que obtienen sus nutrientes a partir de sus plantas hospederas (Pennings y Callaway 2002; Pennings y Simpson 2008). Los insectos herbívoros se alimentan de los tejidos foliares de sus hospederos (Coley y Barone 1996), mientras que los muérdagos lo hacen de los compuestos nutricionales del xilema de sus hospederos (Pennings y Simpson 2008). Sin embargo, ambos tipos de consumidores se enfrentan a una dieta deficiente en nitrógeno. Los insectos resuelven este problema procesando grandes cantidades de material foliar, mientras que los muérdagos mantienen tasas altas de transpiración para extraer suficiente nitrógeno de sus hospederos (Pennings y Simpson 2008).

De igual forma, tanto los muérdagos como los herbívoros, pueden tener importantes efectos negativos sobre la adecuación de sus plantas hospederas (Watling y Press 2001; Pennings y Simpson 2008). Los efectos de los herbívoros son diversos, pueden reducir la biomasa del hospedero, modificar los patrones de asignación de recursos del hospedero e incluso alterar la estructura de la comunidad de plantas (Pennings y Callaway 2002). Los efectos que tienen los muérdagos sobre sus plantas hospederas son a menudo similares e igualmente diversos que los provocados por los herbívoros (Manrique *et al.* 2009): pueden disminuir el crecimiento (Bowie y Ward 2004), la capacidad reproductiva (Manrique *et al.* 2009) y alterar la arquitectura de los hospederos (Tennankoon y Pate 1996), e incluso influir en las interacciones con otros organismos, como micorrizas, patógenos, herbívoros y polinizadores. La magnitud del impacto varía de especie a especie, tanto de hospedero como de parásito (Watling y Press 2001; Hochwender *et al.* 2003; Idžojtić *et al.* 2008; Pennings y Simpson 2008).

En algunas comunidades de plantas los muérdagos se consideran el factor biótico más importante que influye en la mortalidad de las especies de plantas, tal es el caso del

abeto *Abies alba* que es parasitado por el muérdago *Viscum album* (Idžojtić *et al.* 2008), así como de árboles de acacia que son parasitadas por el muérdago *Amyema preissii*, que genera una disminución del crecimiento foliar y muerte de las ramas distales del hospedero (Tennakoon y Pate 1996). A pesar de las similitudes mencionadas en los efectos negativos que provocan los muérdagos y los herbívoros, algunos estudios han determinado que los muérdagos tienen un efecto mayor sobre sus hospederos que el generado por los herbívoros (Manrique *et al.* 2009). Debido a que se ha comprobado que el área foliar del muérdago incrementa conforme disminuye el área foliar del hospedero (Tennakoon y Pate 1996), por lo tanto, los muérdagos pueden afectar la fotosíntesis de sus hospederos, en diferentes niveles, que pueden ser a nivel de hoja o de la planta completa, y esto a su vez tiene un impacto sobre la reproducción del hospedero (Watling y Press 2001).

El grado de especificidad que presentan los muérdagos con sus hospederos es variado, pues van de especialistas a generalistas (Norton y Lange 1999; López-De Buen y Ornelas 2002). Sin embargo, el principal factor que determina la especificidad del muérdago con su hospedero está en relación con la abundancia de la especie hospedera (Norton y Lange 1999; Roxburgh y Nicolson 2005), así como de una serie de atributos de los hospederos, como calidad y tamaño, así como factores ambientales (Norton *et al.* 1995; Marvier y Smith 1997; Norton y Reid 1997; Radolmiljac 1998; Dzerefos *et al.* 2003). Se ha sugerido que el éxito en el establecimiento, germinación y sobrevivencia del muérdago depende del grado de afinidad fisiológica, bioquímica y física que mantenga con su planta hospedera (Roxburgh y Nicolson 2005).

Los efectos y respuestas de las plantas hospederas ante ataques de herbívoros y patógenos están bien documentados. Por ejemplo Ritchie *et al.* (1998), examinaron los efectos de la herbivoría por insectos y mamíferos durante un periodo de siete años, sobre dos tipos de plantas, una especie de leguminosa, *Lathyrus venosus*, y una especie leñosa,

*Quercus* spp. Para tal objetivo contaron con dos parcelas una control y otra donde excluyeron a los mamíferos herbívoros con vallas y a los insectos con pesticidas. Encontraron que los herbívoros tienen grandes efectos sobre las especies de plantas que consumen, debido a que disminuyeron su altura y, redujeron el número promedio de inflorescencias en las parcelas control, mientras que en las parcelas con exclusión de herbívoros la biomasa de las especies de plantas se incrementó, así como la abundancia de estas especies. También se observó un aumento en la disponibilidad de nitrógeno en el suelo, en los tejidos de las plantas y en la biomasa aérea. En otro estudio realizado por Baraza *et al.* (2004), se encontró que la herbivoría afecta severamente el porcentaje de crecimiento y altera la producción de compuestos de defensa química de las plántulas de *Quercus pirenaica*. Pascual-Alvarado *et al.* (2005) estudiaron cinco especies de plantas del bosque tropical caducifolio, las cuales presentan asociaciones específicas con insectos formadores de agallas. En cuatro de las cinco especies estudiadas se encontró que la formación de las agallas incrementa la concentración de fenoles, y como consecuencia la herbivoría por insectos folívoros se ve reducida.

Las consecuencias de una infección por muérdago sobre las plantas hospederas son de gran importancia, ya que tal infección se puede reflejar también en la defensa contra herbívoros en el hospedero (Runyon *et al.* 2008). En otros casos se ha centrado la atención solo en la interacción hospedero-planta parásita, sin tomar en cuenta la importancia de los herbívoros, aun cuando la defoliación del hospedero puede reducir el crecimiento y reproducción de las plantas parásitas. Tal es el caso de la parásita *Rhinanthus serotinus*, que al desarrollarse en plantas de *Poa annua* que no sufren herbivoría presentan una mayor biomasa así como una mayor producción de flores que las parásitas que crecen sobre hospederos que sufren herbivoría (Puustinen y Salonen 1999). A su vez, los muérdagos no escapan de sufrir daño por herbívoros, tanto vertebrados como invertebrados (Sessions y

Kelly 2001). Se ha reportado que la herbivoría puede influir fuertemente en el crecimiento y reproducción de los individuos de muérdago, reduciendo la producción de flores y frutos, la producción y viabilidad de las semillas, e inclusive afectando la dinámica de la población y la comunidad (Norton y Reid 1997; Tschardtke 1999; Sessions y Kelly 2001).

Los muérdagos son particularmente sensibles a la fragmentación puesto que tanto el muérdago como sus dispersores se ven afectados por la reducción del hábitat. La abundancia de los posibles dispersores de semillas de muérdago puede disminuir, por lo que se espera una reducción a largo plazo de la abundancia del muérdago (Norton *et al.* 1995). Sin embargo se han reportado mayores abundancias, así como porcentajes de germinación, crecimiento y fecundidad para los muérdagos en medio ambientes con una gran incidencia de luz solar como es el caso de hábitats perturbados (Norton y Reid 1997). Los herbívoros igualmente se ven afectados por la fragmentación de los bosques, la cual afecta la estructura de la comunidad, con una progresiva disminución de la diversidad biológica (Benítez-Malvido *et al.* 1999; Tabarelli *et al.* 1999; Steffan-Dewenter y Tschardtke 2002; Valladares *et al.* 2006). Uno de los posibles resultados de la fragmentación del hábitat es que las interacciones entre especies se hacen inestables o pueden llegar a colapsarse (Watts y Dirham 2006). La fragmentación y alteración del hábitat pueden generar extinciones locales, o un efecto de cascada en las comunidades, incrementando las proporciones de extinción de especies que se encuentran directamente o indirectamente relacionadas (Rodríguez-Cabal *et al.* 2007).

## ANTECEDENTES

La mayoría de estudios sobre muérdagos se ha enfocado en los patrones de dispersión de frutos y semillas (Martínez del Río *et al.* 1996; López-De Buen y Ornelas 1999), distribución altitudinal (Abulfaith y Emara 1988), especificidad y establecimiento sobre sus plantas hospederas (Lichter y Berry 1991; Norton y Lange 1999; López De-Buen y Ornelas 2002; Norton *et al.* 2002, Roxburgh y Nicolson 2005), y los efectos de una infestación por muérdagos sobre los hospederos (Tennakoon y Pate 1996; Watling y Press 2001; Idzajtí'c *et al.* 2008). Unos pocos han evaluado la relación entre la fragmentación y los patrones de infección por muérdago, encontrando que en sitios más fragmentados la abundancia de los muérdagos se incrementa debido a que la actividad de los dispersores se ve restringida a pocos árboles (Norton *et al.* 1995). Con respecto, a los niveles de herbivoría sobre los muérdagos, se ha encontrado que presentan mayores niveles de consumo foliar por mamíferos herbívoros que por insectos (Sessions y Kelly 2001). En otros casos se han reportado diferencias en los niveles de consumo foliar del muérdago por mamíferos e insectos herbívoros entre los bordes y el interior del bosque, observándose un mayor consumo en el borde del bosque que en el interior, pero solo por parte de los mamíferos herbívoros (Bach y Kelly 2004).

Estudios sobre patrones de infección de muérdago se han realizado para especies de Lorantáceas como *Phoradendrom californicum* (Aukema 2004), *Phragmanthera dschallensis* (Roxburgh y Nicolson 2008), *Amynea miquelii* en bosques de Eucaliptos (Ward 2005). En México se ha realizado solo un estudio sobre patrones de infección para el muérdago *Psittacanthus schiedeanus* en los bosques templados de Veracruz (López-De Buen *et al.* 2002). Particularmente en Michoacán no existen estudios sobre patrones de infección de muérdago.

Igualmente muy pocos estudios han evaluado en conjunto los efectos de la infección por muérdago e insectos herbívoros sobre el desarrollo y la química (i.e. contenido nutricional y compuestos de defensa) de los árboles hospederos (Runyon *et al.* 2008; Manrique *et al.* 2009). En algunos casos se han analizado los efectos de la herbivoría en los árboles hospederos sobre el desarrollo de la planta parásita (Puustinen y Salonen 1999). Por su parte, Marvier (1996), estudió las interacciones directas del muérdago *Castilleja wightii*, con tres plantas hospederas y los efectos indirectos de este parasitismo en la incidencia de herbívoros en el parásito. Se encontró que existen efectos en ambos sentidos de la interacción planta hospedera-planta parásita, los cuales pueden reflejarse en el desarrollo de ambos tipos de plantas, así como en los herbívoros.

En este estudio se presenta un análisis de los patrones de infección del muérdago *Psittacanthus calyculatus* sobre *Quercus deserticola*, así como de los niveles de herbivoría, defensa química y calidad nutricional de ambas especies en fragmentos de bosque con distintos niveles de perturbación en la cuenca de Cuitzeo, Michoacán.

El género *Psittacanthus* es considerado como una plaga en el centro de México, se encuentra ampliamente en zonas de cultivo y en árboles hospederos de importancia económica (Azpeitia y Lara 2006) como en bosques del género *Quercus*. Existe un estudio del muérdago *Psittacanthus schiedeana* sobre la preferencia de hospederos en bosques fragmentados de Veracruz (López-De Buen *et al.* 2002). Mientras que estudios sobre patrones de infección del muérdago *Psittacanthus calyculatus*, infestando árboles del género *Quercus* no existen.

Las especies del género *Quercus* son dominantes en los bosques de México y proveen funciones ecológicas, como el ciclaje de nutrientes, el balance hídrico, además de que un gran número de insectos, aves y mamíferos se encuentran asociados a ellos (Lewington y Streeter 1993). Los encinos también poseen un gran valor como fuente

potencial de madera, carbón y alimento (Bello y Labat 1987). Debido a la importancia ecológica y económica, es fundamental estudiar la ecología del dosel de este género, así como las interacciones antagónicas, como la herbivoría y la infección por plantas parasitas.

Las preguntas que se plantean en este trabajo son: i) ¿los patrones de infección del muérdago *Psittacanthus calyculatus* están asociados a características físicas de su hospedero (i.e. complejidad estructural del dosel y altura) *Quercus deserticola*, y a condiciones ambientales y físicas del sitio (i.e. perturbación, precipitación), ii) ¿la infección por muérdago afecta directamente la química y el contenido nutricional de sus planta hospedera e indirectamente los niveles de herbivoría por insectos folívoros?



## **HIPÓTESIS**

1. Se espera una mayor infección por muérdago en árboles de mayor tamaño, debido a su mayor complejidad estructural, número de ramas y biomasa de dosel.
2. Se espera que en sitios de mayor perturbación existan mayores niveles de infección por muérdago, debido a una mayor apertura del dosel lo que genera mayor incidencia de luz solar, lo cual favorece el establecimiento y desarrollo de los muérdagos.
3. La infección por muérdago tendrá efectos sobre otras interacciones ecológicas en la planta hospedera, como la herbivoría. La infección puede generar que plantas hospederas sean más susceptibles a la herbivoría debido a que puede disminuir el contenido de compuestos de defensa y de nutrición. Por lo tanto hospederos sin infección y los muérdagos tendrán un menor porcentaje de herbivoría que los hospederos infectados.
4. Al presentar una infección por muérdago la planta hospedera sufre cambios morfológicos y fisiológicos debido al secuestro de nutrientes por parte del muérdago, por lo tanto se espera encontrar mayor contenido de compuestos nutricionales y de defensa química en el muérdago que en su planta hospedera.

## **OBJETIVOS**

### **GENERAL**

Determinar los patrones de infección del muérdago *Psittacanthus calyculatus* sobre *Quercus deserticola*, así como los niveles de herbivoría, defensa química y calidad nutricional de ambas especies en fragmentos de bosque en la Cuenca de Cuitzeo, Michoacán.

### **PARTICULARES**

1. Estimar los patrones de infección del muérdago *P. calyculatus* en términos de preferencia de tamaño de hospedero, número de muérdagos por hospedero y porcentaje de cobertura de infección.
2. Determinar si el grado de perturbación está asociado con la intensidad de infección de muérdago para cada sitio de estudio
3. Establecer si la infección por muérdago tiene efectos sobre la intensidad de la herbivoría de la planta hospedera, así como determinar si existen diferencias en los niveles de consumo entre plantas hospederas infectadas y no infectadas y el muérdago.
4. Comparar el contenido nutricional y la defensa química entre el muérdago y la planta hospedera infectada y no infectada, y determinar si están asociados con los niveles de herbivoría.

## RESULTADOS

### CAPITULO I

#### PATRONES DE INFECCIÓN DEL MUÉRDAGO *Psittacanthus calyculatus* ASOCIADO A LA ARQUITECTURA DE SU HOSPEDERO Y LA FRAGMENTACIÓN DEL HÁBITAT.

Pérez-López Griselda, Diaz-Cortes Carlos, González-Rodríguez Antonio, Cano Camacho Horacio y Cuevas-Reyes Pablo

#### RESUMEN

En este estudio se examinaron los patrones de infección del muérdago *Psittacanthus calyculatus* (Loranthaceae) sobre uno de sus árboles hospederos, el encino *Quercus deserticola* (Fagaceae), en cinco sitios ubicados en la cuenca de Cuitzeo, Michoacán, México. El objetivo fue relacionar la incidencia e intensidad de la infección con características individuales de los hospederos, como son el diámetro a la altura del pecho (DAP), el diámetro de la copa y el número de ramas principales, así como con características a nivel de paisaje, particularmente la precipitación media anual y los niveles de perturbación antropogénica en cada sitio. Se encontró que los árboles infectados tuvieron DAPs y diámetros de copa significativamente mayores que los árboles no infectados, siendo estas diferencias más pronunciadas en los sitios con mayores niveles de infección. El nivel de infección por sitio (medido como promedio del número de muérdagos por hospedero) tuvo una correlación negativa extremadamente alta con la precipitación media anual ( $r = 0.99$ ;  $P < 0.0001$ ), indicando que en los sitios más secos se presenta la mayor incidencia de la planta parásita, mientras que el grado de perturbación de cada sitio no es factor claro que determine la intensidad de infección de este muérdago.

