



**UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE QUERÉTARO**

**FACULTAD DE CIENCIA NATURALES**

**FACTORES BIÓTICOS ASOCIADOS A LA DISTRIBUCIÓN DE  
*Psittacanthus calyculatus* EN LA ZONA PERIURBANA DE LA CIUDAD  
DE QUERÉTARO, MÉXICO.**

**TESIS QUE PRESENTA**

**PARA OBTENER EL GRADO DE**

**Maestro en Ciencias**

**Posgrado de Recursos Bióticos**

**Presenta**

**Ileana Arce Acosta**

**Dirigida por**

**Dr. Humberto Suzán Azpiri**

**Santiago de Querétaro, Querétaro, México**

**Enero 2012**



Universidad Autónoma de Querétaro  
 Facultad de Ciencias Naturales  
 Maestría en Recursos Bióticos

**FACTORES BIÓTICOS ASOCIADOS A LA DISTRIBUCIÓN DE *Psittacanthus calyculatus* EN LA ZONA PERIURBANA DE LA CIUDAD DE QUERÉTARO, MÉXICO.**  
**TESIS**

Que como parte de los requisitos para obtener el grado de:

Maestro en Ciencias

**Presenta:**

Ileana Arce Acosta

**Dirigido por:**

Humberto Suzán Azpiri

SINODALES

Dr. Humberto Suzán Azpiri  
 Presidente

  
 Firma

Dr. Oscar R. García Rubio  
 Secretario

Oscar R. García  
 Firma

Dr. Rubén Pineda López  
 Vocal

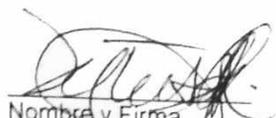
  
 Firma

Dr. Luis G. Hernández Sandoval  
 Suplente

  
 Firma

M en G. Hugo Luna Soria  
 Suplente

  
 Firma

  
 Nombre y Firma  
 Dra. Margarita Teresa de Jesús García Gasca  
 Director de la Facultad de Ciencias Naturales

  
 Nombre y Firma  
 Dr. Irineo Torres Pacheco  
 Director de Investigación y Posgrado

## Resumen

*Psittacanthus calyculatus* (Loranthaceae) es un hemiparásito neotropical y uno de los más abundantes y con mayor distribución del género. Como la mayoría de los muérdagos, las interacciones con sus hospederos y dispersores están directamente relacionadas con su distribución y dinámica en la comunidad. En la última década las áreas infectadas se han incrementado, llegando a ser un problema potencial de salud forestal. Los objetivos de este estudio fueron investigar los tres factores bióticos principales asociados a la distribución de *P. calyculatus* en un bosque tropical caducifolio (BTC) en la periferia de la ciudad de Querétaro: (1) la estructura de la comunidad vegetal, (2) la distribución espacial y el nivel de asociación de *P. calyculatus* para con sus hospederos, (3) las aves que consumen los frutos del muérdago y (4) generar modelos de predicción de nicho para la especie. Para analizar la estructura y composición de la comunidad vegetal, se comparó un área sin muérdago con un área con numerosos individuos de *P. calyculatus* con la ayuda de cuadrantes Whittaker. La distribución espacial y los valores de asociación fueron calculados mediante un análisis espacial por índices de distancia (SADIE). Los sitios difirieron en diversidad y composición de especies, mostrando una relación entre el muérdago y la baja diversidad vegetal. Se establecieron puntos de observación para registrar a las aves que se alimentaran de los frutos del muérdago. Se generó un modelo de predicción de nicho para *P. calyculatus* utilizando el método Maxent. Se observó una distribución agregada de *P. calyculatus* y sus hospederos del género *Acacia*, así como también un nivel elevado de asociación con *Acacia farnesiana* ( $X=0.31$   $P=0.0041$ ) y *A. schaffneri* ( $X=0.3977$   $P=0.001$ ). Se registraron tres especies de aves que consumieron los frutos: *Mimus polyglottos*, *Phainopepla nitens* e *Icterus parisorum*. La precipitación anual y la edafología fueron las variables con mayor peso en el modelo de predicción, pero ninguna explica completamente la distribución del muérdago

## **Abstract**

*Psittacanthus calyculatus* (Loranthaceae) is a neotropical hemiparasite and one of the most abundant and distributed species of the genus. Like most mistletoes, the interaction with its hosts and dispersers is directly related with its distribution and community dynamics. For the last decade the infected areas have increased, becoming a potential health problem. The aim of this study was to investigate three main biotic factors associated to *P. calyculatus* distribution in a tropical deciduous forest (TDF) located at the city fringe, (1) the plant community structure, (2) *P. calyculatus* spatial distribution and level of association, and (3) record bird fruit consumers. To analyze the structure and composition of the plant community, modified Whittaker plots were used, comparing a highly mistletoe infected site and a non infected site. The spatial distribution and association of *P. calyculatus* and its most frequent hosts were calculated by using a spatial analysis by distance indices (SADIE). As a complementary trait, a prediction model was generated for *P. calyculatus* using Maxent method. Sites differed in plant diversity and species composition, showing a relation by the mistletoe to the low diversity site. The SADIE analysis presented a clumped distribution of *P. calyculatus* and *Acacia* hosts, as well a high association with this leguminous species like *Acacia farnesiana* ( $X=0.31$   $P=0.0041$ ) and *A. schaffneri* ( $X=0.3977$   $P=0.001$ ). Also consumers of *P. calyculatus* berries were registered: *Mimus polyglottos*, *Phainopepla nitens* and *Icterus parisorum*. Annual precipitation and edafology were the most used variables in the prediction model, but none of them explains completely the mistletoe distribution.

A mis padres

## **AGRADECIMIENTOS**

A mi asesor el Dr. Humberto Suzán Azpiri por recibirme en su laboratorio y ayudarme con la planeación y desarrollo de este proyecto de investigación, así como también por poner a mi disposición los recursos necesarios para llevar a cabo el trabajo de campo.

Al Dr. Óscar R. García Rubio por su incondicional apoyo, asesoría y enseñanzas en las técnicas de campo y análisis de datos, sin los cuales no habría sido posible esta tesis.

Al Dr. Rubén Pineda López y al Dr. Luis Hernández Sandoval por sus observaciones puntuales y sus aportaciones para este trabajo.

Al M. en G. Hugo Luna Soria por su paciencia y asesorías en materia de uso de sistemas de información geográfica.

A la Universidad Autónoma de Querétaro por brindarme la oportunidad de seguir creciendo académicamente.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el apoyo económico otorgado de la beca No. 55776 para la obtención de grado de Maestría en Ciencias.

Al proyecto de Cambio Climático No. 00108173 de CONACYT por el apoyo económico otorgado para complementar mi formación y la consecución de este trabajo de investigación.

## ÍNDICE.

<b>1. INTRODUCCIÓN .....</b>	<b>1</b>
<b>2. OBJETIVOS.....</b>	<b>3</b>
2.1 OBJETIVO GENERAL .....	3
2.2 OBJETIVOS PARTICULARES.....	3
<b>3. PUBLICACIÓN .....</b>	<b>4</b>
<b>3.1 INTRODUCCIÓN .....</b>	<b>4</b>
<b>3.2 MÉTODOS Y ANÁLISIS .....</b>	<b>6</b>
<b>3.3 RESULTADOS .....</b>	<b>12</b>
<b>3.4 DISCUSIÓN.....</b>	<b>20</b>
<b>3.5 CONCLUSIONES .....</b>	<b>25</b>
<b>3.6 LITERATURA CITADA .....</b>	<b>26</b>
<b>4. LITERATURA CITADA .....</b>	<b>30</b>

## 1. INTRODUCCIÓN.

El muérdago es una planta angiosperma parásita perteneciente al orden de las Santalales que se adhiere al tallo de otra planta (generalmente gimnospermas o angiospermas) (Mathiasen *et al* 2008). El orden de las Santalales está compuesto de seis familias que incluyen a los sándalos y los muérdagos; estos últimos se adhieren a los tallos de sus hospederos y se encuentran en las familias Loranthaceae, Misodendraceae, Santalaceae y Viscaceae (Nickrent 2001). El hemiparasitismo obligado es la forma de vida que comparten la mayoría de los muérdagos, los cuales absorben el agua y minerales de sus hospederos a través de estructuras vasculares especializadas (Watson 2001). *Psittacanthus*, es el único género de la familia Loranthaceae que tiene importancia forestal en Norteamérica, se encuentra a partir de México, dónde es importante en los territorios centrales y del sur hasta Centroamérica y otras regiones tropicales donde alcanzan su mayor diversidad y abundancia sobre numerosos hospederos. Estas plantas son conspicuas, llegan a ser bastante grandes, y son abundantes localmente (Vázquez-Collazo y Geils 2002).

