



UNIVERSIDAD MICHOACANA DE SAN NICOLÁS DE HIDALGO
FACULTAD DE QUIMICO FARMACOBIOLOGÍA

Producción y composición del néctar floral de la planta parásita (muérdago) *Psittacanthus calyculatus* en la cuenca de Cuitzeo, Michoacán: variación geográfica y asociada al hospedero.

TESIS

Para obtener el grado de:
QUÍMICA FARMACOBIOLOGA

Presenta:
Fanny Nallely Echánove Ramos

Director de Tesis:
Doctor en Ciencias Biomédicas: Antonio González Rodríguez.

Morelia, Michoacán, Julio 2013.



AGRADECIMIENTOS

A mi asesor, el Dr. Antonio González Rodríguez, por brindarme su apoyo y confianza, su tiempo y dedicación para la realización de este proyecto.

Al Dr. Felipe García Oliva, por la aportación de material para la realización de la parte de Carbohidratos con electroforesis capilar.

A mis compañeros y amigos del Laboratorio de Genética de Conservación, Pato y Nando, por apoyarme en las salidas de campo.

El apoyo económico para la realización de la tesis fue proporcionado por el proyecto SEP-CONACyT 155686 “Evolución de *Psittacanthus* en Mesoamérica: sistemática, filogeografía, ecología y manejo, y especiación” bajo responsabilidad del Dr. Juan Francisco Ornelas.

DEDICATORIA

A mis padres Imelda y Gerardo, por su apoyo incondicional en mi formación académica, su amor y su paciencia. Por ser mí ejemplo a seguir. No habría llegado hasta aquí sin ustedes.

A mis hermanos, Monse y Gerardo, por estar ahí siempre, se les quiere mucho.

A mis amigas que se convirtieron en parte de mi familia, en estos años lejos de casa, Itzel y Monse, sin olvidar a Itzi y Cindy por su amistad y compañía.

Y de manera especial a Curicanery por su entereza y cariño.

*“No te rindas que la vida es eso, continuar el viaje, perseguir tus sueños,
Destrobar el tiempo, correr los escombros, y destapar el cielo. “*

Mario Benedetti.

CONTENIDO

ÍNDICE DE FIGURAS	7
ÍNDICE DE TABLAS	8
RESUMEN	9
1. INTRODUCCIÓN	10
1.1 Néctar floral	10
Producción de néctar en plantas	11
Composición del néctar	15
LOS MUÉRDAGOS DE LA FAMILIA LORANTHACEAE	18
Factores ecológicos que afectan la abundancia del muérdago.....	20
Ciclo de vida, polinización y dispersión en el género <i>Psittacanthus</i> .	23
2. OBJETIVOS	27
2.1 OBJETIVO GENERAL	27
2.2 OBJETIVOS PARTICULARES	27
3. MATERIALES Y MÉTODOS	28
3.1 Descripción del sistema de estudio.....	28
Descripción botánica de <i>Psittacanthus calyculatus</i>	28

Descripción de los hospederos considerados en este estudio	29
1. <i>Quercus deserticola</i>	29
2. <i>Fraxinus uhdei</i>	30
3. <i>Salix bonplandiana</i>	31
3.2 Descripción del área de estudio.....	34
Descripción de los sitios de estudios	44
1. Cerro “El Olvido”	44
2. Umécuaro	45
3. Atécuaro.	45
4. Ciudad de Morelia (Km 5).	45
MÉTODOS DE COLECTA	46
Determinación del volumen y la concentración total de azúcares en el néctar.....	47
Determinación de la concentración de vitamina C.....	47
Determinación de carbohidratos por electroforesis capilar	49
4. ANÁLISIS ESTADÍSTICOS	53
5. RESULTADO	54
Volumen y concentración de azúcar	54
Ácido ascórbico (Vitamina C).....	55

Concentración de glucosa, fructosa, sacarosa y xilosa	56
6. DISCUSIÓN	61
7. CONCLUSIONES	65
8. LITERATURA CITADA	66

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Representación dinámica del néctar	12
Figura 2. Ultraestructura de la secreción de néctar	13
Figura 3. Formación y secreción del néctar.....	14
Figura 4. Relación entre el volumen del néctar producido y el tamaño del polinizador	17
Figura 5. Relación entre viscosidad, temperatura y concentración del néctar.	18
Figura 6. Ciclo de vida de <i>Psittacanthus calyculatus</i> en un periodo de cinco años	25
Figura 7. Flor de <i>Psittacanthus calyculatus</i>	29
Figura 8. Precipitación media anual en la cuenca del Lago de Cuitzeo	40
Figura 9. Temperatura media anual en la cuenca del Lago de Cuitzeo	40
Figura 10. Mapa de la cobertura vegetal en la cuenca de Cuitzeo.....	41
Figura 11. Localización geográfica de la cuenca del Lago de Cuitzeo y las cuatro localidades en las que se realizó el estudio	44
Figura 12. Reacción óxido – reducción entre ácido ascórbico y 2,6 diclorofenol indofenol.....	48

Figura 13. Curva de calibración utilizada para posteriormente obtener la concentración del ácido ascórbico en el néctar.....	49
Figura 14. Representación de un flujo electroosmótico.....	50
Figura 15. Representación del interior del capilar	52
Figura 16. Equipo de electroforesis capilar.....	53
Figura 17. Volumen del néctar de <i>Psittacanthus calyculatus</i>	54.
Figura 18. Concentración de azúcar (expresados en °Brix) en el néctar de <i>Psittacanthus calyculatus</i>	55
Figura 19. Porcentaje de Vitamina C en el néctar de <i>Psittacanthus calyculatus</i>	56
Figura 20. Azúcares presentes en el néctar	58
Figura 21. Relación entre °Brix y la precipitación anual de los cuatro sitios estudiados.....	60

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Diversidad de estructuras que presentan los nectarios según las clasificaciones de Fahn (1979), Furkee (1983) y Nepi (2007)	12
Tabla 2. Concentración del ácido ascórbico y absorbancias	48
Tabla 3. Correlaciones pareadas.....	59

RESUMEN

El muérdago *Psittacanthus calyculatus* (Loranthaceae) es una planta hemiparásita de gran interés ecológico y económico. Esta especie es uno de los muérdagos de más amplia distribución geográfica y mayor número de especies de hospederos en México. A pesar de que en general se conoce su biología reproductiva, no se ha evaluado si aspectos particulares de esta pueden variar dependiendo del hospedero utilizado o entre localidades. Por lo tanto, en el presente trabajo se estudió la variación en la cantidad y composición del néctar producido por *P. calyculatus* en tres distintos hospederos (*Fraxinus uhdei*, *Quercus deserticola* y *Salix bonplandiana*) en cuatro localidades de la Cuenca de Cuitzeo, Michoacán. Se seleccionaron 10 individuos de cada especie de hospedero en cada localidad. En cada individuo de hospedero, se colectaron 10 flores de muérdago elegidas aleatoriamente. Las flores inmediatamente se transportaron al laboratorio donde se realizó la extracción de néctar, el cual se congeló para su posterior análisis. Para cada flor, se evaluó el volumen total de néctar mediante tubos microcapilares y la concentración total de carbohidratos mediante un refractómetro. La concentración de ácido ascórbico fue determinada mediante espectrofotometría. Las concentraciones de glucosa, sacarosa, fructosa y xilosa se determinaron mediante electroforesis capilar. Los resultados indicaron una mayor concentración de azúcar total y volumen de néctar en los individuos de muérdago que se encontraban parasitando a *F. udhei* y *S. bonplandiana*. Igualmente, sobre estos dos hospederos, el néctar estuvo compuesto en su mayoría por sacarosa, mientras que sobre *Q. deserticola* predominaron la xilosa, la fructosa y la glucosa, aunque con amplia variación entre localidades.

1. INTRODUCCIÓN

1.1 Néctar floral

A través de procesos evolutivos, algunas plantas con flor han desarrollado estrategias eficaces de polinización que incluyen animales como vectores del transporte del polen de una flor a otra, logrando de esta forma que se reduzca la incertidumbre del apareamiento entre individuos con-específicos. La forma en la cual las plantas promueven que los animales vayan de forma sistemática y consistente de una flor a otra realizando polinización cruzada, es ofreciéndoles recursos que utilizan para realizar diferentes actividades. Estos recursos han sido llamados “recompensa” de las plantas a sus polinizadores y varían en composición química y presentación de acuerdo a las necesidades y dependiendo de los atributos morfológicos y el comportamiento de los animales.

El néctar floral representa una mezcla compleja de sustancias disueltas en agua que constituye una fuente de alimento importante para un gran número de especies animales (Nicolson, 2007; Nicolson & Thornburg, 2007). Por lo tanto, el néctar es la recompensa floral primaria de los polinizadores de las angiospermas (Cruden et al., 1983; Simpson & Neff, 1983), aunque en algunos casos su función puede ser mucho más compleja (Thornburg, 2007).

La disponibilidad del néctar dentro de las flores está relacionada con la tasa y frecuencia de visitas de los polinizadores. Por lo tanto, la calidad y cantidad del néctar son importantes factores que afectan la elección de la

planta, el tiempo de alimentación y los movimientos de forrajeo del polinizador (Pyke, 1984; Zimmeman, 1988; Mitchell, 1994).

Producción de néctar en plantas

El néctar es esencialmente un exudado que es secretado por estructuras denominadas nectarios (Figura 1), los cuales producen y secretan el néctar, teniendo una anatomía y estructura muy diversa (Tabla 1). El néctar es secretado con ritmos particulares, durante la vida de la flor. Los datos más recientes sugieren que el pre-néctar es principalmente transportado por vesículas, en cuyo interior puede cambiar su composición, y luego ser secretado por exocitosis (Nepi et al., 2012). Las enzimas invertasas juegan un doble papel al participar en la extracción del pre-néctar a partir del floema y en la movilización de carbohidratos durante la secreción activa (Figuras 2 y 3).

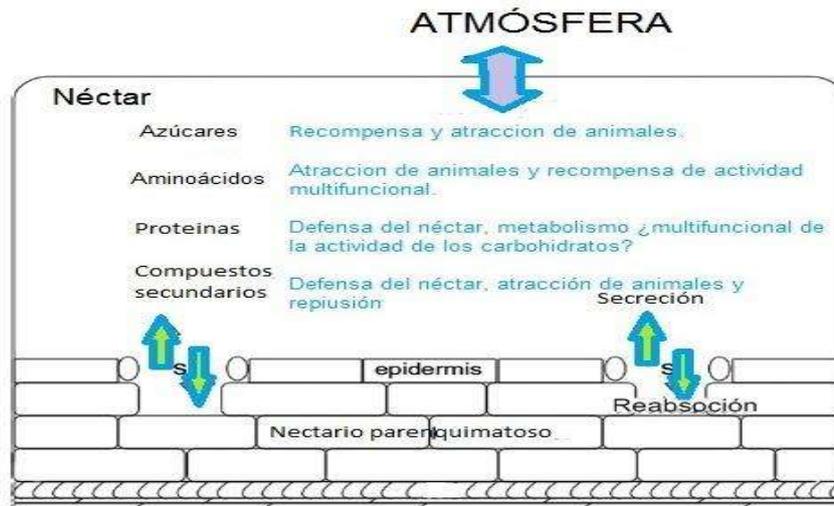


Figura 1. Representación de la dinámica del néctar. Se representa un nectario parenquimatoso por el que emana el néctar a través de los estomas. Además de ser secretado puede ser reabsorbido. Dependiendo de la humedad ambiental el néctar puede perder o ganar agua de la atmósfera. El signo de interrogación indica varias funciones putativas que están por ser demostradas (tomado de Nepi et al., 2012).

Nepi (2007) propone una serie de términos para describir la anatomía general del nectario. (Tabla 1)

Tabla 1. Diversidad de estructuras que presentan los nectarios según las clasificaciones de Fahn (1979), Durkee (1983) y Nepi (2007) (Tomado de: Nepi, 2007).

Autor	Descripción de nectario
Fahn (1979)	Epidermis, tejido parenquimatoso con haces vasculares.
Durkee (1983)	Epidermis, tejido secretor, parénquima sub-glandular con haces vasculares.
Nepi (2007)	Epidermis, nectario parenquimatoso (directamente relacionados con la producción y secreción del néctar). Sub-nectario parenquimatoso con haces vasculares (no está directamente relacionado con la producción de néctar)

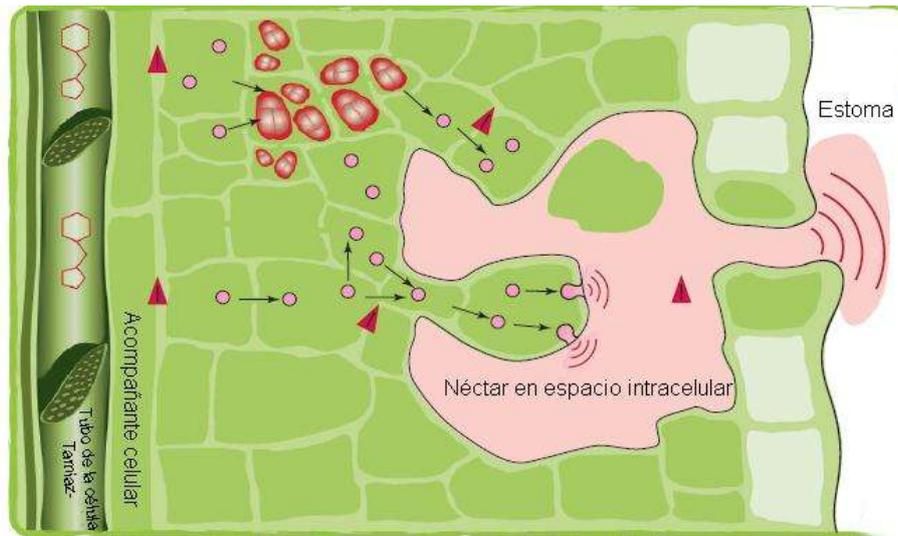


Figura 2. Ultraestructura de la secreción de néctar. La hipótesis de que el prenéctar es formado, metabolizado y transportado en vesículas dentro del tejido nectarífero se ve apoyada por las propiedades ultraestructurales de este tejido. La alta densidad de los plasmodesmos, que es común en el tejido nectarífero, permite a las vesículas moverse rápidamente dentro del tejido nectarífero. En el caso de los nectarios florales, el pre-almacenaje de los carbohidratos en los amiloplastos puede ocurrir (región superior), permitiendo que los nectarios florales alcancen altas velocidades de secreción de azúcar resultado de una combinación de hidrólisis de almidón y de la extracción de sacarosa a partir del floema. Estas velocidades máximas se alcanzan cuando los plastidos que contienen almidón entran en contacto directo con la vacuola. Sin embargo, el pre almacenaje de almidón no es un requisito esencial para la secreción de néctar (región inferior) porque probablemente no ocurre en los nectarios extraflorales (tomado de Heil, 2011).