**Palabras clave:** Muérdago, Fragmentación, Patrones de infección.

## INTRODUCCIÓN

Los muérdagos son plantas parásitas que obtienen agua, azúcares y nitrógeno a partir de los árboles que les hospedan (Ehleringer *et al.* 1985; Marvier 1996; Tennakoon y Pate 1996; Watling y Press 2001). Se han clasificado como hemiparasitas obligadas, ya que toman el agua y nutrientes de sus hospederos mediante una unión vascular especializada denominada haustorio (Marvier y Smith 1997; Watson 2001; Ward 2005; Carnegie *et al.* 2009).

Los muérdagos de la familia Loranthaceae son generalmente dispersadas por aves, que comen sus frutos y depositan las semillas sobre ramas adecuadas del hospedero (López-De Buen y Ornelas 2001). Debido a esta conducta de dispersión, en diversos estudios se ha demostrado que los muérdagos presentan una distribución espacial agrupada (Aukema 2004; Roxburgh y Nicolson 2008), aunque existen otros factores relevantes, como son la distribución de los árboles hospederos (Carnegie *et al.* 2009) y la fragmentación del hábitat (Ward 2005). Los muérdagos son oportunistas en explotar sitios perturbados, los cuales frecuentemente son ambientes con una gran incidencia de luz solar (Norton y Reid 1997), que permite que la germinación de las semillas sea más exitosa (López-De Buen *et al.* 2002). A escala individual varias características de los árboles hospederos influyen en la distribución de los muérdagos, como son el diámetro y área basal de los árboles (López-De Buen *et al.* 2002; Carnegie *et al.* 2009).

*Psittacanthus* es un género de la familia Loranthaceae asociado a bosques de coníferas principalmente. Su distribución dentro de México se restringe a la zona centro y sur del país. Presenta una amplia variedad de plantas hospederas leñosas. Se tienen reportadas 14 especies de *Psittacanthus* para México. Así mismo se han reportado más de 50 géneros de hospederos, entre angiospermas y coníferas, incluyendo árboles, arbustos y cactus (Geils y Vázquez 2002). El género *Psittacanthus* es considerado una plaga en el

centro de México, pues se encuentra ampliamente en zonas de cultivo y parasitando árboles hospederos de importancia económica (Azpeitia y Lara 2006) como el caso del género *Quercus*.

En este estudio examinamos los patrones de infección del muérdago *Psittacanthus calyculatus* sobre uno de sus hospederos, el encino *Quercus deserticola*, en paisajes fragmentados en la cuenca de Cuitzeo, Michoacán. En particular, se investigó la relación de la incidencia e intensidad de infección con características físicas de los hospederos individuales, como son el diámetro a la altura del pecho (DAP), el diámetro de la copa y el número de ramas. De igual forma, se evaluó el efecto del nivel de perturbación y de la precipitación media anual sobre la abundancia de *P. calyculatus* al nivel de sitio.

## **MATERIALES Y MÉTODOS**

### *Área de estudio*

Los sitios de estudio se ubicaron dentro de la cuenca de Cuitzeo, Michoacán, la cual es una unidad hidrológica con una superficie de 4026 km<sup>2</sup> (López *et al.* 2001). Se localiza dentro del llamado Sistema Volcánico Transversal de México, entre los 19° 30' y 20° 05' de latitud N y los 100° 35' y 101° 30' de longitud W (Figura 1). Esta cuenca forma parte de la depresión Lacustre Chapala-Cuitzeo. La vegetación de la cuenca está conformada en alrededor de 20 % por bosques templados, principalmente de pino y encino, mientras que los matorrales subtropicales ocupan alrededor del 15 %, los pastizales inducidos menos del 15 % y los cultivos aproximadamente el 40 % (López *et al.* 2001).

### *Sistema de estudio*

*Quercus deserticola*, es un árbol de 2.5 a 10 m de altura y con diámetro del tronco de 12 a 70 cm. La corteza es color café oscuro con surcos muy marcados. Las hojas oblongo-

lanceoladas a lanceoladas o ovaladas de 3 a 16 cm de largo por 1.2 a 5.0 cm de ancho. El haz es verde oscuro ligeramente brillante y rugoso; el envés claro con abundantes pelos. Los frutos son anuales, y solitarios en grupos de 2 o 3; la bellota es ovoide de 12 a 18 mm de largo por 10 a 15 mm de diámetro. Habita en laderas, en matorrales semitropicales y bosques de encinos entre 2,000 a 3,000 msnm y suelos pedregosos arcillosos o limo-arcillosos. Distribución geográfica: endémica de México, se distribuye en el Distrito Federal, Guanajuato, Hidalgo, Jalisco, México, Michoacán, Oaxaca, Puebla, Querétaro y Sinaloa (Arizaga *et al.* 2009).

*Psittacanthus calyculatus*, planta arbustiva de 1.0 a 1.5 m de altura, glabras, leñosas cuando son adultas, tallos de 4 a 8 mm de diámetro. Presenta hojas carnosas, frecuentemente lanceoladas o elípticas-ovadas, oblicuas, glabras, de 5 a 14 cm de largo por 1.4 a 6 cm de ancho, asimétricas; flores grandes de 4 cm de largo, glabras de color rojo a anaranjado; fruto elíptico, glabro, café oscuro cuando está maduro, de 1 cm de largo por 5 mm de diámetro. Distribución: en México se localiza de Tamaulipas a Jalisco, Chiapas, Yucatán, Oaxaca, Valle de México, Guanajuato y Michoacán. Tipo de vegetación: bosque de pino, encino, pino-encino, oyamel y matorral subtropical, entre 1,300 a 2,750 msnm. Hospederos: *Quercus obtusata* y *Q. rugosa*, *Pinus douglasiana*, *P. leiophylla*, *P. michoacana* y *P. teocote*, *Abies religiosa*, *Prunus capuli*, *P. persica*, *Salix babilonica*, *Crataegus mexicana*, *Bursera sp.*, y *Prosopis sp.* Floración de febrero a octubre. (Bello y Gutiérrez 1985).

#### *Método de muestreo*

Las tomas de datos se realizaron durante la época de lluvias en los meses de julio del 2008 y de julio a octubre del 2009. Los sitios de muestreo fueron seleccionados a partir de un mapa de vegetación de la cuenca de Cuitzeo en el que se ubicaron los fragmentos de

bosque con presencia de *Q. deserticola*. Posteriormente se realizaron prospecciones en el campo para determinar la presencia de *P. calyculatus*. Finalmente, se seleccionaron cuatro fragmentos de diferentes tamaños con distintos grados de perturbación, y presencia de muérdago, así como un sitio relativamente conservado sin presencia de muérdago (Figura 1; Tabla 1). Los sitios se ordenaron de menor (número 1) a mayor perturbación (número 5) de acuerdo con una evaluación realizada en el campo. La altitud de los sitios varía de 2163 a 2688 msnm y la precipitación media anual va de 975 a 1215 mm (<http://www.atmosfera.unam.mx/uniatmos/atlas/>).

En cada sitio se ubicaron entre 6 y 15 individuos de *Q. deserticola* infectados por muérdago. El grado de infección se cuantificó contando el número de individuos de muérdago presentes en cada árbol. En cada árbol también se midió el diámetro a la altura de pecho (DAP), el diámetro mayor de la copa, y se contabilizó el número de ramas principales. Los mismos datos se tomaron en un número similar de individuos de *Q. deserticola* sin infección elegidos aleatoriamente.

#### *Análisis estadísticos*

Se comparó el número de muérdagos entre sitios mediante un análisis de varianza (ANOVA) de una vía. Igualmente se compararon el DAP, el diámetro de la copa y el número de ramas de los hospederos entre sitios y entre individuos infectados y no infectados mediante análisis de varianza (ANOVA) de dos vías. Se realizaron análisis de regresión lineal para evaluar si existe asociación entre el número de muérdagos en cada hospedero infectado, con los valores de DAP, diámetro de la copa y el número de ramas principales. De igual forma, se usaron regresiones lineales para investigar la relación entre la precipitación media anual y los valores promedio por sitio de intensidad de infección (definida como número promedio de muérdagos en los individuos infectados) y el DAP

promedio, el diámetro promedio de la copa, y el número promedio de ramas principales de los hospederos infectados.

## RESULTADOS

En la tabla 1 se muestra el número de hospederos infectados y no infectados que se estudiaron en cada sitio y el número promedio de muérdagos por hospedero en los individuos infectados. La ANOVA de una vía muestra que existe una diferencia marginalmente significativa en el número promedio de muérdagos entre sitios ( $F = 2.32$ ; g.l. = 3;  $P = 0.089$ ).

Los ANOVAs de dos vías indicaron que el DAP y el diámetro de la copa de los individuos de *Q. deserticola* fue significativamente diferente entre sitios y entre hospederos infectados y no infectados, siendo los árboles infectados los que tienen mayor DAP y diámetros de copa (Tabla 2; Figuras 2 y 3). Es interesante notar que las diferencias en DAP y diámetro de copa entre hospederos infectados y no infectados son significativas únicamente en los sitios que presentan la mayor incidencia de muérdagos, en este caso los sitios Zimpanio y Capula (Figuras 2 y 3). Por su parte, el número de ramas principales mostró diferencias significativas únicamente entre sitios, pero no entre hospederos infectados y no infectados (Tabla 2). Sin embargo es interesante notar que el número de ramas por hospedero tiende a ser mayor en los sitios en los que la intensidad de la infección es mayor (Figura 4).

En los árboles infectados el número de muérdagos por individuo mostró una débil correlación significativa con el diámetro de copa ( $r = 0.29$ ;  $P = 0.049$ ) (Figura 5A) y marginalmente significativa con el DAP ( $r = 0.2$ ;  $P = 0.085$ ) y el número de ramas ( $r = 0.26$ ;  $P = 0.083$ ).



Finalmente, se encontró una correlación negativa extremadamente alta entre la precipitación media anual y la intensidad de infección por sitio, medida como el número promedio de muérdagos por hospedero ( $r = -0.988$ ;  $P = 0.0005$ ) (Figura 5B). En contraste, no se encontraron correlaciones significativas de la precipitación media anual con el DAP promedio por sitio ( $r = -0.626$ ;  $P = 0.373$ ), el diámetro de copa promedio ( $r = -0.782$ ;  $P = 0.217$ ) y el número de ramas promedio ( $r = -0.999$ ;  $P = 0.0002$ ).

## DISCUSIÓN

Entender los factores que determinan los patrones de infección de los muérdagos es importante porque bosques y selvas de todo el mundo experimentan actualmente cambios profundos en su estructura debido a la destrucción del hábitat, degradación y fragmentación (Roxburgh y Nicolson 2008). El reconocimiento de estos patrones permite entender la distribución de las poblaciones de muérdagos, así como la dinámica de las diferentes interacciones entre organismos.

Se ha establecido que la distribución espacial de los muérdagos es generalmente agregada (Bannister y Strong 2001; Aukema y Martínez del Río 2002), por lo que la mayoría de los estudios sobre patrones de infección de muérdagos se han centrado en explicar esta distribución como resultado de la conducta de las especies de aves dispersoras de semillas (Lavorel *et al.* 1999; López-De Buen y Ornelas 1999; Aukema 2004), así como de características morfológicas de los hospederos: altura, diámetro a la altura del pecho (DAP) (Roxburgh y Nicolson 2005, 2008; Ward 2005), diámetro de copa (Dzerefros *et al.* 2003; Ward 2005) y/o diámetro de ramas infectadas (Norton *et al.* 2002; López-De Buen y Ornelas 2001). Sin embargo, en cada estudio particular comúnmente se toman en cuenta solo algunas de las características morfológicas de los árboles hospederos, por lo que faltan

estudios donde se integren todas estas características, agregando además el número de ramas por individuo, factor que es importante en determinar la arquitectura de los árboles.

En el presente estudio se encontró que los individuos de *Q. deserticola* infectados con el muérdago *P. calyculatus* presentan un DAP significativamente mayor que los árboles hospederos no infectados por el parásito, resultados que concuerdan con diversos estudios realizados sobre diferentes especies de muérdagos (Lamont 1985; Lavorel *et al.* 1999; Dzerefos *et al.* 2003; Roxburgh y Nicolson 2005, 2008). Thomson y Mahall (1983), reportan que individuos de *Quercus* spp., utilizados como hospederos de muérdagos de la familia Viscaceae son en promedio más altos que individuos que no presentan muérdagos. Está bien documentado que a la escala de los árboles individuales la abundancia de muérdagos generalmente se incrementa con la altura, el diámetro y el área basal (Ward 2005). Esta observación ha sido asociada con la conducta de las aves dispersoras, ya que éstas prefieren perchar sobre árboles más altos (Roxburgh y Nicolson 2008). Sin embargo, también se ha sugerido que la relación tamaño-prevalencia puede ocurrir simplemente porque los árboles más grandes y viejos tienen más tiempo de adquirir la infección (Overton 1994; Lavorel *et al.* 1999; Bannister y Strong 2001).

Otra de las características que en este estudio se comparó entre los árboles hospederos infectados y no infectados con muérdago, fue el tamaño de la copa. Los resultados igualmente indicaron diferencias significativas, con los árboles infectados mostrando un tamaño de copa mayor que los árboles no infectados. Este resultado muestra también que la arquitectura de los hospederos potenciales es un factor importante en determinar la infección y el grado de esta. El mismo tipo de patrones se encontraron en el caso de algunas especies de eucaliptos en Australia, en donde los árboles infectados con muérdago fueron más altos y presentaron una mayor DAP y el tamaño de la copa es más voluminoso que la de árboles no infectados (Ward 2005). Lavorel *et al.* (1999) consideran

que el incremento de una infección por muérdago en un determinado sitio se puede atribuir a la atracción que generan los árboles con doseles más voluminosos, sobre las aves dispersoras de semillas del muérdago. Obviamente los dispersores pueden ser más atraídos a árboles que tienen frutos de muérdagos, y una infección múltiple puede surgir en estos árboles (Medel *et al.* 2004).

Estos resultados reflejan que árboles más grandes y viejos están más expuestos a una colonización por muérdago, debido al gran número de ramas que pueden ser potenciales sitios para la infección (Dawson *et al.* 1990). Sin embargo en nuestros resultados el número de ramas principales no difirió significativamente entre hospederos infectados y no infectados, quizá debido a que los árboles seleccionados se encontraban al interior y no en el borde de los sitios fragmentados, ya que se ha reportado que los árboles localizados en los bordes de sitios fragmentados presentan más ramas que los árboles ubicados al interior del sitio fragmentado (López-De Buen *et al.* 2002). Otra razón puede ser quizá que la complejidad estructural de *Q. deserticola*, traducido en el número de ramas principales no sean un factor realmente importante que determina que un árbol sea mayormente infectado, mientras que el diámetro de las ramas del hospedero quizá si lo sea, como en el caso del muérdago *Peraxilla tetrapetala*, el cual se establece más exitosamente sobre ramas de mayor diámetro de su árbol hospedero *Nothofagus solandri* (Norton *et al.* 2002). Otro factor que se ha demostrado en otras especies de muérdagos y hospederos es la apertura del dosel, donde las plántulas sobreviven mejor cuando están sobre ramas de hospederos con un dosel más abierto (López-De Buen y Ornelas 2002).