Es importante el reconocimiento de los patrones espaciales y los procesos para entender los factores que dan forma a la distribución, dinámica e interacciones de los organismos (Kareiva 1994). En cuanto a los muérdagos, la forma de crecimiento hemiparásita es crítica para entender su biología, ya que reduce la variación en la disponibilidad de recursos que limita la distribución y el crecimiento de la mayoría de las plantas (Watson 2001). Por otro lado, los modelos de dinámicas de infección por parásitos sugieren que los patrones de su dispersión dependen de muchos factores, incluyendo la preferencia del vector, la prevalencia del parásito y la estructura espacial del hospedero y el parásito (McElhany *et al.* 1995). Los muérdagos de la familia Loranthaceae muestran una preferencia baja hacia un hospedero específico en bosques tropicales heterogéneos. Esto puede ocurrir debido a que la preferencia hacia un hospedero particular (y quizá mejor), es más probable en un sistema menos diverso donde el hospedero preferido es entonces un componente mayor en la comunidad (Norton y Carpenter 1998). Arruda *et al.* (2006) sugieren que la presencia de una mayor abundancia de muérdago en especies particulares de árboles se deba a las características morfológicas y ecológicas de éstos, así como a la abundancia, el grosor de la corteza y la susceptibilidad para ser

parasitado. Es posible que la susceptibilidad del hospedero y la dispersión de la semilla del muérdago contribuyan a crear una distribución agregada (Aukema y Martínez del Río 2002a) la cual es común en los muérdagos de la familia Loranthaceae (Norton *et al.* 1995).

En su historia de vida, el muérdago ha desarrollado relaciones con plantas, animales y otras formas de vida con las que explica en parte sus dependencias (Orsini 1999). Por ejemplo, los muérdagos muestran interacciones cercanas con polinizadores y con los vectores de sus semillas, estas asociaciones podrían ser consideradas como mutualismo verdadero. Por lo tanto los muérdagos pueden estar actuando como parásitos y mutualistas simultáneamente en las comunidades naturales (Watson 2001). Esta complejidad ecológica no debe ser subestimada, sobre todo si se planea dar un manejo adecuado a lo que puede parecer a primera instancia una plaga. Debido a que cada especie de muérdago establece interacciones con distintas especies dependiendo de la comunidad que forma parte, se deben plantear estudios particulares a fin de generar propuestas de manejo adecuadas y específicas.

Los muérdagos son un ejemplo clásico de dispersión directa por aves debido a su probable coevolución (Reid 1991 En: Aukema y Martínez del Río 2002a). Particularmente en Loranthaceae, las relaciones coevolutivas con aves involucradas en la polinización y la dispersión de semillas han causado varias radiaciones adaptativas (Mathiasen *et al.* 2008). El éxito de la dispersión de semilla depende del comportamiento de alimentación de las aves y del manejo de los frutos, lo que puede asegurar su establecimiento en sitios de germinación adecuados (Moermond y Denslow 1985)

## 2. OBJETIVOS.

### 2.1 Objetivo General.

Evaluar de los factores bióticos que influyen en la distribución de *Psittacanthus calyculatus* en la zona periurbana de la ciudad de Querétaro

### 2.2 Objetivos Particulares.

- Determinar la distribución espacial de *Psittacanthus calyculatus* y de sus hospederos en zonas periurbanas del municipio de Santiago de Querétaro.
- Determinar si la estructura y composición de la vegetación arbórea influye en la abundancia de *P. calyculatus*.
- Analizar el grado de asociación de *Psittacanthus calyculatus* hacia sus hospederos potenciales.
- Registrar las aves que se alimentan de *P. calyculatus* y revisar su posible papel como dispersores.
- Generar modelos de predicción de nicho para *P. calyculatus* a fin de detectar los sitios probables de dispersión y determinar si existe alguna variable abiótica que explique la distribución de la especie.

### 3. PUBLICACIÓN.

#### 3.1 Introducción.

Los muérdagos establecen conexiones directas con el xilema de sus hospederos a través de sus raíces modificadas llamadas haustorios, aún así necesitan fotosintetizar, por lo que son autótrofos dependientes de su hospedero (Vidal-Russel y Nickrent 2008, Leimu 2010). Estos hemiparásitos si bien se desempeñan en la comunidad como autótrofos, también lo hacen a un nivel trófico mayor al alimentarse de otras plantas, por lo que se les puede comparar con herbívoros o consumidores (Pennings y Callaway 2002). La mayoría de las plantas parásitas infectan a varios hospederos, pero pueden comportarse como especialistas al tomar como hospederos sólo algunas taxa que estén presentes en la comunidad (Press y Phoenix 2005).

El establecimiento y supervivencia de las semillas de muérdago es dependiente de la compatibilidad con su hospedero (Norton y Ladley 1998). La selección de este último puede ser determinada por las condiciones locales, como el tipo y número de especies arbóreas disponibles (Hoffmann *et al.* 1986, Medel *et al.* 2004); por la estructura y características del hospedero como la altura (Sales-Teodoro *et al.* 2010), tamaño de las ramas y tipo de corteza (Sargent 1995), así como la dinámica de la comunidad que puede ejercer una influencia en la relación muérdago-hospedero (Overton 1994, Dean *et al.* 1994, Downey *et al.* 1997). Los individuos susceptibles tendrán un mayor número de plantas de muérdago y son los que recibirán la mayoría de las semillas, reforzando la distribución contagiosa (Aukema y Martínez del Río 2002b).

Los muérdagos mantienen interacciones cercanas con sus polinizadores y vectores de semilla. Estas asociaciones pueden ser consideradas como un mutualismo verdadero, por lo tanto, los muérdagos estarían actuando como hemiparásitos y mutualistas simultáneamente en la comunidad (Watson 2001). El género *Psittacanthus* es típicamente dispersado por las aves que consumen sus frutos y depositan la semilla en alguna rama del hospedero. La incubación y producción de las primeras flores requiere varios años, las semillas se establecen

produciendo un haustorio ramificado, estableciendo una infección perene (Vázquez-Collazo y Geils 2002). Este género se extiende por todo México y es muy común en Centroamérica y Sudamérica. La mayoría de sus especies tienen una amplia gama de hospederos, entre ellas varias especies maderables (Vázquez-Collazo y Geils 2002). Huerta y Cházaro (1997) documentaron la presencia de *P. calyculatus* en más de 20 especies de hospederos, en un bosque tropical caducifolio (BTC) con una distribución de 1300 a 2350 msnm. También se ha reportado esta especie en bosques templados y matorrales subtropicales, tanto en laderas como en terreno plano, a orillas de caminos, canales de riego y en áreas perturbadas (Bello-González 1984), lo que sugiere que el muérdago puede estar directa o indirectamente asociado a actividades humanas (Donohue 1995). Por lo cual, altas densidades del parásito podrían indicar un desequilibrio en el ecosistema.

Aunque los muérdagos pueden causar efectos adversos en sus hospederos, como afectar su adecuación al tomar recursos esenciales para su crecimiento y reproducción o compitiendo por polinizadores (Medel 2000; Sinha y Bawa 2002; Ollerton *et al.* 2007), también podrían estar actuando como recurso clave en los ecosistemas forestales, proporcionando comida o sitios de anidación a una amplia gama de vertebrados, en su mayoría aves (Watson 2001). Por ello, no se puede contemplar un manejo del muérdago a largo plazo como plaga o como especie amenazada sin considerar su contexto en el ecosistema (Norton *et al.* 1997).

En vista del aparente incremento de algunas poblaciones de *P. calyculatus* alrededor de la ciudad de Querétaro, las autoridades locales comienzan a tratar a la especie como plaga, sin considerar las interacciones con hospederos y dispersores.

Los objetivos de este estudio fueron investigar los tres factores bióticos principales asociados a la distribución de *P. calyculatus* en un bosque tropical caducifolio (BTC) en la periferia de la ciudad de Querétaro: (1) la estructura de la comunidad vegetal, (2) la distribución espacial y el nivel de asociación de *P. calyculatus* para con sus hospederos, (3) las aves que consumen los frutos del muérdago y (4) generar modelos de predicción de nicho para la especie. Se espera que el muérdago tenga una distribución agregada y que tenga preferencia por alguna de las especies de la comunidad.

### 3.2 Métodos y Análisis.

#### *Sitio de estudio.*

Este estudio se llevó a cabo en una zona de bosque tropical caducifolio (BTC) localizado en las afueras de la ciudad en el municipio de Santiago de Querétaro, situada a 20° 30' y 20° 56' N, 100° 17' y 100° 36' O y de 1700 a 2760 msnm. La temperatura media anual del sitio es de 17.6°C y precipitación anual de 500 a 700 mm. Presenta climas semiseco templado, semiseco semicálido y templado subhúmedo con lluvias en verano de menor humedad (1.3%), los suelos dominantes son vertisol (59.9%), phaeozem (17.7%) y leptosol (6%) (INEGI 2005). La temporada seca dura aproximadamente 7 meses, durante los meses de Noviembre a Mayo (Zamudio *et al.* 1992). Se seleccionaron tres zonas de bosque tropical caducifolio a orillas de la ciudad (Figura 1), la primera (1), se localiza al Noreste de la ciudad en el borde del anillo vial Fray Junípero Serra (20°39'40'' N, 100°21'40 W), la cual se escogió por la presencia de *P. calyculatus*, la segunda (2) se encuentra al Oeste de la primera (20°40'38.83'' N, 100°25'16.75'' O) y presenta un menor grado de disturbio; la tercera (3) se ubica en la reserva ecológica El Tángano (20°32'37.41'' N, 100°20'22.32'' O) al Sureste de la ciudad.

