



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

INTERACCIONES ENTRE DOS ESPECIES DE
MUÉRDAGO ENANO (*Arceuthobium* spp.) Y *Pinus*
hartwegii EN EL PARQUE NACIONAL
ZOQUIAPAN, ESTADO DE MÉXICO: EL PAPEL
DEL DISTURBIO.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A:

MÓNICA ELISA QUEIJEIRO BOLAÑOS

TUTOR
DR. ZENÓN CANO SANTANA



2007



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Hoja de datos del jurado

1. Datos del alumno

Apellido paterno: Queijeiro
Apellido materno: Bolaños
Nombre(s): Mónica Elisa
Teléfono: 56 92 18 64
Universidad: Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad: Facultad de Ciencias
Carrera: Biología
No. de cuenta: 300693669

2. Datos del tutor

Grado: Dr.
Nombre(s): Zenón
Apellido paterno: Cano
Apellido materno: Santana

3. Datos del sinodal 1

Grado: Dr.
Nombre(s): Carlos
Apellido paterno: Martorell
Apellido materno: Delgado

4. Datos del sinodal 2

Grado: Dra.
Nombre(s): María Graciela
Apellido paterno: García
Apellido materno: Guzmán

5. Datos del sinodal 3

Grado: Dra.
Nombre(s): Lucía
Apellido paterno: Almeida
Apellido materno: Leñero

6. Datos del sinodal 4

Grado: M. en C.
Nombre(s): Iván
Apellido paterno: Castellanos
Apellido materno: Vargas

7. Datos del trabajo escrito

Título: Interacciones entre dos especies de muérdago enano (*Arceuthobium* spp.) y *Pinus hartwegii* en el Parque Nacional Zoquiapan, Estado de México: El papel del disturbio.
No. de páginas: 50 p.
Año: 2007

A mis padres

Agradezco a toda la gente que me ha apoyado y por la cual fue posible este trabajo. A mis maestros de taller, Jorge Meave, Carlos Martorell, María del Carmen Mandujano, Zenón Cano, Teresa Valverde, Consuelo Bonfil y Silvia Castillo, por enriquecerme con sus clases.

A mis sinodales, Carlos Martorell, Lucía Almeida, Graciela García Guzmán e Iván Castellanos por sus valiosos comentarios. A Zenón Cano por todas sus enseñanzas y dedicación hacia me tesis.

A Iván Castellanos, Víctor López, Isael Victoria, Concepción Martínez, Luis Eduardo Fonseca y Vladimir Granados por su ayuda en el campo. Sin ustedes no hubiera realizado nada.

Al Dr. David Cibrián Tovar y al Ing. Pedro Plateros Gastélum por permitir quedarme en la Estación Forestal Zoquiapan de la Universidad Autónoma de Chapingo.

A todos aquellos maestros, compañeros y amigos que hicieron que mi paso por la facultad fuera la mejor experiencia posible. A mis amigos, Nancy, Lizzette, Omar, Coni y los que falten por mencionar por ser lo mejor de Ciencias. A mis incondicionales: Ale, Paulina y Andrea.

A Vladimir por estar siempre ahí, por ayudarme a mantener la calma. Tu apoyo fue fundamental y ... tú sabes, T.A.M.

A mi familia y mis hermanos. A mis padres por creer siempre en mí, por su apoyo incondicional, sin ellos no lo hubiera logrado. Gracias.

ÍNDICE

Resumen	2
I. Introducción	4
1.1 Plantas parásitas	4
1.2 El muérdago enano	5
1.3 Ecología del muérdago enano	6
1.4 Efectos y control del muérdago enano	8
1.5 Disturbio	10
1.5.1 El régimen de disturbio	11
1.5.2 Disturbios que afectan a los bosques de coníferas	12
a) El fuego	12
b) Fragmentación	13
c) Modificación en el ciclaje de nutrientes	14
d) Pastoreo y pisoteo por ganado	14
1.6 El disturbio y las plantas parásitas	15
1.6.1 Relación con el fuego	15
1.6.2 Relación con la fragmentación, el pastoreo y pisoteo por ganado	16
1.7 Antecedentes	17
1.8 Objetivos e hipótesis	19
II. Materiales y métodos	21
2.1 Especies de estudio	21
2.2 Sitio de estudio	24
2.3 Métodos	25
2.3.1 Patrón de distribución horizontal	25
2.3.2 Variables relacionadas con el porcentaje de árboles infestados: el papel del disturbio	26
2.3.3 Distribución de alturas	26
2.3.4 Análisis	27
III. Resultados	29
3.1 Patrón de distribución horizontal	29
3.2 Variables relacionadas con el porcentaje de árboles infestados: el papel del disturbio	30
3.3 Distribución de alturas	35
IV. Discusión	37
4.1 Interacción muérdago-muérdago	37
4.1.1. La hipótesis de competencia	37
4.1.2. La hipótesis de hábitats diferenciales	39
4.2 Variables relacionadas con el porcentaje de árboles infestados: el papel del disturbio	40
4.3 Perspectivas de estudio	43
4.4 Conclusiones	44
Literatura citada	46

Queijeiro B., M. E. 2007. Interacciones entre dos especies de muérdago enano (*Arceuthobium* spp.) y *Pinus hartwegii* en el Parque Nacional Zoquiapan, Estado de México: El papel del disturbio. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. 50 pp.

RESUMEN

Las plantas parásitas son aquellas que dependen de una hospedera para su supervivencia, ya que de ella obtienen agua, nutrientes inorgánicos y compuestos orgánicos. Por lo tanto, afectan negativamente el crecimiento y la fecundidad de la planta hospedera. Los muérdagos enanos (Viscaceae) tienen una amplia distribución en México y constituyen la segunda causa de daño forestal después de los incendios. Se ha reportado que al sur del cerro Papayo dentro del Parque Nacional Zoquiapan los árboles de *Pinus hartwegii* mayores a 2 m presentaban un 76.6% de individuos infestados por *Arceuthobium globosum* subsp. *grandicaule*. En este parque existe además otra especie de muérdago enano, *Arceuthobium vaginatum*, que se encuentra sobre *P. hartwegii* y que en ocasiones es simpátrica en una misma área con *A. globosum* subsp. *grandicaule*. Se plantea como objetivo conocer los rasgos básicos de la interacción entre *A. globosum* subsp. *grandicaule*, *A. vaginatum* y su hospedero (*P. hartwegii*), así como la relación de la incidencia (porcentaje de árboles infestados) de muérdago enano con el disturbio. Se seleccionaron 24 parcelas de 60 × 55 m con árboles de *P. hartwegii* en las que se registraron características topográficas, densidad de árboles hospederos y no hospederos y la incidencia de cada especie de muérdago. Se registraron seis indicadores de disturbio: zonas quemadas, presencia de boñigas, basura, zonas denudadas, densidad de árboles muertos y árboles talados. En una zona cercana al cerro Papayo se registró la altura del árbol a la que se distribuían las dos especies de muérdago enano cuando se estaban sobre un mismo individuo de *P. hartwegii*. Se encontró que *A. vaginatum*

infesta hasta en un 47% de los árboles de *P. hartwegii*, mientras que *A. globosum* subsp. *grandicaule* se encuentra hasta en un 37% ($N = 24$ parcelas). Las dos especies de muérdago se encuentran asociadas negativa y significativamente. La incidencia de *A. vaginatum* es afectada positivamente por la pendiente del terreno y negativamente por la incidencia de *A. globosum*. Por su parte, la incidencia de *A. globosum* es afectada positivamente por la altitud y por la densidad de árboles no hospederos, y negativamente por la incidencia de *A. vaginatum*. No se registró ningún efecto significativo con alguno de los seis indicadores de disturbio considerados. *A. vaginatum* se distribuye a una altura de los árboles significativamente más baja que *A. globosum*. La distribución de las dos especies dentro del Parque Nacional Zoquiapan está marcada por la topografía y por la presencia de la otra especie. Los resultados sugieren que ambas especies compiten entre sí.

Palabras clave: competencia, disturbio, muérdago enano, parasitismo, *Pinus hartwegii*.

I. INTRODUCCIÓN

1.1. Plantas parásitas.

El parasitismo es un tipo de interacción entre dos especies en la que una de ellas se ve beneficiada al obtener sus recursos de la segunda especie, la cual se ve perjudicada. En particular, el parasitismo planta-planta es común en muchos ecosistemas terrestres ya que aproximadamente el 1% de las especies de angiospermas son plantas parásitas (Musselman y Press, 1995).