En algunos estudios se ha demostrado que la incidencia de infección por muérdagos es mayor en sitios que presentan algún tipo de perturbación, particularmente en donde las condiciones del ambiente y del suelo han sido modificadas como resultado de la fragmentación del hábitat (Lavorel *et al.* 1999; Ward 2005; Idžojtić *et al.* 2008). En los

sitios elegidos para este estudio las condiciones ambientales y el grado de fragmentación son diferentes, sin embargo, este último factor parece no ser importante en determinar los patrones de infección del muérdago o la intensidad de la infección. En este estudio en particular, existe otro factor ambiental que parece estar mucho más estrechamente relacionado con los patrones y la intensidad de la infección del muérdago *P. calyculatus* sobre hospederos de *Q. deserticola*, específicamente la precipitación media anual en cada uno de los sitios de estudio. En este caso encontramos que existe una correlación negativa significativa entre la precipitación y la intensidad de infección, de tal forma que en los sitios donde la precipitación es menor la intensidad de infección del muérdago es mayor. En este sentido los resultados de los estudios previos han sido contrastantes. Por un lado, se encontró que la presencia de los muérdagos *L. exocarpi* y *A. miraculosum* está en función de una mayor disponibilidad de agua, (Yan 1990), mientras que para el muérdago *Loranthus europaeus* que infecta especies de *Quercus*, se encontró que hospederos con mejores condiciones, en un ambiente con humedad favorable y nutrientes adecuados, crecen bien y pueden excluir al muérdago; pero en ambientes secos o sitios infértiles el crecimiento del encino es más lento, y el del muérdago se incrementa (Mayer 1982 en Glatzel y Geils 2009). Algunos estudios mencionan que los muérdagos que se desarrollan en zonas áridas o semiáridas están adaptados a largos periodos de sequía y son capaces de regular su captación de agua, permitiendo a ambas plantas (hospedero y muérdago) sobrevivir en periodos de escasez de agua (Bowen *et al.* 2009). Sin embargo aun existen muchas dudas sobre como los muérdagos son capaces de sobrevivir en sitios donde las condiciones ambientales son adversas, y aun más sobre los mecanismos que permiten a los muérdagos así como sus hospederos realizar un uso eficiente del agua.

La fragmentación del bosque se ha sugerido como la principal fuerza para explicar el incremento en el número de epífitas y plantas parásitas, tal es el caso de la hemiepífita

*Oreopanax capitatus* (Williams-Linera 1992 en López-De Buen *et al.* 2002) y el muérdago *A. miquelii*. (Norton *et al.* 1995). También se ha sugerido que la reducción en la densidad de depredadores naturales del muérdago (insectos, mamíferos, etc), es otro factor que puede estar determinando el incremento de las poblaciones de muérdago, debido a que pueden tener efectos importantes sobre el éxito de expansión de las especies de muérdagos (Reid 1995 en Lavorel *et al.* 1999). Sin embargo este estudio nos muestra que son varios los factores que pueden estar involucrados en los patrones de infección de las especies de muérdago, como son la arquitectura de la planta, las condiciones ambientales del sitio y del hospedero, que se suman a los factores ya estudiados ampliamente como son la conducta de los dispersores.

#### **LITERATURA CITADA**

Aukema J. E. 2004. Distribution and dispersal of desert mistletoe is scale-dependent, hierarchically nested. *Ecography*, 27:137-144.

Aukema J. E. y C. Martínez del Río. 2002. Where does a fruit-eating bird deposit mistletoe seeds? Seed deposition patterns and an experiment. *Ecology*, 83:3489-3496.

Azpeitia F. y Lara C. 2006. Reproductive biology and pollination of the parasitic plant *Psittacanthus calyculatus* (Loranthaceae) in central Mexico. *Journal of the Torrey Botanical Society*, 133:429-438.

Bannister P. y G. L. Strong. 2001. The distribution and population structure of the temperate mistletoe *Lleostylus micranthus* in the Northern Cemetery, Dunedin, New Zealand. *New Zealand Journal of Botany*, 39:225-233.

Bowen M. E., C. A. McAlpine, A. P.N. House, y G. C. Smith. 2009. Agricultural landscape modification increases the abundance of an important food resource: Mistletoes, birds and brigalow. *Biological Conservation*, 142:122-133.

Carnegie A. J., H. Bi, S. Arnold, Y. Li y D. Binns. 2009. Distribution, host preference, and impact of parasitic mistletoes (Loranthaceae) in young eucalypt plantations in New South Wales, Australia. *Botany*, 87:49-63.

Dawson T. E., E. J. King y J. R. Ehleringer. 1990. Age structure of *Phoradendron juniperinum* (Viscaceae), a xylem-tapping mistletoe: inferences from a non-destructive morphological index of age. *American Journal of Botany*, 77:573-583.

Dzerefos C. M., E.T.F. Witkowski, y C. M. Shackleton. 2003. Host-preference and density of woodrose-forming mistletoes (Loranthaceae) on savanna vegetation, South Africa. *Plant Ecology*, 167:163-177.

Ehleringer J. R., E. D. Schulze, H. Zieger, O. L. Lange, G. D. Farquhar y I. R. Cowar. 1985. Xylem-tapping mistletoes: water or nutrient parasites?. *Science*, 227:1479-1481.

Geils B. W. y I. Vázquez 2002. Loranthaceae and Viscaceae in North America. En: Geils B. W., J. Cibrián, B. Moody (Ed) *Mistletoe of North American Conifers*. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station. USA. Pp. 9-17.

Glatzel G. y B.W. Geils. 2009. Mistletoe ecophysiology: host–parasite interactions. *Botany*, 87:10-15.

Idžojtić M., R. Pernar, M. Glavas, M. Zebec y D. Diminic. 2008. The incidence of mistletoe (*Viscum album* ssp. *abietis*) on Silver fir (*Abies alba*) in Croatia. *Biologia*, 63: 81-85.

Lamont B. 1985. Host distribution, potassium content, water relations and control of two co-occurring mistletoe species. *Journal of the Royal Society of Western Australia*. 68:21-25.

Lavorel S., M. Stafford y N. Reid. 1999. Spread of mistletoes (*Amyema preissii*) in fragmented Australian woodlands: a simulation study. *Landscape Ecology*, 14:147-160.

López, E., Bocco, G., Mendoza, M., Duhau and E., 2001. Predicting land-cover and land-use change in the urban fringe. A case in Morelia city, Mexico. *Landscape and Urban Planning*, 55:271-285.

López de Buen L. y J. F. Órnelas. 1999. Frugivorous birds, host selection and the mistletoe *Psittacanthus schiedeanus*, in Central Veracruz, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 15:329-340.

López de Buen L. y J. F. Órnelas. 2001. Seed dispersal of the mistletoe *Psittacanthus schiedeanus* by birds in central Veracruz, Mexico. *Biotropica*, 33:487-494.

López de Buen L. y J. F. Órnelas. 2002. Host compatibility of the cloud forest mistletoe *Psittacanthus schiedeanus* (Loranthaceae) in central Veracruz, México. *American Journal of Botany*, 89:95-102.

López de Buen L., J. F. Órnelas y J. G. García-Franco. 2002. Mistletoe infection of trees located at fragmented forest edges in the cloud forests of Central Veracruz, Mexico. *Forest Ecology and Management*, 164:293-302.

Marvier M.A. 1996. Parasitic-host interactions: plant performance and indirect effects on parasite-feeding herbivores. *Ecology*, 77:1398-1409.

Marvier M. A. y D. L. Smith. 1997. Conservation implications of host use for rare parasitic plants. 1997. *Conservation Biology*, 11:839-848.

Medel R., E. Vergara, A. Silva y M. Kalin-Arroyo. 2004. Effects of vector behaviour and host resistance on mistletoe aggregation. *Ecology*, 85:120-129.

Norton D. A., J. H. Richard, y A. Lyn. 1995. Fragmentation, Disturbance, and Plant Distribution: Mistletoes in Woodland Remnants in the Western Australian Wheatbelt. *Conservation Biology*, 9:426-438.

Norton D. A., J. J. Ladley y A. D. Sparrow. 2002. Host provenance effects on germination and establishment of two New Zealand mistletoes (Loranthaceae). *Functional Ecology*, 16:657-663.

Norton D. A., y N. Reid. 1997. Lessons in ecosystem management from management of threatened and pest Loranthaceous mistletoes in New Zealand and Australia. *Conservation Biology*, 11:759-769.

Overton J. M. 1994. Dispersal and Infection in mistletoe metapopulations. *Journal of Ecology*. 82:711-723.

Roxburgh L., y S. W. Nicolson. 2005. Patterns of host use in two African mistletoes: the importance of mistletoe–host compatibility and avian disperser behaviour. *Functional Ecology*, 19:865-873.

Roxburgh L. y S. W. Nicolson. 2008. Differential dispersal and survival of an African mistletoe: does host size matter?. *Plant Ecology*. 195:21-31.

Tennakoon K. U., y S. Pate. 1996. Effects of parasitism by a mistletoe on the structure and functioning of branches of its host. *Plant, Cell and Environmental*, 19:517-528.

Thomson V.E. y Mahall B.E. 1983. Host specificity by a mistletoe, *Phoradendron villosum* on three oak species in California. *Botanical Gazette*, 144:124-131.

Ward M. J. 2005. Patterns of box mistletoe *Amyema miquelii* infection and pink gum *Eucalyptus fasciculosa* condition in the Mount Lofty Ranges, South Australia. *Forest Ecology and Management*, 213:1-14.

Watling J. R., y M. C. Press. 2001. Impacts of infection by parasitic angiosperms on host photosynthesis. *Plant Biology*, 3:244-250.

Watson D. M. 2001. Mistletoe-A keystone resource in forests and woodlands worldwide. *Annual Review of Ecology and Systematic*, 32:219-249.



Yan Z. 1990. Host specificity of *Lysiana exocarpi* subsp. *exocarpi* and other mistletoes in southern Australia. Australian Journal of Botany, 38:475-486.

## TABLAS

TABLA 1

Grado de perturbación de los sitios de menos perturbado (1) a mas perturbado (5). Ubicación, altitud y precipitación media anual de los sitios de muestreo. Número de hospederos infectados y no infectados muestreados por sitio. Número total y promedio de muérdagos por sitio. El número promedio de muérdagos por hospedero se refiere a la intensidad de infección que presenta cada sitio de estudio.

Sitios	Grado de perturbación	Coordenadas	Altitud msnm	Precipitación media anual mm	Individuos <i>Q. deserticola</i>		Número total de muérdagos contabilizados	Número de muérdagos por hospedero (promedio $\pm$ error estándar)
					Infectados	No infectados		
El Tigre	4	N19°37' W101°25'	2388	1095	15	9	55	(4.6 $\pm$ 1.0)
Lagunillas	5	N19°35' W101°23'	2163	1055	6	6	38	(7.6 $\pm$ 1.7)
Zimpanio	2	N19°37' W101°11'	2238	1015	15	15	139	(9.3 $\pm$ 1.9)
Capula	3	N19°43' W101°26'	2338	975	11	9	125	(11.4 $\pm$ 3.4)
El Águila	1	N19°37' W101°19'	2688	1215	–	15	–	–

TABLA 2

Análisis de variación del estatus del hospedero (infectado, no infectado) y de los sitios de estudio y efectos del DAP, diámetro de la copa y número de ramas de los hospederos.

<b>Fuente</b>	<b>g.l.</b>	<b>F</b>	<b>P</b>
<b>DAP</b>			
Estatus	1	4.6303	<b>0.0346</b>
Sitios	3	4.7078	<b>0.0046</b>
Estatus*Sitios	3	1.5992	0.1966
<b>Diámetro de Copa</b>			
Estatus	1	9.2002	<b>0.0033</b>
Sitios	3	9.2685	<b>&lt;.0001</b>
Estatus*Sitios	3	3.5649	<b>0.0180</b>
<b>Número de Ramas</b>			
Estatus	1	1.1123	0.2949
Sitios	3	4.7431	<b>0.0043</b>
Estatus*Sitios	3	0.9490	0.4213

## LEYENDAS DE FIGURAS

**Figura 1.** Mapa de ubicación del la zona de estudio y de los sitios de muestreo.

**Figura 2.** DAP de hospederos infectados y no infectados en cada sitio de estudio, ordenados en orden creciente de intensidad de infección (los números en paréntesis indican el promedio y el error estándar del número de muérdagos por hospedero infectado). Letras diferentes indican diferencias significativas según un ANOVA de dos vías y una prueba de Tukey-Kramer.

**Figura 3.** Diámetro de la copa de hospederos infectados y no infectados en cada sitio de estudio, ordenados en orden creciente de intensidad de infección (los números en paréntesis indican el promedio y el error estándar del número de muérdagos por hospedero infectado). Letras diferentes indican diferencias significativas según un ANOVA de dos vías y una prueba de Tukey-Kramer.

**Figura 4.** Número de ramas en los hospederos infectados y no infectados en cada sitio de estudio, ordenados en orden creciente de intensidad de infección (los números en paréntesis indican el promedio y el error estándar del número de muérdagos por hospedero infectado). Letras diferentes indican diferencias significativas según un ANOVA de dos vías y una prueba de Tukey-Kramer.

**Figura 5.** A) Relación positiva entre el diámetro de copa y el número de muérdagos por hospedero infectado,  $r = 0.2942$ ;  $P = 0.049$ . B) Relación negativa entre la precipitación media anual y el número promedio de muérdagos por hospedero infectado en cada sitio de estudio  $r = -0.988$ ;  $P = 0.0005$ .