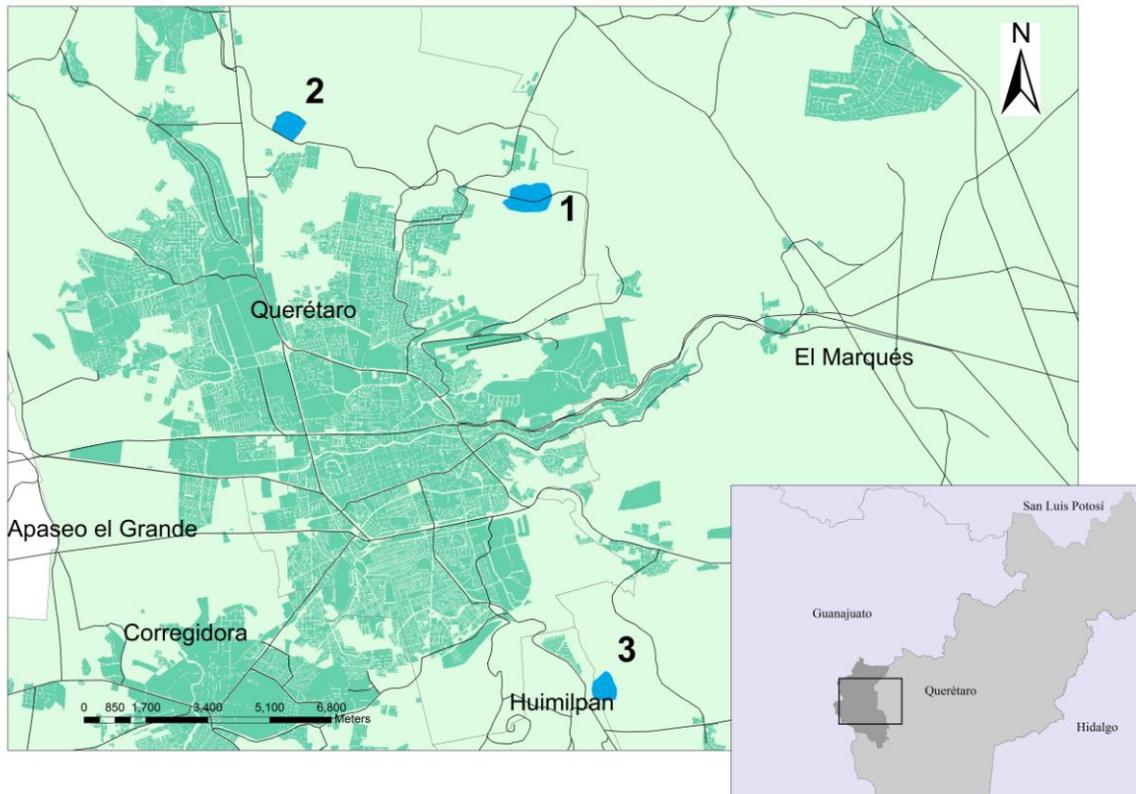


Figura 1. Ubicación de los tres sitios de estudio y del Municipio de Querétaro. En verde más oscuro se muestra la mancha urbana de la ciudad de Querétaro y zonas conurbadas.

## *Análisis Espacial.*

### *(a) Índice de agregación.*

Se estableció un cuadrante de 50 x 50 m con subcuadrantes de 5 m cada uno en el sitio 1, donde se encontró la población de *P. calyculatus* y en el sitio 3 para fines meramente comparativos, por lo cual no se consideró necesario repetir el experimento en el sitio 2. Dentro de cada subcuadrante, se registró la abundancia, altura, cobertura del dosel de las especies arbóreas, así como también los individuos y cobertura de *P. calyculatus* en caso de infección.

Se utilizó el análisis espacial por índices de distancia (SADIE). La base del SADIE es cuantificar el patrón espacial en una población muestreada midiendo el “esfuerzo total”, en términos de distancia recorrida “D” que los individuos de la muestra observada requieran para desplazarse hacia arreglos extremos, en los cuales se encuentren espaciados de la manera más uniforme o más agregada posible. El grado de “no aleatoriedad” dentro de un juego de datos se cuantifica comparando el patrón espacial observado con los “re-arreglos” en los cuales los conteos son redistribuidos aleatoriamente dentro de las unidades (Perry 1998). La división de “D” entre el valor promedio obtenido de las permutaciones del re-arreglo antes mencionado proporciona un índice de agregación,  $I_a$ , el cual cuantifica el tipo de patrón espacial. Una muestra agregada tiene un  $I_a > 1$ ; una aleatoria tiene un  $I_a = 1$ ; y una uniforme tiene  $I_a < 1$ . Entre mayor sea el  $I_a$ , la comunidad estudiada tendrá un arreglo espacial de mayor agregación. Los índices no dimensionales para la agregación,  $\bar{v}_i$  y  $\bar{v}_j$  cuantifican el grado en el cual el conteo de cada unidad muestreada contribuye hacia el grado general de agregación, como parte de un parche o un claro. Los valores promedio generales,  $\bar{v}_i$  y  $\bar{v}_j$  se deberán usar para probar formalmente la agregación de un grupo de datos y comparar informalmente entre diferentes grupos (Perry *et al.* 1999).

### *(b) Índice de asociación.*

El método SADIE también permite calcular un índice de asociación ( $\chi_p$ ): los valores de las asociaciones locales se indican por el traslape de un parche de agregación de un juego de datos de la especie uno con otro parche de los valores de la especie dos, o también por el traslape de claros; en el caso de la disociación, se expresa con el traslape de un parche y un

claro. La aleatorización del método permite la construcción de una prueba y valores críticos. Debido a que permite que el patrón espacial de cada uno de las dos poblaciones por medio de condicionar los índices de agregación, no debe haber relación entre el patrón espacial y la asociación espacial (Perry y Dixon 2002).

El análisis SADIE fue elaborado con el programa SADIEShell v 1.22 (© Kelvin F. Conrad y IACR-Rothamstead). Se calcularon los índices  $\bar{v}_i$  y  $\bar{v}_j$ , el índice de asociación ( $\chi_p$ ) y sus probabilidades para los datos de *P. calyculatus* y las especies arbóreas. Estos índices se utilizaron para graficar los mapas de asociación con el programa SURFER v. 8.02-Oct 2001 (Surface Mapping System © 1993-2002, Golden Software, Inc).

#### *Estructura de la comunidad vegetal.*

En cada sitio se estableció un cuadrante Whittaker modificado de 20 x 50 m el cual se dividió en subcuadrantes de diferentes dimensiones para poder evaluar diferentes tamaños y edades de la vegetación (Figura 2). Se registró la especie, abundancia y la cobertura para todos los árboles del cuadrante. Dentro del subcuadrante D se midió la altura y el diámetro a la altura del pecho (DAP) a todos los arboles con una circunferencia mayor a 10 cm. Lo mismo se hizo para el subcuadrante C (5 x 20 m) para los árboles con un DAP entre 5 y 10 cm, en el B de 1 a 5 cm y en los A se determinó el porcentaje de cobertura de las herbáceas. Se registró si los individuos presentaron infección o no causada por *Psittacanthus calyculatus*. Con respecto al muérdago se midió la cobertura y el número de individuos por árbol.

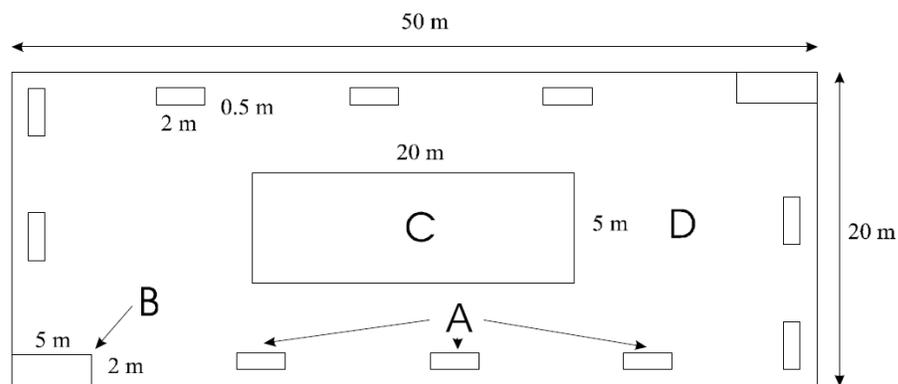


Figura 2. Esquema de un cuadrante de Whittaker modificado y sus subparcelas.

Se calcularon los valores de dominancia y densidad para cada especie de árbol con el programa Biomon Whittaker. Los valores obtenidos se transformaron a valores relativos que se calculan tomando los valores de cada especie divididos entre el total de los valores antes mencionados, los cuales se multiplican por 100. Una vez teniendo estos valores se calculó el valor de importancia de cada especie al sumar la frecuencia, densidad y dominancia relativas.

#### *Registro de aves*

Se establecieron 11 puntos de observación en el sitio 1 donde se observó mayor abundancia de *P. calyculatus*. Las observaciones se hicieron donde había disponibilidad de frutos maduros, de 8 a 12 am en los meses de Enero a Febrero de 2012 durante un total de 44 horas. Se registraron las especies y la interacción con el muérdago, así como también las especies arbóreas en las que se posaron.

Se utilizó la guía The Sibley Guide to Birds (2002) y binoculares Vortex® 10 x 45 para la identificación de las aves observadas.

#### *Puntos de muestreo, variables ambientales y proceso de modelaje*

Para el modelo de predicción de nicho se consideraron 28 registros de presencia para *P. calyculatus* y 51 para ambas especies de *Acacia*, *A. schaffneri* y *A. farnesiana*, los cuales fueron tomados en campo y de los registros del Herbario de la Universidad Autónoma de Querétaro “Jerzy Rzedowsky” (QMEX).