Existen 16 familias de plantas parásitas. Las más relevantes en cuanto a su distribución e importancia, principalmente económica son: Loranthaceae, que integra a los muérdagos; Viscaceae, donde se encuentran los muérdagos enanos; Santalaceae, representada principalmente por el sándalo y Scrophulariaceae, con el género *Striga* que es una hierba que daña cultivos en África y Asia (Manion, 1991).

Los muérdagos enanos de la familia Viscaceae tienen importancia en Norteamérica por su amplia distribución, en especial el género *Arceuthobium*, cuyo ataque constituye la segunda causa de daño a los bosques de coníferas de México, después de los incendios (Hawksworth, 1983).

Casi todas las plantas parásitas carecen de raíces verdaderas y en ocasiones de hojas fotosintéticas, y tienen estructuras especializadas que les permiten extraer los nutrientes a partir de un hospedero. Los haustorios son estructuras similares a las raíces, pero estos carecen de cubierta radical y los pelos radicales son muy reducidos, el floema es reducido o ausente y está compuesto en su mayor parte por elementos de vaso; a partir de éstos se conecta el sistema vascular de las dos plantas y se traslocan elementos nutritivos de una planta a otra (Blanchard y Tattar, 1997).

Las plantas parásitas se clasifican de acuerdo con la parte del hospedero en la que están insertados y la presencia de clorofila. Si el haustorio se encuentra debajo de la tierra se les considera *parásitos de raíz* y si se encuentra por encima de ésta son *parásitos aéreos*. Cuando la planta carece o tiene concentraciones muy bajas de clorofila se le denomina *holopárasita* pues no es capaz de fotosintetizar y extrae todos sus recursos orgánicos del hospedero; en cambio, cuando se trata de una planta fotosintética que no depende totalmente del hospedero se le llama *hemiparásita* (Musselman y Press, 1995).

1.2. El muérdago enano.

Los muérdagos son plantas del orden Santales hemiparásitas del tallo aéreo de plantas vasculares que van desde pinos hasta cactáceas y tienen una distribución cosmopolita (Aukema y Martínez del Río, 2002). En particular, los muérdagos enanos del género *Arceuthobium* son los más extendidos en México y afectan severamente a los bosques de coníferas causando pérdidas económicas significativas (Hawksworth, 1983; Manion, 1991). La mayor parte de las especies del género se distribuyen en América donde están presentes 24 de las 29 especies existentes y se extiende, con mayor frecuencia, desde el oeste de Estados Unidos hasta el centro de México (Barlow, 1983).

El género *Arceuthobium* lo constituye un grupo de arbustos de no más de 20 cm de altura, de diversos colores que son parásitos aéreos de árboles de las familias Pinaceae y Cupressaceae, por lo que se distribuyen en bosques templados (Hawksworth y Wiens, 1996). Sus hojas son inconspicuas, escuamiformes, en pares opuestos y generalmente del mismo color del tallo; las flores pueden ser masculinas o femeninas y se reproducen a partir de los cuatro años de edad (Agrios, 2005).

El ciclo de vida del muérdago enano, de acuerdo con Hawksworth *et al.* (2002), está comprendido por cuatro fases importantes: dispersión, establecimiento, incubación y reproducción. La dispersión comienza con la expulsión de tipo balística de las semillas de los frutos maduros, el establecimiento va desde la llegada de la semilla a un sitio propicio hasta que la relación parasítica comienza, lo que da paso a varios años de incubación en los cuales se desarrolla un complejo sistema endofítico debajo de la corteza del hospedero con la formación de haustorios. Posteriormente, se da inicio a la etapa reproductiva con la producción de tallos aéreos con flores.

Arceuthobium tiene varias modificaciones anatómicas que le facilitan su dispersión, como son el pedicelo de su fruto y una sustancia pegajosa que se llama viscina que le facilita a las semillas adherirse al hospedero después de la explosión del fruto que expulsa la semilla a una velocidad de casi 24 m/s debido a la presión hidrostática (Hawksworth *et al.*, 2002). Los muérdagos enanos tienen características florales que les permiten tener tanto síndrome entomófilo como anemófilo, aunque sólo se ha observado la polinización por viento (Hawksworth y Wiens, 1996). Las poblaciones de muérdago se encuentran agregadas, por lo que la infestación por éstos se describe de manera común con base en los siguientes criterios: 1) *incidencia*, que es el porcentaje de árboles infestados, 2) *severidad*, que se refiere a la abundancia relativa del muérdago, 3) *extensión*, que es el área de distribución y 4) *patrones temporales*, que se refiere al contagio, *i.e.* al incremento en el número de árboles infectados y en la extensión (Hawksworth *et al.*, 2002).

1.3. Ecología del muérdago enano.

La fenología de *Arceuthobium* se desarrolla de la siguiente manera: las semillas se desarrollan desde mediados del verano hasta finales de otoño, cuando son descargadas del

fruto. Después de la dispersión, las semillas germinan generalmente durante el invierno o, en ocasiones, a principios de la primavera. Cerca de dos años posteriores a la infección aparece la hipertrofia alrededor del tejido infectado. Un año después, aparecen los primeros tallos y los frutos maduros aparecen hasta dos años después de la emergencia de los primeros tallos (Hawksworth y Wiens, 1996; Blanchard y Tattar, 1997).

Algunos miembros de la familia Viscaceae causan una disminución de asociaciones micorrízicas en los hospederos en comparación con las plantas no afectadas y, al parecer, también una menor proporción de organismos femeninos (Musselman y Press, 1995).

El muérdago enano parece tener una relación de suma importancia con los factores ambientales, como el clima y la topografía, que son los que han marcado su distribución actual (Hawksworth y Wiens, 1996). Los factores climáticos probablemente sean la principal limitante de su distribución; ya que algunas especies de *Arceuthobium* no soportan temperaturas bajas. Esto no sólo afecta la supervivencia del individuo sino su éxito reproductivo. Su mortalidad está ampliamente relacionada con la elevación y la latitud en la que se puede distribuir el muérdago enano, ya que se deben encontrar en intervalos donde el clima es adecuado; es decir, donde exista la temperatura y la humedad que tolere el muérdago enano. Esto conlleva a que algunas especies de *Arceuthobium* pueden ser más comunes en cerros y colinas que al pie de éstos o en terrenos bajos, aunque se presentan con mayor frecuencia en pendientes suaves (menores al 10% de inclinación).

Un factor que influye en la distribución de *Arceuthobium* es la madurez del bosque, ya que mientras más edad tengan los árboles, se registra una mayor incidencia de muérdagos (Hawksworth y Wiens, 1996; Hernández-Benítez *et al.*, 2005).

1.4. Efectos y control del muérdago enano.

El efecto del parásito sobre el hospedero puede ser muy diverso y ser localizado o generalizado en todo el organismo. El efecto de las plantas parásitas depende de muchos factores (Musselman y Press, 1995), como son: el tamaño del parásito, la tasa de crecimiento y la actividad metabólica del parásito, el grado de dependencia ante los recursos (si es hemiparásito u holparásito) y el estado de desarrollo del hospedero. Los efectos sobre el hospedero pueden variar desde no tener alteraciones visibles hasta la muerte (Manion, 1991). También es común observar hipertrofia y en algunos casos “escobas de bruja” (Manion, 1991; Butin, 1995 y Hawksworth y Wiens, 1996), que es como se les denomina a las proliferaciones de ramillas que crecen de manera anormal sobre las ramas al ser inducidas por la acción de los haustorios (Butin, 1995; Agrios, 2005). La hipertrofia es causada por un desbalance hormonal en el área infectada lo que ocasiona una mayor división celular que se puede ver como un hinchamiento en las ramas (Butin, 1995; Agrios, 2005).

El efecto más frecuente que tiene la infestación por una planta parásita es la reducción en el crecimiento y la fertilidad del hospedero (Andrade y Cibrián, 1980; Hawksworth y Wiens, 1996) y en ocasiones puede causar la muerte de los árboles más viejos (Manion, 1991).

El muérdago enano puede dañar árboles de casi cualquier edad, aunque es más frecuente en árboles mayores a 2 m (Hernández-Benítez *et al.*, 2005), cuyo crecimiento se ve reducido de un 50 a un 80%; ya que el parásito puede remover fotosintatos y casi siempre extrae agua y minerales por lo cual generalmente se muere el tejido ubicado justo en el punto de infección (Agrios, 2005). Asimismo, la calidad de la madera se ve altamente afectada debido a las deformaciones causadas por el sistema de haustorios (Manion, 1991;

Agrios, 2005). Una gran cantidad de muérdagos sobre un árbol lo hace más propenso a infección por otros parásitos, tanto de tallo como de raíz, debido a la reducción de su vigor (Manion, 1991; Agrios, 2005).