## FIGURAS

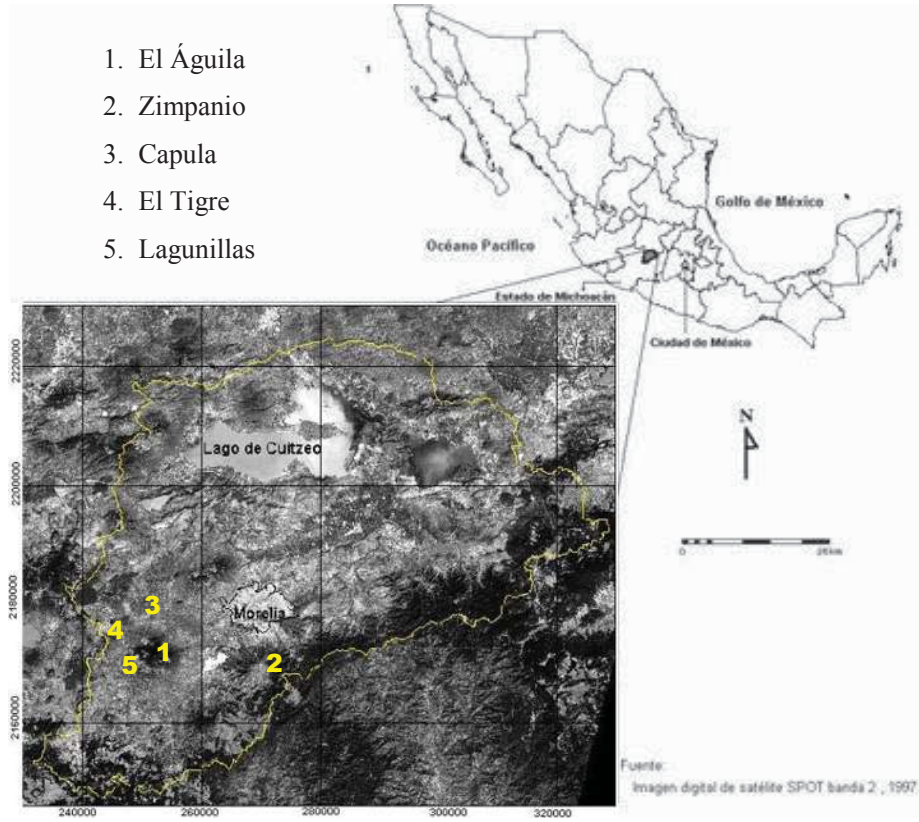
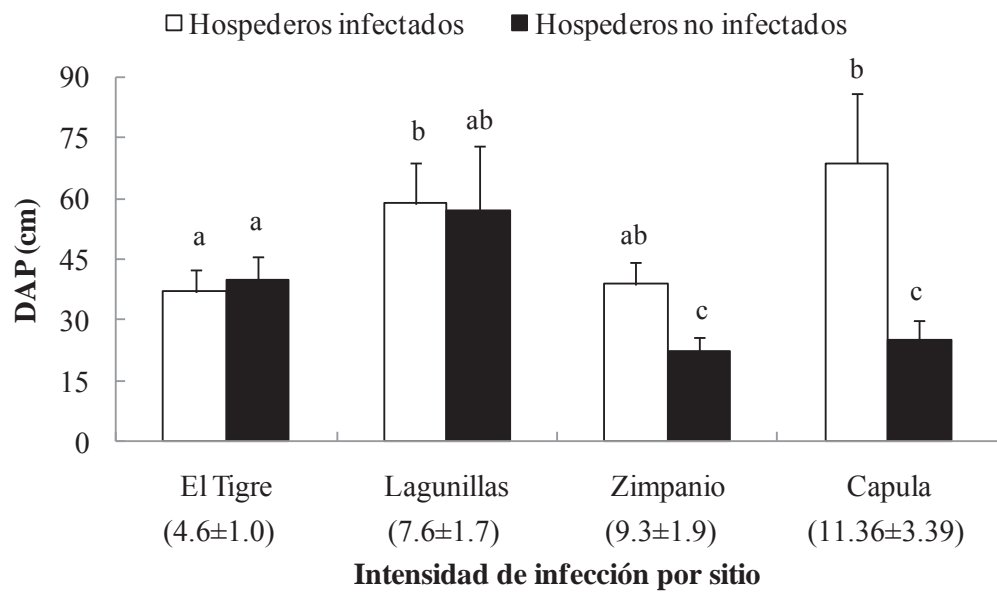
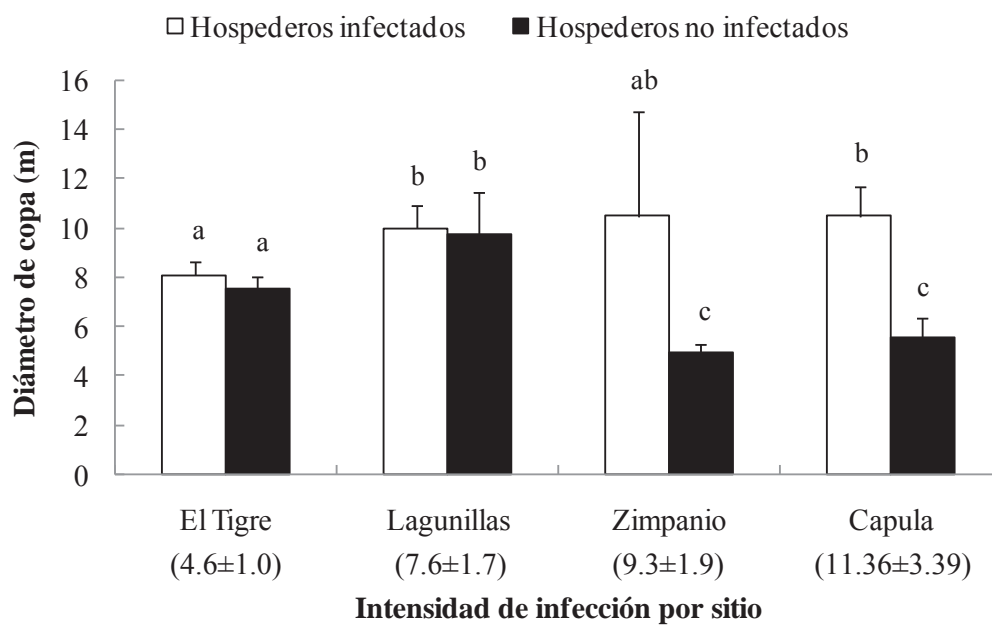


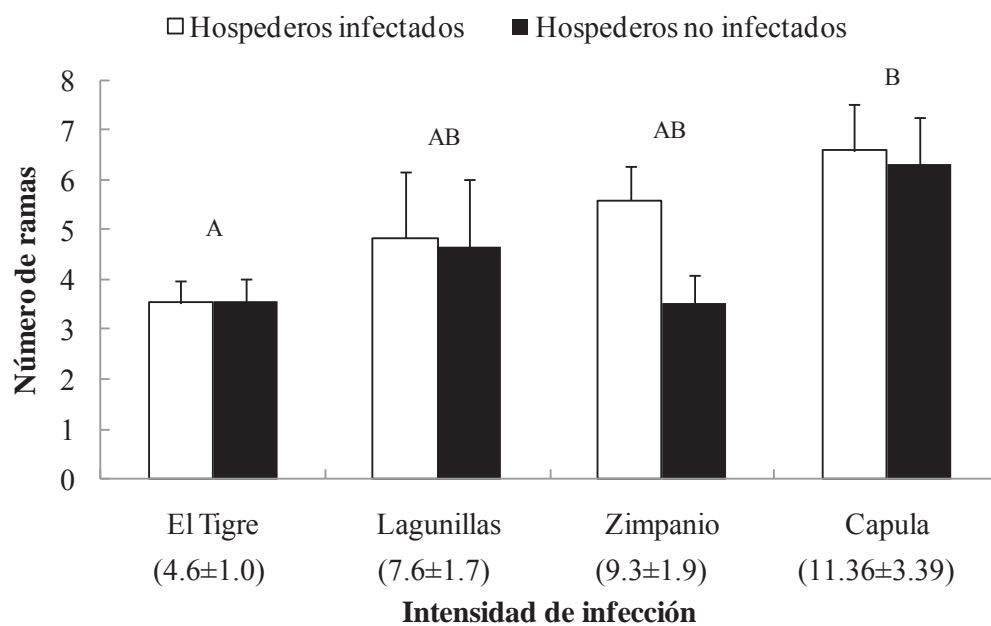
Figura 1.



**Figura 2.**



**Figura 3.**



**Figura 4.**



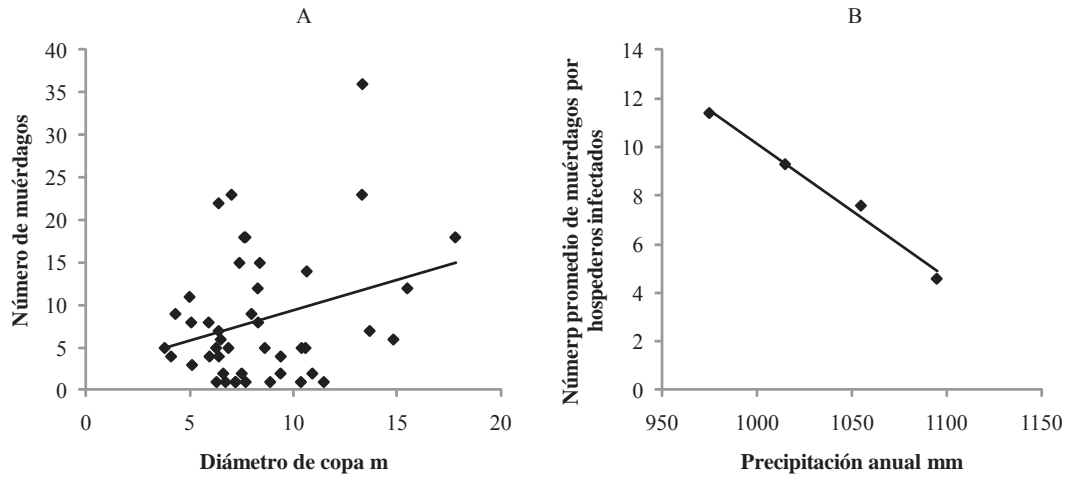


Figura 5.

## CAPITULO II

### EFFECTOS SINÉRGICOS DE LA HERBIVORÍA E INFECCIÓN DEL MUÉRDAGO *Psittacanthus calyculatus* SOBRE LA CALIDAD NUTRICIONAL Y DEFENSA QUÍMICA DE *Quercus deserticola* EN BOSQUES FRAGMENTADOS DE MÉXICO

Pérez-López Griselda, González-Rodríguez Antonio, Cano Horacio y Cuevas-Reyes Pablo

#### RESUMEN

En este estudio se evaluó el efecto conjunto de la herbivoría por insectos folívoros y la infección por muérdagos sobre la calidad nutricional y defensa química de *Quercus deserticola* en diferentes fragmentos de bosque en la Cuenca de Cuitzeo. Se encontró que la intensidad de infección por muérdago y los niveles de herbivoría sobre los hospederos generan cambios fisiológicos que se reflejan en la producción de nutrientes y compuestos de defensa. Los niveles de infección del muérdago fueron mayores en fragmentos de bosque menores a 4 hectáreas, mientras que los niveles de herbivoría fueron mayores en sitios conservados. De igual forma, en sitios de mayor infección se encontraron los menores niveles de herbivoría. Se encontró una relación positiva entre los compuestos secundarios del hospedero con los compuestos del muérdago, sugiriendo la posibilidad de que los muérdagos, además de secuestrar compuestos nutricionales, también secuestran compuestos de defensa de sus plantas hospederas lo cual se refleja en menores niveles de herbivoría en los muérdagos.

**Palabras clave:** Muérdagos, Herbivoría, *Quercus deserticola*, Defensa química, Calidad nutricional, Fragmentación.

## INTRODUCCIÓN

Diversos estudios sobre interacciones insecto-planta han evaluado los efectos potenciales de la defensa química y el contenido nutricional de las plantas sobre el desempeño y selección de hospederos por parte de los herbívoros (Kolehmainen *et al.* 1994; Brenes-Arguedas y Coley 2005; Pascual-Alvarado *et al.* 2008), mientras que pocos estudios se han enfocado en determinar los efectos y respuestas de las plantas ante ataques por plantas parásitas (Rodríguez-Cabal *et al.* 2007; Runyon *et al.* 2008). Se ha sugerido que los metabolitos secundarios de las plantas mantienen interacciones coevolutivas con organismos antagónicos como herbívoros, patógenos, etc. (Ehrlich y Raven 1964), habiendo variación en la combinación, mezcla y concentración de estos compuestos entre individuos de la misma especie (Thrall *et al.* 2001) como resultado de factores genéticos y ambientales (Berembaum y Zangerl 1992; Agrell *et al.* 2000). Por lo tanto, los compuestos secundarios de las plantas pueden inducir resistencia contra el ataque de herbívoros y plantas parásitas (Karban y Baldwin 1997; Dicke 2000; Runyon *et al.* 2008). Por ejemplo, las plantas en general han desarrollado la habilidad de percibir el ataque de herbívoros u otros organismos y responder activamente induciendo defensas físicas (Swihart y Picone 1998; Lucas *et al.* 2000) y químicas (Coley y Barone 1996; Ramos *et al.* 1998; Runyon *et al.* 2008; Kursar y Coley 2003). Sin embargo, los estudios sobre inducción de defensas en plantas se han enfocado exclusivamente en los daños provocados por artrópodos, herbívoros y patógenos, sin considerar que las plantas también pueden defenderse de los ataques de otras plantas (Runyon *et al.* 2008).

Los muérdagos representan el grupo principal de plantas parásitas que colonizan ramas de plantas tropicales y de sitios templados y son consideradas como plagas en plantaciones y bosques naturales (Thorne 1992; Norton y Reid 1995; Norton y Carpenter 1998; Howell y Mathiasen 2004; Calvin y Wilson 2006). Se ha reportado que en sitios

perturbados que presentan una alta disponibilidad de luz y una baja productividad de biomasa foliar, los muérdagos son altamente exitosos debido a la disminución de competencia por luz, lo cual aumenta su tasa de germinación, crecimiento y fecundidad. Los muérdagos, al obtener agua y nutrientes del xilema del hospedero (Calder 1983; Marshall y Ehlering 1990), afectan negativamente el crecimiento y éxito reproductivo e incrementan la mortalidad de sus plantas hospederas. En algunos casos, la incidencia de plantas parásitas al mismo tiempo afecta la composición y estructura de las interacciones bióticas asociadas a sus plantas hospederas (Geils *et al.* 2002, Penning y Callaway 2002; Daugherty y Mathiasen 2003; Press y Phoenix 2005; Reblin *et al.* 2006; Didier *et al.* 2008).

Los muérdagos a pesar de ser plantas parásitas, no escapan de sufrir daño por herbívoros (Sessions y Kelly 2001). Los mecanismos de defensa de los muérdagos están asociados con la calidad nutricional del hospedero debido a que éstos obtienen una amplia variedad de componentes de sus plantas hospederas, incluyendo tanto compuestos de valor nutricional como metabolitos secundarios que pueden funcionar como defensas (Pennings y Callaway 2002; Pennings y Simpson 2008). Por lo tanto, la concentración de nutrientes del hospedero parece ser especialmente importante para el éxito de plantas hemiparásitas (Puustinen y Salonen 1999). Igualmente, el valor de los tejidos de las plantas hospederas para los herbívoros está en función del contenido de compuestos nutricionales y metabolitos secundarios. Por lo tanto, la variación en la calidad nutricional de la planta hospedera puede tener un impacto significativo sobre los herbívoros y los muérdagos (Rossiter *et al.* 1988).

La gran mayoría de los estudios se han enfocado en evaluar los efectos de la herbivoría insecto-planta y las interacciones muérdago-planta de manera independiente, sin considerar el efecto sinérgico de los insectos herbívoros y la infección por plantas parásitas

sobre la calidad nutricional y la defensa química de sus plantas hospederas. De tal modo, en este estudio se evaluó el efecto de la herbivoría por insectos folívoros y la infección por muérdagos sobre la calidad nutricional y defensa química de *Quercus deserticola* en fragmentos de bosque. Se plantearon las siguientes preguntas: (i) ¿Los niveles de herbivoría, la calidad nutricional y la defensa química son diferenciales en hospederos parasitados y no parasitados de *Q. deserticola* y en muérdagos? (ii) ¿Existe relación entre los niveles de área foliar consumida con el contenido de nutrientes y metabolitos secundarios en hospederos parasitados y no parasitados por muérdagos? (iii) ¿La calidad nutricional y la defensa química del muérdago es similar a la de sus plantas hospederas? (iv) ¿La calidad nutricional y defensa química del muérdago determina los niveles de herbivoría en esta planta parásita?

## **MATERIALES Y MÉTODOS**

### *Área de estudio*

Los sitios de estudio se ubicaron dentro de la cuenca de Cuitzeo, Michoacán, la cual es una unidad hidrológica con una superficie de 4026 km<sup>2</sup> (López *et al.* 2001). Se localiza dentro del llamado Sistema Volcánico Transversal de México, entre los 19° 30' y 20° 05' de latitud N y los 100° 35' y 101° 30' de longitud W. Esta cuenca forma parte de la depresión Lacustre Chapala-Cuitzeo. La vegetación de la cuenca está conformada en alrededor de 20 % por bosques templados, principalmente de pino y encino, mientras que los matorrales subtropicales ocupan alrededor del 15 %, los pastizales inducidos menos del 15 % y los cultivos aproximadamente el 40 % (López *et al.* 2001).

### *Sistema de estudio*

*Quercus deserticola*, es un árbol de 2.5 a 10 m de altura y con diámetro del tronco de 12 a 70 cm. La corteza es color café oscuro con surcos muy marcados. Las hojas oblongo-lanceoladas a lanceoladas o ovaladas de 3 a 16 cm de largo por 1.2 a 5.0 cm de ancho. El haz es verde oscuro ligeramente brillante y rugoso; el envés claro con abundantes pelos. Los frutos son anuales, y solitarios en grupos de 2 o 3; la bellota es ovoide de 12 a 18 mm de largo por 10 a 15 mm de diámetro. Habita en laderas, en matorrales semitropicales y bosques de encinos entre 2,000 a 3,000 msnm y suelos pedregosos arcillosos o limo-arcillosos. Distribución geográfica: endémica de México, se distribuye en el Distrito Federal, Guanajuato, Hidalgo, Jalisco, México, Michoacán, Oaxaca, Puebla, Querétaro y Sinaloa (Arizaga *et al.* 2009).