Se tomaron en cuenta siete variables ambientales como predictores potenciales de la distribución de *P. calyculatus*. Estas variables se escogieron basadas en la relevancia biológica para la distribución del muérdago y de sus hospederos. Las variables de precipitación, temperatura media, máxima y mínima anual se obtuvieron de la base de datos CLICOM, el banco de datos histórico nacional del Servicio Meteorológico Nacional (SMN) de la Comisión Nacional del Agua (CONAGUA). Las variables de edafología y geología se obtuvieron de la base de datos de INEGI. También se incluyó la variable de cercanía a caminos, la cual se generó a partir de la distancia de las vías de comunicación del municipio utilizando el programa ESRI® ArcMap™ 10.0 © 1999-2010. Todas las variables se tradujeron a la resolución de 20 m.

Para el modelado se utilizó el método Maxent o de distribución por máxima entropía, el cual se ha probado que posee un desempeño mejor que el de muchos otros métodos de modelado (Ortega-Huerta y Peterson 2008, Elith *et al* 2009) y tiene la capacidad de ser eficaz utilizando un tamaño de muestra pequeño (Hernández et al. 2006, Phillips y Dudík 2008, Kumar y Stohlgren 2009). El modelo minimiza la entropía relativa entre dos densidades de probabilidad definidos en el espacio muestreado, una estimada por los datos de presencia y otra del paisaje (Elith *et al* 2011). En el programa Maxent (versión 3.3.3 k) se generó un estimado de probabilidad de presencia de la especie que varía de 0 a 1, donde 0 es el valor más bajo y 1 el más alto de probabilidad. Se utilizó el 20% de los puntos para los puntos de prueba y se generaron pruebas de jackknife para medir la importancia de las variables. En estas pruebas se crea un modelo usando cada variable de manera aislada y otro usando todas las variables. También se creó una gráfica utilizando el AUC (Area Under the Receiver Operating Characteristic Curve) que es la prueba estadística que provee una sola medida del desempeño predictivo a través de la gama de posibles umbrales de predicción, que puede ser interpretado como la probabilidad que el modelo pueda distinguir correctamente entre un registro de presencia y uno de ausencia si cada cual es seleccionado aleatoriamente de una base de datos de ausencias y presencias (Phillips 2005).

### 3.3 Resultados.

Se registraron un total de 15 especies de árboles, de las cuales sólo tres presentaron infección: *Acacia schaffneri*, *Acacia farnesiana* y *Prosopis laevigata*. Se contó un total de 165 individuos de *P. calyculatus*. El 76.92% de los individuos de *Acacia schaffneri* se encontraron infectados por la mayoría de los muérdagos (44.84%, N=74). *Acacia farnesiana* tuvo una prevalencia de 62% y el 41.81% (N=69) del total de plantas de *P. calyculatus*. En contraste con *Prosopis laevigata* presentó una prevalencia del 16.66% y sólo el 12.12% (N=20) de los muérdagos.

#### *Estructura de la comunidad vegetal*

Los valores de importancia *Bursera fagaroides* y *A. schaffneri* cambian drásticamente entre los sitios 1 y 2 (Cuadro 1). De ser las dos especies con los valores más altos en es sitio 1, caen entre los últimos cuatro lugares en el caso en el sitio 2 donde se encuentra el BTC menos alterado. *A. schaffneri* conserva el segundo lugar en importancia en el sitio 3, pero considerando la relación de los valores de importancia, es la mitad del valor que corresponde a *Senna polyantha*. En general el sitio conservado 2 presenta mayor diversidad (Shanon= 1.68, Simpson=0.757) comparado con el perturbado 1 (Shanon=0.987; Simpson=0.476).

Cuadro 1. Valores de importancia de las especies arbóreas de los tres sitios del bosque tropical caducifolio del municipio de Querétaro.

Sitio 1		Sitio 2		Sitio 3	
ESPECIE	IVI	ESPECIE	IVI	ESPECIE	IVI
<i>Bursera fagaroides</i>	79.96	<i>Opuntia arborescens</i>	58.7	<i>Senna polyantha</i>	106.43
<i>Acacia schaffneri</i>	69.21	<i>Lysiloma microphyla</i>	37.07	<i>Acacia schaffneri</i>	51.13
<i>Celtis pallida</i>	55.18	<i>Forestiera phylleroides</i>	31.26	<i>Eysenhardtia polystachya</i>	33.35
<i>Prosopis laevigata</i>	46.10	<i>Senna polyantha</i>	30.39	<i>Forestiera phylleroides</i>	18.98
<i>Opuntia sp</i>	22.50	<i>Myrtillocactus geometrizans</i>	29.99	<i>Ipomoea murucoides</i>	17.36
<i>Ipomea murucoides</i>	20.37	<i>Karwinskia humboldtiana</i>	23.64	<i>Celtis pallida</i>	12.1
<i>Acacia farnesiana</i>	6.66	<i>Celtis pallida</i>	18.75	<i>Bernardia mexicana</i>	9.42
		<i>Acacia schaffneri</i>	18.75	<i>Bursera fagaroides</i>	9.3
		<i>Bursera fagaroides</i>	15.73	<i>Karwinskia humboldtiana</i>	9.21
		<i>Acacia farnesiana</i>	13.68	<i>Iresine schaffneri</i>	8.01
		<i>Ipomoea murucoides</i>	8.03		
		<i>Prosopis laeviagata</i>	7.01		

Cuadro 2. Valores de riqueza y diversidad calculados a partir de los datos de las parcelas Wittaker de los tres sitios del bosque tropical caducifolio del municipio de Querétaro.

	Riqueza total	Riqueza*	Shannon*	Simpson*
Sitio 1	12	8	0.987	0.476
Sitio 2	32	12	1.68	0.757
Sitio 3	20	10	1,294	0.553

\* Valores para especies arbóreas.

En cuanto a los índices de agregación (Cuadro 3), se puede observar claramente un patrón agregado en *P. calyculatus* ( $I_a=1.408$ ), *A. schaffneri* ( $I_a=1.211$ ) y *A. farnesiana* ( $I_a=1.245$ ). Se encontraron asociaciones fuertes entre el muérdago con *A. schaffneri* ( $X=0.6325$ ,  $P=0.0001$ ) y *A. farnesiana* ( $X=0.3977$ ,  $P=0.0001$ ). En contraste, *Ipomea murucoides* ( $X=-0.3517$ ,  $P=0.9996$ ) y *Bursera fagaroides* ( $X=-0.3208$ ,  $P=0.9987$ ), muestran una evidente disociación con el muérdago. Esto sugiere que *P. calyculatus* tiene preferencias de hospederos dentro del BTC estudiado. Los mapas del índice de asociación se muestran en la Figura 2.

Cuadro 3. Índices de agregación y asociación de *P. calyculatus* y las especies arbóreas principales en un cuadrante de 2500 m<sup>2</sup> en un bosque tropical caducifolio del municipio de Querétaro. Agregado si  $I_a > 1$ , aleatorio si  $I_a = 1$  e uniforme si  $I_a < 1$ ;  $V_i$ = parches,  $V_j$ = claros.  $X$ = índice de asociación.  $P$ =prueba de dos colas  $\alpha=0.05$ . Asociado si  $X > 0$ ; Disociado si  $X < 0$ ; arreglo aleatorio  $X=1$

Especie	$I_a$	$V_i$	$P(V_i)$	$V_j$	$P(V_j)$	Chi (X)	P
<i>Psittacanthus calyculatus</i>	1.408	1.218	0.1047	-1.416	0.0221	-	-
<i>Acacia schaffneri</i>	1.211	1.211	0.0871	-1.214	0.0907	0.6325	0.0001
<i>Ipomea murucoides</i>	1.301	1.330	0.0422	-1.301	0.0528	-0.3517	0.9996
<i>Acacia farnesiana</i>	1.245	0.999	0.8658	-1.265	0.0503	0.3977	0.0001
<i>Prosopis laevigata</i>	0.905	0.881	0.8089	-0.904	0.7297	0.0132	0.4490
<i>Bursera fagaroides</i>	1.071	1.075	0.2725	-1.076	0.2658	-0.3208	0.9987