El único medio de control conocido hasta ahora es la remoción física del parásito, ya sea quitando la rama afectada o podando el árbol entero (Manion, 1991; Agrios, 2005), ya que el muérdago rebrota constantemente (Blanchard y Tattar, 1997; Hawksworth, *et al.*, 2002). Además, se ha reportado que gran parte de las reservas de nutrientes en el muérdago se encuentran en los tallos aéreos y si éstos son removidos se da una gran dependencia de los recursos del hospedero para el rebrote a partir de el sistema endofítico (Bickford y Kolb, 2005). Como no es posible cortar todos los árboles infestados, se ha sugerido la poda de aquéllos que tienen una alta infestación según una clasificación basada en un criterio arbitrario que va de 0 a 6 de acuerdo al grado de infestación; y a partir de un valor de 4 se considera que se debe cortar el árbol, ya que cuenta con altas posibilidades de ver afectado su crecimiento (Manion, 1991; Hawksworth, *et al.*, 2002). Para su control biológico no se ha reportado algún organismo que actúe de manera importante aunque se han sugerido larvas de lepidópteros y algunos hongos que resultan significativamente dañinos para los muérdagos. Sin embargo son especies que han coevolucionado con los muérdagos y por lo tanto el daño ocasionado es muy bajo (Hawksworth y Wiens, 1996). Existen especies exóticas que serían útiles pero esto implicaría serios riesgos por la susceptibilidad no estudiada de otras especies de plantas (Hawksworth y Wiens, 1996).

También se han probado herbicidas con poco éxito, principalmente porque no dañan el sistema endofítico del parásito (Hawksworth y Wiens, 1996). Más recientemente, se ha sugerido el control mediante la resistencia genética, buscando variedades de hospederos que no sean propensos a la infección (Hawksworth y Wiens, 1996).

1.5. Disturbio.

Los disturbios son una parte común de la dinámica de los ecosistemas y tienen un fuerte impacto en los procesos como la producción primaria y secundaria, el ciclaje de nutrientes y acumulación de biomasa, entre otros. Incluso se puede considerar como un agente de selección natural en las poblaciones además de que brinda heterogeneidad en las condiciones ambientales, ya sean físicas o biológicas, lo que ha influido en la historia de vida de las especies (Sousa, 1984).

La definición de disturbio se ha ido modificando a través del tiempo. De acuerdo a Pickett y White (1985) y Pickett *et al.* (1989) un disturbio es cualquier evento discreto en el tiempo causado por factores externos al sistema de interés que interrumpe los procesos del ecosistema, comunidad o población cambiando la disponibilidad de recursos o el ambiente físico. De acuerdo con esto, los disturbios pueden ser *directos*, cuando afectan la supervivencia de los individuos, o *indirectos*, cuando influyen sobre la disponibilidad de recursos o condiciones del entorno físico (Hobbs y Huenneke, 1992).

De acuerdo con Sousa (1984) y Shea *et al.* (2004), el disturbio es un evento que altera la disponibilidad de nichos en el sistema ya sea removiendo la biomasa, desplazándola o dañándola y liberando espacios para que otros organismos puedan establecerse.

El término disturbio, aunque no distingue entre fenómenos naturales y los efectos de la actividad humana, es útil para clasificar y evaluar la perturbación causada (deterioro, frecuencia, duración, tipo, etc.). El deterioro ambiental es la transformación de un hábitat por la reducción o pérdida total de sus propiedades físicas y biológicas, lo cual causa un empobrecimiento en los servicios ecosistémicos que provee a la sociedad (Landa *et al.* 1997).

1.5.1. *El régimen de disturbio.* Los disturbios difieren de muchas maneras y para poder describir el régimen de disturbio al que se encuentra sujeto un ecosistema, se deben tomar en cuenta las siguientes características (Sousa, 1984): i) área de extensión, que se refiere al área sujeta al disturbio; ii) magnitud, que a su vez considera su intensidad (*i.e.*, la fuerza del disturbio) y la severidad (*i.e.* el daño que ocasiona el disturbio); iii) la frecuencia, que es el número de disturbios en determinado tiempo, que se puede expresar como recurrencia (el tiempo promedio entre dos eventos) o como frecuencia regional (el número total de eventos en cierto tiempo en un área determinada); y iv) predecibilidad, que es la medida de la varianza del tiempo medio entre disturbios.

Hay ciertas consecuencias benéficas del disturbio en la comunidad, ya que puede darse una mayor disponibilidad de nutrientes o algunas especies pueden depender de estos disturbios para su éxito reproductivo (Hobbs y Huenneke, 1992). Sin embargo, otras especies ven sumamente afectada su supervivencia, sobre todo si el evento es muy intenso.

Aunque el régimen de disturbio sea un componente de la comunidad, la frecuencia y la intensidad son características relevantes ya que si el evento se repite en poco tiempo y deja grandes daños la tasa de recuperación se puede ver severamente disminuida e incluso puede decrecer la diversidad (Hobbs y Huenneke, 1992). Esto constituye un asunto importante, considerando que las actividades antropogénicas han alterado estas características notablemente (Hobbs y Huenneke, 1992).

La hipótesis del disturbio medio (HDM) maneja la idea de que con un nivel medio de disturbio es posible que coexistan un mayor número de especies en un ecosistema alcanzando un pico de diversidad, ya que un disturbio intenso causaría que pocas especies sobrevivan y un disturbio leve haría que las especies más competitivas desplacen a otras (Hobbs y Huenneke, 1992; Shea *et al.*, 2004).

Los agentes de disturbio pueden ser tanto físicos como biológicos; entre los físicos los ejemplos más comunes son el fuego, las inundaciones, las sequías, las tormentas, las heladas y los deslaves, entre otros (Sousa, 1984, Shea *et al.*, 2004), mientras que los biológicos tienen que ver con la depredación, el pastoreo y las invasiones (Sousa, 1984; Hobbs y Huenneke, 1992; Shea *et al.*, 2004).

1.5.2. Disturbios que afectan los bosques de coníferas. Los disturbios más comunes que se presentan en los bosques de coníferas (Sousa, 1984) son el fuego, el pastoreo, las alteraciones del suelo, los cambios en el flujo de nutrientes y la fragmentación del hábitat. Éstos tal vez sean los que se han descrito con mayor frecuencia al ser los que se encuentran más relacionados con el hombre, ya sea porque intervienen con sus actividades, o bien porque las acciones humanas alteran las características de estos disturbios.

a) El fuego. Los incendios dentro de un ecosistema tienen la función de remover biomasa dejando áreas abiertas que dan oportunidad a otros individuos de establecerse y además, tiene un efecto fertilizador en el suelo (Hobbs y Huenneke, 1992). Las características del fuego, como la intensidad, la frecuencia y el área de extensión, dependen de una serie de factores relacionados con la disponibilidad de combustible, la frecuencia de fuentes de ignición, la humedad contenida en el combustible, la tasa de acumulación de combustible y las características físicas y químicas del combustible (Sousa, 1984; Whelan, 1995). Las condiciones climáticas influyen sobre un incendio, ya que si se trata de lugares con periodos muy cortos de sequía, los incendios se dan después de largos intervalos, mientras que lo contrario sucede en sitios con amplias temporadas de sequía (Sousa, 1984).

La distribución vertical de la temperatura durante un incendio también es un factor importante, sobre todo para la supervivencia de los organismos (Whelan, 1995). Cuando el fuego se distribuye por encima del suelo, la temperatura tiende a declinar con la altura y el

viento; sin embargo por debajo del suelo la temperatura se incrementa y el calor se distribuye rápidamente debido a que la humedad contenida en la tierra puede ser un conductor (Whelan, 1995).

Las características estructurales también son importantes ya que si el combustible está distribuido de manera espaciada, el fuego es más común en el estrato bajo; pero si el combustible es continuo se pueden dar incendios de copa, aunado a la presencia de componentes químicos volátiles en las hojas, que tienen mayores repercusiones por su severidad (Sousa, 1984; Whelan, 1995).

b) Fragmentación. La fragmentación de un sistema es causada por la discontinuidad en un hábitat en el que hay un rearrreglo a nivel del paisaje; se puede dar de manera natural (muerte de individuos, incendios, etc.) o por razones antropogénicas (tala, apertura de caminos, apertura para ganadería y agricultura). La fragmentación de un ecosistema no se aprecia directamente sobre los individuos o las poblaciones, sino que se ve más a nivel paisajístico, lo cual conlleva un reacomodo de la matriz y los parches en el paisaje que provoca cambios en el movimiento de propágulos y nutrientes y un efecto de borde. La riqueza de especies es más grande en una región con un mayor número de parches ya que hay una mayor diversidad β , sin embargo el incremento en el número de especies puede deberse a la presencia de organismos que se ven favorecidos por el efecto de borde y además, que estén dominando plantas ruderales (Hobbs y Huenekke, 1992).