*Psittacanthus calyculatus*, planta arbustiva de 1.0 a 1.5 m de altura, glabras, leñosas cuando son adultas, tallos de 4 a 8 mm de diámetro. Presenta hojas carnosas, frecuentemente lanceoladas o elípticas-ovadas, oblicuas, glabras, de 5 a 14 cm de largo por 1.4 a 6 cm de ancho, asimétricas; flores grandes de 4 cm de largo, glabras de color rojo a anaranjado; fruto elíptico, glabro, café oscuro cuando está maduro, de 1 cm de largo por 5 mm de diámetro. Distribución: en México se localiza de Tamaulipas a Jalisco, Chiapas, Yucatán, Oaxaca, Valle de México, Guanajuato y Michoacán. Tipo de vegetación: bosque de pino, encino, pino-encino, oyamel y matorral subtropical, entre 1,300 a 2,750 msnm. Hospederos: *Quercus obtusata* y *Q. rugosa*, *Pinus douglasiana*, *P. leiophylla*, *P. michoacana* y *P. teocote*, *Abies religiosa*, *Prunus capuli*, *P. persica*, *Salix babilonica*, *Crataegus mexicana*, *Bursera sp.*, y *Prosopis sp.* Floración de febrero a octubre. (Bello y Gutiérrez 1985).

### *Método de muestreo*

Las colectas de material se realizaron durante la época de lluvias en los meses de julio del 2008 y de julio a octubre del 2009. Los sitios de muestreo fueron seleccionados a partir de un mapa de vegetación de la cuenca de Cuitzeo en el que se ubicaron los fragmentos de bosque con presencia de *Q. deserticola*. Posteriormente se realizaron prospecciones en el campo para determinar la presencia de *P. calyculatus*. Finalmente, se seleccionaron cuatro fragmentos de diferentes tamaños con distintos grados de perturbación, y presencia de muérdago, así como un sitio relativamente conservado sin presencia de muérdago: i) Capula (N 19°43' y W 101°26'); ii) El Tigre (N 19°37' y W 101°25'); iii) Lagunillas (N 19°35' y W 101°23'); iv) Zimpanio (N 19°37' y W 101°11'); y (iv) El cerro del Águila (N 19°37'05.5" y W 101°19'). La altitud de los sitios varía entre 2163 a 2688 msnm y la precipitación media anual va de 975 a 1215 mm (<http://www.atmosfera.unam.mx/uniatmos/atlas/>).

### *Patrones de herbivoría*

Para determinar los niveles de herbivoría por insectos folívoros, en los fragmentos donde *Q. deserticola* es parasitado por muérdagos, se realizó un muestreo sistemático-aleatorio del dosel donde se definieron dos diferentes tratamientos: (i) ramas infectadas por muérdago y (ii) ramas no infectadas. Se seleccionaron de 6 a 15 individuos en cada uno de los fragmentos y en cada planta se colectaron tres ramas por tratamiento. De cada rama, se seleccionaron aleatoriamente 30 hojas (i.e. 90 hojas por tratamiento, 180 por individuo). Para los individuos no asociados con muérdagos (fragmento: El cerro del Águila) se colectaron 90 hojas por planta mediante el mismo método. En cada individuo se seleccionaron al azar de 1 a 3 individuos de muérdago, de cada uno se colectaron 30 hojas.

Se tomó una fotografía digital de cada hoja y se estimó el área total de la hoja y el área consumida utilizando el programa Assess Image Analysis.

### *Análisis químicos*

Para todos los fragmentos de bosque, en cada uno de los individuos infectados y no infectados por muérdagos se muestrearon tres ramas de cada tratamiento y en cada rama se seleccionaron 10 hojas (i.e. 30 hojas por tratamiento, 90 por individuo). Para el caso de los muérdagos se realizó el mismo procedimiento. Para cada individuo se determinó la concentración de los siguientes nutrientes y metabolitos secundarios.

*Contenido de agua en las hojas.* Se pesaron 100 mg de hojas frescas y se colocaron en una estufa a 105°C por 36 horas. Se pasaron a un desecador para enfriarlas y se registró el peso final. Finalmente se estimó el porcentaje de humedad (% de humedad = gramos de humedad/gramos de muestra X 100) (Maldonado-López 2007).

*Azúcares simples.* Cada muestra de 20mg de hojas fue secada en una estufa a 40°C. Se utilizó el método fenol-sulfúrico para la extracción de carbohidratos no estructurales. La concentración se determinó por espectrofotometría, a una longitud de onda de 487 nm, y usando como referencia una curva estándar de glucosa (Marquis *et al.* 1997).

*Fenoles.* Se molieron 150 mg de muestra fresca en nitrógeno líquido y se agregó etanol al 80%. Se centrifugaron 100 µl del sobrenadante de la muestra y se mezclaron con 25 µl de reactivo Folin y Ciocalteau y 100 µl de NaCO<sub>3</sub> al 20%. Después de 30 min se realizó la lectura de la absorbancia a 760 nm. El compuesto estándar usado fue el ácido tánico (Torres *et al.* 1987; Pascual-Alvarado *et al.* 2008).

*Flavonoides.* Se molieron 150 mg de muestra fresca con nitrógeno líquido y se agregó etanol al 80%. Se mezclaron 250 µl del sobrenadante con 150 µl de NaNO<sub>2</sub> (1:2). Después de 5 min se agregó 0.5 ml de AlCl<sub>3</sub> al 5% y se registró la absorbancia a 510 nm.



El contenido de flavonoides se calculó a partir de una curva estándar de quercetina (Zhuang *et al.* 1992).

*Taninos totales.* Se molieron 150 mg de muestra fresca con nitrógeno líquido y 1.5 ml de acetona acuosa al 70% a temperatura ambiente y se centrifugó por 4 minutos a 3000 rpm. El material fue re-extraído 2 veces con el mismo disolvente. El extracto de acetona se redujo a la fase acuosa por evaporación a temperatura ambiente, se congeló y liofilizó. Se utilizó el método de difusión radial de taninos con agarosa en gel y con albúmina de suero de bovino (Hagerman 1987; Hagerman y Butler 1991). Las muestras se re-suspendieron en 200  $\mu$ l de acetona al 70%. Se hicieron 10 hoyos en el agar por caja de Petri y se colocaron 50  $\mu$ l de muestra en los pozos. Las cajas fueron selladas con parafilm y colocadas en la incubadora a 30°C por 96 horas. Con un vernier se midió el diámetro del anillo formado. El cuadrado del diámetro es proporcional a la concentración de taninos en la muestra (Hagerman 1987).

#### *Análisis estadísticos*

Se compararon los niveles de herbivoría, el contenido de compuestos nutricionales y de compuestos asociados a defensa química, de las especies de estudio entre los diferentes fragmentos de bosque, al igual que entre las especies de estudio (hospederos infectados, hospederos no infectados y muérdago) para cada fragmento, así como la comparación entre ramas infectadas y ramas no infectadas de los hospederos infectados, mediante análisis de varianza (ANOVA) de una vía.

Para evaluar si existe asociación entre los niveles de herbivoría y el contenido de compuestos nutricionales y de defensa química para las especies de estudio, así como entre especies, se realizaron análisis de regresión lineal.

## RESULTADOS

### *Patrones de herbivoría*

Se encontraron diferencias en los niveles de consumo foliar por insectos herbívoros entre los sitios de estudio siendo mayores en fragmentos donde la intensidad de la infección por muérdagos fue intermedia ( $F = 30.7$ ; g.l. = 4;  $P < 0.0001$ ) (Figura 1). Además, se encontró variación en los niveles de consumo foliar entre hospederos infectados, no infectados y muérdagos siendo mayores los niveles de herbivoría en individuos infectados por muérdago en fragmentos de bosque donde la intensidad de la infección por muérdagos fue menor ( $F = 36.5$ ; g.l. = 2;  $P < 0.001$ ) (Figura 1).

### *Calidad nutricional*

Nuestros resultados indican que existe variación en el contenido de agua foliar entre los diferentes fragmentos de bosque ( $F = 10.0$ ; g.l. = 4;  $P < 0.0001$ ), habiendo un mayor porcentaje de agua en hojas de individuos que ocurren en Capula que es el fragmento donde se presentaron mayores niveles de infección por muérdago (Tukey-Kramer:  $P < 0.05$ ). Particularmente, para todos los sitios de estudio se encontró un mayor porcentaje de agua en las hojas de individuos de *Q. deserticola* parasitados por muérdagos en comparación con individuos no parasitados y en muérdagos (Ver Tabla 1).

Al analizar el contenido de azúcares en las hojas, se encontraron diferencias significativas entre los diferentes fragmentos de bosque, habiendo una mayor concentración de azúcares en individuos que ocurren en el sitio del Tigre que es el fragmento que presentó una menor infección por muérdagos ( $F = 16.5$ ; g.l. = 4;  $P < 0.0001$ ). Además, se registró una mayor concentración de azúcares foliares en muérdagos en comparación con hospederos parasitados y no parasitados para tres fragmentos de bosque (Tabla1).

### *Defensa química*

Los análisis químicos indican diferencias significativas en la concentración de fenoles foliares de individuos que ocurren entre los diferentes fragmentos de bosque, habiendo mayor contenido de fenoles en el fragmento donde existe un mayor nivel de infección por muérdagos ( $F = 12.1$ ; g.l. = 4;  $P < 0.0001$ ). Particularmente, se encontró una mayor concentración de fenoles foliares en muérdagos en comparación con hospederos parasitados y no parasitados para todos los fragmentos de bosque (Tabla1).

Del mismo modo, la concentración de flavonoides foliares fue estadísticamente diferente entre los fragmentos de bosque, siendo mayor en Zimpanio y Capula que resultan ser los fragmentos de bosque con una mayor infección por muérdagos ( $F = 28.9$ ; g.l. = 4;  $P < 0.0001$ ). Al analizar cada sitio de estudio, no existe un patrón claro puesto que se encontró una mayor concentración de flavonoides foliares en hospederos parasitados por muérdagos en el fragmento de menor nivel de infección (El tigre) y en el fragmento de mayor nivel de infección por muérdagos (Capula) (Ver Tabla1).

Al analizar los taninos totales, no se encontró variación significativa en la concentración de estos compuestos entre los diferentes fragmentos de bosque ( $F = 0.8$ ; g.l. = 4;  $P > 0.6$ ). Al analizar cada sitio de estudio, se encontró un patrón similar al de los fenoles, es decir, una mayor concentración de taninos totales en muérdagos en comparación con hospederos parasitados y no parasitados para todos los fragmentos de bosque (Tabla1).

### *Herbivoría, contenido nutricional y defensa química en Q. deserticola*

Se encontró una relación negativa entre el contenido de agua y el área foliar removida por herbívoros en hospederos infectados ( $F = 28.5$ ;  $R^2 = 25.5\%$ ;  $P < 0.0001$ ), mientras que para hospederos no infectados no se encontró relación ( $F = 1.5$ ;  $R^2 = 2.7\%$ ;  $P = 0.3$ ). Del

mismo modo, se registró una relación negativa entre el área foliar consumida y el contenido de fenoles en hospederos infectados ( $F = 7.4$ ;  $R^2 = 18.1\%$ ;  $P = 0.008$ ), mientras que en hospederos no infectados no existe relación ( $F = 0.1$ ;  $R^2 = 2.1\%$ ;  $P = 0.7$ ). La concentración de azúcares estuvo asociada negativamente con el área foliar removida en hospederos no infectados ( $F = 7.7$ ;  $R^2 = 17.2\%$ ;  $P = 0.008$ ). En hospederos infectados no se registró ninguna relación significativa ( $F = 0.5$ ;  $R^2 = 0.05\%$ ;  $P = 0.5$ ). Además, se encontró una relación positiva entre el área foliar removida y el contenido de flavonoides en hospederos no infectados ( $F = 8.5$ ;  $R^2 = 18.6\%$ ;  $P = 0.006$ ), mientras que en hospederos infectados no se registro relación significativa ( $F = 3.1$ ;  $R^2 = 3.5\%$ ;  $P = 0.08$ ). Finalmente, el contenido de azúcares estuvo positivamente relacionado con el contenido de agua en hospederos no infectados ( $F = 17.4$ ;  $R^2 = 31.5\%$ ;  $P = 0.0002$ ). No se encontró relación significativa en hospederos infectados ( $F = 0.7$ ;  $R^2 = 0.8\%$ ;  $P = 0.4$ ).

Se encontró una relación positiva entre el contenido de agua y el contenido de fenoles para hospederos infectados ( $F = 30.4$ ;  $R^2 = 26.7\%$ ;  $P < 0.0001$ ) y no infectados ( $F = 7.5$ ;  $R^2 = 16.8\%$ ;  $P = 0.009$ ) (Figura 2a). El mismo patrón fue registrado entre el contenido de agua y el contenido de flavonoides en hospederos infectados ( $F = 16.4$ ;  $R^2 = 16.5$ ;  $P < 0.0001$ ) y hospederos no infectados ( $F = 14.7$ ;  $R^2 = 28.5\%$ ;  $P = 0.0005$ ) (Figura 2b). Para el contenido de flavonoides y de azúcares simples la relación fue negativa para los hospederos infectados ( $F = 6.9$ ;  $R^2 = 7.7\%$ ;  $P = 0.009$ ), mientras que en hospederos no infectados no se encontró relación significativa ( $F = 0.01$ ;  $R^2 = 1.0\%$ ;  $P = 0.9$ ).

El contenido de fenoles y flavonoides mostraron una relación positiva en hospederos infectados ( $F = 16.9$ ;  $R^2 = 16.9\%$ ;  $P < 0.0001$ ) y hospederos no infectados ( $F = 6.4$ ;  $R^2 = 14.6\%$ ;  $P = 0.016$ ) (Figura 2c). El mismo patrón encontramos entre el contenido de fenoles y el contenido de taninos totales en hospederos infectados ( $F = 20.7$ ;

$R^2 = 19.9\%$ ;  $P < 0.0001$ ) y hospederos no infectados ( $F = 6.5$ ;  $R^2 = 11.1\%$ ;  $P = 0.01$ ) (Figura 2d).

#### *Herbivoría, contenido nutricional y defensa química en Psittacanthus calyculatus*

Se encontró una relación positiva entre el contenido de flavonoides y el área foliar removida en muérdagos ( $F = 5.5$ ;  $R^2 = 12.0\%$ ;  $P = 0.02$ ) (Figura 3a). Por el contrario, el contenido de fenoles y el área foliar removida mostraron una relación negativa ( $F = 18.4$ ;  $R^2 = 31.5\%$ ;  $P < 0.0001$ ) (Figura 3b). Al analizar los compuestos nutricionales y de defensa, se registraron relaciones positivas en el muérdago entre flavonoides y taninos totales ( $F = 22.6$ ;  $R^2 = 36.0\%$ ;  $P < 0.0001$ ) (Figura 3c), contenido de agua y azúcares simples ( $F = 6.2$ ;  $R^2 = 13.4\%$ ;  $P = 0.01$ ) (Figura 3d), contenido de agua y fenoles ( $F = 14.6$ ;  $R^2 = 26.7\%$ ;  $P = 0.0005$ ) (Figura 3e) y entre el contenido de azúcares simples y taninos totales ( $F = 6.1$ ;  $R^2 = 13.1\%$ ;  $P = 0.01$ ) (Figura 3f).