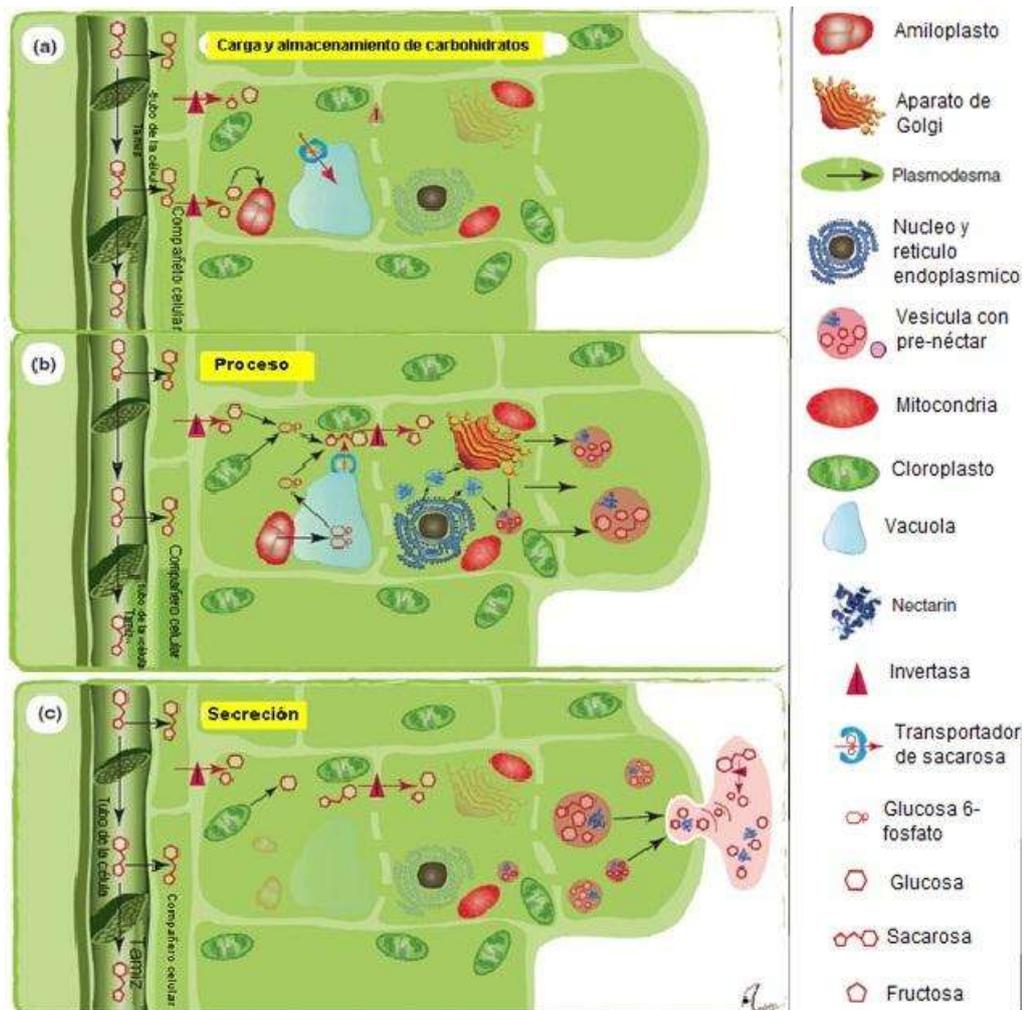


Figura 3. Formación y secreción de néctar. La formación y secreción de néctar probablemente requiere de tres fases metabólicas diferentes: (a) carga y almacenaje de carbohidratos; (b) procesamiento del néctar y síntesis de los componentes que no son carbohidratos; y (c) secreción. Las invertasas parecen estar involucradas en varios pasos: (I) la extracción de sacarosa a partir del floema hacia el tejido nectarífero, (II) la formación del gradiente necesario para la secreción de los azúcares en el espacio extracelular, y (III) la formación de néctares ricos en hexosa. El último paso puede ser sintetizado por invertasas localizadas en el tejido nectarífero o en el néctar ya secretado. La fotosíntesis *in situ* realizada por los cloroplastos del tejido nectarífero podría proporcionar carbohidratos adicionales. Los tejidos nectaríferos por lo general se caracterizan por un retículo endoplasmático denso y rugoso, la presencia de muchos dictiosomas y un aparato de Golgi activo. La presencia de inclusiones ricas en proteínas, indica la síntesis y almacenaje de nectarinas en el tejido nectarífero, y la abundancia de mitocondrias indica alta actividad metabólica. Por lo tanto, muchos de los componentes no carbohidratos del néctar probablemente son sintetizados en el tejido nectarífero. Aún debe dilucidarse si las vesículas provienen del aparato de Golgi o directamente del retículo endoplasmático, y dónde se combinan los carbohidratos y los otros componentes para formar el néctar final (tomado de Heil, 2011).

Composición del néctar

El néctar es principalmente una solución de sacarosa, fructosa y glucosa en proporciones variables como componentes primordiales (Baker & Baker 1982). Los demás azúcares que se encuentran en algunos néctares son la maltosa y la melicitosa (Baker & Baker 1982), y algunos otros que se producen ocasionalmente en cantidades pequeñas son la melezitosa, la arabinosa, la galactosa, la manosa, la gentiobiosa, la lactosa, la melibiosa, la trehalosa, la rafinosa y la estaquiosa. La xilosa ha tomado recientemente importancia ya que se encuentra en un 40 % del total de azúcar en el néctar de varias especies de la familia Proteaceae de Sudáfrica (Whiting et al. 1970). Otros compuestos, como los aminoácidos, fenoles, lípidos y antioxidantes, se encuentran también, pero en pequeñas cantidades (Baker & Baker, 1975, 1983a).

La composición del néctar se relaciona frecuentemente con el síndrome de polinización, donde proporciones específicas de sacarosa, fructosa y glucosa representan adaptaciones putativas a las preferencias dietéticas de los polinizadores. Por ejemplo, las flores polinizadas por colibríes, murciélagos, mariposas y polillas que tienen lengua larga tienden a segregar néctares ricos en sacarosa; mientras que las flores especializadas en polinizadores de lengua corta como las abejas segregan néctares ricos en glucosa (Baker & Baker 1983, 1990; Freeman et al., 1984; Lammers & Freeman, 1986, Stiles & Freeman, 1993; Baker et al., 1998; Perret et al., 2001; Dupont et al., 2004). También se ha considerado que la cantidad y composición del néctar producido está en relación con los requerimientos calóricos de muchas especies polinizadoras.

Los aminoácidos representan un componente alimenticio importante para los polinizadores. Además, su abundancia en el néctar sugiere implicaciones filogenéticas (Baker y Baker, 1983a, b). Cuando aparece una gran cantidad de aminoácidos en el néctar floral, se observa la presencia de una serie de caracteres "avanzados", tales como flores zigomórficas, hábito herbáceo, etc. (Baker y Baker, 1986). Por otro lado, la identidad y abundancia de los aminoácidos presentes en el néctar, así como su abundancia, tienen considerable constancia intra-específica (Baker & Baker, 1977), lo que puede indicar que están fijadas genéticamente. De los 20 aminoácidos naturales, los más abundantes en los néctares florales son la alanina, la arginina, la serina, la prolina, la glicina, la isoleucina, la treonina y la valina (Baker y Baker 1973). De todos estos aminoácidos, la prolina es particularmente importante pues su costo de producción es alto (Carter et al. 2006). Pese a ello, en algunas flores se han reportado niveles elevados de prolina (Lanza 1998).

El volumen del néctar se relaciona con la biomasa floral. Por ejemplo, flores pequeñas como las de *Cordia* spp. producen menos de 1 µl de néctar por día, mientras que flores grandes como las de *Ochroma pyramidale*, producen hasta 15 ml en la noche cuando se abren. A su vez, el volumen de néctar se relaciona con el tamaño del polinizador, pues es necesario producir mucho más néctar para atraer a los murciélagos, mariposas nocturnas y aves grandes (Baker et al., 1983). Aunque la cantidad de néctar producida también podría estar influenciada por condiciones micro ambientales, como es el caso de *Epilobium* donde la secreción del néctar aumenta con la humedad relativa, pero se vuelve más diluido (Nicolson, 2007).

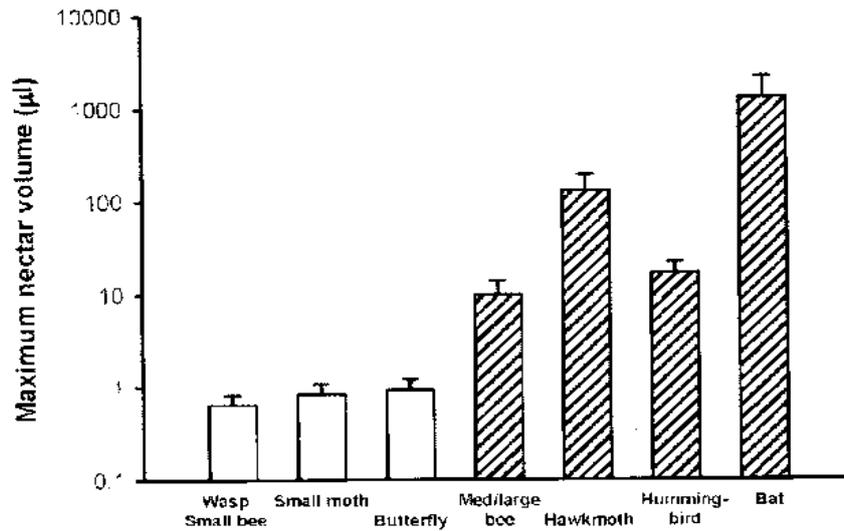


Figura 4. Relación entre el volumen del néctar producido y el tamaño del polinizador (tomado de Nicolson, 2007).

Los néctares más concentrados son más energéticos que los más diluidos, lo cual se correlaciona directamente con la viscosidad, que a su vez se relaciona con la temperatura. Así, tenemos que a temperaturas altas se reduce la viscosidad en un tiempo corto, pero en la naturaleza a temperaturas altas aumenta la concentración y por lo tanto la viscosidad (Nicolson & Thornburg, 2007) (Figura 5).

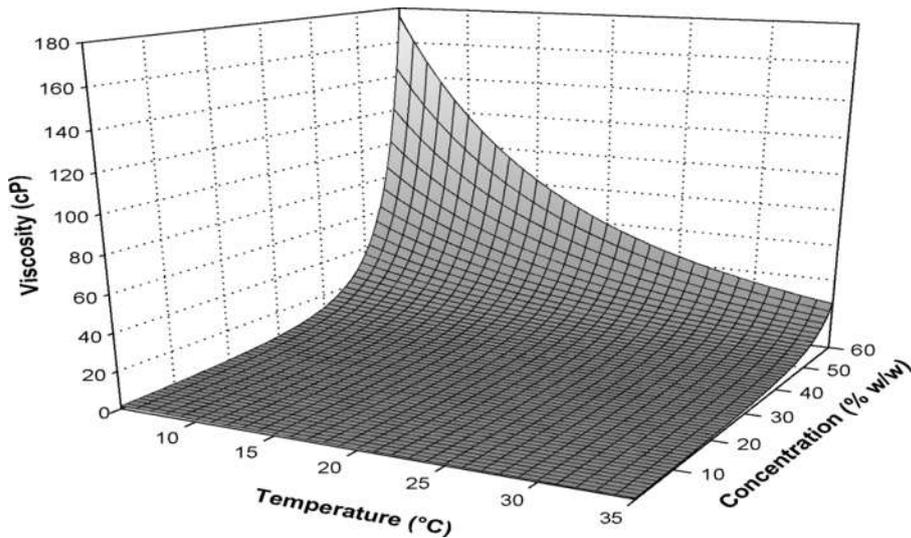


Figura 5. Relación entre viscosidad, temperatura y concentración del néctar (tomado de Nicolson & Thornburg, 2007).

Se ha reportado que existe un equilibrio entre el costo (i.e. gasto de energía para consumir néctar y/o recolectar polen) y los beneficios de la polinización (i.e. ingesta de energía) dónde la concentración del néctar debe ser óptima para los diferentes consumidores. Por ejemplo, un aumento de la viscosidad incrementa el tiempo y gasto de energía por parte del animal que recolecta el néctar. Por su parte, la planta se beneficia al reducir los costos relacionados con la producción del néctar y por lo tanto, tiende a producir menos volumen y/o concentraciones más bajas de néctar (Bronstein, 2001).

Los muérdagos de la familia Loranthaceae

Las plantas parásitas de la familia Loranthaceae son conocidas tradicionalmente como muérdagos, injertos, cáncer de los árboles, mal de ojo y “mistletoe” en inglés. Los muérdagos son plantas que obtienen sus recursos

nutricionales a partir de los árboles a los que parasitan. Sus efectos son principalmente la deformación de la planta infectada, la pérdida de crecimiento, la disminución de la fotosíntesis, el aumento de la susceptibilidad a otros agentes patógenos o insectos, y la reducción de la longevidad. En algunos casos causan la muerte de los árboles (Pennings & Callaway, 2002; Prensa & Phoenix, 2005). Por lo tanto, el parasitismo del muérdago representa probablemente un factor importante de estrés para las plantas hospederas (Lüttge et al., 1998; Schwartz et al., 2003; Cuevas-Reyes et al., 2011). La presencia de muérdago tiene importantes efectos económicos en las masas forestales muy infestadas, así como en áreas de recreación. De hecho, estas plantas parásitas son el tercer agente natural de destrucción en los bosques templados, después de los incendios y de los insectos descortezadores, ya que están presentes en más de 10% de la superficie arbolada (Caballero, 1970).

El género *Psittacanthus* es uno de los más importantes de la familia Loranthaceae. El género *Psittacanthus* es endémico del Continente Americano; se localiza desde México hasta Argentina (Cházaro & Oliva, 1988). La distribución más evidente en México se encuentra en el centro y sur del país. La distribución altitudinal de este género es amplia, ya que se localiza desde el nivel del mar hasta más de 3,000 m. Sin embargo, en algunas casos la distribución es más estrecha, como sucede en las especies parásitas en el bosque templado y frío, donde su distribución está limitada a la presencia de especies arbóreas de este ecosistema; es decir, desde 800 m en *Pinus oocarpa* hasta 3,300 m en *P. rudis* (Vázquez, 1993).

Se han realizado varios estudios de la ecología de algunas especies del género *Psittacanthus*, los cuales se han centrado principalmente en aspectos tales como el daño que causan al hospedero, la especificidad hacia los hospederos, y el papel de las aves frugívoras como dispersores de semillas (López- de Buen & Ornelas, 1999; 2002).

Factores ecológicos que afectan la abundancia de muérdago

Se ha reportado una mayor abundancia de muérdago, así como un mayor porcentaje de germinación, crecimiento y fecundidad para los muérdagos cuando el medio ambiente tiene una gran incidencia de luz solar como es el caso de hábitats perturbados (Norton & Reid, 1997). Por su parte, la precipitación media anual y la intensidad de infección se relacionan negativamente, de tal forma que en sitios donde la precipitación es menor la intensidad de infección del muérdago es mayor (Pérez, 2010).