La forma del parche también influye, ya que mientras más irregular sea éste, es más grande su perímetro y por lo tanto, más susceptible a la colonización por organismos de otros parches (Sousa, 1984). Cuando se cambia la configuración espacial de gran manera, principalmente por motivos antropogénicos, se modifican aspectos como el flujo biótico,

químico y físico del paisaje, lo que, a su vez, alteran las condiciones internas del parche (Hobbs, 2001).

c) Modificación en el ciclaje de nutrientes. Los procesos de ciclaje de nutrientes están dados por la inmovilización y la acumulación de nutrientes en los tejidos, en la capa de hojarasca y en el suelo mineral (Rapp, 1983). Los disturbios pueden modificar negativamente el flujo de nutrientes a través de la reforestación con especies exóticas, el uso de fertilizantes, la tala inmoderada, la quema de la vegetación, la introducción de herbívoros exóticos y la compactación del suelo, entre otros (Rapp, 1983). Otro factor es la contaminación por desechos o agentes químicos, que en concentraciones considerables afectan las respuestas fisiológicas de los organismos, lo cual puede modificar la productividad del sistema y ocasionar eutroficación (Freedman, 1995).

d) Pastoreo y pisoteo por ganado. En lugares donde la historia del pastoreo es corta; la introducción o colonización por herbívoros exóticos resulta en un cambio en la comunidad ya que las plantas que la habitan carecen de mecanismos de tolerancia al pastoreo, lo cual se manifiesta como una declinación en la riqueza y un cambio en la composición de especies. De igual manera, la desaparición de un herbívoro en una región con una historia larga de pastoreo va a ver afectada la comunidad al cambiar su régimen histórico (Hobbs y Huenneke, 1992).

El pastoreo está relacionado con el pisoteo del suelo, el cual puede ocasionar claros en la vegetación que resulten en espacios nuevos de colonización por especies ruderales o no dominantes. Cuando el pisoteo por ganado es severo (generalmente cuando es ganado introducido) hay un cambio marcado en la estructura del suelo, más si se trata de suelos arcillosos; puede haber una reducción significativa en la hojarasca y por lo tanto se

modifica la resistencia de penetración del suelo y la tasa de infiltración del agua (Hobbs, 2001).

En algunos casos, como en el suroeste de Australia, se han introducido herbívoros exóticos que han desplazado a los herbívoros nativos, debido a la competencia que se da entre las especies o por los cambios producidos en su hábitat (Hobbs, 2001). En el occidente de Estados Unidos el pastoreo intenso llevado a cabo por herbívoros exóticos ha provocado un cambio profundo del paisaje, en el que pastizales y praderas se han tornado comunidades dominadas por árboles (Borman, 2005).

1.6. El disturbio y las plantas parásitas.

Las relaciones parasíticas y la respuesta del hospedero ante el parásito se han visto modificadas debido a la introducción de fuentes de disturbio o al cambio en su régimen (Manion, 1991).

1.6.1. Relación con el fuego. El fuego es un factor limitante en la distribución de las plantas tanto parásitas como hospederas; el muérdago enano puede ser eliminado en incendios y su tasa de recuperación en algunas especies es más lenta que la del hospedero, además el humo y las altas temperaturas pueden causar inviabilidad en las semillas de *Arceuthobium*, por lo que el fuego prescrito puede ayudar a controlar las poblaciones de muérdago enano (Manion, 1991; Hawksworth y Wiens, 1996; Kipfmüller y Baker, 1998). Sin embargo, el fuego también puede causar un efecto favorecedor en la abundancia del muérdago ya que un incendio puede dejar a los árboles susceptibles de infestación al reducir su vigor (*i.e.*, el bienestar fisiológico del organismo) e incluso puede eliminar rodales de árboles resistentes al muérdago (Knight, 1987; Hawksworth y Wiens, 1996; Kipfmüller y Baker, 1998).

La presencia de muérdago está relacionada con la inflamabilidad del bosque ya que los muérdagos producen mayores cargas de combustible al incrementar la biomasa seca por medio de las deformaciones causadas en ramas, ya sea por los componentes inflamables que contengan las deformaciones o por el incremento en la capa de hojarasca; esto, aunado a la supresión de incendios en los bosques, lleva a una mayor acumulación de combustible (Knight, 1987; Kipfmüller y Baker, 1998).

1.6.2. Relación con la fragmentación, pastoreo y pisoteo por ganado. La distribución de los muérdagos en los parches está dada por la extensión que tenían antes de la fragmentación, pero también por el impacto de la fragmentación sobre ciertos eventos como la polinización y la dispersión (Norton *et al.*, 1995). En algunas especies de muérdago el impacto depende del efecto de la fragmentación sobre las aves que los dispersan (Norton *et al.*, 1995), pero en el caso de *Arceuthobium* que tiene un tipo de polinización anemófila se puede ver favorecida al haber mayor entrada de viento en los fragmentos.

En los sitios fragmentados hay una mayor presencia de ganado e incluso la apertura de claros en el ecosistema se debe a la introducción del mismo (Norton *et al.*, 1995). La severidad del pastoreo puede manifestarse sobre la estructura vegetal y del suelo (Hobbs, 2001), ya que el pisoteo reduce la infiltración del agua y las características fisicoquímicas del suelo, lo que va a cambiar la disponibilidad de nutrientes en el suelo, lo que puede tener un efecto negativo sobre el desempeño de las plantas hospedadas (Norton *et al.*, 1995; Hobbs, 2001).

La fragmentación es resultado de actividades humanas, por lo cual ésta va acompañada por otros agentes de alteración, como la acumulación de desechos que contaminan el ambiente, lo que da como resultado una alteración fisiológica de los organismos que pone en riesgo su supervivencia (Freedman, 1995). Por lo anterior, es de

esperarse que las actividades humanas afecten el vigor de las plantas hospederas de los muérdagos.

1.7. Antecedentes.

Las relaciones muérdago-hospedero han sido estudiadas principalmente desde el punto de vista de lo que le sucede al hospedero ante la relación, debido principalmente a que las coníferas afectadas por los muérdagos suelen ser especies de importancia forestal y económica (Shaw *et al.*, 2004).

Gutiérrez (1968) realizó un estudio en el cerro Telapón (Estado de México) en el que mostró que la infección por muérdago enano (*Arceuthobium* spp.) afectaba considerablemente el crecimiento de *Pinus hartwegii* y *P. montezumae* al comparar el incremento en el grosor de árboles parasitados y árboles sanos en un periodo de 10 años. Andrade y Cibrián (1980), por su parte, llevaron a cabo un estudio de la misma naturaleza en la Estación Forestal Zoquiapan, en el cual tomaron medidas de diámetro a la altura del pecho (d.a.p.) de árboles sanos y árboles infestados, además de tomar virutas para medir el grosor de los anillos de crecimiento en los últimos años; con esto encontraron una disminución en el crecimiento de *P. hartwegii* debido a la infestación por *Arceuthobium globosum* y *A. vaginatum*.

Norton *et al.* (1995), en un trabajo realizado al oeste de Australia, en donde el hábitat ha sido muy fragmentado por la agricultura y la introducción de ganado exótico, encontraron que en los fragmentos más perturbados había menor incidencia de muérdago (Loranthaceae) que en los no perturbados debido a que estaba muy afectado el hábitat para sus polinizadores y dispersores. También reportaron que existía una asociación con el tamaño del parche, en la que encontraron que había una mayor frecuencia de muérdago en

los fragmentos más grandes. Hobbs (2001), en un trabajo realizado en Australia, mostró que el efecto del ganado introducido en algunas regiones de este país ha causado cambios en la composición de la vegetación y del suelo y que las áreas fragmentadas se han vuelto más susceptibles a la invasión por hierbas y plantas parásitas.