#### *Relación en la herbivoría y química entre Q. desertícola y Psittacanthus calyculatus*

Se encontró una relación positiva en el área foliar consumida entre hospederos infectados y el muérdago ( $F = 8.1$ ;  $R^2 = 16.7\%$ ;  $P = 0.007$ ) (Figura 4a). Del mismo modo, el contenido de agua del hospedero y del muérdago mostró una relación positiva ( $F = 22.0$ ;  $R^2 = 35.5\%$ ;  $P < 0.0001$ ) (Figura 4b).

El contenido de agua del hospedero se relaciono negativamente con el porcentaje de herbivoría del muérdago ( $F = 5.3$ ;  $R^2 = 11.6\%$ ;  $P = 0.02$ ) (Figura 4c), y positivamente con el contenido de fenoles del muérdago ( $F = 19.3$ ;  $R^2 = 32.5$ ;  $P < 0.0001$ ) (Figura 4d). Finalmente, el contenido de fenoles entre plantas hospederas y el muérdago se relacionaron positivamente ( $F = 20.1$ ;  $R^2 = 33.4$ ;  $P < 0.0001$ ) (Figura 4e).

## DISCUSIÓN

Pocos estudios han evaluado los patrones de herbivoría en muérdagos y sus plantas hospederas. Hill (1997) reporta mayores niveles de herbivoría en muérdagos que en sus hospederos debido a que los muérdagos presentan una mayor abundancia de herbívoros especialistas. En nuestro estudio, acorde a la intensidad de infección por muérdagos registrada en los diferentes fragmentos de bosque, se encontraron mayores niveles de consumo foliar en fragmentos donde la intensidad de la infección por muérdagos fue intermedia, siendo los hospederos infectados los que presentaron mayores niveles de herbivoría en comparación con individuos no infectados y muérdagos. Variaciones en la defensa química y calidad nutricional pueden afectar la fecundidad, sobrevivencia y por lo tanto los niveles de consumo en insectos herbívoros (Price *et al.* 1980; Lill *et al.* 2002). Por lo tanto, estos resultados pueden ser explicados por la defensa química y calidad nutricional de los muérdagos ya que encontramos un mayor contenido de fenoles, taninos totales, agua y azúcares en muérdagos en comparación con sus plantas hospederas, lo cual genera que las hojas sean menos palatables (Runyon *et al.* 2008; Qasem 2009). Particularmente, los taninos representan una eficiente defensa anti-herbívoro afectando diferentes atributos fisiológicos de los insectos (Schulz 1988; Herms y Mattson 1992; Kooper *et al.* 2002; Forkner *et al.* 2004). Puustinen y Salonen (1999) reportan que las plantas parásitas actúan de manera similar que los herbívoros afectando componentes del crecimiento, reproducción y algunas funciones metabólicas de sus plantas hospederas debido a que obtienen carbono, nutrientes y agua parcial o totalmente del xilema o floema (Phoenix y Press 2005). De tal modo, mayores niveles de herbivoría en hospederos infectados pueden ser explicados por que las plantas parásitas pueden modificar las interacciones antagónicas como la herbivoría de manera indirecta a través de atributos físicos y químicos de sus hospederos que confieren defensa contra los herbívoros

(Mothershead y Marquis 2000; Phoenix y Press 2005; Qasem 2009). Además, algunos estudios han reportado que los muérdagos acumulan mayores concentraciones de nutrientes y compuestos de defensa que sus hospederos, lo cual ha sido explicado por mecanismos de competencia por captación pasiva y activa. Por lo tanto, el secuestro de compuestos nutricionales y de defensa por parte de los muérdagos potencialmente puede ser un fenómeno frecuente que afecta indirectamente las interacciones antagónicas de sus hospederos (Boonsong y Wright 1961; Atsatt 1977; Panvini y Eickmeier 1993; Overton, 1994; Watson 2001).

De acuerdo con la literatura, los flavonoides están asociados tanto a funciones de defensa vegetal contra herbívoros (Bennett y Wallsgrave 1994; Anaya 2003) cómo a funciones de protección contra los rayos ultravioleta y estrés osmótico (Stanford 1991; Bennett y Wallsgrave 1994; Karban y Baldwin 1997). En nuestro estudio, los hospederos infectados presentaron mayores niveles de flavonoides y herbivoría en relación a hospederos no infectados y los muérdagos. Además, encontramos una relación positiva entre el contenido de flavonoides y el porcentaje de herbivoría en los muérdagos, lo cual sugiere que en efecto estos compuestos no están asociados a defensa vegetal en este sistema de estudio.

El contenido nutricional de las hojas así como de agua no solo pueden afectar el uso, selección y amplitud de la dieta de los herbívoros (Brodbeck *et al.* 1990), sino que también, son factores que afectan la síntesis de compuestos químicos asociados a defensa vegetal como fenoles y taninos (Shure *et al.* 1998; Glatzel y Geils 2009; Shure *et al.* 2009). Esto concuerda con los resultados de nuestro estudio, ya que se encontró que el contenido de agua foliar en muérdagos, está relacionado positivamente con el contenido de fenoles, taninos totales y azúcares, lo cual indica que la presencia de altos contenidos de agua favorece indirectamente la síntesis de compuestos como fenoles y taninos, que a su vez,

afectan las interacciones herbívoro-planta (Huberty y Denno 2004). Estos resultados sugieren que existe un secuestro de compuestos nutricionales y de defensa química desde los hospederos hacia los muérdagos tal como lo han reportado algunos estudios (Panvini y Eickmeier 1993; Glatzel y Geils 2009) y que a su vez afecta los patrones de herbivoría disminuyendo los niveles de consumo foliar en los muérdagos en relación a sus plantas hospederas.

### **LITERATURA CITADA**

Agrell J., E. P. McDonald y R. L. Lindroth. 2000. Effects of CO<sub>2</sub> and light on tree phytochemistry and insect performance. *Oikos*, 88:259-272.

Anaya L. A. L. 2003. *Ecología química*. Ed: Plaza y Valdés, S. A. de C. V. México D. F. 349 pp.

Arizaga S. 2009. *Manual de la biodiversidad de encinos michoacanos*. Ed: Instituto Nacional de Ecología. México D. F. 147pp.

Atsatt P. R.. 1977. The insect herbivore as a predictive model in parasitic seed Plant biology. *The American Naturalist*. 111:579-586. (art: herbivoría)

Bello G. M. A. y Gutierrez G. M. 1985. Clave para la identificación de la familia Loranthaceae en la porcion del Eje Neovolcanico localizado dentro del estado de Michoacán. *Ciencia Forestal*, 10:4-66.

Bennett R.N y R.M. Wallsgrove. 1994. Transley review No. 72. Secondary metabolites in plant defence machanisms. *New Phytol*, 127:617-633.

Berenbaum M. R. y A. R. Zangerl. 1992. Acquisition of a native hostplant by an introduced oligophagous herbivore. *Oikos*, 62:153-159.

Boonsong C. y S. E. Wright. 1961. The cardiac glycosides present in mistletoes growing on *Nerium oleander*. *Australian Journal Chemycal*, 14:449-457.



Brenes-Arguedas T. y P. D. Coley. 2005. Phenotypic variation and spatial structure of secondary chemistry in a natural population of a tropical tree species. *Oikos*, 108: 410-420.

Brodbeck B.V., R. F. Mizell, W. J. French, P. C. Andersen y J. H. Aldrich. 1990. Amino acids as determinants of host preference for xylem feeding leafhopper, *Homalodisca coagulata* (Homoptera: Cicadellidae). *Oecologia*, 83:338-345.

Calder W. A. 1983. An allometric approach to population cycles of mammals. *Journal of Theoretical Biology*, 100:275-282.

Calvin C. L. y C. A. Wilson. 2006. Comparative morphology of epicortical roots in Old and New World Loranthaceae with reference to root types, origin, patterns of longitudinal extension and potential for clonal growth. *Flora*, 201: 345-353.

Coley P.D., y J. A. Barone. 1996. Herbivory and plants defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27:305-35.

Daugherty C. M., y R. L. Mathiasen. 2003. Incidence of mistletoes in the pinyon-juniper woodlands of the Coconino National Forest, Arizona. *Western North American Naturalist* 63:392-401.

Dicke M. 2000. Chemical ecology of host-plant selection by herbivorous arthropods: a multitrophic perspective. *Biochemical Systematics and Ecology*, 28:601-617.

Ehrlich P. R. y P. H. Raven. 1964. Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution*, 18: 586-608.

Forkner R. E., R. J. Marquis y J. T. Lill. 2004. Feeny revisited: condensed tannins as anti-herbivore defences in leaf-chewing herbivore communities of *Quercus*. *Ecological Entomology*, 29:174-187.

Geils B.W., J. C. Tovar y B. Moody. 2002. Mistletoes of North American conifers. USDA Forest Service, Gen. Tech. Rep. RMRS-GTR-98, 120 pp.

Glatzel G. y B.W. Geils. 2009. Mistletoe ecophysiology: host–parasite interactions. *Botany*, 87:10-15.

Hagerman, A.E. 1987. Radial diffusion method for determining tannin in plant extracts. *Journal of Chemical Ecology*, 13:437-449.

Hagerman A.E. y L. G. Butler. 1991. Tannins and Lignins. Pp. 355-388. *en* Rosenthal G. A. y G. A. Berenbaum. Eds: *Herbivores*.

Herms D.A. y Mattson, W.J. 1992. The dilemma of plants: to grow or defend. *Quarterly Review of Biology*, 67:283-335.

Howell B. y R. L. Mathiasen. 2004. Growth impacts of *Psittacanthus angustifolius* Kuijt on *Pinus oocarpa* Shiede in Honduras. *Forest Ecology and Management*, 198:75-88.

Karban R. y I. T. Baldwin 1997. *Induced responses to herbivory*. Universidad de Chicago Press, Chicago.

Kolehmainen J., H. Roininen, R. Julkunen-Tiitto y J. Tahvanainen. 1994. Importance of phenolic glucosides in host selection of shoot galling sawfly, *Euura amerinae*, on *Salix pentandra*. *Journal of Chemical Ecology*, 20:2455-2466.

Kopper B. J., V. N. Jakobi, T. L. Osier y R. L. Lindroth. 2002. Effects of Paper Birch condensed tannin on Whitemarked Tussock moth (Lepidoptera: Lymantriidae) performance. *Environmental Entomology*, 31:10-14.

Kursar T. A. y P. D. Coley. 2003. Convergence in defense syndromes of young leaves in tropical rainforests. *Biochemical Systematics and Ecology*, 31:929-949.

Lill J. T., R. J. Marquis, y R. E. Ricklefs. 2002. Host plants influence parasitism of forest caterpillars. *Nature*, 417:170-173.

López E., G. Bocco, M. Mendoza y E. Duhau. 2001. Predicting land-cover and land-use change in the urban fringe. A case in Morelia city, Mexico. *Landscape and Urban Planning*, 55:271-285.

Lucas P. W., I. M. Turner, N. J. Dominy y N. Yamashita. 2000. Mechanical defenses to herbivory. *Annals of Botany*, 86:913-920.

Maldonado-López Y. 2007. Ecología evolutiva del árbol *Spondias purpurea*: expresión sexual, herbivoría y defensa química. Tesis de maestría. CIEco, UNAM. México. D. F. 70PP.

Marquis R. J., E. A. Newell y A. C. Villegas. 1997. Nonstructural carbohydrates accumulation and use in understory rain forest shrub and relevance for the impact of leaf herbivory. *Functional Ecology*, 5:636-643.

Marshall J.D., T. E. Dawson y J. R. Ehleringer. 1994. Integrated nitrogen, carbon, and water relations of a xylem-tapping mistletoe following nitrogen fertilization of the host. *Oecologia*, 12:430-438.

Mothershead K. y R. J. Marquis. 2000. Fitness impacts of herbivory through indirect effects on plant–pollinator interactions in *Oenothera macrocarpa*. *Ecology*, 81:30-40.

Norton D. A. y M. A. Carpenter. 1998. Mistletoes as parasites: host specificity and speciation. *Trends Ecology & Evolution*, 13:101-105.

Norton D. A. y N. Reid. 1995. Lessons in ecosystem management from management threatened and pest Loranthaceous mistletoes in New Zelanda and Australia. *Conservation Biology*, 11: 759-769.

Overton J. M. 1994. Dispersal and Infection in mistletoe metapopulations. *Journal of Ecology*. 82:711-723.

Panvini A. D. y W. G. Eickmeier. 1993. Nutrient and water relations of the mistletoe *Phoradendron leucarpum* (Viscaceae): How tightly are they integrated?. *American Journal of Botany*, 80:872-878.

Pascual-Alvarado E., P. Cuevas-Reyes, M. Quesada y K. Oyama. 2008. Interactions between galling insects and leaf-feeding insects: the role of plant phenolic compounds and their possible interference with herbivores. *Journal of Tropical Ecology*, 24:329-336.

Pennings S. C. y R. M. Callaway. 2002. Parasitic plants: parallels and contrasts with herbivores. *Oecologia*, 131:479-489.

Pennings S. C. y J. C. Simpson. 2008. Like herbivores, parasitic plants are limited by host nitrogen content. *Plant Ecology*, 196:245-250.

Phoenix G. K. y M. C. Press. 2005. Effects of climate change on parasitic plants: the root hemiparasitic *Orobanchaceae*. *Folia Geobotanica*, 40:205-216.

Press M. C. y G. K. Phoenix. 2005. *Tansley review*: Impacts of parasitic plants on natural communities. *New Phytologist*, 166:737-751.

Price P. W., C. E. Bouton, P. Gross, B. A. McPherson, J. N. Thompson y A. E. Weis. 1980. Interactions among three trophic levels: influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11:41-65.

Puustinen S. y V. Salonen. 1999. The effect of host defoliation on hemiparasitic-host interactions between *Rhinanthus serotinus* and two *Poa* species. *Canadian Journal of Botany*, 77:523-530.

Qasem J. R. 2009. An updated inventory of mistletoe (*Plicosepalus acaciae* and *Viscum cruciatum*) Distribution in Jordan, Hosts, and Severity of Infestation. *Weed Technology*, 23:465-469.

Ramos G. P., F. J., Giradles y A. R. Mantecón. 1998. Los compuestos secundarios de las plantas en la nutrición de los herbívoros. *Archivos de Zootecnia*, 47:597-620.

Reblin J S., A. L. Barry y T. T. David. 2006. Impact of eastern dwarf mistletoe (*Arceuthobium pusillum*) infection on the needles of red spruce (*Picea rubens*) and white spruce (*Picea glauca*): oxygen exchange, morphology and composition. *Tree Physiology*, 26:1325-1332.

Rodríguez-Cabal M. A., M. A. Aizen, y A. J. Novaro. 2007. Habitat fragmentation disrupts a plant-disperser mutualism in the temperate forest of South America. *Biological Conservation*, 139:195-202.

Rossiter M., J. C. Schultz y I. T. Baldwin. 1988. Relationships among defoliation, red oak phenolics, and gypsy moth growth and reproduction. *Ecology*, 69:267-277.

Runyon J. B, M. C. Mescher y C. M. De Moraes. 2008. Parasitism by *Cuscuta pentagona* attenuates host plant defenses against insect herbivores. *Plant Physiology*, 146:987-995.

Schultz J. C. 1988. Many factors influence the evolution of herbivore diets, but plant chemistry is central. *Ecology*, 69:896-897.

Sessions L.A. y D. Kelly. 2001. Heterogeneity in vertebrate and invertebrate herbivory and its consequences for New Zealand mistletoes. *Austral Ecology*, 26:571-581.

Shure D. J., P. D. Mooreside y S. M. Ogle. 1998. Rainfall effects on plant-herbivore processes in an upland oak forest. *Ecology*, 79:604-617.