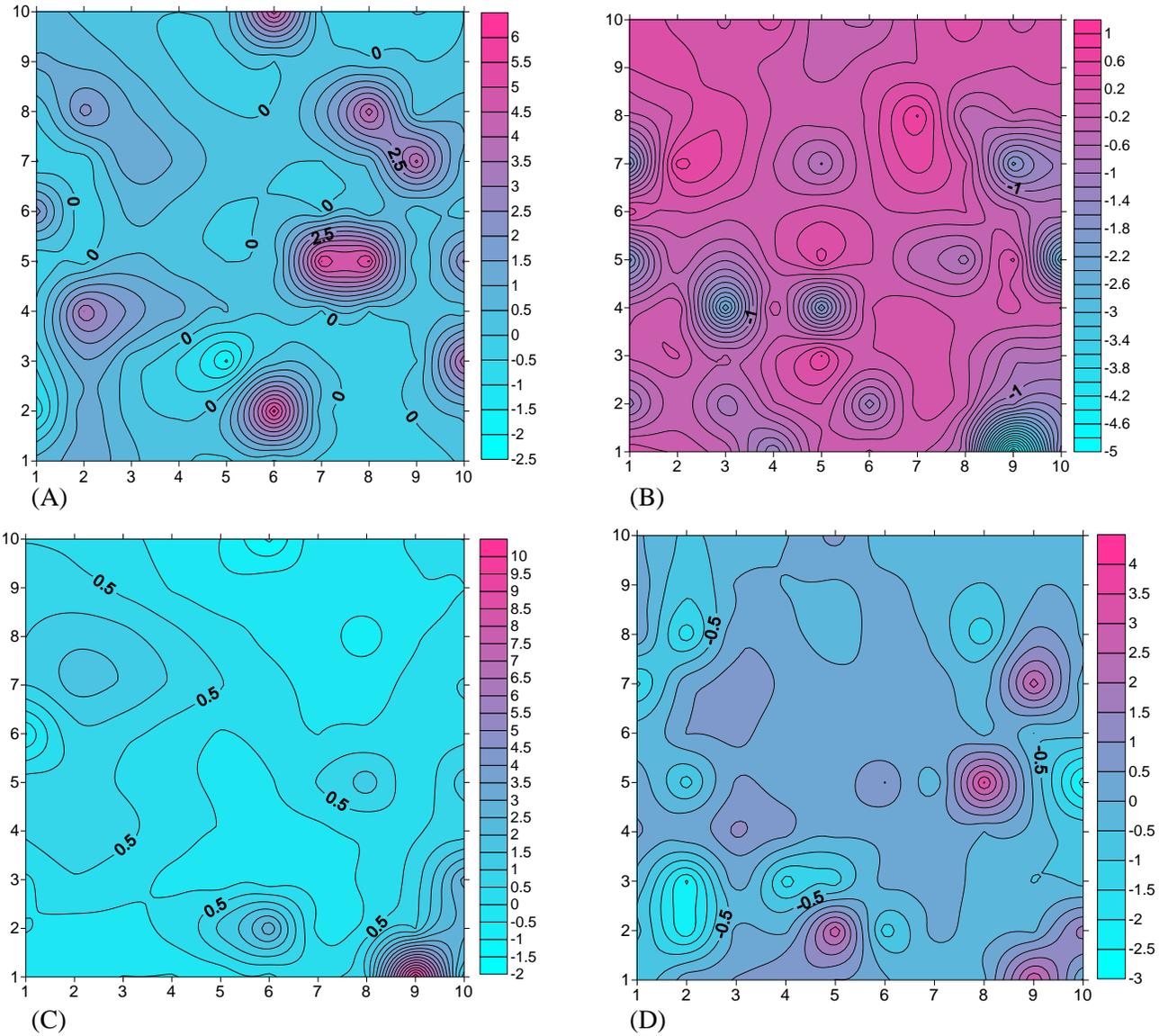


Figura 3. Mapas de asociación espacial de *P. calyculatus* con (A) *Acacia schaffneri*  $X_i=0.6325$ , (B) *Bursera fagaroides*  $X_i=-0.3208$ , (C) *Acacia farnesiana*  $X_i=0.3977$  y (D) *Prosopis laevigata*  $X_i=0.0132$  en una parcela de 2500 m<sup>2</sup> en un bosque tropical caducifolio del municipio de Querétaro. Los valores de asociación están representados del más bajo (azul) al más alto (magenta).

### *Registro de aves*

Se hicieron un total de 195 observaciones y se identificaron 28 especies de aves. Sólo diez de ellas tuvieron interacción con *P. calyculatus* ya sea posándose o comiendo sus frutos. Tres especies fueron observadas consumiendo las bayas: *Mimus polyglottos*, *Phainopepla nitens* e *Icterus parisorum*, los primeros dos regurgitaron la semilla en una ocasión. *M. polyglottos* se observó con mayor frecuencia posándose en el muérdago. Se listan las observaciones de los posibles dispersores los cuales se seleccionaron por las observaciones, los hábitos alimenticios y los registros de consumo de frutos de muérdago, no necesariamente la especie de estudio (Cuadro 4).

Cuadro 4. Abundancia e interacciones directas (\*) con *P. calyculatus* por parte de sus probables dispersores de semilla en un bosque tropical caducifolio del municipio de Querétaro. \*\* Ehrlich *et al.* (1988)

Especie	Abundancia	Descanso*	Consumo de fruto*	Regurgitación*	Hábitos alimenticios**	Reportes de consumo de frutos de muérdago.
<i>Mimus polyglottos</i>	56	13	2	1	Insectos, frutos y nectar.	Walsberg, 1975; Overton, 1994; Larson 2001.
<i>Icterus parisorum</i>	1	1	1	0	Artrópodos y frutos.	
<i>Phainopepla nitens</i>	17	2	2	1	Bayas e insectos voladores.	Walsberg, 1975; Overton, 1994; Watson, 2001; Aukema, 2003.
<i>Campylorhynchus brunneicapillus</i>	13	2			Insectos, pequeños vertebrados, frutos y semillas.	Overton, 1994; Larson, 2011.
<i>Icterus pustulatus</i>	1	0				
<i>Melanerpes aurifrons</i>	1	0			Insectos, nueces y frutos secos.	Lopez-De Buen and Ornelas, 2002.
<i>Myiarchus cinerascens</i>	10	2			Insectos y bayas.	Overton, 1994;
<i>Toxostoma curvirostre</i>	1	1			Insectos y frutos.	
<i>Tyrannus vociferans</i>	15	6			Insectos y bayas.	

### Modelo de predicción con Maxent

Del total de puntos muestreados (28, para *P. calyculatus* y 51 para *Acacia* sp), se designó aleatoriamente el 20% para la prueba. Esto permite al modelo realizar los análisis del umbral para hacer la predicción binaria.

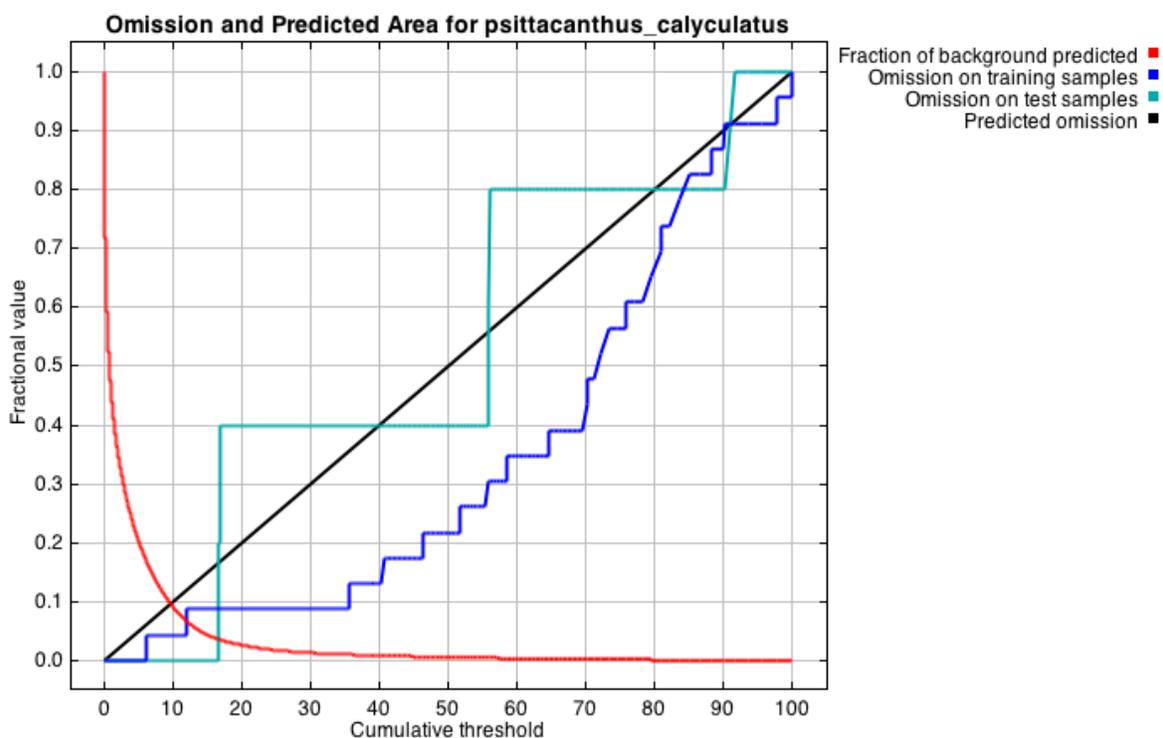


Figura 4. Gráfica de omisiones y área predicha para *P. calyculatus*

En la figura 4 se puede observar como las omisiones de prueba, de ensayo y del área predicha como una función del el umbral acumulativo escogido, la tasa de omisión está cerca de la línea de omisión predicha, aunque algunos puntos se ubican debajo de la línea sugiriendo que los datos de prueba y ensayo no son independientes.