Kipfmüller y Baker (1998) estudiaron en una zona de las Montañas Rocallosas la incidencia de *Arceuthobium americanum* en sitios propensos a incendios. Ellos encontraron que la incidencia de muérdago enano se incrementa con el tamaño del árbol y que en los sitios que han estado sujetos a incendios intensos los árboles son aniquilados junto con los muérdagos. En contraste, en sitios donde los incendios han sido poco intensos o esporádicos hay una mayor incidencia de muérdagos. Por otro lado, Bickford y Kolb (2005) reportaron que en una zona de Arizona el daño que *A. vaginatum* subsp. *cryptopodum* le causa a *P. ponderosa* depende de las condiciones fisiológicas del hospedero y que incluso el muérdago puede ayudar a regular el potencial hídrico de su hospedero.

Hernández-Benítez *et al.* (2005) registraron niveles altos de infestación de *A. globosum* subsp. *grandicaule* sobre *P. hartwegii* al sur del cerro Papayo del Parque Nacional Zoquiapan donde obtuvieron que estaban infestados el 76.6% de los árboles mayores a 2 m y sólo el 1.8% de los árboles menores a 2 m. Asociaron la altura del hospedero con el nivel de infestación, ya que una mayor altura y una copa más abierta indica que los árboles han tenido mayor tiempo de exposición ante los muérdagos y por lo tanto, tienen una mayor probabilidad de interceptar semillas (Aukema y Martínez del Río, 2002). *Arceuthobium vaginatum* también está presente en el Parque Nacional Zoquiapan y al parecer, está afectando a las poblaciones de *Pinus hartwegii* al registrarse en varios sitios dentro de este parque.

Prospecciones preliminares en varias zonas del parque han registrado la coexistencia de *A. globosum* y *A. vaginatum* sin que se tenga una idea del grado de asociación que guardan estas dos especies, así como del patrón de distribución vertical dentro de los árboles y de las zonas de distribución espacial que estas poseen.

1.8. Objetivos e hipótesis.

A partir del trabajo publicado por Hernández-Benítez *et al.* (2005) surge la intención de obtener información más detallada acerca de la relación que tienen *A. globosum* subsp. *grandicaule* y *A. vaginatum* con *P. hartwegii* en el Parque Nacional Zoquiapan, que es una localidad sujeta a múltiples tipos de disturbios, como son el pastoreo, los aclareos y constantes incendios (Obieta y Sarukhán, 1981). Se plantea como objetivo general conocer cuál es la relación entre el disturbio y otras variables ambientales con la incidencia de *A. vaginatum* y *A. globosum* subsp. *grandicaule*. A partir de esto, se derivan los siguientes objetivos particulares: i) conocer el patrón de distribución horizontal de las dos especies de muérdago enano en la parte estudiada del Parque Nacional Zoquiapan; ii) conocer el nivel de asociación que existe entre las dos especies de muérdago; iii) determinar la variación de la incidencia de cada especie de muérdago en distintos sitios dentro del Parque y iv) conocer el patrón de distribución vertical de los muérdagos sobre los árboles de *P. hartwegii*.

Se plantea un modelo esquemático (Figura 1) donde se toma en cuenta la interacción de los tipos de disturbio descritos y cuál sería su efecto sobre el hospedero y el muérdago enano. En éste, se sugieren los mecanismos mediante los cuales el disturbio, principalmente antropogénico, influye sobre la relación hospedero-parásito y cómo puede causar su desequilibrio.

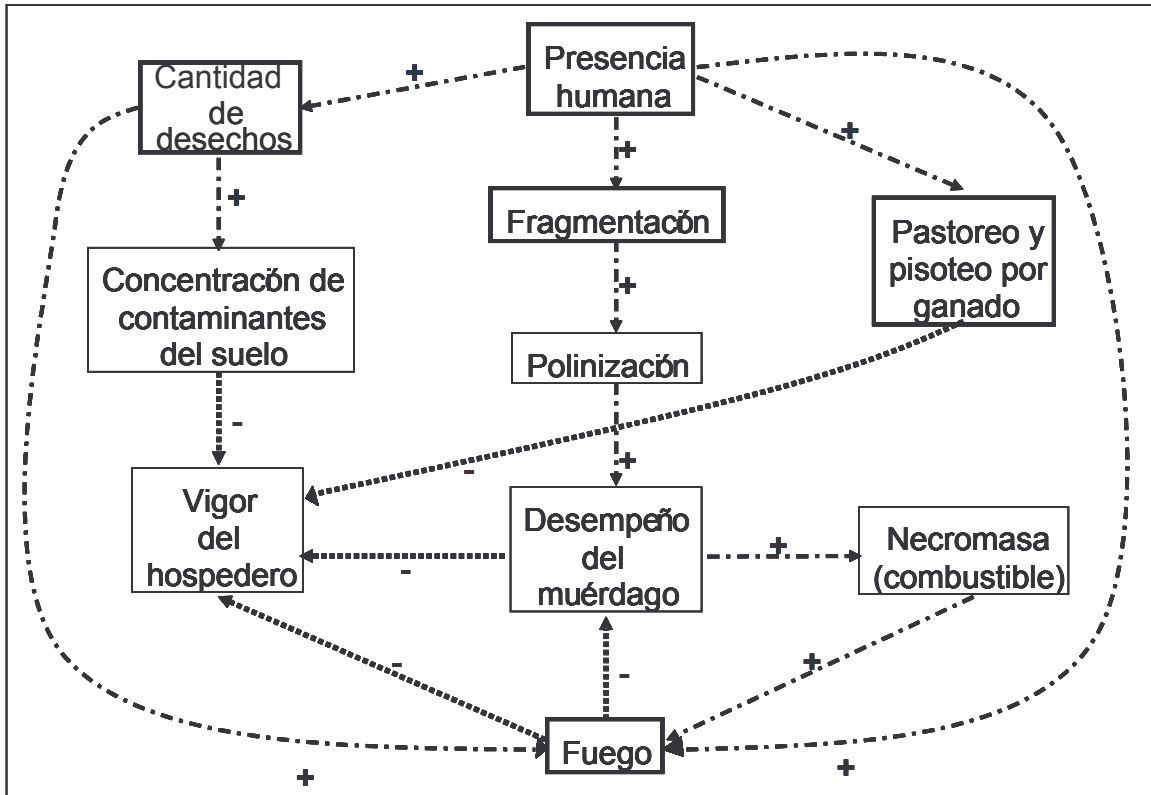


Figura 1. Modelo esquemático de la interacción entre distintos tipos de disturbio sobre la relación hospedero-muérdago. Las líneas punteadas representan las interacciones que tienen un resultado negativo sobre algún componente del esquema. Las líneas discontinuas representan las interacciones con efecto positivo.

II. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1. Especies de estudio.

Arceuthobium globosum subsp. *grandicaule* (Hawksw. y Wiens) (Figura 2), de acuerdo a Hawksworth y Wiens (1996) y Hawksworth *et al.* (2002), es un arbusto de 18 a 50 cm de altura de color amarillo verdoso, en ocasiones la base de sus tallos maduros es de color pardusco, con ramas flabeladas. El diámetro basal de sus tallos dominantes va de 10 a 48 mm, presenta flores estaminadas tetrámeras de 5 mm de ancho; sus frutos maduros tienen de 6 a 7 mm de largo y 3.5 mm de ancho y producen 5 semillas de 3 × 5 mm cada una. La antesis de *A. globosum* se registra entre enero y mayo con un pico en marzo y abril y sus frutos maduran entre julio y octubre. Su periodo pre-reproductivo es de 16 a 18 meses; la dispersión de semillas sucede de julio a noviembre con un pico entre agosto y septiembre. Este muérdago ataca al menos a 12 especies de pinos mexicanos: *Pinus douglasiana*, *P. durangensis*, *P. hartwegii*, *P. lawsonii*, *P. maximinoi*, *P. michoacana*, *P. montezumae*, *P. patula*, *P. pringlei*, *P. pseudostrobus*, *P. rudis* y *P. teocote*. Se distribuye en los estados de Distrito Federal, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, México, Oaxaca, Puebla, Tlaxcala, y Veracruz. Su intervalo de distribución altitudinal es de 2450 a 4000 m. Este es el muérdago más abundante en el centro de México y es común en Guatemala y Honduras.