Stafford H. A. 1991. Flavonoid Evolution: An Enzymic Approach. *Plant Physiology*, 96:680-685.

Swihart R. K. y P. M. Picone. 1998. Selection of mature growth stages of coniferous browse in temperate forests by white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*). *American Midland Naturalist*, 139:269-274.

Thorne R. F. 1992. Classification and geography of the flowering plants. *Botanical Review*, 58:225-348.

Thrall P. H., J. J. Burdon, y A. Young. 2001. Variation in resistance and virulence among demes of a plant host–pathogen metapopulation. *Journal Ecology* 89:736-748.

Torres A. M., T. Mau-Lastovicka y R. Rezaaiyan. 1987. Total phenolics and high-performance liquid chromatography of phenolic acids of avocado. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 35:921-925.

Watson D. M. 2001. Mistletoe-A keystone resource in forests and woodlands worldwide. *Annual Review of Ecology and Systematic*, 32:219-249.

Zhuang, X.P., Y.Y. Lu y G.S. Yang. 1992. Extraction and determination of flavonoids in ginkgo. *Chinese Herbal Medicine*, 23:122-124.

**TABLAS**

TABLA I.

Diferencias en la calidad nutricional y defensa química entre las diferentes condiciones en cada fragmento de bosque. Condiciones (Cx); *Quercus deserticola* infectados (QdI); *Q. deserticola* no infectados (QdNI) y *Psittacanthus calyculatus* (Pc). En negrita se indican las medias mas altas en cada análisis. Letras diferentes indican las diferencias significativas.

Sitios	Cx	Agua (%)			Azúcares simples (mg/g)			Fenoles (mg/g)			Flavonoides (mg/g)			Taninos totales (mg/g)		
		Media	F	P<	Media	F	P<	Media	F	P<	Media	F	P<	Media	F	P<
El Tigre (4.6±1.0)	QdI	<b>(44.5±0.9)a</b>	25.43	<b>.0001</b>	<b>(190.2±11.1)a</b>	4.80	<b>0.013</b>	(2.6±0.1)a	21.1	<b>.0001</b>	<b>(0.8±0.02)a</b>	66.55	<b>.0001</b>	(2.0±0.7)	2.13	n.s
	QdNI	(42.5±1.2)a			(157.9±16.8)ab			(2.7±0.2)a			(0.7±0.02)a			(2.5±0.4)		
	Pc	(35.1±0.9)b			(144.8±7.0)b			<b>(4.5±0.3)b</b>			(0.5±0.02)b			<b>(3.1±0.7)</b>		
Lagunillas (7.6±1.7)	QdI	<b>(44.2±2.4)</b>	2.13	n.s	(118.6±10.3)a	4.15	<b>0.033</b>	(3.4±0.3)	3.05	n.s.	(0.9±0.03)	1.99	n.s.	(1.1±0.2)	1.83	n.s
	QdNI	(41.4±3.5)			(131.5±18.2)ab			(2.8±0.3)			(0.8±0.03)			(1.8±0.5)		
	Pc	(36.3±0.7)			<b>(186.1±26.7)b</b>			<b>(3.9±0.2)</b>			(0.8±0.04)			<b>(2.8±0.4)</b>		
Zimpanio (9.3±1.9)	QdI	<b>(46.9±0.7)a</b>	66.57	<b>.0001</b>	(130.3±7.9)	1.93	n.s.	(2.9±0.1)	1.40	n.s.	(0.9±0.01)a	3.64	<b>0.032</b>	(1.5±0.4)a	19.31	<b>.0001</b>
	QdNI	(45.7±1.1)a			(123.7±9.7)			(2.7±.2)			(1.2. ±0.05)b			(1.1±0.3)a		
	Pc	(34.1±0.6)b			<b>(147.4±15.7)</b>			<b>(3.2±0.2)</b>			<b>(1.1±0.05)ab</b>			<b>(6.1±1.0)b</b>		
Capula (11.4±3.4)	QdI	<b>(54.6±0.8)a</b>	110.1	<b>.0001</b>	(106.2±4.5)a	50.32	<b>.0001</b>	(3.8±0.1)a	80.78	<b>.0001</b>	<b>(1.2±0.03)a</b>	17.68	<b>.0001</b>	(2.6±0.4)a	9.18	<b>.0005</b>
	QdNI	(51.3±0.7)b			(189.7±11.6)b			(2.9±0.3)b			(1.0±0.02)a			(0.6±0.2)a		
	Pc	(37.1±0.9)c			<b>(158.1±1.7)c</b>			<b>(7.2±0.4)c</b>			(0.7±0.02)b			<b>(4.4±0.5)b</b>		
El Águila	QdI	(31.1±0.9)			(61.5±6.2)			(2.7±0.1)			(1.0±0.02)			(3.2±0.6)		

## LEYENDAS DE FIGURAS

**Figura 1.** Diferencias en el porcentaje de herbivoría entre los fragmentos de bosque acorde a la intensidad de la infección por muérdagos y el tamaño de cada fragmento ( $F = 30.7$ ; g.l. = 4;  $P < 0.0001$ ) y entre hospederos infectados y controles y muérdago ( $F = 36.5$ ; g.l. = 2;  $P < 0.0001$ ).

**Figura 2.** Relación entre los compuestos de contenido nutricional y defensa química en hospederos infectados y hospederos no infectados. A) Contenido de agua y fenoles; B) Contenido de agua y fenoles; C) Contenido de fenoles y flavonoides; D) Contenido de fenoles y taninos totales.

**Figura 3.** Relación entre la herbivoría, contenido nutricional y defensa química en muérdagos. A) Contenido de flavonoides y área foliar consumida; B) Contenido de fenoles y área foliar consumida; C) Contenido de flavonoides y contenido de taninos; D) Contenido de agua y contenido de azúcares; F) Contenido de agua y fenoles; G) Contenido de azúcares y taninos totales.

**Figura 4.** Relación entre la herbivoría, contenido nutricional y defensa química en hospederos infectados y el muérdago. A) Área foliar removida de hospederos infectados y de muérdagos; B) Contenido de agua de hospederos infectados y del muérdago; C) Contenido de agua de hospederos infectados y área foliar removida del muérdago; D) Contenido de agua de hospederos infectados y contenido de fenoles del muérdago; E) Contenido de fenoles de hospederos infectados y de muérdagos.



## FIGURAS

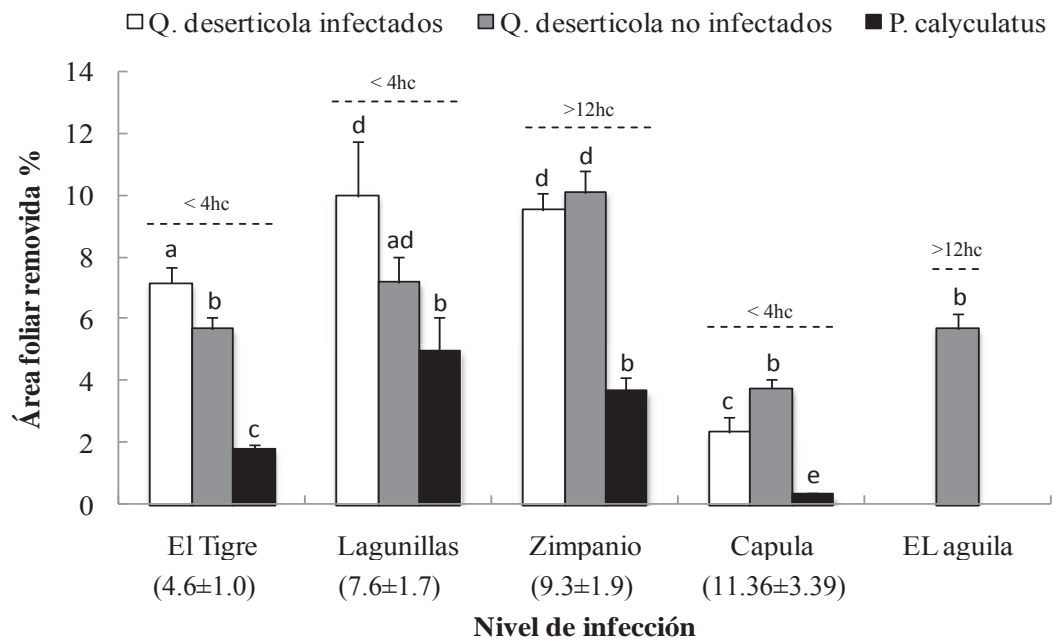
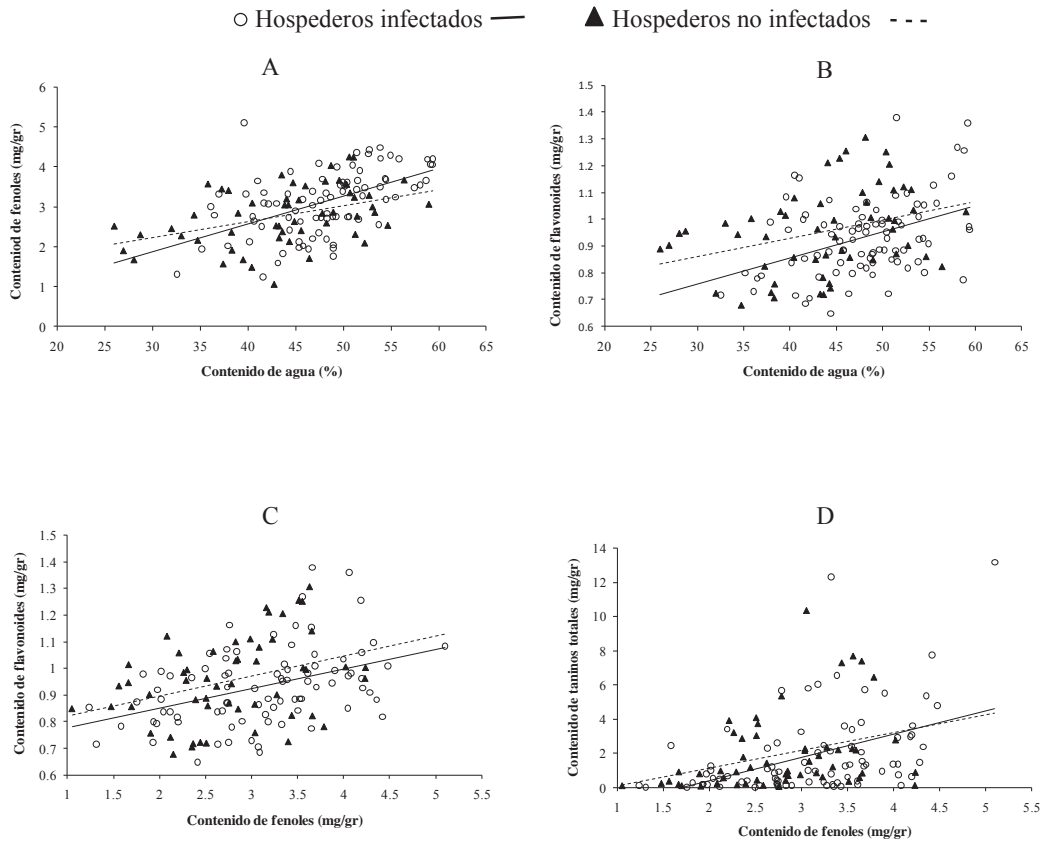
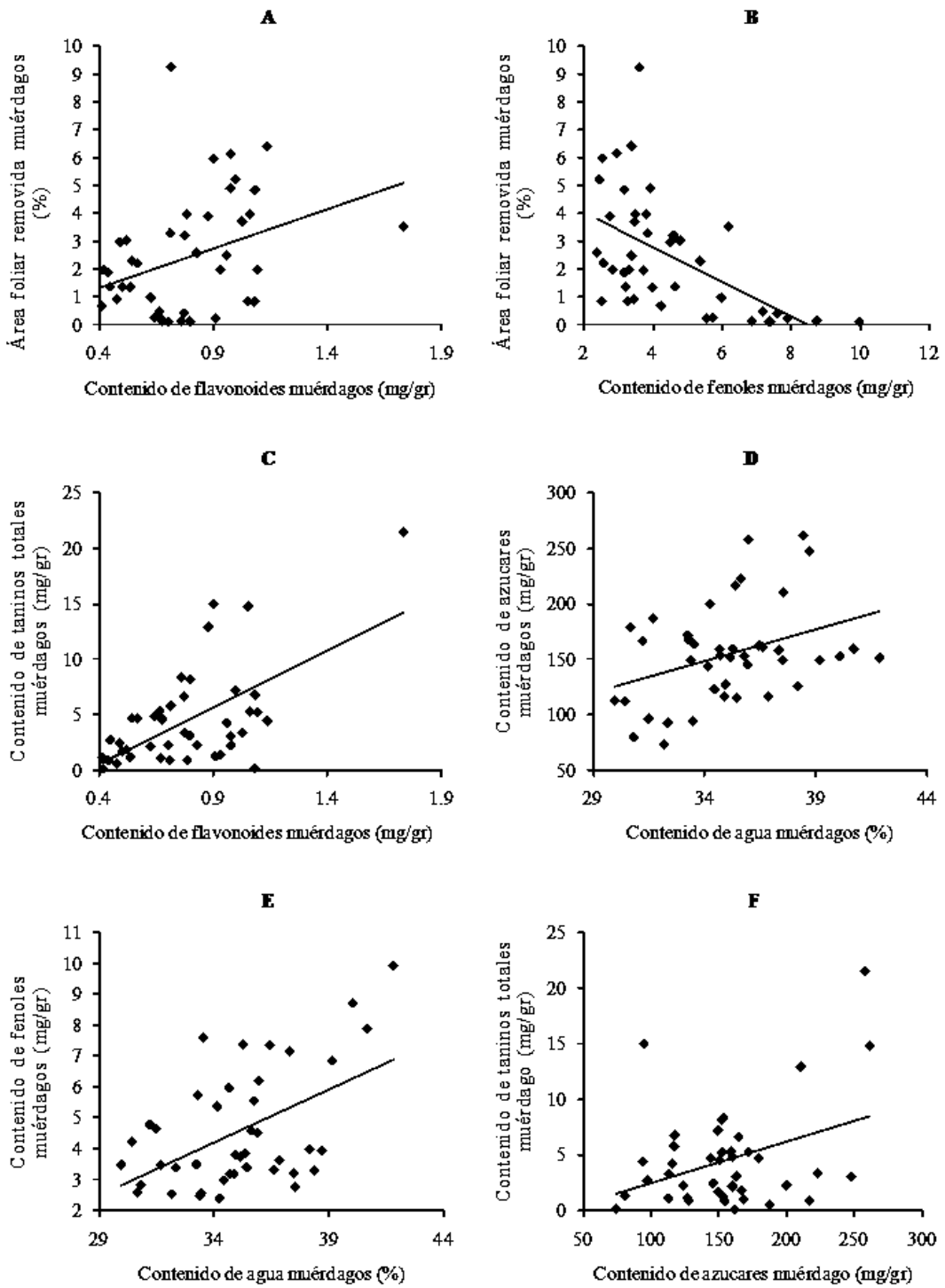