Es probable que en los sitios más fragmentados la abundancia de los muérdagos se incremente debido a que la actividad de los dispersores se ve restringida a pocos árboles (Norton et al., 1995). 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 en los sitios con menor precipitación. Estudios realizados en Australia y Norte América han demostrado que el parasitismo por muérdago se incrementa durante o después de periodos de lluvia intensos (Norton et al., 1995).

Los muérdagos son plantas hemi-parásitas, lo cual les permite una vida menos afectada por factores edáficos, hidrológicos y nutricionales, que limitan la distribución y crecimiento de la mayoría de las plantas. En cambio, se ha sugerido que el éxito en el establecimiento, germinación y sobrevivencia del muérdago depende del grado de afinidad fisiológica y bioquímica que mantenga con su planta hospedera (Roxburgh & Nicolson, 2005).

Se ha demostrado 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 otros estudios muestran que la presencia de árboles jóvenes o delgados con menores demandas de nutrimentos, así como la fragmentación, incrementan la disponibilidad de recursos como el agua y nutrientes para los árboles remanentes y por ende la calidad del hábitat para los muérdagos (Norton et al., 1995).

La mayoría de los especialistas están de acuerdo en que los árboles urbanos son más susceptibles de ser infestados por muérdago, dadas las condiciones deplorables en las que sobreviven. Es decir, en un permanente estado de estrés provocado, entre otras cosas, por la compactación y la pobreza del suelo, la excesiva pavimentación, la plantación en sitios inadecuados, la contaminación de aire, suelo y agua por gases, aceites, y partículas; excesiva radiación solar, riego casi nulo o nulo, sobrepoblación, inexistencia de un programa de manejo, podas mal hechas, interferencias con la infraestructura y el equipamiento urbano (en donde el árbol siempre sale perdiendo). La suma de todo ello los hace presa fácil de plagas y enfermedades.

Algunos estudios recientes que se han realizado en *Psittacanthus calyculatus* han analizado la fenología y morfología floral, el sistema de apareamiento, el fruit set natural y los patrones de producción del néctar, los cuales arrojaron resultados importantes para explicar el éxito de la especie; como son que produce abundante néctar, con gran cantidad de azúcar, el cual es ofrecido como recompensa a los polinizadores (Díaz, 2010).

En otro estudio se sugiere que la interacción entre las aves dispersoras de semillas y el muérdago *P. calyculatus* resulta beneficiada en bosques con grados de perturbación media. Esto se debe a que el grado de perturbación tiene una fuerte influencia en el número y tamaño de los muérdagos que puede existir en cada hospedero, así como en la cantidad de frutos de *P. calyculatus* disponibles para las aves.

En un estudio donde se evaluó la intensidad de la infección por el muérdago *P. calyculatus*, se encontró que la arquitectura de los árboles hospederos es un factor importante que determina el grado de infección por muérdago. La precipitación media anual y la intensidad de infección por muérdago en cada sitio están relacionados negativamente, mientras que el grado de perturbación no es un factor que determine los patrones de infección de este muérdago. 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 (Pérez, 2010).

Estos antecedentes indican que el muérdago *Psittacanthus calyculatus* puede presentar diferencias morfológicas, fisiológicas y bioquímicas dependiendo de las características del sitio en el que se encuentre y del hospedero parasitado. En este trabajo en particular, se realizó un análisis de la cantidad y composición del néctar floral producido por *P. calyculatus* cuando se encuentra parasitando a distintos hospederos y en diferentes sitios dentro de la cuenca de Cuitzeo.

Ciclo de vida, polinización y dispersión en el género Psittacanthus

El ciclo de vida de *Psittacanthus* se divide en los procesos fundamentales de la dispersión y el desarrollo separados por la inoculación y la germinación. Aunque algunas semillas se establecen en las ramas bajas del mismo árbol hospedero, ya que son dispersadas por la gravedad, *Psittacanthus* es típicamente dispersada por aves que se alimentan de frutas y defecan en ramas.

Algunas de las características de los frutos de *Psittacanthus* son la dispersión por aves, el tiempo y duración de la maduración, el tamaño del fruto y el atractivo, la adaptación para la germinación después del paso a través del tubo digestivo, la adhesión y germinación rápida de las semillas después de haber sido dispersadas (Kuijt 1969a). Los frutos de *Psittacanthus* son grandes (2.0 por 2.5 cm), y las semillas tienen una capa pegajosa que se adhiere

fácilmente a una rama. Cuando la porción basal de una semilla se pone en contacto con la corteza del hospedero, la semilla germina, abre sus cotiledones, y establece una infección. Cinco meses más tarde, se producen las primeras hojas verdaderas. El crecimiento vegetativo con la producción de más hojas y ramas continúa durante el primer año. Las ramas pueden ampliar su longitud total durante los primeros 3 años a una tasa de 30 cm por año. En mayo del cuarto año, se empiezan a producir yemas florales. La floración plena se alcanza en seis meses, y la polinización se produce en noviembre y diciembre. Las flores senescentes se desprenden de noviembre a marzo. La maduración de los frutos se produce desde noviembre del cuarto año hasta abril del quinto año. Una generación por lo tanto requiere de un promedio de cinco años para terminar. Las plantas maduras continuarán floreciendo y creciendo cada año (Figura 6).

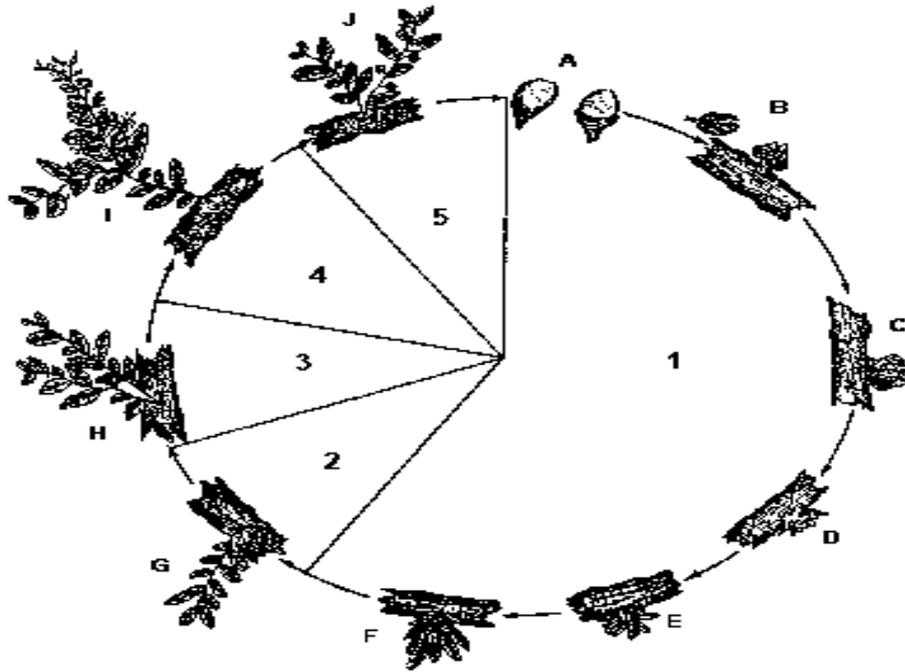


Figura 6. Ciclo de vida de *Psittacanthus calyculatus* en un periodo de cinco años. Año 1: A. Fruta madura (octubre); B. Infección (noviembre); C. Los cotiledones aparecen (noviembre); D. Las hojas aparecen (abril); E. Las hojas brotan (octubre); F. Las hojas se desarrollan (octubre). Año 2: G. Continuación del crecimiento vegetativo. Año 3: H. desarrollo de los brotes. Año 4: I. Floración. Año 5: J. Frutos maduros (noviembre). Tomado de Vázquez (1989).

Los principales polinizadores de los muérdagos de la familia Loranthaceae son los colibríes, los cuales se distribuyen solo en el continente Americano, en el que se encuentran representados por aproximadamente 328 especies (Schuchmann, 1999). En México se cree que existen 71 especies (Peterson & Chalif, 1989; Howell & Webb, 1999; Johnsgard, 1997; Schuchmann, 1999; Howell, 2002; Navaroo–Sigüenza & Peterson, 2004).

Los colibríes tienen, como grupo, ciertas características que lo hacen únicos. Presentan rasgos superficiales muy definidos, como colores iridiscentes en su plumaje con manchones ocasionales en las coronillas, garganta y pecho. Su dimorfismo sexual es muy marcado, pues los machos presentan colores

más vistosos que las hembras. Su forma de vuelo es distintiva, porque pueden moverse en forma horizontal, vertical, hacia atrás y hacia adelante; y se alimentan básicamente de néctar, aunque también de insectos que encuentran en las flores que visitan (Johnsgard, 1997; Schuchmann, 1999). El 52% de las aves nectarívoras en el mundo son colibríes (Del Hoyo et al., 1999).

Como polinizadores, los colibrís se encuentran entre los más “confiables” ya que visitan las flores sin reparar en el clima. Por su parte, las flores adaptadas a la polinización por colibríes son las de color amarillo o rojo, colores que la mayoría de los insectos no perciben. Normalmente son también flores de poca fragancia, ya que los colibríes tienen poco o ningún sentido del olfato.

Los colibríes son capaces de hidrolizar la sacarosa en fructuosa y glucosa, por lo cual son capaces de absorber y digerir casi al 100 % este azúcar (Martínez del Río, 1990a, b). Los experimentos realizados en laboratorio han demostrado que los colibríes tienen una actividad de sacarasa alta y que estos animales tienden a preferir la sacarosa a glucosa (Martínez del Río, 1990a; Schondube & Martínez del Río, 2003; Schondube & Martínez, 2004). En cambio, las aves paseriformes que carecen de esta enzima pueden morir si se alimentan de este azúcar (Martínez del Río, 1990; Martínez del Río et al., 1992; Malcarney et al., 1994; Schondube & Martínez del Río, 2004). Sin embargo, las preferencias de los colibríes por la sacarosa no se explican totalmente por la eficiencia de asimilación de azúcar, debido a que estas aves tienen índices similares de asimilación para la sacarosa, la glucosa y la fructosa (Martínez del Río et al., 2001; Schondube & Martínez del Río, 2003; Fleming et al., 2004).

2. OBJETIVOS

2.1 Objetivo general

Determinar el efecto de factores geográficos, así como de factores asociados a la colonización de distintos hospederos, sobre la cantidad y composición del néctar producido por la planta parásita *Psittacanthus calyculatus*.

2.2 Objetivos particulares

1. Establecer si existe variación en el volumen, concentración de azúcar, concentración de vitaminas (ácido ascórbico) y concentración de carbohidratos (xilosa, glucosa, sacarosa y fructosa) en el néctar, entre individuos de *P. calyculatus* asociados a dos distintos hospederos en una misma localidad.
2. Realizar una comparación entre el volumen, concentración de azúcar, concentración de vitaminas (ácido ascórbico) y concentración de carbohidratos (xilosa, glucosa, sacarosa y fructosa) en el néctar de individuos de *P. calyculatus* asociados al mismo hospedero, en tres sitios distintos.

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3. 1 Descripción del sistema de estudio

Descripción botánica de Psittacanthus calyculatus

Psittacanthus calyculatus es una planta arbustiva de 1.0 a 1.5 m de altura, glabra, leñosa cuando son adulta, con 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 14 a 16 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 (Figura 7). 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*. Floración de febrero a octubre (Bello & Gutiérrez 1985).



Figura. 7 *Psittacanthus calyculatus* (DC.) Don. a, hábito; b, flor; c y d, fruto maduro. (García 1998)

Descripción de los hospederos considerados en este estudio

1. *Quercus deserticola*

Los encinos se encuentran dentro de la familia Fagaceae que comprende de seis a nueve géneros según el sistema taxonómico utilizado e incluye de 600 a 900 especies de plantas. Los encinos pertenecen al género conocido como *Quercus* y en México existen tres secciones de este género: la sección *Quercus* (encinos blancos), la sección *Lobatae* (encinos rojos) y la sección *Protobalanus* (encinos intermedios) Para la realización de este trabajo las muestras del muérdago se tomaron de *Quercus deserticola*; también conocido

como encino blanco, encino chino, encino colorado, encino hoja ancha, encino prieto, encino tecux, palo chino y tocuz. Es un árbol con un tamaño de 2.5 a 10 m de altura y con diámetro del tronco de 12 a 70 cm. Su corteza es de color café oscuro con surcos muy marcados. Sus hojas son oblongas, oblanceoladas a lanceoladas u ovaladas de 3 a 16 cm de largo por 1.2 a 5.0 cm de ancho; haz verde oscuro ligeramente brillante y rugoso; envés claro con abundantes pelos. Da frutos anualmente, se encuentran solitarios o en grupos de 2 a 3; la bellota es ovoide de 12 a 18 mm de largo por 10 a 15 mm de diámetro. Se localiza en laderas, en matorral semitropical y bosque de encino entre 2,000 a 3,000 msnm y suelos pedregosos arcillosos o limo–arcillosos. En México se distribuye en los estados de Guanajuato, Hidalgo, Jalisco, México, Oaxaca, Puebla, Querétaro Michoacán y Sinaloa (Vázquez et al., 2006).

2. *Fraxinus uhdei*

Conocido como fresno o “tropical ash”, perteneciente a la familia Oleaceae. Es un árbol atractivo de tamaño de mediano a grande, caducifolio hasta de 35 m de alto, dioico; tronco hasta de 1.5 m de diámetro, su corteza es longitudinalmente estriada, ramillas finamente puberulas o casi glabras, rojizas oscuras; hojas hasta de 40 cm de largo y 30 cm de ancho, peciolo de 3 a 6 cm de largo, desprovisto de alas al igual que el raquis, foliolos de 5 a 9, por lo general finamente peciolulados pero a veces casi sésiles, lanceolados a elípticos u oblongos, de 5 a 15 cm de largo, de 1.5 a 5 cm de ancho, agudos o atenuados en el ápice, redondeados a cuneados en la base, finamente dentados o serrulados en el margen, de textura carcácea en la madurez, en el

envés más pálidos y glabros en el haz y casi siempre finamente puberulos a lo largo de la costa del envés; inflorescencia en forma de panícula de 5 a 20 cm de largo con numerosas flores, la masculina a veces muy densa, brácteas lineares a elípticas, de 2 a 6 mm de largo, ferrugíneo (parecido al óxido en color y textura) puberulas, pedicelos filiformes, de 1 a 3 mm de largo; flores masculinas sin cáliz ni corola, estambres 2, filamentos filiformes, de menos de 1 mm de largo, anteras de 3 a 5 mm de largo; flores femeninas con cáliz turbinado de 0.5 a 1 mm de largo; fruto linear-oblongo, de 2.5 a 5.5 cm de largo, de 4 a 6 mm de ancho, de color pajizo, el ala más larga que la semilla. Florece en marzo. Fructifica en abril, mayo, junio, julio agosto y septiembre.