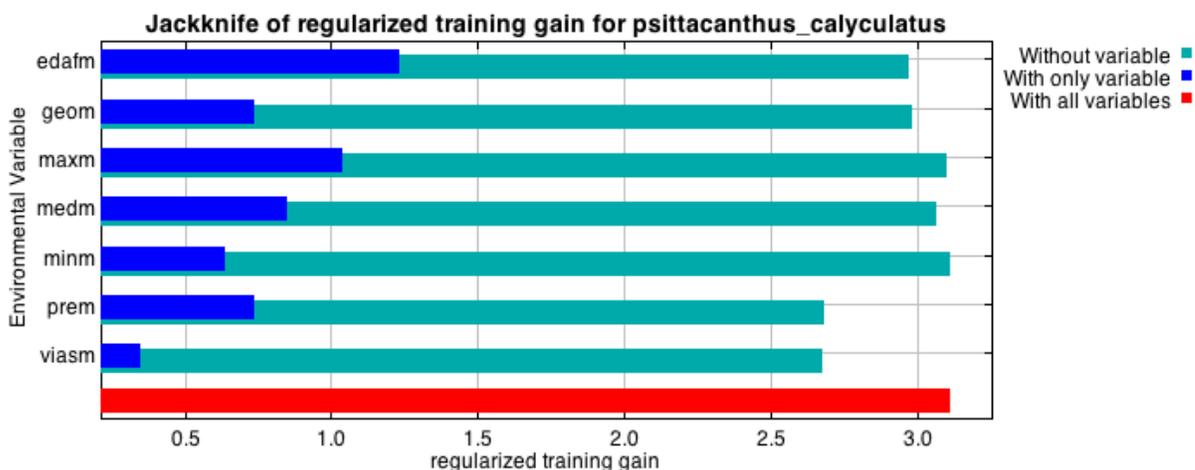
El programa también calcula los porcentajes de contribución de las variables ambientales escogidas (Cuadro 5), ya que a cada paso del algoritmo Maxent incrementa la ganancia del modelo modificando del coeficiente de una sola característica y convirtiéndolo a porcentaje al final del proceso. Comparando los porcentajes de ambas especies de *Acacia* y *P. calyculatus* a primera vista comparten dos factores ambientales que Maxent utilizó más para construir el modelo.

Cuadro 5. Porcentajes de contribución de las variables ambientales para ambas especies de *Acacia* y de *P. calyculatus* en el modelo generado por Maxent.

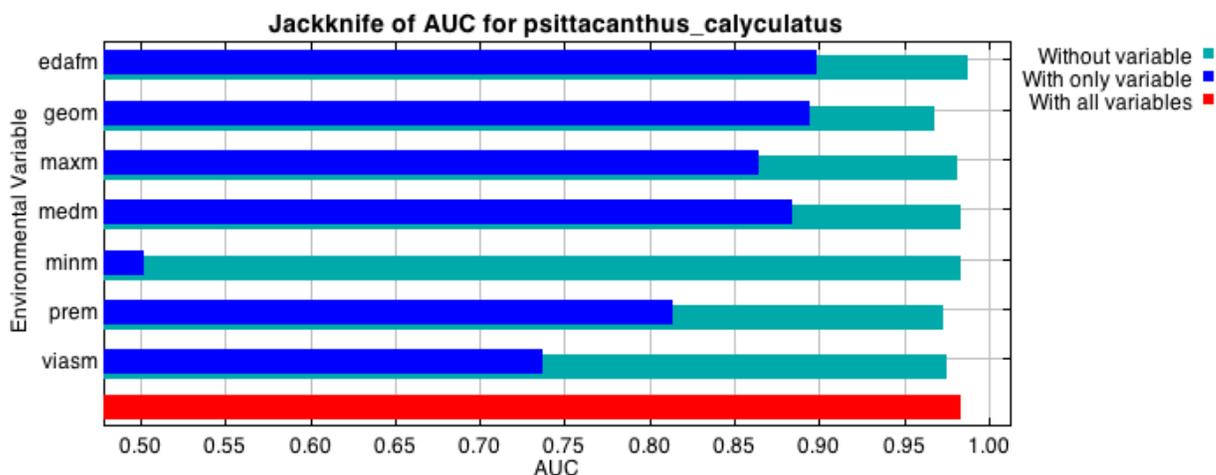
Variable	<i>Acacia sp</i> Porcentaje de contribución	Variable	<i>Psittacanthus calyculatus</i> Porcentaje de contribución
Precipitación anual	34.2	Precipitación anual	30.3
Edafología	23.3	Edafología	27.3
Temperatura mínima anual	20.1	Temperatura máxima anual	18.7
Temperatura máxima anual	14.9	Vías de comunicación	12.9
Geología	5.3	Geología	6.9
Vías de comunicación	1.6	Temperatura media anual	3.9
Temperatura media anual	0.7	Temperatura mínima anual	0

Figura 5. Pruebas Jackknife de prueba de las variables en el modelo para *P. calyculatus*. (A) Prueba de ganancias de los datos de ensayo, (B) Ganancia de datos de prueba, (C) Prueba de AUC.

(A)



(B)



En (A) de la Figura 5, la variable ambiental que más disminuye la ganancia cuando esta se utiliza de manera aislada fue la de edafología, la cual parece que contiene información más importante en sí misma. La variable que disminuye la ganancia cuando se omite es la de vías de comunicación, la cual parece tener más información que no está presente en las otras variables. La prueba de Jackknife con AUC muestra que no hay una variable que por sí sola prediga de manera más efectiva la distribución de los datos de frecuencia que fueron seleccionados para probar el modelo.

### 3.4 Discusión.

En general, los resultados muestran que *Psittacanthus calyculatus* tiene preferencia hacia tres especies de la familia de las leguminosas en el BTC estudiado. A pesar de que Huerta y Cházaro (1997) llegaron a encontrar 20 especies de hospedero distintas, las más frecuentes pertenecen a sólo tres familias, incluyendo a las leguminosas, encontrando a ambas especies de *Acacia* mencionadas en este trabajo y a una especie de *Prosopis*. Esto sugiere que las leguminosas son un hospedero común para *P. calyculatus*.

#### *Diferencias entre las comunidades vegetales.*

La mayoría de las poblaciones de parásitos dependen de la disponibilidad del hospedero (Donohue 1995). La diferencia entre la riqueza, diversidad y valores de importancia de los hospederos en los BTC con y sin muérdago, sugiere una relación entre la presencia de *P. calyculatus* y el cambio en la estructura de la comunidad vegetal. Roxburgh y

Nicolson (2005) encontraron que la prevalencia de infección del muérdago *Plicosephalus kalachariensis* el cual presenta una especificidad alta, estaba relacionada a la abundancia de su hospedero. El impacto de las plantas parásitas en una comunidad puede extenderse, especialmente si la planta a la que más parasitan es dominante en la comunidad (Press y Phoenix 2005). Por lo tanto un BTC, con hospederos de *P. calyculatus* con valores de importancia altos es más susceptible a la colonización por el muérdago, ya que hay mayor disponibilidad de “sustrato” al cual se pueda adherir la semilla y desarrollarse con éxito.

#### *Agregación y asociación espacial de P. calyculatus y sus hospederos.*

El agrupamiento en muérdagos sobre sus hospederos es muy común. Esta distribución agregada ha sido observada en varias especies como *Phoradendron* spp. (Larson 1996, Aukema y Martínez del Río 2002a Aukema, 2004), *Trixteris aphyllus* (Medel *et al* 2004), *Trixteris corymbosus* (García *et al* 2009) y *Trixteris verticillatus* (Lemaitre *et al* 2001). Como se esperaba, *P. calyculatus* tiene un patrón espacial agregado entre sus hospederos. Otros estudios del género *Psittacanthus* que han documentado este arreglo son *P. robustus* (Monteiro y Yamamoto 1992, Sales-Teodoro *et al* 2010), *P. biternatus*, *P. plagiophyllus* y *P. eucalyptifolius* (Fadini y Lima 2012). Las aves vectores también pueden tener una influencia importante en esta distribución (Aukema y Martínez del Río 2002b). Sales-Teodoro *et al* (2010) afirman que los patrones de distribución y comportamiento de los dispersores de semillas son directamente responsables del patrón de distribución del muérdago. Esto puede deberse a que el grupo de muérdagos que comparten el mismo hospedero se hace más conspicuo y atractivo para los pájaros (Larson, 1996), por lo que las aves son atraídas por la presencia de los frutos del muérdago, entonces pueden incrementar su agregación al depositar las semillas en hospederos cercanos (Medel *et al* 2004), reforzando así el ciclo de interacción muérdago-dispersor, donde los árboles infectados reciben muchas más semillas (Overton 1994).

Ambas especies de *Acacia* mostraron un arreglo agregado. Al considerar a los árboles hospederos como parches y único sustrato donde la población de muérdago puede habitar (Overton, 1994), la distribución agrupada de los hospederos puede incrementar la agregación de la misma manera como la anteriormente descrita. Los patrones espaciales también pueden influir en las decisiones de los frugívoros, como indica el modelo de Carlo y Morales (2008);

cuando los árboles con fruto presentaban agregación, aumentaba la disparidad en las tasas de remoción y disminuía la distancia de dispersión de semilla, debido a que las aves se movieron a menor distancia cuando existía una densidad mayor en los doseles. Esto sugiere que aunque este patrón de distribución agregada presenta una ventaja para el muérdago en cuanto a visibilidad y atractivo, también puede mermar la capacidad de dispersión de la semilla en términos de distancia, concentrando así las poblaciones del parásito en un solo sitio.

*A. schaffneri* fue el hospedero de *P. calyculatus* con el índice de asociación con más alto. Las especies del género *Acacia* suelen ser hospederos de muérdago, Dean (1994) registró en Sudáfrica 24 especies de muérdago como parásitas del género, considerándolo el hospedero más importante. El género también se describe como el hospedero principal en varios estudios (Donohue 1995; Bowie y Ward 1994, Roxburgh y Nicolson 2005), o como un hospedero común (Barlow y Wiens 1977, Lopez de Buen y Ornelas 2002, Dzerefos *et al* 2003).