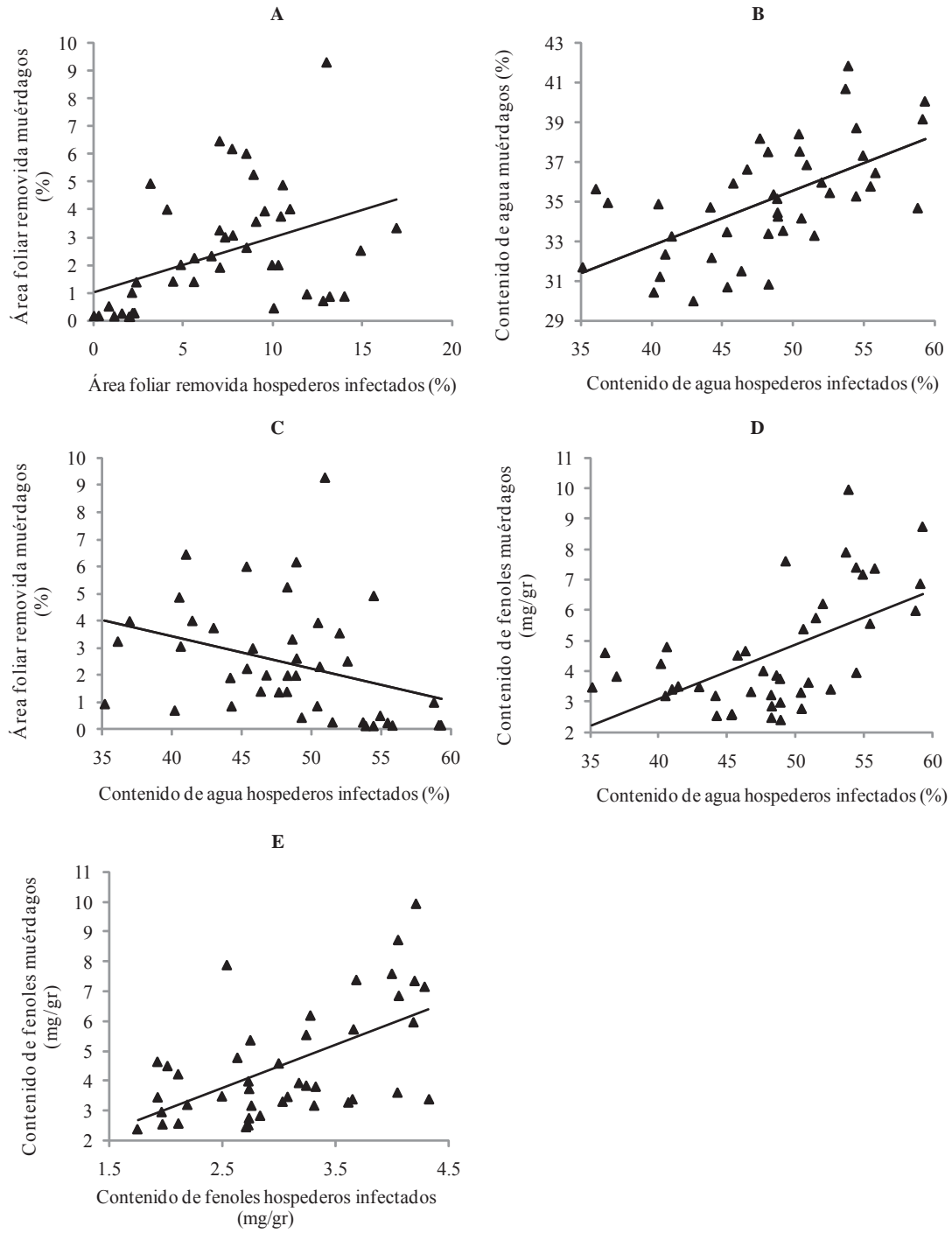
Figura 1.



**Figura 2.**



**Figura 3.**



**Figura 4.**

## DISCUSIÓN GENERAL

Los resultados encontrados sobre los patrones de infección del muérdago *P. calyculatus* sobre su hospedero *Q. deserticola*, muestran claramente que existen características individuales de los hospederos, como el DAP y diámetro de copa, que determinan la infección por muérdagos así como su intensidad (Ward 2005). La incidencia de luz solar puede ser otro factor que sumado a las características individuales de los hospederos determina el exitoso establecimiento del muérdago, ya que se han descrito como plantas oportunistas dentro de ambientes con mayor cantidad de luz y mayor apertura del dosel (López de Buen *et al.* 2002). En otros trabajos se ha sugerido que el éxito que presentan los muérdagos en ambientes que presentan algún tipo de perturbación se debe a una reducción en la densidad de depredadores naturales del muérdago (insectos, mamíferos, etc.) (Reid 1995 en Lavorel *et al.* 1999).

La fragmentación del hábitat igualmente genera modificaciones en la abundancia de las poblaciones y diversidad de las comunidades de plantas y animales (Tschardtke *et al.* 2002). En este caso no encontramos un patrón claro que indique que la infección del muérdago *P. calyculatus* sobre hospederos de *Q. deserticola* este en función del grado de perturbación del hábitat. Asimismo el efecto conjunto de la fragmentación y la infección por muérdago crea modificaciones en los patrones de herbivoría de los árboles hospederos infectados en relación a hospederos no infectados, disminuyendo los niveles de consumo foliar por insectos herbívoros, que también puede estar asociado al incremento de los compuestos de defensa química como fenoles y taninos totales, y a una menor cantidad de azúcares simples. De igual forma, el contenido de estos compuestos se ven afectados por la fragmentación del hábitat (Forkner *et al.* 2004), generando que las hojas sean menos palatables, afectando el desarrollo de los herbívoros (Rossiter *et al.* 1988; Ockels *et al.* 2007). A su vez, en este estudio se encontró que la concentración de compuestos asociados

a defensa química, principalmente fenoles está relacionado positivamente con el contenido de agua de los hospederos infectados. El contenido de agua, es fundamental para la síntesis de fenoles (Shure *et al.* 1998; Mikulic *et al.* 2009), además de ser una característica importante para el establecimiento y desarrollo de los muérdagos (López de Buen y Ornelas 2002; Dzerefos *et al.* 2003).

Sin embargo al comparar los niveles de herbivoría de los hospederos infectados con los del muérdago, los patrones son diferentes. En este caso los muérdagos presentan un menor porcentaje de herbivoría que sus hospederos, resultado que está fuertemente asociado al mayor contenido de compuestos de defensa química como fenoles y taninos totales que presenta el muérdago, lo cual sugiere que también se presenta un secuestro de compuestos asociados a defensa (Boonsong y Wright 1961. En Atsatt 1977) y no solo de compuestos nutricionales como el contenido de azúcares simples. Los resultados muestran también que los muérdagos presentan una mayor concentración de nutrientes que sus hospederos (Panvini y Eickmeier 1993; Overton, 1994; Watson, 2001). Por otra parte el contenido de agua es mayor en el hospedero, debido a que las tasas de transpiración son mucho mayores en el muérdago (Orozco *et al.* 1990; Panvini y Eickmeier 1993; Bowie y Ward 2004).

En este caso particular observamos que el factor principal que determina los patrones de infección es la precipitación media anual en cada sitio, mientras que el grado de perturbación, no es un factor importante que está determinando el nivel de infección por muérdago, en contraste otros estudios donde la prevalencia de muérdago si se encuentran altamente relacionada con la fragmentación del hábitat (Lavorel *et al.* 1999; Ward 2005; Idžojtić *et al.* 2008).

Sin embargo, no se pueden descartar otros factores particulares de cada sitio, como las características del suelo, que quizá permiten un uso del agua más eficiente dentro de

sitios con menor precipitación. Por lo tanto, se sugiere realizar estudios más directos sobre el uso eficiente del agua que realizan tanto hospederos como muérdagos dentro de estos sitios donde la disponibilidad de este recurso es más limitada, debido a que este estudio sugiere que es un factor importante que determina la intensidad de infección del muérdago *P. calyculatus*. Igualmente, se encontró que el contenido foliar de agua, tiene una importante relación con el contenido de compuestos de defensa en los hospederos, principalmente los fenoles. Por lo cual también se sugiere estudiar más directamente el papel que juega este recurso en la síntesis de compuestos asociados a defensa química contra herbívoros, así como demostrar si realmente los muérdagos, además de tomar de sus hospederos algunos compuestos nutricionales para su desarrollo, también realizan un secuestro de compuestos asociados a defensa contra herbívoros, o si sintetizan sus propios compuestos de defensa. Por lo tanto estos factores locales del sitio es probable que sean de gran importancia para la variación espacial y temporal de los muérdagos, por lo tanto deben ser estudiados más a fondo en el futuro.

Este estudio representa un panorama del grado de infección que se presentan en algunas zonas del estado de Michoacán, lo cual es relevante puesto que la propagación de los muérdagos, realmente puede llegar a afectar las comunidades de plantas, en este caso los bosques de encinos. En trabajos previos se ha observado que en plantaciones de árboles que presentan pocos muérdagos la prevalencia se incrementa con el paso del tiempo (Aukema 2004), lo que puede llegar a provocar el colapso de las poblaciones de árboles, y por consecuencia alteraciones profundas en el ecosistema. Por lo tanto se debe comenzar a implementar programas de control de las poblaciones de muérdago que estén basados en una perspectiva integral del manejo de ecosistemas.

## CONCLUSIONES GENERALES

- La arquitectura de los árboles hospederos es un factor importante que determina el grado de infección por muérdago, debido a que los hospederos infectados presentaron un mayor diámetro (DAP) y cobertura de la copa que árboles no infectados.
- La precipitación media anual y la intensidad de infección del muérdago *P. calyculatus*, en cada sitio están relacionadas negativamente.
- La infección por muérdago disminuyó los niveles de herbivoría en los hospederos infectados, lo que puede estar asociado con el mayor contenido de fenoles y taninos totales, y esto a su vez con un alto contenido de agua, en comparación con el contenido que presentan los hospederos no infectados. En el sitio de mayor intensidad de infección.
- La infección genera una disminución del contenido de azúcares simples en los hospederos infectados, debido al secuestro de nutrientes por parte del muérdago. En el sitio de mayor intensidad de infección.
- Se encontraron mayores niveles de herbivoría en los hospederos infectados que en los muérdagos, resultado que se asocia con el alto contenido de fenoles y taninos totales presentes en los parásitos.
- La relación positiva del contenido de agua foliar de los hospederos, con el contenido de fenoles de los hospederos y de muérdagos, sugiere que el agua favorece la síntesis de este compuesto.



- La correlación positiva del contenido de fenoles de los hospederos con el contenido de fenoles de los muérdagos, sugieren el secuestro de estos compuestos de defensa por parte del muérdago.
- No se encontró un patrón definido en cuanto al nivel de fragmentación que pudiera explicar en conjunto la intensidad de infección, los niveles de herbivoría y el contenido de compuestos nutricionales y de defensa química.

## LITERATURA COMPLEMENTARIA

Abulfaith H. A., y H. A. Emara. 1988. Altitudinal Distribution of the Hemiparasitic Loranthaceae in Southwestern Saudi Arabia. *Biotropica*, 20:81-83.

Bach C. E. y D. Kelly. 2004. Effects of forest edges on herbivory in a New Zealand mistletoe, *Alepis flavida*. *New Zealand Journal of Ecology*. 28(2): 195-205

Bach C. E., D. Kelly y B. A. Hazlett. 2005. Forest edges benefit adults, but not seedlings, of the mistletoe *Alepis flavida* (Loranthaceae). *Journal of Ecology*, 93:79–86

Baraza E., J. M. Gómez, J. A. Hódar y R. Zamora. 2004. Herbivory has a greater impact in shade than in sun: response of *Quercus pyrenaica* seedlings to multifactorial environmental variation. *Can. J. Bot.* 82: 357–364.

Bello, M. y Labat J. 1987. Los encinos (*Quercus*) del estado de Michoacán, México. Cuaderno de Estudios Michoacanos 1. CEMCA-INIFAP-SARH: México.

Benitez-Malvido J., G. García-Guzmán, y I. D. Kossmann-Ferraz. 1999. Leaf-fungal incidence and herbivory on tree seedlings in tropical rainforest fragments: an experimental study. *Biological Conservation*. 91:143-150.

Bowie M. y D. Ward. 2004. Water and nutrient status of the mistletoe *Plicosepalus acaciae* parasitic on isolated Negev Desert populations of *Acacia raddiana* differing in level of mortality. *Journal of arid environments*. 56:487-508.

Hochweder C.G., V. L. Sork, y R. J. Marquis. 2003. Fitness Consequences of Herbivory on *Quercus alba*. *American Midland Naturalis*. 150:246-253.

Lamont, B. 1983. Germination of mistletoes. En López-De Buen L., y J. F. Órnelas. 2002. Host compatibility of the cloud forest mistletoe *Psittacanthus chideanus* (loranthaceae) in central Veracruz, Mexico. *American journal of botany*, 89: 95–102.

Lichter J. M. y A. M. Berry. 1991. Establishment of the mistletoe *Phoradendron macrophyllum*: phenology of early stages and host compatibility studies. *Botanical Gazette*. 152:468-475.

Manrique V., J. P. Cuda, W. A. Overholt y S. M. L. Ewe. 2009. Synergistic effect of insect herbivory and plant parasitism on the performance of the invasive tree *Schinus terebinthifolius*. *Entomologia experimentalis et applicata*. 132: 118–125.

Martínez del Río C., A. Silva, R. Medel y M. Hourdequin. 1996. Seed dispersers as disease vectors: bird transmission of mistletoe seeds to plant hosts. *Ecology*, 77:912-921.

Mathiasen R. L., D. L. Nickrent, D. C. Shaw Y D. M. Watson. 2008. Mistletoes: pathology, systematics, ecology and management. *Plant Dis*, 92:988-1006.

Mikulic P. M., F. Stampar y R. Veberic. 2009. Seasonal changes in phenolic compounds in the leaves of scab-resistant and susceptible apple cultivars. *Canadian Journal of Plant Science*. 89:45-753.

Norton D. A. y P. J. De Lange. 1999. Host specificity in parasitic mistletoes (Loranthaceae) in New Zealand. *Functional Ecology*, 13:552-559.

Ockels F. S., A. Eyles, B. A. McPherson, D. L. Wood y P. Bonello. 2007. Phenolic Chemistry of Coast Live Oak Response to *Phytophthora ramorum* Infection. *Journal Chemical Ecology*. 33:1721-1732.

Orozco A., F. Rada, A. Azocar y G. Goldstein. 1990. How does a mistletoe affect the water, nitrogen and carbon balance of two mangrove ecosystem species?. *Plant, Cell and Environment*. 13: 941-947.

Radolmiljac A. M. 1998. The influence of pot host species, seedling age and supplementary nursery nutrition on *Santalum album* Linn. (Indian sandalwood) plantation establishment within the Ord River Irrigation Area, Western Australia. *Forest ecology and management* 102: 193–201.

Ritchie M. E. D. Tilman y J. M. H. Knops. 1998. Herbivore effects on plant and nitrogen dynamics in oak savanna. *Ecology*. 79:165-177.

Room P.M. 1972. The fauna of the mistletoe *Tapinanthus bangwensis* (engl. & k. Krause) growing on cocoa in ghana: relationships between fauna and mistletoe. *The Journal of Animal Ecology*, 41: 611-621

Steffan-Dewenter I., y T. Tschardt. 2002. Insect communities and biotic interactions on fragmented calcareous grasslands-a mini review. *Biological Conservation*. 104:275–284.

Tabarelli M., W. Mantovani, y C.A. Pérez. 1999. Effects of habitat fragmentation on plant guild structure in the montane Atlantic forest of southeastern Brazil. *Biological Conservation*. 91:119-127.

Tschardt T. 1999. Insects on common reed (*Phragmites australis*): community structure and the impact of herbivory on shoot growth. *Aquatic Botany*. 64:399–410.

Tschardt T., I. Steffan-Dewenter, A. Kruess y C. Thies. 2002. Characteristics of insect populations on habitat fragments: A mini review. *Ecological Research*. 17, 229–239.

Valladares G., A. Salvo, y L. Cagnolo. 2006. Habitat fragmentation effects on trophic processes of insect-plant food webs. *Conservation Biology*. 1:212–217.

Watts C. H., y R. K. Didham. 2006. Rapid recovery of an insect–plant interaction following habitat loss and experimental wetland restoration. *Oecologia*. 10:344-442.