Su área de distribución se extiende desde el área central occidental de México a través de Guatemala, desde 25° a 14° de latitud norte. Se ha introducido con propósitos forestales en Hawaii, Puerto Rico y la India. La madera de *F. uhdei* se usa en la carpintería y en la construcción, pero el empleo más frecuente de la especie es en calidad de árbol de sombra, a menudo en las calles y en los jardines de las poblaciones. Aún cuando es una especie decidua, la planta permanece defoliada solo por un lapso corto. (Francis 1990).

3. *Salix bonplandiana*

Es la única especie de sauce nativa de Sudamérica, distribuyéndose desde México hasta el sur de Argentina. Entre sus nombres comunes se encuentra:

sauce llorón en América Central, sauz, mixcaxtac (México); sauce colorado, mimbre (Colombia); sauce real (Bolivia).

Es un árbol perteneciente a la familia Salicaceae, perennifolio (siempre verde) o caducifolio de 5 a 12 m (hasta 25 m) de altura, con un diámetro a la altura del pecho de hasta 60 cm. Sus hojas son muy angostas, lineares, con bordes aserrados, láminas de 6 x 0.8 cm de color verde pálido, el follaje con un color verde característico. Su tronco es recto, con ramificación irregular, ramas casi erectas. La corteza externa es fisurada, morena a pardo oscura. La interna es rosada y muy fibrosa. Con un grosor total de 12 a 20 mm. Las flores están dispuestas en amentos terminales sobre ramas cortas. Amentos masculinos hasta de 7 cm de largo y 7 mm de ancho, flores masculinas verde-amarillo, de 5 mm de largo. Amentos femeninos de 3 a 5 cm de largo por 3 a 5 mm de ancho; flores femeninas verdes. Infrutescencias hasta de 10 cm de largo; cápsulas bivalvadas de 47 mm, ovoides, agudas, pardo verde, con muchas semillas. Sus semillas tienen un largo de 0.5 a 0.7 mm, con un papo denso de pelos blancos.

Es frecuentemente cultivada a lo largo de canales de riego y bordos. El hábitat está normalmente a lo largo de ríos y riachuelos y a orilla de lagos en tierras calientes o templadas. Con preferencia en zonas temporalmente inundadas. En suelos húmedos, arenosos y con buen drenaje. Presenta una distribución muy amplia. En la vertiente del golfo se distribuye desde el sur de Nuevo León hasta Tabasco, Campeche y Chiapas; en la vertiente del Pacífico desde Durango hasta Oaxaca. Altitud: 300 a 2,100 (2.500) m. Su fructificación va de marzo a septiembre y en una segunda época de octubre a diciembre.

Posee polinización entomófila. Es polinizada por un amplio espectro de insectos, entre ellos abejas y escarabajos.

Tiene un crecimiento rápido. El mayor crecimiento en diámetro ocurre en los primeros 4 años de vida. De manera similar se comporta en cuanto a la altura, crecimiento vigorosamente los primeros 5 años y disminuyendo de manera notable después. La producción de flores comienza a los 13 meses de edad. Individuos de 5 años alcanzan a producir 50 kg de biomasa. *S. bonplandiana* tiene gran capacidad de regeneración.

Sus semillas son dispersadas por el viento y el agua. Con una germinación epigea; en condiciones naturales germinan en 12 ó 24 horas sobre arena húmeda o aluvial; con requerimientos de luz y variación de temperatura. Considerado un árbol tolerante a inundaciones periódicas o permanentes. Puede haber agua estancada por inundaciones que sobrepasen los 4 meses y logra sobrevivir con las raíces parcial o totalmente sumergidas además de suelos salinos (Francis 1990)

Entre sus usos se figura en lo artesanal (madera), como combustible (madera), construcción (madera), forrajeo (hoja), medicinal (hoja, corteza). (Willd 1805)

3.2 Descripción del área de estudio.

La Cuenca del lago de Cuitzeo está formada por 26 municipios (Mendoza et al. 2001), de los cuales 21 corresponden al estado de Michoacán y cinco a Guanajuato. Fisiográficamente, la cuenca del lago de Cuitzeo se ubica dentro de la provincia del Sistema Volcánico Transversal y la sub provincia de las Sierras y Bajíos Michoacanos (Rojas, 1991). El lago de Cuitzeo se originó a finales del periodo Terciario entre el Plioceno y el Pleistoceno, en la misma actividad tectónica y volcánica que dio origen al Sistema Volcánico Transversal (Tamayo, 1962 en Rojas, 1991).

En la parte sur de la cuenca se localizan las sierras de pendientes fuertes, sobresaliendo la de Otzumatlán y la de Mil Cumbres. La parte central de la cuenca presenta una serie de planicies escalonadas, de pendientes suaves, destacando las de Undameo, Morelia, Queréndaro y Zinapécuaro, las cuales están rodeados por lomeríos y sierras con laderas de pendientes medias (Pompa-López, 1995).

Si relacionamos el relieve de la cuenca encontrado por Mendoza et al., (2001) con la disponibilidad de agua, se observa que en la parte sur y sureste, donde se encuentran las sierras con pendientes fuertes, el escurrimiento del agua es mayor. En la parte central de la cuenca, donde se encuentran las planicies con pendientes suaves, existe mayor infiltración de agua y en la parte norte y noroeste, donde se encuentran los lomeríos y sierras con pendientes medias, se presenta un grado intermedio de escurrimiento del agua. Lo anterior va a depender de otros factores como son el tipo de roca y su porosidad, el tipo

de suelo, así como de la cobertura vegetal y el uso de suelo que se esté dando en el área.

En la cuenca se observa que los asentamientos humanos se encuentran sobre laderas muy suaves a suaves (36%) y planicies (30%), por lo que se puede decir que el relieve está influyendo en la distribución de la población humana en la cuenca.

Geología

Toda la geología del estado de Michoacán, desde su origen en el Triásico, está dentro del Sistema Cordillerano, que involucra a toda la margen activa del Pacífico, donde se han venido generando los procesos de subducción de la placa Pacífica. Los procesos de esta margen activa han originado que los factores de tectonismo, magmatismo e intemperismo sean los principales procesos que han diseñado la morfología del estado de Michoacán (Garduño, 1999).

En la cuenca los principales tipos litológicos son los depósitos superficiales que se encuentran en la parte centro, los conos de lava se encuentran en la parte oeste de la cuenca. Los asentamientos humanos en la cuenca se encuentran principalmente sobre depósitos lacustres, depósitos superficiales y rocas ignimbritas.

De acuerdo con lo encontrado por Ayala et al. (1996), las zonas de mayor infiltración de agua y recarga de acuíferos se encuentran en las zonas con características estructurales de malpaís que se encuentran en la parte

poniente del poblado de Capula y Cuto de la Esperanza, otra zona se encuentra en el fracturamiento que origina un drenaje de forma rectangular en la parte de Irapeo y en la zona de Mil Cumbres. Estas son las zonas donde se está conservando el agua en la cuenca y se deben de manejar adecuadamente a fin de conservar el agua a largo plazo.

Suelos

En la cuenca predominan los vertisoles de textura fina, que se localizan en la parte norte y centro de la cuenca, generalmente alrededor del lago. Son suelos muy arcillosos por lo que no permiten la infiltración del agua originando problemas de inundación y drenaje en los cultivos. En la cuenca estos suelos son utilizados en la agricultura de temporal y de riego en la producción de granos y hortalizas a pesar de que presentan problemas de labranza.

Los suelos luvisoles de textura fina y media se encuentran en la parte este y centro-oeste de la cuenca. Son suelos arcillosos y de acuerdo con su textura son poco permeables, generalmente el tipo de vegetación que presentan es boscosa por lo que deben de conservar la humedad. En la cuenca estos suelos coinciden con los pastizales y los cultivos de temporal.

Los andosoles de textura media se localizan en la parte sur y este, los acrisoles de textura fina y media, se localizan en la parte sur de la cuenca. Son suelos muy esponjosos por lo que pueden ser permeables y se encuentran donde la vegetación es bosque de pino, además son suelos susceptibles a la erosión lo cual va a depender del tipo de cobertura vegetal.

Hidrología

El lago se encuentra en la parte norte de la cuenca; en 1975 presentaba una superficie de 37,668 ha y en el año 2000 de 32,316 ha, lo que significa una disminución de 5,352 ha (López & Bocco, 2001). El lago presenta tres zonas principales: zona este con presencia de agua, zona centro con vegetación acuática y zona oeste la cual presenta una fuerte desecación (Rojas, 1996).

Los principales afluentes del lago de Cuitzeo son: el Río Grande de Morelia, el río Queréndaro y el río Zinapécuaro. El río Grande de Morelia nace aguas arriba de la presa de Umécuaro, se dirige hacia el norte donde alimenta a la presa de Cointzio, posteriormente recibe aportaciones del río Chiquito, la Minzita, Itzícuaró y la Quemada, las aguas negras de la ciudad de Morelia y las aguas residuales de CRISOBA Industrial, S. A de C. V. Las aguas del río grande se utilizan para riego, que se aprovecha en los valles de Charo, Álvaro Obregón y Tarímbaro. Finalmente el agua sobrante desemboca en el lago de Cuitzeo (INEGI, 1996).

El río Queréndaro nace en la sierra de Oztumatlán, se dirige al noroeste, atraviesa el poblado de Queréndaro, y desemboca en la presa Malpaís, donde sale nuevamente como canales de riego para finalmente desembocar en el Lago de Cuitzeo (INEGI, 1990 y 1994). El río Zinapécuaro recibe aguas de múltiples manantiales en la zona de los Azufres; se dirige hacia el noroeste, atraviesa la ciudad de Zinapécuaro donde recibe las descargas de aguas negras municipales, posteriormente se utiliza para riego y finalmente desemboca en el Lago de Cuitzeo (INEGI, 1994).

Estos tres ríos drenan el suroeste, centro y sureste de la cuenca del lago (Tamayo, 1962 en Rojas, 1991), por lo que son estas partes donde se encuentra la agricultura de riego principalmente. El resto de la cuenca está drenada por numerosas corrientes tributarias del propio lago y corresponde a las regiones donde dominan los matorrales y cultivos de temporal. Ayala et al., (1996), mencionan que el flujo subterráneo del agua sigue una dirección suroeste-noreste, el cual concuerda con la situación del relieve en la cuenca, presentándose un abatimiento en la zona urbana de Morelia y Tarímbaro.

La cuenca era cerrada, pero en la actualidad se comunica por el norte con el suroeste de la laguna de Yuriria, pasando por la laguna de Huehuemba, por medio del dren La Cinta que es un conducto artificial construido desde el siglo XVI y terminado hasta el siglo XX (Tamayo, 1962 en Rojas, 1991).

Clima

En la cuenca del Lago de Cuitzeo se localizan 24 estaciones meteorológicas (Mendoza et al., 2001). Cuatro estaciones se encuentran ampliamente distribuidas en el área (Figura 10) y son representativas de los tipos de clima de la cuenca. Los datos de estas estaciones se muestran en las Figuras 9 y 10.

En estas figuras se utilizó la clasificación climática de García en Miranda, (1988), ya que esta es la que más se adapta a los climas de México. En la cuenca, el clima es templado y se caracteriza por presentar una temperatura media del mes más frío menor a 18°C y superior a -3°C. La temperatura media del mes más caliente es superior a 10°C. En la cuenca hay tres subtipos de

este clima de acuerdo con las variaciones de la humedad y la temperatura, que están determinados por el relieve. En el centro y norte se encuentra el subtipo menos húmedo, en la parte norte y noroeste de la cuenca se encuentra el subtipo con humedad intermedia y en la parte sur y noreste se localiza el subtipo más húmedo (Acosta, 2002).

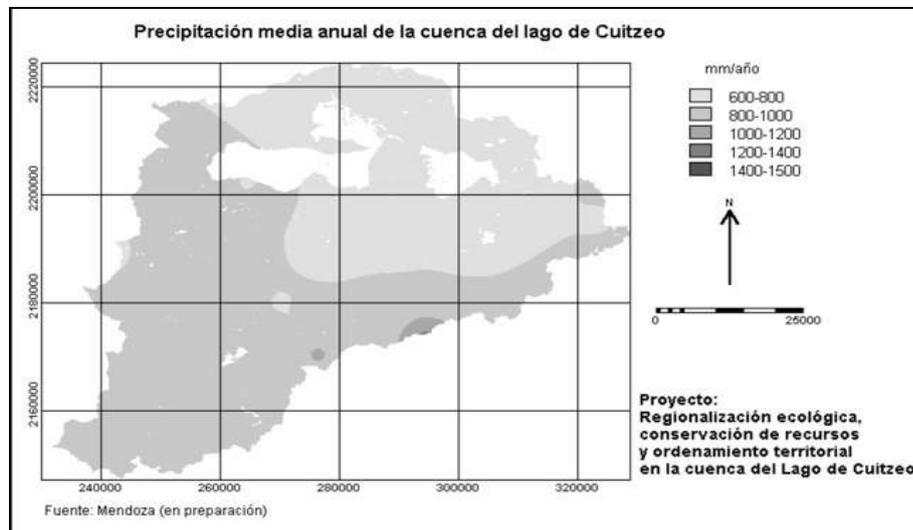


Figura 8. Precipitación media anual en la cuenca del Lago de Cuitzeo (tomado de Mendoza et al., 2001).

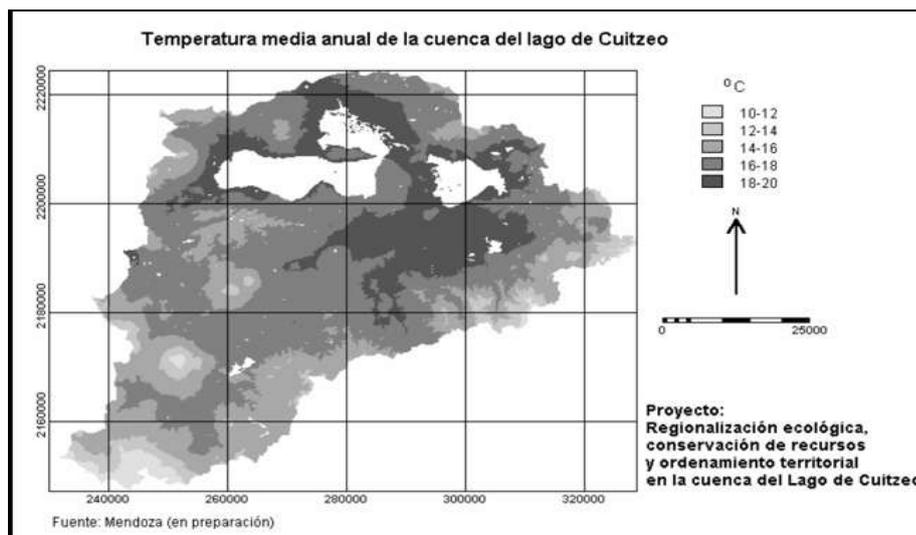


Figura 9. Temperatura media anual en la cuenca del Lago de Cuitzeo (tomado de Mendoza et al., 2001).

Vegetación.

En el área de estudio se presentan seis tipos principales de vegetación (Figura 11), los cuales son bosque de coníferas, bosque de encinos, bosque mesófilo de montaña, bosque tropical caducifolio y matorral subtropical (Robles, 2006).