Como parte de la comunidad vegetal del clima semiseco (Zamudio *et al* 1992), *Acacia* es tolerante a la sequía (Clemens y Jones 1978) y resiste los siete meses de la temporada seca del BTC. Esta característica la hace un hospedero conveniente para el muérdago debido a que puede proveer de agua al muérdago durante la mayor parte del año, ya que los muérdagos de la familia Loranthaceae tienen una tasa de transpiración mayor a la de sus hospederos (Ulman *et al.* 1985) y por lo tanto el agua es un factor limitante para su supervivencia.

#### *Observaciones de las aves como dispersoras.*

Las semillas de *Psittacanthus* son dispersadas por varias especies de aves, especialmente papamoscas, tordos y calandrias (Genini *et al.* 2012). La fructificación de *P. calyculatus* comienza en Enero (Vázquez-Collazo y Geils 2002) y coincide con la temporada de secas (Noviembre-Mayo), cuando la mayor parte de los árboles del BTC se encuentra sin hojas (Zamudio *et al.* 1992) y la abundancia de los insectos baja. Esta situación es conveniente para las aves que se alimentan tanto de insectos como de frutos. López de Buen y Ornelas (2001) estudiaron la sincronía entre la abundancia de frutos maduros de *Psittacanthus schiedeanus* y la abundancia de las aves consumidoras de estos, y observaron que la fenología del muérdago respecto a la fructificación favoreció a las aves generalistas. Esto también puede beneficiar a las migrantes neotropicales como algunas especies del género *Icterus*, López de Buen y Ornelas (2002) observaron a la especie *Icterus galbula* consumiendo de los

frutos de *P. schiedeana*. Esto muestra que los frutos de *P. calyculatus* no sólo provee de alimento a las aves residentes del BTC en temporadas de escasez de alimento, sino también a las aves que están de paso.

*Phainopepla nitens* es conocido por ser el dispersor principal del muérdago del desierto *Phoradendron californicum* (Walsberg 1975, Larson 1996, Aukema y Martínez del Río, 2002a). Sin embargo, no se había documentado a esta especie consumiendo frutos de *P. calyculatus*. El tracto intestinal de *P. nitens* se encuentra adaptado para procesar las semillas de muérdago (Walsberg 1975) y por lo cual puede considerársele como un dispersor eficiente de *P. calyculatus*.

*Mimus polyglottos*, ha sido considerado parte del ensamble de consumidores de *P. californicum* y un dispersor apropiado para sus semillas (Larson 1996). En este estudio se le considera también como posible dispersor de la especie de estudio, ya que se le observó consumiendo los frutos y regurgitando la semilla. El comportamiento bastante territorial de esta ave (Farnsworth 2011) y su tolerancia hacia los humanos podría explicar los numerosos avistamientos descansando sobre individuos de *P. calyculatus*. Al igual que *P. nitens*, *M. polyglottos* no había sido considerado como un dispersor de *P. calyculatus*.

#### *Modelo de predicción con Maxent.*

En el modelo obtenido (Figura 4), la línea de las omisiones de prueba se encuentra cercana a la línea de omisión predicha y en algunos puntos se ubica por debajo de la línea de omisión, lo que indica que los datos de prueba y aprendizaje no son independientes, esto podría deberse a que los datos de muestra son pocos, a pesar de que se ha probado la eficiencia del modelo con pocos puntos de presencia (Hernández *et al.* 2006), o que estos se encuentran espacialmente muy cercanos entre sí, ya que Maxent asigna una probabilidad de presencia a cada celda del área de estudio (Phillips *et al.* 2006) y si los puntos están a menor distancia que las dimensiones de la celda (en este caso serían 20 m) esta circunstancia se puede subestimar su valor. Esto refuerza la idea de una distribución agregada del muérdago.

En el cuadro de porcentaje de importancia de las variables, *P. calyculatus* y sus hospederos presentan valores similares de precipitación anual y edafología y se ubican como las variables principales que utilizó Maxent para hacer el modelo. Esta similitud podría ser debida a la

relación estrecha que tiene el muérdago con sus hospederos debido a su naturaleza de hemiparásita y explicar más bien la distribución de *Acacia* spp.

Ninguna de las pruebas Jackknife muestran alguna variable en particular que explique completamente la distribución del muérdago, la cual podría ser explicada mejor con otras variables que no fueron utilizadas como la presión antrópica (Donohue, 1995) y la interacción con las aves dispersoras (Aukema y Martínez del Río 2002b).

### 3.5 Conclusiones.

Este estudio ayuda a comprender mejor las interacciones de *Psittacanthus calyculatus* con sus hospederos y sus vectores de semilla en el bosque tropical caducifolio. Aún cuando la diversidad de especies de árboles y la disponibilidad de hospedero no son el factor principal en la definición de la distribución del muérdago, se encontró que una diversidad baja y una dominancia fuerte por parte de los hospederos, está relacionada a mayores densidades de muérdago.

A partir de la distribución de las especies de hospedero se puede determinar los patrones de distribución del muérdago, la agregación de los primeros puede reforzar las dinámicas resultantes de la distribución ya agregada del muérdago y aunque *P. calyculatus* puede tener múltiples hospederos a través de diferentes tipos de vegetación, en el BTC estudiado, mostró un comportamiento especialista estando fuertemente asociado con *A. schaffneri* y *A. farnesiana*.

*M. polyglottos*, *Icterus parisorum* y *P. nittens* frecuentan a *P. calyculatus* usándolo como recurso alimenticio, las observaciones y los estudios con otras especies de muérdago, indican que pueden comportarse como dispersores eficientes de las semillas.

Las variables ambientales estudiadas no influyen de una manera determinante la distribución de *P. calyculatus*.

### 3.6 Literatura citada.

- Arruda, R. L., Carvalho, y Delclaro, K. 2006. Host specificity of a Brazilian mistletoe, *Struthanthus* aff. *polyanthus* (Loranthaceae), in cerrado tropical savanna. *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 201, 2: 127-134.
- Aukema, J. y Martínez-Del Río, C. 2002a. Where does a fruit-eating bird deposit mistletoe seeds? seed deposition patterns and an experiment. *Ecology* 83, 12: 3489-3496.
- Aukema, J. y Martínez-Del-Río, C. 2002b. Mistletoes as parasites and seed dispersing birds as disease vectors: current understanding, challenges and opportunities. *Ecography*, 25: 139-144.
- Aukema, J. 2004. Distribution and dispersal of desert mistletoe is scale-dependent, hierarchically nested. *Ecography* 27, 2:137-144.
- Barlow, B. A. y D. Wiens. 1977. Host-Parasite Resemblance in Australian Mistletoes : The Case for Cryptic Mimicry. *Evolution*, 31 (1): 69-84.
- Bello-González, M. A. 1984. Estudio de muérdagos (Loranthaceae) en la región Tarasca, Michoacán. *Boletín Técnico*. 102. México, DF: Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos, Instituto Nacional de Investigaciones Forestales. 62 pp.
- Bowie, M, and 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.
- Carlo, T.A. y J. M. Morales. 2008. Inequalities in Fruit-removal and Seed Dispersal : Consequences of Bird Behaviour, Neighbourhood Density and Landscape Aggregation. *Journal of Ecology* 96 (1): 609–618.
- Clemens, J., y Jones, P. G. 1978. Modification of drought resistance by water stress conditioning in *Acacia* and *Eucalyptus*. *Journal of Experimental Botany* 29 (4): 895-904.
- Dean, W. R. J., J. J. Midgley, y W. D. Stock. 1994. The Distribution of Mistletoes in South Africa: Patterns of Species Richness and Host Choice. *Journal of Biogeography* 21 (5): 503.
- Donohue, K. 1995. The spatial demography of mistletoe parasitism on a yemeni *Acacia*. *International Journal of Plant Sciences* 156, 6: 816-823.
- Downey, P.O., Gill, A.M. and Banks, J.C.G. 1997. The influence of host attributes on mistletoe colonization: an example from Mulligan's Flat Nature Reserve, A.C.T. *The Victorian Naturalist* 114: 110–115.
- Downey, P. O. 1998. An Inventory of Host Species for Each Aerial Mistletoe Species (Loranthaceae and Viscaceae) in Australia. *Cunninghamia* 5 (3): 685–720.
- 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.