Arceuthobium vaginatum (Willd.) (Figura 3), de acuerdo a Hawksworth y Wiens (1996), es un arbusto de color oscuro o negro de 20 a 30 cm de alto del tallo principal, con ramificaciones muy densas, flabeladas y erectas, aunque las plantas de mayor edad pueden volverse como péndulos. El diámetro basal de sus tallos principales es de 4 a 20 mm. Presenta flores estaminadas de 1.6 mm de largo y 1.1 mm de ancho y la mayoría de ellas son trímeras. Las flores pistiladas, por su parte, tienen de 2.5 mm de largo y 1.5 mm de ancho y el fruto mide 4 a 6 mm de largo y de 2 a 3 mm de ancho y es de forma elíptica u

oval. Este muérdago puede presentar un dimorfismo sexual notorio en algunas regiones, al ser más grandes los individuos estaminados que los pistilados. La antesis de *A. vaginatum* ocurre generalmente en los meses de marzo y abril y los frutos maduran en agosto del siguiente año de que ocurrió la polinización. El periodo pre-reproductivo lleva entre 16 y 17 meses. *A. vaginatum* parasita a 13 especies de pinos mexicanos, siendo los principales *Pinus arizonica* var. *arizonica*, *P. cooperi*, *P. durangensis*, *P. engelmannii*, *P. hartwegii*, *P. herrerae*, *P. lawsonii*, *P. montezumae*, *P. patula* y *P. rudis*. Se distribuye en los estados de Chihuahua, Coahuila, Distrito Federal, Durango, Hidalgo, Jalisco, México, Nayarit, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, Querétaro, Sinaloa, Tamaulipas, Tlaxcala, Veracruz y Zacatecas. Su intervalo de distribución altitudinal es de 2100 a 3900 m.

Los hospederos y los requerimientos ecológicos similares de *Arceuthobium vaginatum* y *A. globosum* hace que frecuentemente sean simpátricos y que incluso coexistan en el mismo árbol (Hawksworth y Wiens, 1996).



Figura 2. *Arceuthobium globosum* subsp. *grandicaule* (Hawksw. y Wiens).



Figura 3. *Arceuthobium vaginatum* (Willd.)

Pinus hartwegii (Lindl.), según Martínez (1948) y Matos (1995), es una especie arbórea de 15 a 30 m de altura, con corteza de color pardo, agrietada, con ramas extendidas e irregulares y ramillas ásperas. Presenta generalmente tres acículas por fascículo, aunque pueden observarse hasta cinco. La longitud de las acículas varía de 8 a 16 cm y son de color verde claro. Los conos son de 8 a 10 cm de largo, de forma ovoide y ligeramente encorvados, de color rojizo, casi negro, con pedúnculos de no más de 10 mm, generalmente presentados en pares. Las semillas son de color negro, de 5 a 7 mm de largo y con alas de 15×5 mm. Se distribuye en montañas y zonas de gran altitud, por lo que es llamado pino de altura. Se le registra en los estados de Colima, Chiapas, Distrito Federal, Hidalgo,

Jalisco, México, Morelos, Michoacán, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, Tlaxcala y Veracruz. Es típico de zonas templadas con lluvias en verano y es común que se encuentre en grandes rodales monoespecíficos; cuando se localiza en la parte más baja de su intervalo altitudinal se puede asociar con otras especies de pinos o bien con *Abies religiosa* y *Alnus firmifolia*.

2.2. Sitio de estudio.

Este estudio se llevó a cabo en el Parque Nacional Zoquiapan, que se localiza en el Estado de México, dentro del municipio de Tlalmanalco y es limítrofe con el municipio de Tlahuapan, Puebla (Figura 4). Cuenta con una extensión de 19 400 ha y es parte del corredor biológico Popocatepetl–Iztaccíhuatl (Rojas, 1983). Este estudio se limita a la zona sureste del Parque, en la Estación Experimental Zoquiapan y zonas aledañas, (19° 12' 30'' a 19° 20' 00'' norte y 98° 42' 30'' a 98° 30' 00'' oeste, 3200 y 3450 m s.n.m). La temperatura media anual es de 11.1° C y la precipitación anual es de 1169 mm con las lluvias concentradas en los meses de junio a septiembre. El clima corresponde a templado subhúmedo con lluvias en verano [C(w''2)(w)(b')ig] (Obieta y Sarukhán, 1981; Rojas, 1983).

Los suelos son andosoles mólicos de textura franco arenosa, que tienen un pH de entre 5.5 y 7.1; son profundos y presentan un alto contenido de nitrógeno y bajo en fósforo (Obieta y Sarukhán, 1981; Rojas, 1983). Los tipos de vegetación que se encuentran en el sitio son bosques de *Pinus*, de *Abies* y de *Quercus* (Obieta y Sarukhán, 1981; Rojas, 1983). En su flora domina *Pinus hartwegii* aunque también están presentes otras especies del género *Pinus*, *Cupressus*, *Quercus* y *Abies*. El sotobosque está representado principalmente por zacatonales de *Muhlenbergia macroura* y *Festuca tolucensis* (Obieta y Sarukhán, 1981).

El uso de suelo del Parque se reparte en las siguientes actividades: boscosas 82%, agrícolas 14%, pastizales 2%, áreas denudadas 1% y asentamientos humanos 0.4%; el 56% del terreno es propiedad federal, el 22% es propiedad ejidal y el 20% es de posesión privada (Vargas, 1997). Se han reportado algunos factores de deterioro como el pastoreo, que constituye la principal causa de daño a la flora por medio del ramoneo, pisoteo y los aclareos (Obieta y Sarukhán, 1981).

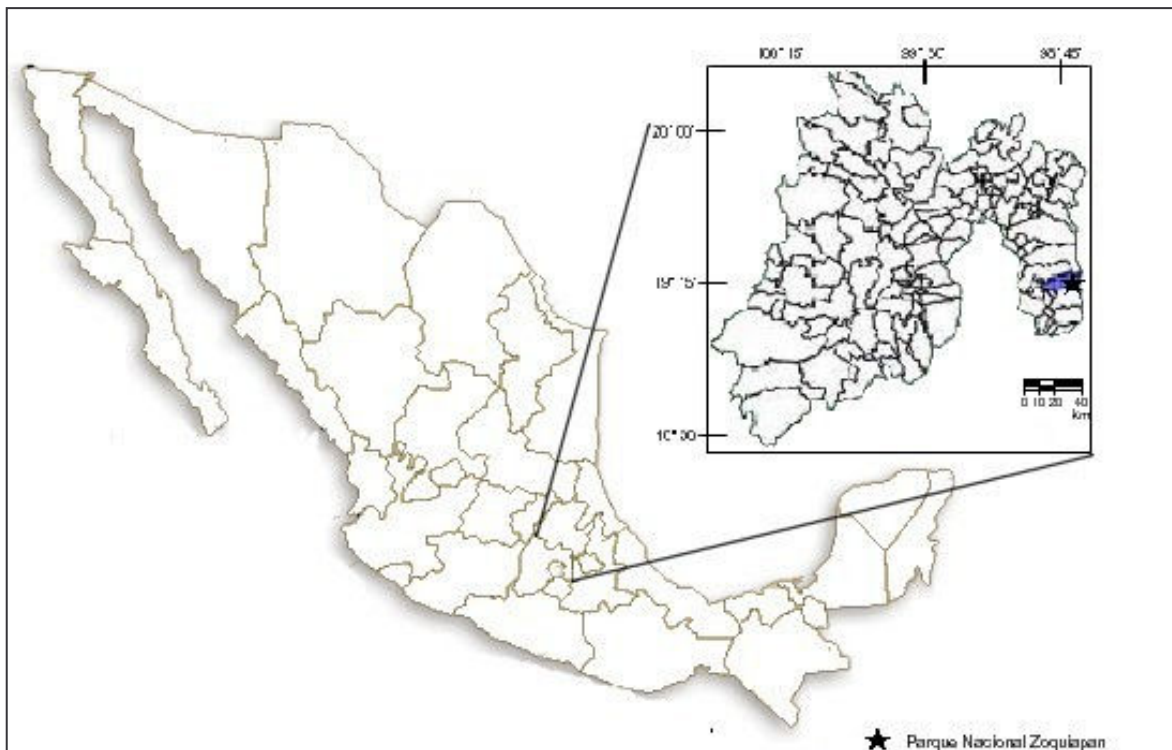


Figura 4. Ubicación del Parque Nacional Zoquiapan (19° 12' 30'' a 19° 20' 00'' norte y 98° 42' 30'' a 98° 30' 00'' oeste), Estado de México.

2.3. Métodos.

De abril a junio de 2005 y de febrero a marzo de 2006 se llevaron a cabo los muestreos y mediciones para cumplir con los objetivos propuestos.

2.3.1. *Patrón de distribución horizontal.* Para conocer el patrón de distribución horizontal de *A. globosum* y de *A. vaginatum*, en abril del 2005 se obtuvieron las coordenadas

geográficas de los sitios en donde se observaron las dos especies y se determinaron sus límites de distribución dentro del área del parque estudiada.