1. Bosque de coníferas o bosque de pino

Este tipo de vegetación se presenta en forma discontinua en altitudes de 2100 hasta 2700 m, a lo largo de la porción montañosa que corre desde la zona de Los Azufres, en el extremo este-sureste de la cuenca, siguiendo una dirección noreste-suroeste, hasta donde se encuentra los cerros El Burro, El Frijol y las Nieves. En general, estas comunidades se desarrollan sobre suelos de tipo Andosol, aunque también se encuentran en Luvisol y Acrisol. El bosque de pino es siempre verde, con alturas que varían de 8 a 25 m, ocasionalmente llegan a

medir 30 m. La densidad varía dependiendo del grado de perturbación que presentan, aunque por lo general son bosques abiertos y cuando es una comunidad cerrada, los estratos herbáceos y arbustivos están poco desarrollados. Las especies de pino que predomina en esta área de estudio son *Pinus leiophylla*, *P. pseudostrobus*, *P. devoniana* y *P. michoacana*, seguidos de *P. teocote* y *P. rudis* (Robles, 2006).

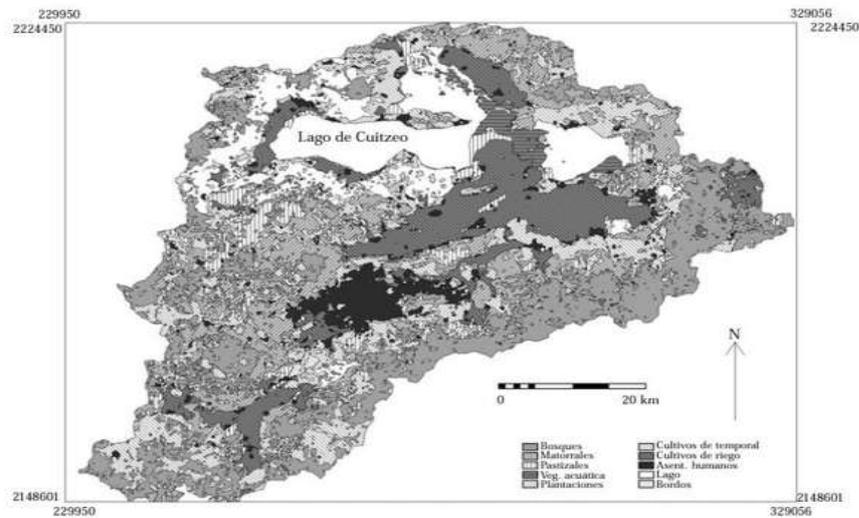


Figura. 10 Mapa de la cobertura vegetal en la cuenca de Cuitzeo.

2. Bosque de oyamel

Esta comunidad tiene como especie dominante a *Abies religiosa*, la cual se localiza generalmente a partir de 2700 m de altitud. Crece principalmente sobre suelos de tipo Andosol, con abundante materia orgánica, a veces en laderas de pendientes pronunciadas y clima templado húmedo. Cuando hay poca perturbación, estos bosques son bastantes densos, impidiendo que la luz llegue al sotobosque (Robles, 2006).

3. Bosque de cedro blanco

Esta comunidad vegetal está dominada por el “cedro blanco” (*Cupressus lusitanica*), que en ocasiones se encuentra asociado con pinos, principalmente *P. pseudostrobus*, o con encinos (*Quercus laurina* y *Q. obtusata*). Por lo general estas especies varían en altura entre 15 y 20 m y se desarrollan en zonas templadas, templado subhúmedas o templadas semifrías (Robles, 2006).

4. Bosque de encinos

Esta es una comunidad característica de las zonas montañosas junto con el bosque de pino. Los encinos y los pinos guardan relaciones muy complejas, compartiendo afinidades ecológicas generales, por lo que es frecuente encontrar bosques mixtos de *Quercus* y *Pinus*, aunque los bosques de encinos también se relacionan con los de *Abies* y con el bosque mesófilo de montaña. Se puede observar que el bosque de encinos es una comunidad muy perturbada en la cuenca de Cuitzeo debido a las actividades antropogénicas. En cerros como Quinceo, Tetillas del Quinceo y Cerro prieto presenta individuos de 2 a 8 m de altura; en lugares con escasa perturbación presenta una moderada población densa dominando en algunos sitios *Quercus obtusata* o *Q. deserticola*. En general, las especies más comunes son *Q. castanea*, *Q. crassipes*, *Q. candicans*, *Q. magnoliifolia* y *Q. rugosa*. Otras especies arbóreas asociadas a esta comunidad son *Alnus arguta*, *Arbutus xalapensis*, *Clethra mexicana*, *Garrya laurifolia*, *Styrax ramirezii* y varias especies de *Pinus*. En otras porciones de la cuenca, tales como la micro-cuenca del río Chiquito al sur de Morelia, los encinares se localizan en altitudes de 2000 a 2300 m, mezclándose con el matorral subtropical y el bosque de pino (Robles, 2006).

5. Bosque mesófilo de montaña

Esta comunidad contiene la mayor riqueza florística en Michoacán, en donde las especies codominantes en cada sitio generalmente son varias y están presentes poblaciones considerables de plantas epífitas y algunas trepadoras. Se les encuentra en clima templado subhúmedo y templado húmedo, la precipitación promedio anual es mayor de 1000 mm. Se encuentran en barrancas protegidas que permiten retener la humedad, con diferentes tipos de suelos principalmente Luvisol y Andosol. Esta comunidad se encuentra en la cuenca regularmente en pequeños manchones, distribuidos entre 1800 y 2600 m. Los árboles comunes que se encuentran en este bosque son *Carpinus caroliniana*, *Tilia mexicana*, *Clethra mexicana*, *Cornus disciflora*, *Ternstroemia lineata* ssp. *lineata*, entre otros, y con frecuencia se pueden observar *Pinus* y *Quercus* (Robles, 2006).

6. Matorral subtropical y bosque tropical caducifolio

El matorral subtropical se considera una fase sucesional hacia el bosque tropical caducifolio, donde un tiempo del año sus integrantes se encuentran sin hojas. Forma un mosaico complejo con pastizales y bosques de encinos, su distribución altitudinal varía de 1800 a 2300 m. Es común encontrar elementos pertenecientes al bosque tropical caducifolio, de entre los cuales destacan componentes arbóreos como *Acacia angustissima*, *A. farnesiana*, *Bursera cuneata*, *B. fagaroides*, *Casimiroa edulis*, *Cedrela dugesii*, *Eritrina coralloides*, *Eysendhartia polystachya*, *Forestiera phillyreoides*, *Ipomoea murucoides*, *Mimosa aculeaticarpa*, *Morus celtidifolia*, *Opuntia* spp., *Q. deserticola* y *Yucca filifera* (Robles, 2006).

Descripción de los sitios de estudio

El estudio se realizó en cuatro localidades ubicadas en la Cuenca del Lago de Cuitzeo. Las localidades elegidas fueron Atécuaro, Umécuaro, el cerro “El Olvido” y la ciudad de Morelia (Figura 11), las cuales se describen a continuación.



Figura 11. Localización geográfica de la cuenca del Lago de Cuitzeo y las cuatro localidades en las que se realizó el estudio.

1. Cerro “El Olvido”

Esta localidad pertenece a la comunidad de La Noria, en el municipio de Lagunillas, Michoacán, se encuentra a 5.9 km al suroeste de la ciudad de Quiroga. Geográficamente se ubica en los $19^{\circ} 38' 14''$ – $19^{\circ} 38' 03''$ de latitud Norte y $101^{\circ} 29' 13''$ – $101^{\circ} 39' 19''$ de longitud Oeste de Greenwich (Medina, 2004).

Se encuentra en la subprovincia neovolcánica Tarasca donde se encuentran más de 1000 conos volcánicos de edad reciente (Medina, 2004). El

cerro El Olvido es de tipo monogénico, su altitud máxima es de 2400 msnm y la diferencia de altitud entre la parte más alta y la base del volcán es de 140 m (Medina, 2004).

2. Umécuaro

Umécuaro es una comunidad que pertenece a la tenencia de Santiago Undameo. Se localiza al suroeste de Morelia a 14 km. Se encuentra situado en las coordenadas 10° 31' 39" de latitud norte y 101° 15' 19" de longitud oeste. Umécuaro colinda al norte con la comunidad de Patambo, al sur con la comunidad de Hojas Anchas, al este con la comunidad de puente Gallagos, al noreste con la comunidad de Loma del Puerto del Tigre y al Oeste por la tenencia de Tacícuaro, Titipetío y San Nicolás Obispo.

3. Atécuaro

Atécuaro, pertenece al sistema hidrológico de la cuenca de Cointzio, Mich, en los 19° 33' 05"-19° 37' 08" de latitud norte, y 101° 09' 00"-101°15' 07" de longitud oeste. La temperatura media anual es de 18 °C y la precipitación media anual de 900 a 1100 mm, concentrado en los meses de junio y septiembre. Los suelos tienen uso agropecuario y forestal.

4. Ciudad de Morelia (km 5).

La zona de estudio seleccionada en la ciudad de Morelia, está localizada sobre la antigua carretera a Pátzcuaro en el Kilómetro 5. Las coordenadas geográficas corresponden a los 19° 39' 00" de latitud norte y 101° 14' 00" de longitud oeste, con altura aproximada sobre el nivel del mar de 1920 m. La

topografía es accidentada con pendiente descendente definida hacia el norte, con escasa orientación hacia el este. En la parte centro, sur y sureste se presenta una pendiente suave y casi uniforme que varía entre 4.1% y 7.1%. En los extremos norte, noreste y noroeste se tiene una pendiente heterogénea que varía de 5 hasta 20%. El área de estudio se encuentra asentada sobre el valle de Morelia, formada por relleno de depósitos aluviales recientes y sobre rocas ígneas que corresponden principalmente a tobas riolíticas del cuaternario. En la parte noroeste se presentan lomeríos y montañas formadas por rocas ígneas correspondientes a rocas basálticas del terciario superior y cuaternario (INEGI, 1990).

Métodos de colecta

La colecta de muestras se realizó en el otoño del 2011, con pocos días de diferencia entre las visitas a cada uno de los sitios. En cada una de las cuatro localidades anteriormente descritas se eligieron al azar 10 árboles infectados (8 en el caso de Atécuaro) de cada especie hospedera presente. *Fraxinus uhdei* y *Salix bonplandiana* estuvieron presentes en la Ciudad de Morelia y *Q. deserticola* en las otras tres localidades. En cada árbol infectado se seleccionó un individuo de muérdago del que se colectaron 10 flores. Las flores inmediatamente se transportaron al laboratorio donde se realizó la extracción del néctar, el cual se congeló para posteriores análisis.

Determinación del volumen y la concentración total de azúcares en el néctar

El néctar se extrajo de cinco flores de cada individuo de muérdago mediante pipetas micro-capilares. El volumen total de néctar producido por cada flor se estimó midiendo la altura del néctar en el micro capilar mediante un vernier digital.

La concentración de carbohidratos totales en el néctar se determinó mediante un refractómetro de luz, que mide el índice de refracción de una muestra de líquido. Se colocó 1 gota de néctar directamente en el refractómetro y se registró la medición en grados Brix.

Determinación de la concentración de vitamina C

Para cuantificar la Vitamina C (ácido ascórbico) se decidió utilizar el reactivo de Tillman (2,6 diclorofenol indofenol) (Figura 12). En presencia de vitamina C, este reactivo experimenta en solución un viraje de color del azul al rosa debido a una reacción de óxido-reducción.

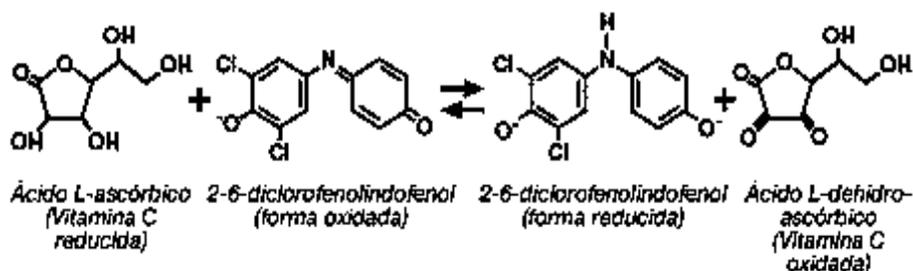


Figura 12. Reacción óxido – reducción entre ácido ascórbico y 2,6 diclorofenol indofenol.

La cuantificación se realizó mediante espectrofotometría midiendo la absorbancia de una solución de 1 ml de agua con 5 μ l de 2,6 diclorofenol indofenol a una longitud de onda de 602 nm y posteriormente añadiendo 1 μ l de néctar y cuantificando nuevamente la absorbancia a la misma longitud de onda. Previamente, se realizó una curva de calibración de ácido ascórbico mediante el mismo protocolo utilizando en lugar de néctar 1 μ l de solución de ácido ascórbico con concentraciones de 0.01%, 0.02%, 0.03%, 0.04% y 0.05% (Tabla 2, Figura 13).

Tabla 2. Concentración de ácido ascórbico y absorbancias.

Concentración ácido ascórbico (%)	Absorbancia (602 λ) 2,6 Diclorofenolindofenol	Absorbancia (602 λ) 2,6 Diclorofenolindofenol + ácido ascórbico	Diferencia de absorbancia
0.01	0.896	0.808	0.088
0.02	0.854	0.662	0.192
0.03	0.856	0.560	0.296
0.04	0.919	0.544	0.375
0.05	0.903	0.461	0.442

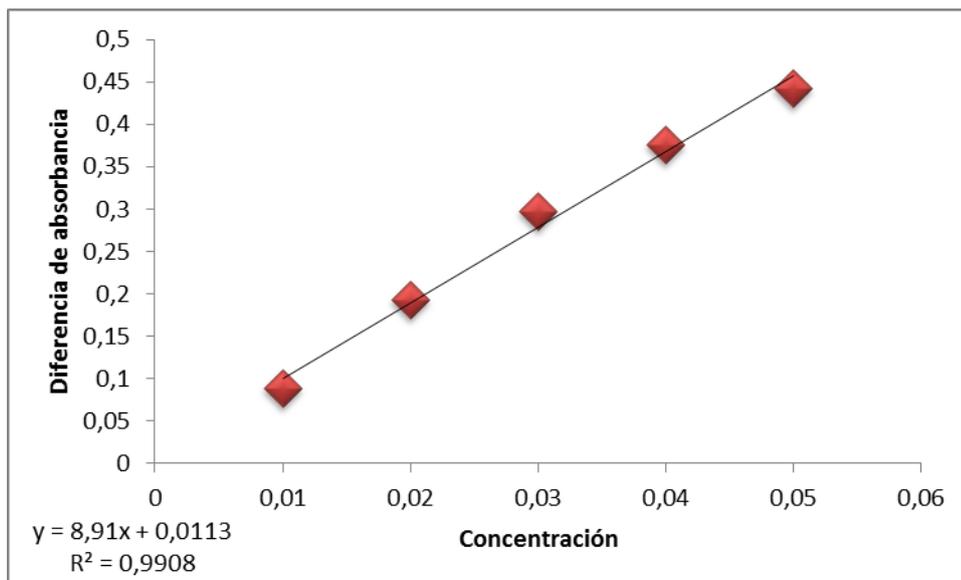


Figura 13. Curva de calibración utilizada para posteriormente obtener la concentración de ácido ascórbico en el néctar ($R^2 = 0.9908$; $P < 0.0001$).