- Ehrlich, P., Dobkin, D. S., y Wheye, D. 1988. Birder's Handbook: A Field Guide to the Natural History of North American Birds. Touchstone.
- Elith, J., Phillips, S. J., Hastie, T., Dudík, M., Chee, Y. E., & Yates, C. J. 2011. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions*. 17: 43-57.
- Fadini, R. F. and A.P. Lima. 2012. Fire and Host Abundance as Determinants of the Distribution of Three Congener and Sympatric Mistletoes in an Amazonian Savanna. *Biotropica* 44 (1): 27–34.
- Farnsworth, G. L., Pollock K. H., J. D. Nichols, T. R. Simons, J. E. Hines, and J. R. Sauer. 2002. “A Removal Model for Estimating Detection Probabilities From Point-Count Surveys.” *The Auk* 119 (2): 414–425.
- García, D., Rodríguez-Cabal, M., y G. C. Amico. 2009. Seed dispersal by a frugivorous marsupial shapes the spatial scale of a mistletoe population. *Journal of Ecology* 97 (2): 217-229.
- Genini J, Cortes M. C., Guimaraes P. R., y Galetti M. 2012. Mistletoes Play Different Roles in a Modular Host – Parasite Network. *Biotropica* 44 (2): 171-178.
- Hernandez, P. A., Graham, C. H., Master, L. L., and Albert, D. L. 2006. The effect of sample size and species characteristics on performance of different species distribution modeling methods. *Ecography*, 29(5), 773-785.
- Hoffmann, A. J., Fuentes, E. R., Cortés, I., Liberona, F. y Costa V. 1986. *Tristerix tetrandus* (Loranthaceae) and its host plants in the Chilean matorral: patterns and mechanisms. *Oecologia* 6: 202–206.
- Huerta, M. y Cházaro M. 1997. La Familia Loranthaceae (muérdagos) de la Sierra de Tapalpa, Jalisco, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 42, 483-94
- INEGI. Marco Geoestadístico Municipal 2005, versión 3.1.
- Kumar, S., y Stohlgren, T. J. 2009. Maxent modeling for predicting suitable habitat for threatened and endangered tree *Canacomyrica monticola* in New Caledonia. *Journal of Ecology and natural Environment*, 1(4), 094-098.
- Larson, D. L. 1996. Seed Dispersal by Specialist versus Generalist Foragers : The Plant's Perspective. *Oikos* 76 (1): 113-120.
- Leimu, R. 2010. Habitat quality and population size as determinants of performance of two endangered hemiparasites. *Annales Botanici Fennici* 47: 1-13.
- Lemaitre, A. B., Troncoso, A. J., y Niemeyer, H. M. 2011. Host preference of a temperate mistletoe: Disproportional infection on three co-occurring host species influenced by differential success. *Austral Ecology*, 37(3), 339-345.
- López de Buen L. y Ornelas J. F. 2001. Seed Dispersal of the Mistletoe *Psittacanthus schiedeana* by Birds in Central Veracruz, Mexico. *Biotropica* 33, (3): 487-494
- López de Buen L. y Ornelas J. F. 2002. Host compatibility of the cloud forest mistletoe *Psittacanthus schiedeana* (Loranthaceae) in central Veracruz, México. *Journal of Botany* 89: 95-102.

- 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*. Vol. 77 (3):912-921.
- Medel, R. 2000. Assessment of Parasite-Mediated Selection in a Host-Parasite System in Plants. *Ecology*, Vol. 81, No. (6): 1554-1564
- Medel, R., E. Vergara, A. Silva, y M. Kalin-Arroyo. 2004. Effects of Vector Behavior and Host Resistance on Mistletoe Aggregation. *Ecology* 85(1): 120-126.
- Monteiro, R. F., Martins, R. P., y Yamamoto, K. 1992. Host specificity and seed dispersal of *Psittacanthus robustus*(Loranthaceae) in south-east Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 8(3): 307-314
- Norton, R. J. Hobbs y L. Atkins. 1995. Fragmentation, Disturbance, and Plant Distribution: Mistletoes in Woodland Remnants in the Western Australian Wheatbelt. *Conservation Biology* 9 (2):426-438.
- Norton, D. A., J. J. Ladley, y H. J. Owen. 1997. Distribution and population structure of the loranthaceous mistletoes *Alepis flavida* , *Peraxilla colensoi*, and *Peraxilla tetrapetala* within two New Zealand *Nothofagus* forests. *New Zealand Journal of Botany* 35: 323-336.
- Norton, D. y J. Ladley. 1998. Establishment and early growth of *Alepis flavida* in relation to *Nothofagus solandri* branch size. *New Zealand Journal of Botany* 36:213-217
- Norton, D. A., y M. A. Carpenter. 1998. Mistletoes as parasites: Host specificity and speciation. *Trend. Ecol. Evol.* 13: 101–105.
- Ortega-Huerta, M. A., y Peterson, A. T. 2008. Modeling ecological niches and predicting geographic distributions: a test of six presence-only methods. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 79(1), 205-216.
- Ollerton, J., Stott, A., Allnutt, E. Shove, S., Taylor, C. y E., Lamborn. 2007. “Pollination Niche Overlap Between a Parasitic Plant and Its Host.” *Oecologia* 151 (3): 473–485.
- Overton, J. McC. 1994. Dispersal and Infection in Mistletoe Metapopulations. *The Journal of Ecology* 82 (4):711-723.
- Pennings, S. C y R. M. Callaway. 2002. Parasitic plants: parallels and contrasts with herbivores. *Oecologia* 131: 479-489.
- Perry, J. N. 1998. Measures of Spatial Pattern for Counts. *Ecology*, 79(3):1008–1017
- Perry, J.N., L. Winder, J.M. Holland, y R.D. Alston. 1999. Red-blue Plots for Detecting Clusters in Count Data. *Ecology Letters* 2 (2): 106–113.
- Perry, J. N. y P. Dixon. 2002. A new method to measure spatial association for ecological count data. *Ecoscience* (in press).
- Phillips, S. 2005. A brief tutorial on Maxent. AT&T Research.
- Phillips, S.J. y Dudík, M. 2008. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*, 31 (1): 161–175.

- Press, M. C. y G. K. Phoenix. 2005. Impacts of Parasitic Plants on Natural Communities. *New Phytologist* 166 (1): 737-751.
- Roxburgh, L., y S. W. Nicolson. 2008. Differential dispersal and survival of an African mistletoe: does host size matter? *Plant Ecology* 195 (1): 21-31.
- Sibley, D. A. 2000. *The Sibley guide to birds*. Alfred A. Knopf, New York.
- Sinha, A., y K. S., Bawa. 2002. Harvesting techniques, hemiparasites and fruit production in two nontimber forest tree species in south India. *Forest Ecology and Management* 168: 289-300
- Sales-Teodoro, G., E. van den Berg, M. de Castro-Nunes Santos, y F. de Freitas-Coelho. 2010. How does a *Psittacanthus robustus* Mart. population structure relate to a *Vochysia thyrsoidea* Pohl. host population? *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 205 (12): 797-801.
- Sargent, S. 1995. Seed Fate in a Tropical Mistletoe: The Importance of Host Twig Size. *Functional Ecology* 9 (2): 197.
- Stohlgren, T. J., Falkner, M. B. y L. D. Schell. 1995. A Modified-Whittaker nested vegetation sampling method. *Vegetatio* 117: 113-121
- Ulman, Lange, Ziegler, Ehleringer, Schulze y Cowan. 1985. Diurnal courses of leaf conductance and transpiration of mistletoes and their hosts in Central Australia. *Oecologia*. 67:577-587
- Vázquez-Collazo y B. W. Geils, 2002. *Psittacanthus* in Mexico. En: *Mistletoes of North American Conifers*. Gen. Tech. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station. 123 p.
- Vidal-Russell, R. y D. L. Nickrent. 2008. Evolutionary relationships in the showy mistletoe family (Loranthaceae). *American journal of botany* 95 (8): 1015-29.
- Walsberg, G. E. 1975. Digestive Adaptations of *Phainopepla nitens* Associated with the Eating of Mistletoe Berries. *The Condor* 77 (2): 169-174.
- Watson, D. M. 2001. Mistletoe: a Keystone Resource in Forests and Woodlands Worldwide. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11 (1): 6-249
- Zamudio, S., R. Rzedowski, E. Carranza y Calderón., G. 1992. La vegetación en el estado de Querétaro. CONCYTEQ. 92pp.

#### 4. Literatura citada

- Aukema, J. y Martínez-Del Río, C. 2002a. Where does a fruit-eating bird deposit mistletoe seeds? seed deposition patterns and an experiment. *Ecology* 83 (12): 3489-3496.
- Arruda, R. L., Carvalho, y Delclaro, K. 2006. Host specificity of a Brazilian mistletoe, *Struthanthus aff. polyanthus* (Loranthaceae), in cerrado tropical savanna. *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 201 (2): 127-134.
- Kareiva, P. 1994. Special Feature: Space: The Final Frontier for Ecological Theory. *Ecology*, 75(1), 1-1
- Mathiasen, R.L., Nickrent, D.L., Shaw, D. C. y Watson, D. M. 2008. Mistletoes Pathology, Systematics, Ecology, and Management. *Plant Disease* 92 (7): 988- 1006.
- McElhany, P., Real, L. y Power, A. 1995. Vector preference and disease dynamics: a study of barley yellow dwarf virus. *Ecology* 76: 444–457
- Moermond, T. C., y Denslow, J. S. 1985. Neotropical avian frugivores: patterns of behavior, morphology, and nutrition, with consequences for fruit selection. *Ornithological Monographs*, 865-897.
- Nickrent, Daniel L. 2001. Santalales (Mistletoe) En: *Encyclopedia of Life Sciences*. John Wiley & Sons, Ltd
- Norton, D. A., & M. A. Carpenter. 1998. Mistletoes as parasites: Host specificity and speciation. *Trend. Ecol. Evol.* 13: 101–105.
- Orsini, Jean-Paul. 1999. *Bugs, Beasts and Biodiversity: Exploring Biodiversity in the Southwest of Western Australia*, Australian Association for Environmental Education, Gordon Reid Foundation, Murdoch, WA.
- Watson, David M. 2001. Mistletoe: a Keystone Resource in Forests and Woodlands Worldwide. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11, (1) 6-249
- Vázquez-Collazo & Geils, Brian W. 2002. *Psittacanthus* in Mexico. En: *Mistletoes of North American Conifers*. Gen. Tech. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station. 123 p.