2.3.2. *Variables relacionadas con el porcentaje de árboles infestados: el papel del disturbio.* Para conocer la relación entre los rasgos del sitio y el porcentaje de árboles infestados (*PAI*) por cada una de las especies de muérdago se seleccionaron 24 parcelas dentro del parque en julio del 2005. En cada una se registraron las siguientes características: (1) localización georreferenciada, (2) altitud, (3) pendiente y (4) orientación de la ladera. En estas parcelas se trazaron cuatro transectos de 60×10 m, dejando 5 m de separación entre cada uno de ellos, ocupando una extensión total de 3300 m^2 cada parcela.

En cada transecto se registraron las siguientes variables: el número de árboles (vivos, muertos y tocones) de cualquier especie, el número de individuos de *P. hartwegii* mayores a 1.5 m, el número de pinos de esta especie infestados por *A. globosum* y el número de pinos infestados por *A. vaginatum*.

En cada una de las 24 parcelas se trazaron tres líneas de Canfield de 60 m de largo, donde se registró la cobertura de las siguientes evidencias de disturbio: (1) zona quemada, (2) presencia de boñigas (heces de vaca), como una medida para denotar la intensidad de forrajeo y pisoteo por ganado vacuno, y (3) presencia de basura.

Asimismo, se registró la distancia a la zona perturbada más cercana (en metros) a partir del borde de la parcela, tales como: caminos, áreas incendiadas, zonas con basura y zonas con remoción de árboles (con más del 50% de individuos removidos en un área de 100 m^2).

2.3.3. *Distribución de alturas.* En marzo de 2006 al sur del cerro Papayo se seleccionaron individuos de *P. hartwegii* infestados con ambas especies de muérdago y se evaluó la distribución vertical a lo largo del tronco midiendo la altura del árbol sobre la que se

encontraban. La medición de la altura de los muérdagos sobre el pino se evaluó con un flexómetro a partir de donde nacía el pino en el suelo y hasta el punto de inserción del muérdago. Para aquellos muérdagos distribuidos por arriba de los 3 m, la altura del punto de inserción fue estimada obteniendo el ángulo α con ayuda de un clisímetro y la distancia del observador al objeto (d). La altura (h) se obtuvo con la ecuación $h = d \times \tan(\alpha)$. De esta misma manera, se obtuvo también la altura de los pinos mayores a 3 m.

2.3.4. *Análisis.* Se calculó el índice de asociación (V) entre ambas especies de muérdago dentro de las parcelas y se determinó si éste era significativamente distinto de cero con una prueba de χ^2 (Krebs, 1985). Asimismo, se calculó el índice de asociación entre ambas especies dentro de los árboles en cada parcela en las que coexistían y se aplicaron pruebas de χ^2 . Adicionalmente, se aplicó una correlación de Spearman, con el programa STATISTICA versión 6.0 (Statsoft Inc., 2001), del PAI por *A. globosum* y por *A. vaginatum*.

Se hizo una correlación de los PAI por las dos especies de muérdago vs. las variables altitud, densidad de árboles no hospederos, densidad de *P. hartwegii*, pendiente y los componentes del disturbio. Asimismo, se construyó una matriz de correlación relacionando todos los componentes anteriores (altitud, densidad de árboles no hospederos, densidad de *P. hartwegii*, pendiente e indicadores de disturbio) y una regresión múltiple para cada uno de los PAI por las dos especies y el resto de las variables. Para la regresión múltiple fue usado el método “hacia atrás” (backwards) para eliminar las variables no significativas.

Se obtuvieron los residuales de la regresión simple de los PAI de cada especie de muérdago contra las variables que explicaban la mayor parte de la varianza en las

regresiones múltiples. Con los residuales se hicieron regresiones simples con las variables que tuvieran la P más pequeña para determinar si alguna de éstas explicaba el porcentaje de varianza que no lo hacían las variables con mayor significancia. Esto se basa en el procedimiento usado por Lawton y Schroder (1977). Todos estos resultados se obtuvieron con el programa STATISTICA versión 6.0 (Statsoft Inc., 2001).

Se aplicó estadística circular-lineal, con el programa ORIANA 2 (Kovach Computing Services, 2004), para correlacionar los datos angulares de la orientación de cada parcela con los PAI por cada especie de muérdago.

Se comparó la distribución de frecuencias de altura de ambas especies de muérdago con una prueba de χ^2 de independencia, así como una prueba de t para comparar la altura promedio a la que se distribuyen ambas especies de muérdago sobre el pino.

III. RESULTADOS

3.1. Patrón de distribución horizontal.

Dentro del área explorada en el Parque Nacional Zoquiapan entre los meses de abril a junio del 2005 se encontró que *A. vaginatum* está presente en todos los sitios observados entre los 19°19'36''y los 19°16'41''norte y entre los 98°43'10'' y 98°40'17'' oeste; excepto en un sitio ubicado en los 19° 18' 03.6" norte y 98° 41' 02.3" oeste (Figura 5). Por su parte *A. globosum* dentro de este sitio se distribuye sólo en el área comprendida ente los 19°18'06'' y 19°17'32'' norte y entre 98°43'10'' y 98°40'17'' oeste. En esta última área se observó tanto a *A. globosum* como a *A. vaginatum* por lo que de la parte estudiada del Parque es el único sitio donde se encontró coexistencia entre las dos especies.

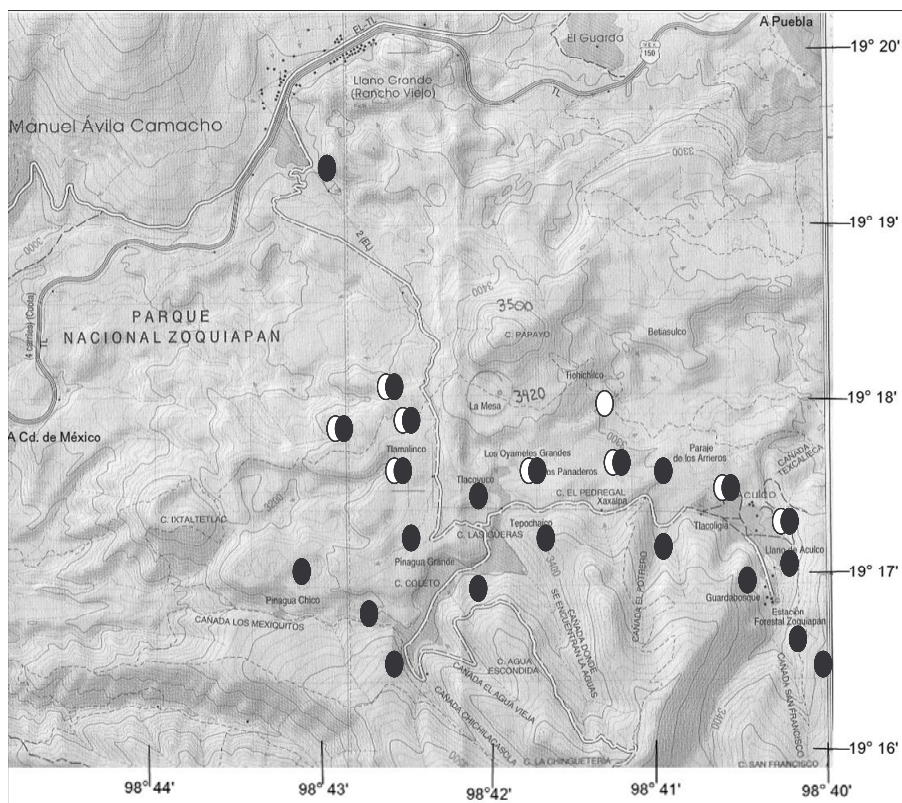


Figura 5. Sitios donde fueron observados árboles de *P. hartwegii* parasitados por *A. vaginatum* (en negro), por *A. globosum* (en blanco) y los sitios de coexistencia de ambas especies (en blanco y negro) dentro del área explorada del Parque Nacional Zoquiapan, Méx.

3.2. Variables relacionadas con el porcentaje de árboles infestados: el papel del disturbio.

En las 24 parcelas revisadas se encontró que los porcentajes de árboles de *Pinus hartwegii* infestados por *A. vaginatum* varió entre sitios de 0 hasta 47.5%, mientras que por *A. globosum* este valor varió de 0 a 37% (Tabla 1).

Tabla 1. Intervalo de los parámetros medidos en las parcelas ($N = 24$). Datos de julio del 2005. D_a = densidad total de árboles, $D_{P.hartwegii}$ = densidad de *P. hartwegii*. Las frecuencias de cada muérdago denotan el valor de la frecuencia de árboles de *Pinus hartwegii* infestados.