Una vez obtenida la curva de calibración del ácido ascórbico, se efectuaron las mediciones con las muestras de néctar. Las cantidades utilizadas fueron las mismas que en la curva de calibración. La fórmula utilizada fue la siguiente.

$$R = (x - 0.111 / 8.91)$$

Donde R es la concentración de néctar y x es la absorbancia obtenida en cada medición.

Determinación de carbohidratos por electroforesis capilar

La electroforesis se define como el movimiento o migración diferencial de iones por atracción o repulsión en un campo eléctrico. Un electrodo positivo (ánodo) y otro negativo (cátodo) se sitúan en una solución iónica. Los solutos neutros no son atraídos a ninguno de los electrodos. Al aplicar voltaje a través de los electrodos, los iones de diferente carga se mueven a través de la solución

hacia el electrodo de carga opuesta. Las principales variables a controlar son el voltaje y la composición, pH y concentración de la solución amortiguadora (Figura 14).

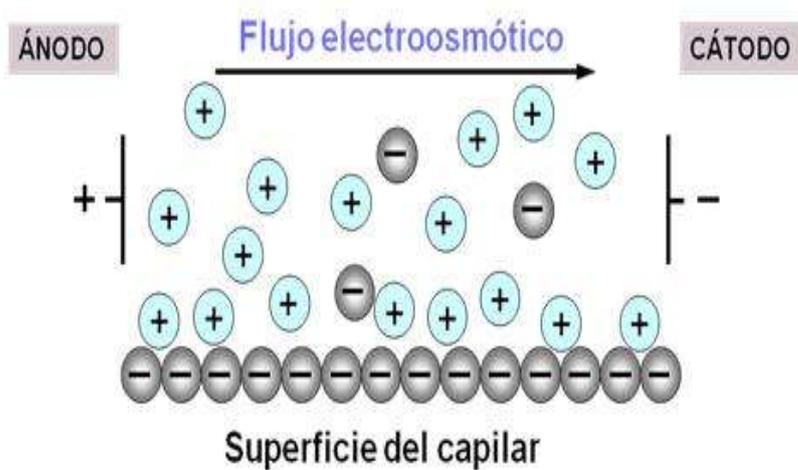


Figura 14. Representación de un flujo electroosmótico

Existen varias técnicas de electroforesis capilar desarrolladas y que se utilizan actualmente, las cuales incluyen cromatografía capilar electrocinética micelar, isotacoforesis capilar, enfoque isoeléctrico capilar, electroforesis capilar en gel y electroforesis capilar de zona (Pérez, 2005), esta última utilizada para analizar el néctar de *Psittacanthus calyculatus* en el presente trabajo.

Electroforesis capilar en zona

La electroforesis capilar de zona es la más utilizada y sencilla; es una optimización de la técnica de electroforesis que consiste en la inyección de la muestra en un capilar de diámetro interno normalmente entre 25 y 100 μm

relleno de una solución amortiguadora. Una vez inyectada la muestra en el capilar, se aplica un elevado potencial eléctrico a través del mismo y tiene lugar la separación de los iones de la muestra. Este equipo consta de una fuente de energía de alto voltaje (0 a 30 kV), un capilar cubierto externamente de poliamida y con un diámetro interno $\leq 1000 \mu\text{m}$.

Principios de separación

1. Flujo electroosmótico (EOF): al estar en contacto la cara interna del capilar con una solución iónica, adquiere una determinada carga. Estas cargas tienden a ser neutralizadas por los contraiones de la solución amortiguadora de tal forma que se origina una doble capa iónica. Cuando se aplica el campo eléctrico, los iones en contacto con la pared cargada, junto con el agua de hidratación asociada, tienden a desplazarse hacia su polo correspondiente, de tal forma que originan un movimiento global de toda la fase líquida en el interior del capilar, denominado flujo electroosmótico.

2. Flujo electroforético: es un factor que indica que tan rápido se mueve un ion o soluto a través de un medio determinado (solución amortiguadora). Las sustancias a separar, al encontrarse a un determinado pH adquieren generalmente una carga neta. Esta carga neta puede ser positiva o negativa, de tal forma que cuando se aplica una diferencia de potencial estas sustancias se desplazan hacia su correspondiente polo con una velocidad que depende del campo aplicado y de una característica específica denominada movilidad electroforética (Figura 15) (Pérez, 2005).

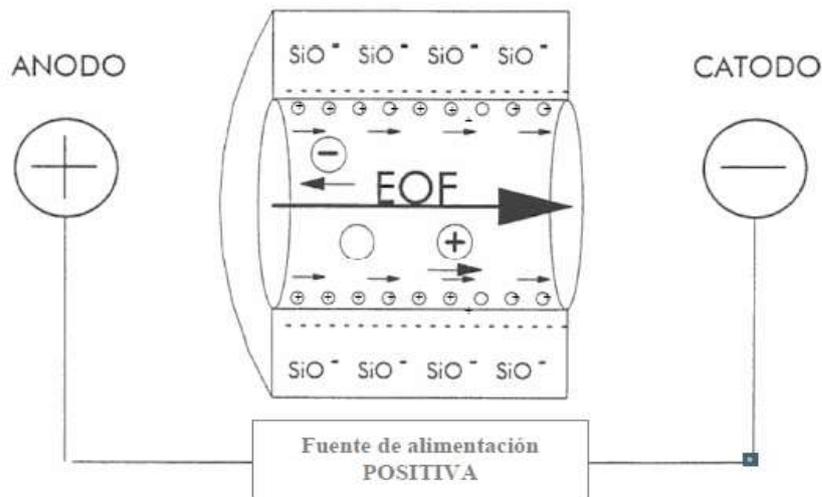


Figura 15. Representación del interior del capilar (Waters, 1995)

*Condiciones electroforéticas para el análisis del néctar de *P. calyculatus**

Para el análisis de azúcares en el néctar de *P. calyculatus* se utilizó un equipo de electroforesis capilar Agilent, modelo 1600A con un capilar de 72 cm de longitud efectiva y una solución amortiguadora de aniones (pH = 12.01). El equipo se utilizó con un voltaje de 30 kV, detector de arreglo de diodos, a un intervalo de longitud de onda de 230-350 nm. Para la cuantificación se utilizó el software Chemstation B.01.03.204 (Figura 16).

Se utilizaron estándares de los azúcares (glucosa, xilosa, sacarosa y fructosa) a concentraciones de 1000 ppm, 800 ppm, 600 ppm, 400 ppm, 200 ppm y 50 ppm de cada una.



Figura 16. Equipo de electroforesis capilar.

Con esta técnica se cuantificaron los tres principales carbohidratos que se encuentran generalmente en el néctar: glucosa, sacarosa y fructosa, además de xilosa que como ya se menciona tomó importancia por su gran porcentaje encontrado en varias especies de la familia Proteaceae de Sudáfrica.

4. Análisis estadísticos

Se realizaron comparaciones del volumen, concentración total (°Brix), concentración de vitamina C y concentración de carbohidratos (glucosa, sacarosa, fructosa y xilosa) en el néctar producido por individuos de *P. calyculatus* asociados a los diferentes hospederos y localidades. Con este propósito se utilizaron análisis de varianza (ANOVA) de una vía y pruebas post hoc de Tukey – Kramer y análisis de Wilcoxon Además se realizaron análisis de correlaciones pareadas para evaluar la asociación entre las diferentes variables que se realizaron.

5. RESULTADOS

Volumen y concentración de azúcar

El volumen del néctar en las flores de los individuos de *P. calyculatus* varió entre 0.95 μl y 3.03 μl . En general, no se encontraron diferencias significativas en el volumen de néctar producido entre hospederos ni entre sitios, excepto en el caso de los individuos de *P. calyculatus* asociados a *Q. deserticola* en la localidad de Atécuaro, los cuales registraron un volumen significativamente menor al encontrado en los individuos asociados a *F. udhei* y *S. bonplandiana* en la ciudad de Morelia (Figura 17).

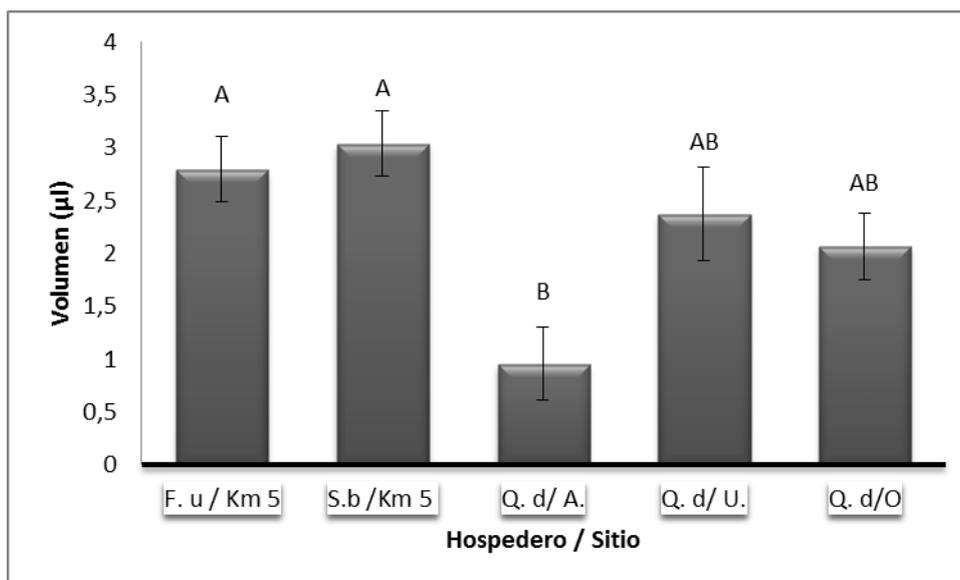


Figura 17. Volumen del néctar de *P. calyculatus* asociado a tres hospederos distintos en cuatro localidades de la cuenca de Cuitzeo. Letras diferentes indican diferencias significativas según un ANOVA y una prueba de Tukey-Kramer ($F = 4.35$; $P = 0,0054$). F.u/Km5: *Fraxinus udhei*/Km5; S.b/Km5: *Salix bonplandiana*/Km5; Q.d/A: *Quercus deserticola*/Atécuaro; Q.d/U: *Quercus deserticola*/Umécuaro; Q.d/O: *Quercus deserticola*/ Cerro "El Olvido").

Al analizar la concentración total de azúcar mediante refractometría se encontraron diferencias significativas entre los tres hospederos de *P. calyculatus*, observándose la menor concentración de carbohidratos en *Q. deserticola* independientemente del sitio. La mayor concentración de carbohidratos en el néctar se encontró cuando los hospederos de *P. calyculatus* fueron *Fraxinus udhei* y *S. bonplandiana* en la ciudad de Morelia (Figura 18).

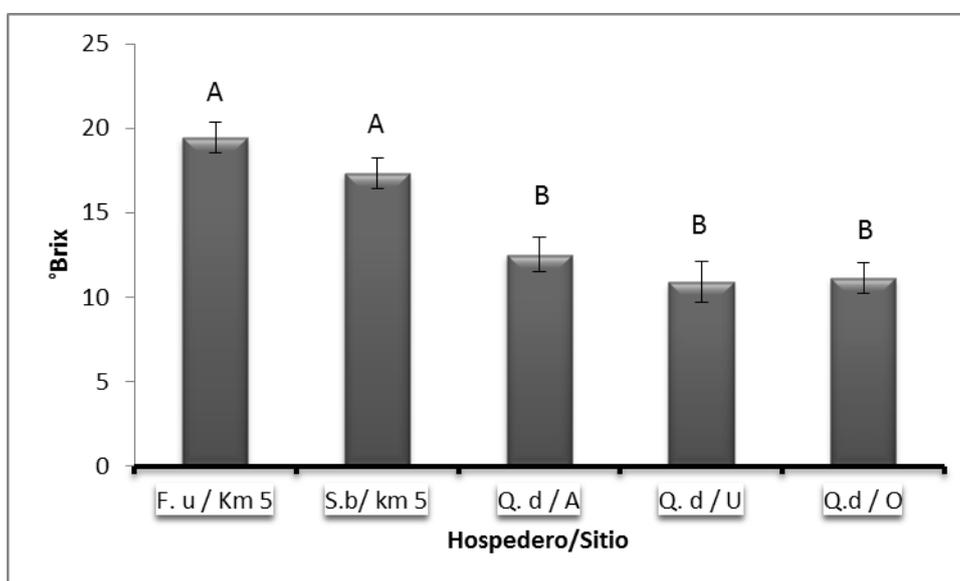


Figura 18. Concentración de azúcar (expresados en grados Brix) en el néctar de *P. calyculatus* asociados a tres hospederos distintos en cuatro sitios de la cuenca de Cuitzeo. Letras diferentes indican diferencias significativas según un ANOVA y una prueba de Tukey-Kramer ($F = 15.76$; $P = 0,0001$). (F.u/Km5: *Fraxinus udhei*/Km5; S. b/Km5: *Salix bonplandiana*/Km5; Q.d/A: *Quercus deserticola*/Atécuaro; Q.d/U: *Quercus deserticola*/Umeécuaro; Q.d/O: *Quercus deserticola*/ Cerro “El Olvido”)

Ácido ascórbico (Vitamina C)

Se encontraron diferencias en los niveles de concentración de ácido ascórbico entre los sitios de estudio, geográficamente es mayor en individuos que se localizan en “El Olvido”. Además, entre hospederos se observa una marcada

diferencia encontrándose la mayor concentración en los encinos, seguidos del fresno (Figura 19).

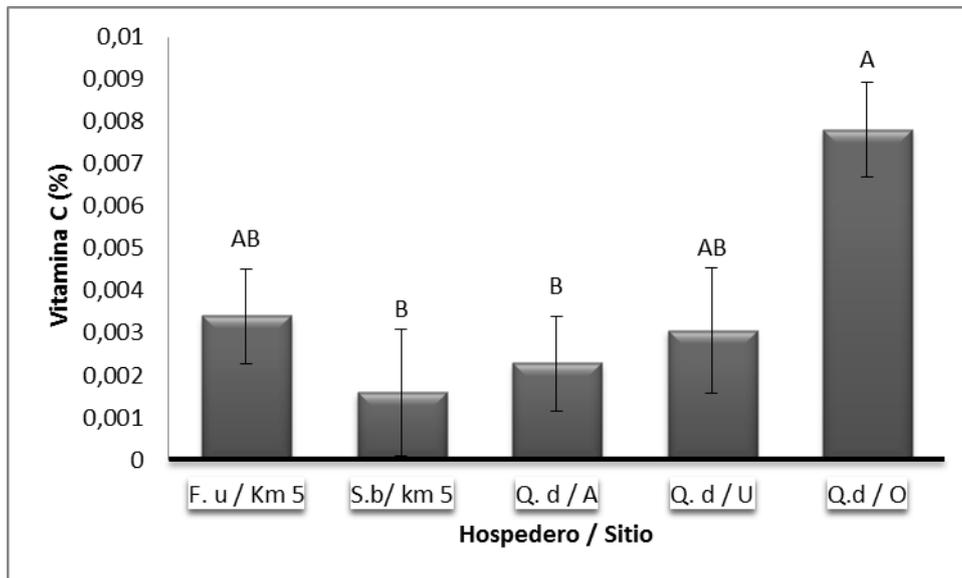
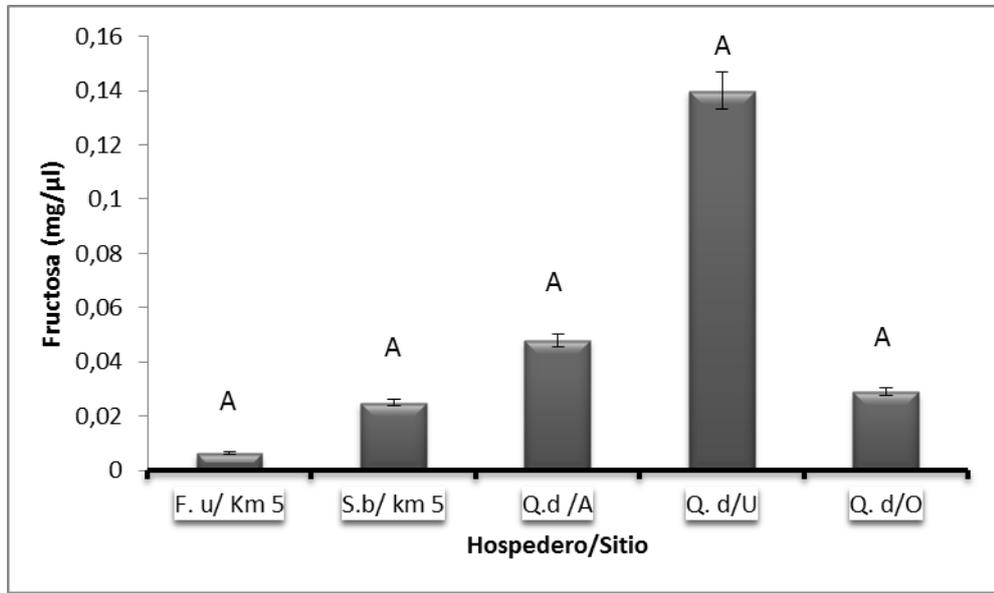
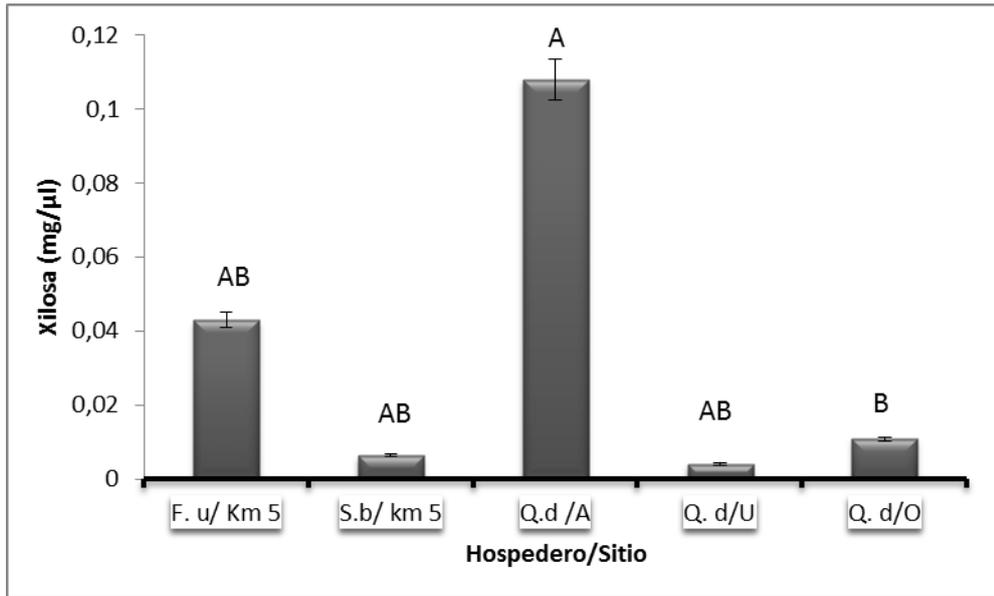
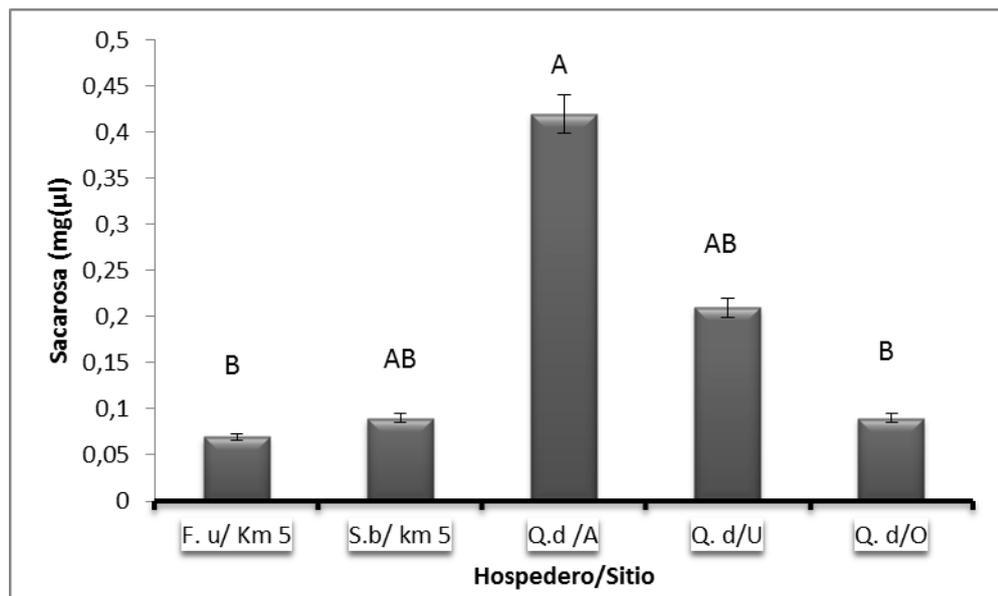
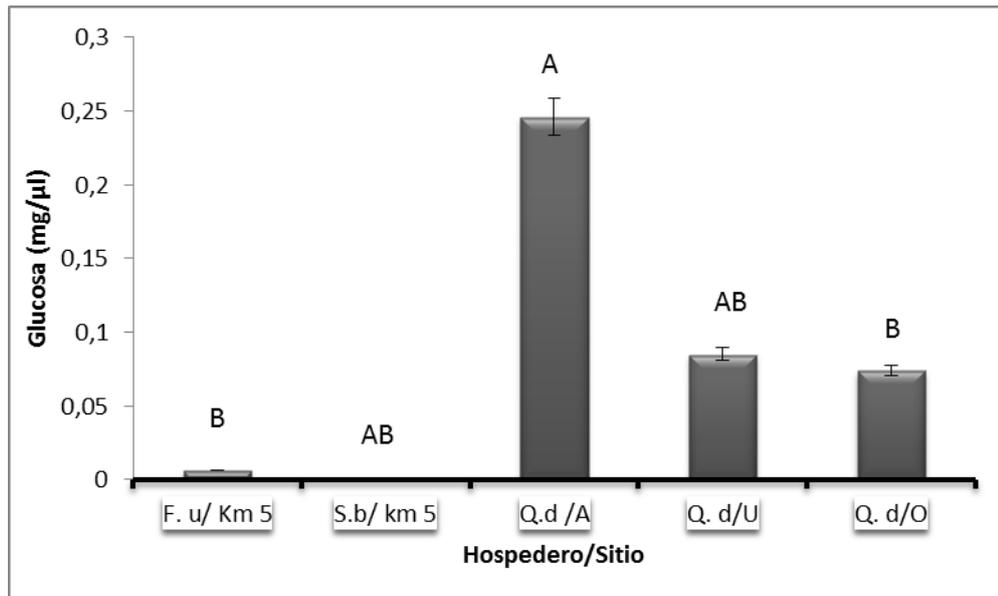


Figura 19. Porcentaje de Vitamina C en néctar de *Psittacanthus calyculatus*. Letras diferentes indican diferencias significativas según un ANOVA de dos vías y una prueba de Wilcoxon . Las diferencias entre el porcentaje de vitamina C fueron significativas entre hospederos ($\chi^2 = 12.52$; g.l. = 4; $P = 0.0139$). (F.u/Km5: *Fraxinus uhdei*/Km5; S.b/Km5: *Salix bonplandiana*/Km5; Q.d/A: *Quercus desertícola*/Atécuaro; Q.d/U: *Quercus desertícola*/Uméecuaró; Q.d/O: *Quercus desertícola*/ Cerro “El Olvido”)

Concentración de glucosa, fructosa, sacarosa y xilosa

El azúcar que se observó en una mayor concentración fue el disacárido sacarosa, siendo la localidad de Atécuaro la que presentó la mayor concentración. No se observaron diferencias entre los dos hospederos estudiados en la ciudad de Morelia, *Fraxinus uhdei* y *Salix bonplandiana*. Según el análisis de varianza no se observaron diferencias significativas entre hospederos y sitios en la concentración de fructosa. En xilosa, glucosa y sacarosa destaca Atécuaro observándose una diferencia significativa según el análisis de varianza (Figura 20).





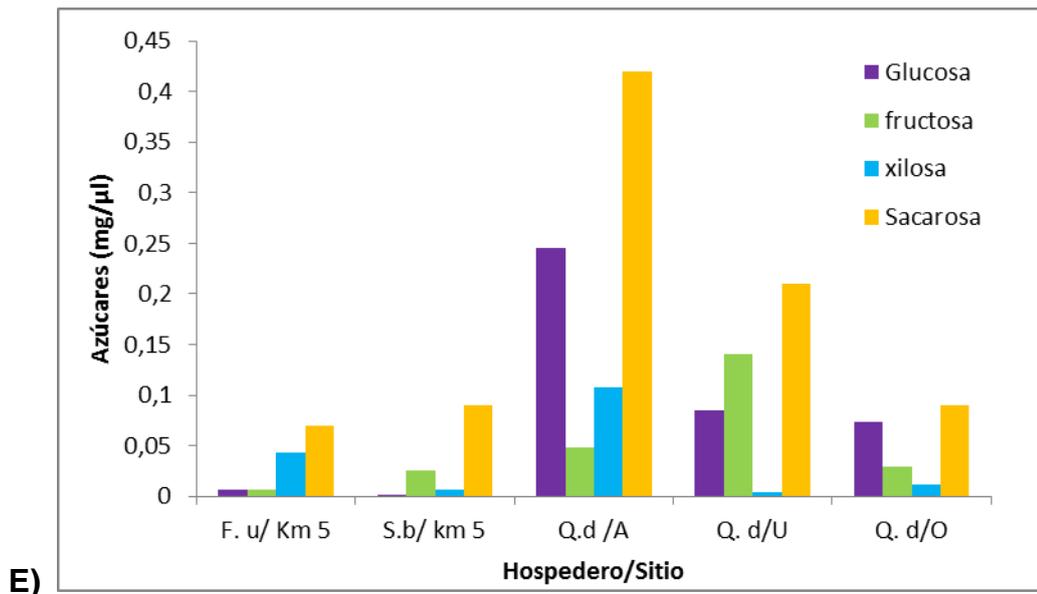


Figura 20. Azúcares presentes en el néctar: A) Xilosa ($\chi^2=9,77$; g.l. = 4; P= 0.0443); B) Fructosa ($\chi^2= 8,62$; g.l. = 4; P= 0.07); C) Glucosa ($\chi^2= 15.3$; g.l. = 4; P= 0.0041); D) Sacarosa ($\chi^2= 5.48$; g.l. = 4; P= 0,24) y E) cantidad de cada uno de los azúcares medidos, por sitio y hospedero estudiado. Letras diferentes indican diferencias significativas según un ANOVA de dos vías y una prueba de Wilcoxon. (F.u/Km5: *Fraxinus uhdei*/Km5; S.b/Km5: *Salix bonplandiana*/Km5; Q.d/A: *Quercus deserticola*/Atécuaro; Q.d/U: *Quercus deserticola*/Umécuaro; Q.d/O: *Quercus deserticola*/ Cerro “El Olvido”)

En la tabla 3 se muestra un análisis de correlaciones pareadas entre todos los análisis realizados las cuales fueron entre: glucosa vs fructosa, fructosa vs sacarosa; sacarosa vs xilosa, sacarosa vs concentración de azúcar; vitamina c vs volumen; vitamina C vs concentración de azúcar y volumen concentración de azúcar.

Tabla 3. Correlaciones pareadas para los análisis realizados: fructosa, sacarosa, glucosa, xilosa, vitamina C, volumen y °Brix. Las letras negritas indican las correlaciones pareadas significativas.

	fructosa	Glucosa	Sacarosa	Xilosa	vit c	Volumen
Fructosa						
Glucosa	0.552					
Sacarosa	0.011	0.505				
Xilosa	0.089	0.471	0.742			
Vitamina c	0.298	0.321	0.279	0.230		
Volumen	0.430	0.400	0.475	0.441	0.032	
°Brix	0.103	0.147	0.005	0.109	0.269	0.001

En la figura 21, se muestra la relación que presenta la precipitación anual de los tres sitios estudiados y la concentración de azúcar expresada en °Brix. Se observa que donde la precipitación es menor la concentración de azúcar es mayor, esto ocurre en la ciudad de Morelia (Km 5) tanto en *S. bonplandiana* y *F. uhdei*. A diferencia de una mayor precipitación como el caso de Atécuaro y Cerro “El Olvido” donde la concentración es menor.

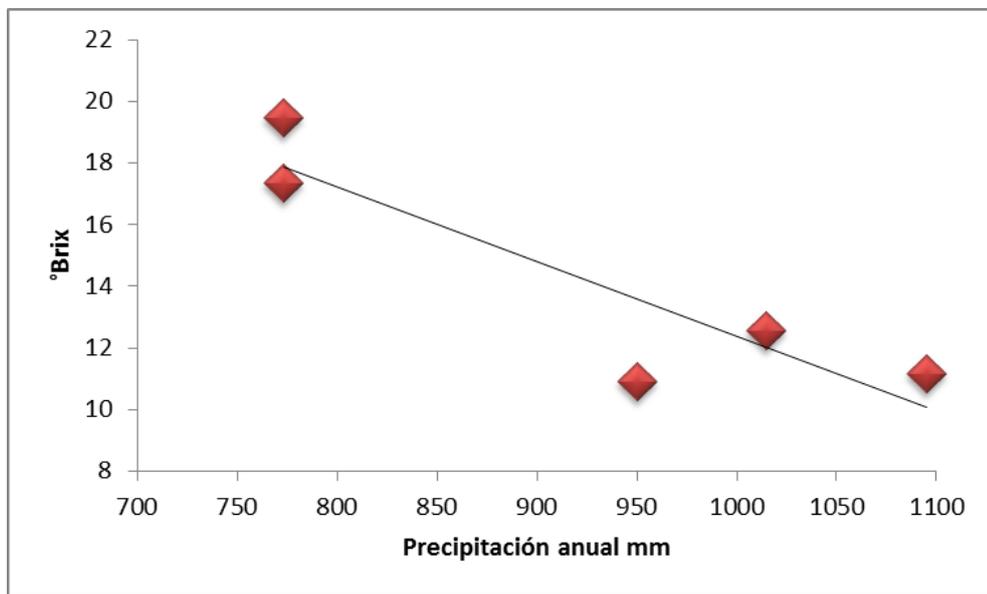


Figura 21. Relación entre la concentración total del néctar (°Brix) y la precipitación anual de los cuatro sitios estudiados ($R^2 = 0,57$; $P < 0,0001$).

6. DISCUSIÓN

Concentración de azúcar y volumen

De acuerdo a los resultados encontrados en este trabajo, se observa que el néctar producido por *P. calyculatus* cuando el hospedero es el encino *Quercus deserticola*, tienen una mayor concentración de azúcar, y un menor de volumen en comparación con los otros hospederos (*Fraxinus udhei* y *Salix bonplandiana*). La concentración de azúcar reportada se encuentra dentro del promedio en comparación con otras especies polinizadas por colibríes, como es el caso del género *Puya*, el cual contiene un promedio de 57% de azúcar, a diferencia de otras especies que son polinizadas por aves paseriformes donde el promedio es de 2.3% de azúcar (Baker et al., 1998). Se observó una concentración alta de azúcares en el néctar de *P. calyculatus* con una media de 32.004 mg/μl, a diferencia de lo observado en el néctar de *Psittacanthus schiedeana* (media de 3.6 a 7.2 mg/μl flor/día) (Ramirez & Ornelas 2010). Sin embargo, existen otros estudios realizados donde se tienen registros de una cantidad mayor de azúcares. Por ejemplo, Stiles y Freeman (1993) analizaron 112 especies de plantas polinizadas por colibríes y reportan una media de azúcares totales de 73%. Por otra parte, el volumen del néctar de *P. calyculatus* puede considerarse bajo, en comparación con otros estudios donde se tienen reportes de *Impatiens sakeriana* la cual tiene un promedio de 38.42 μL de néctar, Según Heinrich (1981), el volumen del néctar está relacionado con el tamaño del polinizador y sus requerimientos energéticos. Johnson & Nicolson (2008) sugieren que las plantas adaptadas a los polinizadores

especializados producen un alto volumen de néctar y altas concentraciones de sacarosa.

En algunos estudios recientes (De Vega et al., 2009; Herrera et al., 2008, 2008) se ha mostrado que la concentración de azúcar en el néctar podría estar relacionada con la presencia de levaduras. Herrera et al. (2008) observaron que la densidad de levaduras aumentó conforme se redujo la concentración de los azúcares del néctar en tres especies de plantas en España. De Vega et al. (2009) aportaron datos de frecuencia y abundancia de levadura en el néctar de 40 plantas del Sur de África. La diferencia en la incidencia de levaduras entre las especies de plantas fue relacionada con las diferencias en el tipo de polinizador, pues la proporción más alta de levaduras se encuentra en plantas polinizadas por aves, mientras que las más bajas están en plantas visitadas por himenópteros. En este estudio no se tomó en consideración la posible presencia de levaduras en el néctar de *P. calyculatus*, pero podría ser un punto de interés en posteriores investigaciones.

Por otra parte, la concentración del néctar puede variar significativamente, tanto entre especies como dentro de las mismas. Por ejemplo en *Aloe castanea* (Asphodelaceae), la concentración es inferior al 10% (Nicolson & Nepi, 2005) mientras que en *Carum carvi* (Apiaceae) la concentración de azúcar promedio es de 66.5%. En general las flores polinizadas por aves producen néctar diluido, y los polinizados por insectos néctar relativamente concentrado (Pyke & Waser, 1981; Baker & Baker, 1982a, 1983b).

Varios ácidos inorgánicos se han detectado en el néctar, el más significativo ha sido el ácido ascórbico, los resultados obtenidos para el néctar de *P. calyculatus* sugieren que se encuentra en alta concentración en comparación a los obtenidos por Griebel & Hess (1940) donde identificaron desde un principio concentraciones moderadamente altas (> 2 mg/ml) de ácido ascórbico (vitamina C).

Carbohidratos individuales

Baker et al. (1998) menciona que la diferencia entre las cantidades de los azúcares principales en el néctar, que son sacarosa, glucosa y fructosa, puede depender del polinizador que visite a la flor. Los colibríes prefieren un néctar con mayor cantidad de sacarosa, lo contrario a abejas pequeñas y murciélagos neotropicales que consumen néctar pobre en sacarosa pero rico en glucosa. En el caso de nuestro estudio se observó una mayor cantidad de sacarosa, coincidiendo con Baker et al. (1998) ya que *P. calyculatus* es generalmente polinizado por colibríes.

Comparando los tres hospederos estudiados (*Fraxinus uhdei*, *Quercus deserticola* y *Salix bonplandiana*), *Quercus deserticola* fue el que presentó la mejor calidad de azúcares, considerándose el mejor hospedero para el muérdago con una buena calidad de néctar. Previamente se ha determinado que la especificidad del muérdago con sus hospederos está relacionada con la abundancia de estos (Norton & Lange 1999; Roxburgh & Nicolson 2005). En nuestro caso, *Q. deserticola* es la segunda especie de encino más abundante en la Cuenca de Cuitzeo, presentando tamaños poblaciones muy superiores a

F. uhdei y *S. bonplandiana* (F. Echánove, observación personal). Las diferencias entre hospederos en el néctar producido por *P. calyculatus* pueden deberse a distintos factores como pudieran ser el grado de afinidad fisiológica y bioquímica entre el parásito y el hospedero (Roxburgh & Nicolson 2005), probablemente mediado en parte por las características del tronco, ramas y compuestos químicos de estas (Benzing, 1990; García–Franco, 1996) los cuales pueden beneficiar o inhibir la infestación del muérdago. En general, se ha observado que las las cortezas lisas son más propensas a la infección (Botto–Mahan et al., 2000). Otros factores relevantes pueden ser las condiciones ambientales, como son la precipitación y la temperatura de los sitios,

Los datos obtenidos sugieren que los individuos de *P. calyculatus* asociados a *Quercus deserticola* en la localidad de Atécuaro presentan una mejor calidad de néctar, aunque menor volumen, lo cual sugiere que características intrínsecas del hospedero, así como factores ambientales pueden influenciar las características del néctar. En trabajos anteriores realizados en la Cuenca de Cuitzeo se encontró que la intensidad de infección por muérdagos en *Q. deserticola* se correlaciona negativamente con la precipitación promedio anual de las localidades (Pérez, 2010). En este trabajo encontramos una correlación negativa entre la precipitación y la concentración total del néctar de *P. calyculatus*, lo cual sugiere que en los sitios con menor precipitación el néctar será más concentrado.

7. CONCLUSIONES

- ❖ El néctar de *Psittacanthus calyculatus* tiene una concentración mayor de sacarosa, debido a que su polinización es llevada a cabo por colibríes.
- ❖ *Quercus deserticola*, resulta ser el mejor hospedero, produciendo néctar de buena calidad, con alto contenido de sacarosa, el cual resulta atractivo para los polinizadores.
- ❖ Factores ambientales como la precipitación, resultan importantes ya que se encontró que en sitios con mayor precipitación anual, el néctar secretado contiene menor concentración de azúcar.

8. LITERATURA CITADA

- Amela M. & Gottsberger G. (2009) Composition of the floral nectar of different subgenera of Argentinian *Passiflora* species. *Plant Systematics and Evolution* 283:133-147.
- Bartos M., Janecek S., Padysakova E., Patacová E., Altman J., Pesata M., Kantorová J. & Tropek J. (2011) Nectar properties of the sunbird-pollinated plant *Impatiens sakeriana*: A comparison with six other co-flowering species. *South African Journal of Botany* 78: 63-74.
- Bravo M., Mendoza M., Medina L. & Sáenz T. (2010) Características y Control de Cárcavas Terra Latinoamericana. *Terra Latinoamericana* 28:281-285.
- Buen L. & Ornelas J. (2002) Host compatibility of the cloud forest mistletoe *psittacanthus schiedeanus* (loranthaceae) in central Veracruz, México. *American Journal of Botany* 89: 95-102.
- Davis A., Pylantuij J. & Paradis J. (1998) Nectar – carbohydrate production and composition vary in relation to nectary anatomy and location within individual flowers of several species of Brassicaceae. *Planta* 205:305-318.
- Clark R., Torres B., Alfonso C. Valdez J., González G., Bretado J., Campos J. (2011). Análisis de la abundancia e infección por muérdago en Sierra Fría, Aguascalientes, México. *Madera y Bosques* 17: 19-33
- De García C., & Martínez J. (2007) ¿Probar un aminoácido se relaciona con la producción del néctar? *Acta Biológica Panamensis* 1: 14-21.
- Díaz C. (2010) Biología reproductiva del muérdago *Psittacanthus calyculatus* (DC) Don. (Loranthaceae) en tres sitios contrastantes en la

- cuenca de Cuitzeo, Michoacán, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo.
- Francis J. (1990) *Fraxinus uhdei* (Wenzig) Lingelsh. Fresno, tropical ash. SO. ITF-SM 28.
- Galleto L. & Bernardelo G. (2004) Floral nectaries, nectar production dynamics and chemical composition in six *Ipomoea* species (Convolvulaceae) in relation to pollinators. *Annals of Botany* 94: 269–280.
- García G. (1998) La familia Loranthaceae (injetos) del estado de Aguascalientes, México. *Polibotánica*, 7:1405-2768
- Geils B. Cibrián, Moody B. (2002) Mistletoes of North American conifers. Forest Service, U.S. Department of Agriculture, U.S.A. Sanidad Forestal, SEMARNAT, Mexico. Canadian Forest Service, Department of Natural Resources Canada. Pp. 9-17.
- Heil M. (2011) Nectar: generation, regulation and ecological functions. *Trends in Plant Science* 16:4, 191-200
- Herrera J. (1989) Aminoácidos en el néctar de plantas del sur de España. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 45: 475-482.
- Kearns C. & Inouye D. (1993) Techniques for pollination biologists. University Press of Colorado, Niwot, Colorado, USA. Pp. 155 – 216.
- Krömer T., Kessler M., Lohaus G. & Schmidt-Lebuhn A. (2008) Nectar sugar composition and concentration in relation to pollination syndromes in Bromeliaceae. *Plant Biology* 10:501-511.
- Lotz C. & Schondube J. (2006) Sugar preferences in nectar and fruit eating birds: behavioral patterns and physiological causes. *Biotropica* 38: 3-15.

- Martínez del Río C., Baker H. & Baker I. (2002) Ecological and evolutionary implications of digestive processes: Bird preferences and the sugar constituents of floral nectar and fruit pulp. *Experientia* 48:544-550
- Medina N., Ayala J., Morales L., Mirón L. & Schondube J. (2011) Do hummingbirds have a sweet-tooth? Gustatory sugar thresholds and sugar selection in the broad-billed hummingbird *Cyananthus latirostris*. *Comparative Biochemistry and Physiology* 161: 307-314.
- Nepi M. (2007) Nectary structure and ultrastructure. En: Nectaries and Nectar. Nicolson S., Nepi M., Pacini, E. (eds). Springer. pp. 129-166
- Nepi M. (2010). Variation in nectar-sugar profile of *Anchusa* and allied genera (Boraginaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 162: 616-627.
- Nepi M., Soligo C., Nocentini D., Abate M., Guarnieri M., Cai G., Bini I., Puglia M., Bianchi L. & Pacini E. (2012) Aminoacids and protein profile in floral nectar: much more than a simple reward. *Flora* 207: 475–481.
- Nicolson S. & Thornburg R. (2007). Nectar chemistry. En: Nectaries and Nectar. Nicolson, Susan, Nepi, Pacini, Ettore (Eds). Springer. pp 215-263.
- Pérez G. (2010) Ecología, herbívora, contenido nutricional y defensa química del muérdago *Psittacanthus calyculatus* y su hospedero *Quercus deserticola* en fragmentos de bosque de la cuenca de Cuitzeo. Tesis de Maestría. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo.
- Pérez M. (2005) Respuesta al cadmio de la microalga marina *Tetraselmis suecica* (kylin) Butch: relación entre la tolerancia y compuestos tiólicos. Aplicación de su biomasa viva para la retirada de cadmio del medio. Tesis de doctorado. Universidad de Coruña.

- Ramírez M & Ornelas J. (2010). Pollination and nectar production of *Psittacanthus schiedeanus* (Loranthaceae) in central Veracruz, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 87:61-67.
- Raygadas B. (2011). Aplicación de técnicas polínicas para el reconocimiento de uso de hábitat en dos especies de aves acuáticas residentes del Lago de Cuitzeo. Tesis de Maestría. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo.
- Rodríguez R. & Romero S. (2007) Arquitectura foliar de diez especies de encino (*Quercus*, Fagaceae) de México. *Acta Botánica Mexicana* 81:9-34.
- Rojas S. (2005). Ecología de la comunidad de pinchaflores (Aves: *Diglossa* y *Doglossopsis*) en un bosque Altoandino. Tesis de Maestría. Universidad de Colombia.
- Rojas S. & Vibrans H. Loranthacea *Psittacanthus calyculatus* (DC.) G. Don. En <http://www.conabio.gob.mx/malezasdemexico/loranthaceae/psittacanthus-calyculatus/fichas/pagina1.htm>. Ultima consulta 26 de diciembre 2010.
- Salas-Araiza M., Jones R. & Ramirez R. (2011) Herbivores of *Psittacanthus calyculatus* Don. (Loranthacea) in Mexico: a Parasitic Plant of Mesquite. *South Western Entomologist* 36:107-110.
- Tadey M. & Aizent A. (2001) Why do flowers of a hummingbird – pollinated mistletoe face down? *Funtional Ecology* 15:782-790

- Van Wyk B. (2006). Nectar sugar composition in Southern African Papilionoideae (Fabaceae). *Biochemical Systematics and Ecology* 21: 271-277
- Vázquez I., Villa A., Madrigal S. (2006) Los muérdagos (Loranthaceae) en Michoacán. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas y Pecuarias. Centro de Investigaciones del Pacífico Centro 93 Pp.
- Wilson C. & Calvin C. (2006) An origin of aerial branch parasitism in the mistletoe family, Loranthaceae. *American Journal of Botany* 93: 787-796
- Wolff D. (2006) Nectar sugar composition and volumes of 47 species of Gentianales from a Southern Ecuadorian montane forest. *Annals of Botany* 97: 767–777.