Parámetro	Intervalo
Altitud (m)	3204–3429
Pendiente (°)	0–40
Orientación (°)	4–344
D_a (No. árboles/parcela)	52–636
$D_{P.hartwegii}$ (No. árboles/parcela)	51–636
Frecuencia de <i>A. globosum</i> (%)	0–37
Frecuencia de <i>A. vaginatum</i> (%)	0–47.5

El *PAI* por *A. vaginatum* estuvo correlacionado positiva y significativamente con la pendiente y la cobertura de tocones, y negativa y significativamente con la altitud, la densidad de *P. hartwegii*, la cobertura de basura y el porcentaje de infestación por *A. globosum* (Tablas 2 y 3). Por su parte el *PAI* por *A. globosum* estuvo correlacionado positiva y significativamente con la altitud, con la densidad de árboles no hospederos, con la cobertura de basura, y negativa y significativamente con la pendiente y con el porcentaje de infestación por *A. vaginatum* (Tabla 2).

Tabla 2. Coeficientes de correlación de los porcentajes de árboles infestados (*PAI*) por *A. vaginatum* y *A. globosum* vs. altitud, densidad de árboles no hospederos (D_{nh}), densidad de *P. hartwegii* ($D_{P.hartwegii}$), porcentaje de pendiente, proporción de árboles muertos (M/D_a), proporción de tocones (T/D_a), área quemada, área con basura, distancia a la fuente de disturbio (D_f), área con boñigas y los porcentajes de infestación para cada especie. D_a se refiere a la densidad total de árboles: $D_a = D_{nh} + D_{P.hartwegii}$. Datos de julio de 2005. * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$.

	<i>PAI</i> por <i>A. vaginatum</i>	<i>PAI</i> por <i>A. globosum</i>
Altitud	-0.478**	0.635***
D_{nh}	-0.203	0.592**
$D_{P.hartwegii}$	-0.407*	0.135
Pendiente (%)	0.667***	-0.614***
M/D_a	0.358	-0.281
T/D_a	0.433*	-0.310
Área quemada	0.136	-0.186
Área con basura	-0.407*	0.664***
D_f	-0.135	0.030
Área con boñigas	-0.306	0.417*
<i>PAI</i> por <i>A. vaginatum</i>	-	-0.649***
<i>PAI</i> por <i>A. globosum</i>	-0.649***	-

Las dos especies de muérdago se encuentran asociadas negativa y significativamente ($V = -0.41$, $\chi^2 = 4.03$, g.l. = 1, $P < 0.05$; Tabla 4). En el mismo tenor, se registra un índice de correlación de Spearman negativo y significativo entre ambos valores de *PAI*: donde una de las especies es muy frecuente la otra está ausente o es poco frecuente y viceversa ($r_s = -0.461$, g.l.= 23, $P = 0.02$; Figura 6).

Considerando cada árbol individual como unidad de muestreo, en cuatro parcelas de las 10 en las que coexisten las dos especies de muérdago, se obtuvo una asociación significativamente negativa, mientras que en las seis restantes ésta fue significativamente positiva (Tabla 5).

Tabla 3. Matriz de valores de índices de correlación entre altitud, densidad de árboles no hospederos (D_{nh}), densidad de *P. hartwegii* ($D_{P.hartwegii}$), porcentaje de pendiente, proporción de árboles muertos (M/D_a), proporción de tocones (T/D_a), área quemada, área con basura, distancia a la fuente de disturbio (D_f) y área con boñigas. Datos para julio de 2005. * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$.

	D_{nh}	$D_{P.hartwegii}$	% de pendiente	M/D_a	T/D_a	Área quemada	Área con basura	D_f	Área con boñigas
Altitud	0.208	0.263	-0.804***	-0.158	-0.204	-0.117	0.526**	-0.109	0.185
D_{nh}		0.042	-0.233	-0.261	-0.385	-0.153	0.603**	-0.220	0.165
$D_{P.hartwegii}$			-0.471*	-0.502*	-0.748***	-0.255	0.091	-0.153	-0.037
% de pendiente				0.359	0.295	0.343	-0.578**	0.180	-0.318
M/D_a					0.467	0.481*	-0.173	0.025	-0.112
T/D_a						0.107	-0.221	-0.009	0.097
Área quemada							0.012	0.304	-0.078
Área con basura								-0.095	0.434*
D_f									-0.026

Tabla 4. Frecuencia de sitios en los que se registró la presencia o ausencia de *A. globosum* y diferente porcentaje de árboles infectados por *A. vaginatum*. Datos de julio de 2005. $V = -0.41$, $\chi^2_1 = 4.03$, $P < 0.05$.

Frecuencia (%) de <i>Arceuthobium vaginatum</i>	<i>Arceuthobium globosum</i>	
	Presente	Ausente
≥ 24	3	10
< 24	7	4

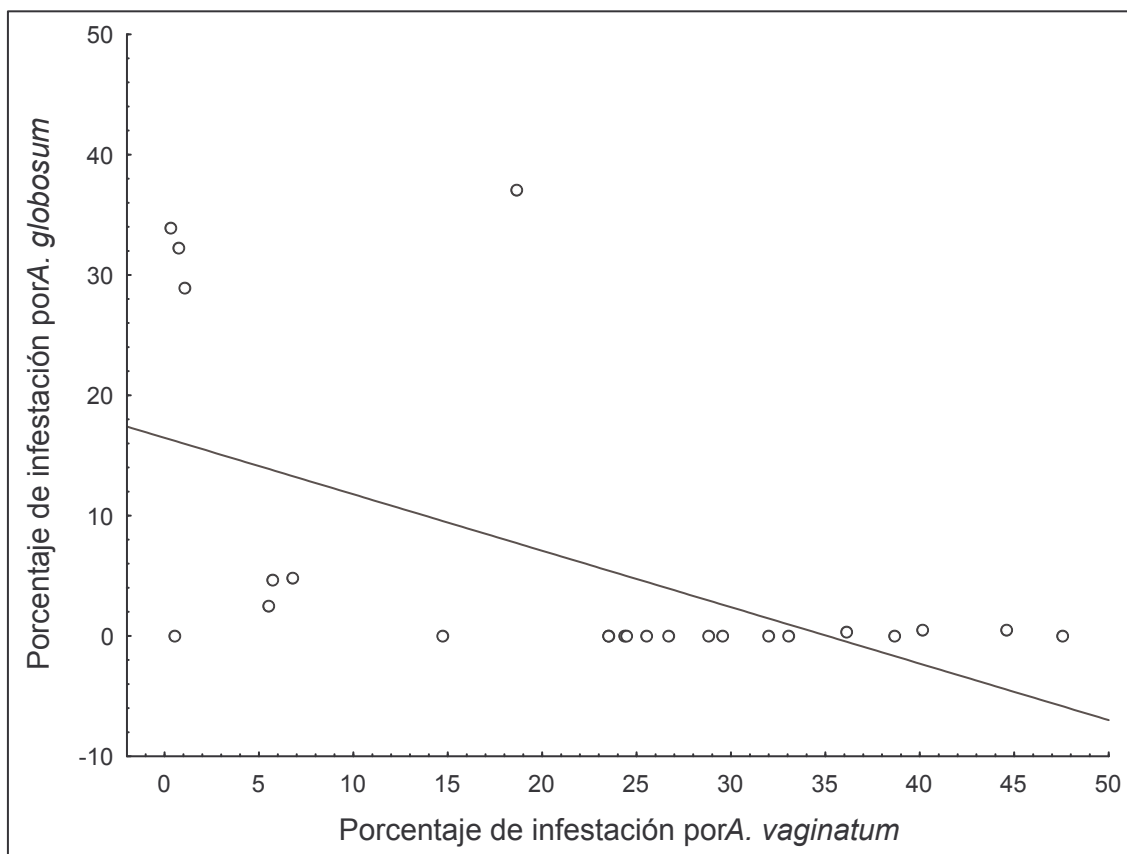


Figura 6. Relación entre el porcentaje de árboles de *P. hartwegii* infestados por *A. globosum* y por *A. vaginatum* en el Parque Nacional Zoquiapan, Méx. ($r_s = -0.461$, g.l. = 23, $P = 0.02$). Datos de julio de 2005.

Tabla 5. Índices de asociación (V) entre árboles dentro de cada una de las parcelas en las que se registró coexistencia de *A. globosum* y *A. vaginatum*, g.l.=1. Datos de julio de 2005. *** $P < 0.001$.

Parcela	N	V	χ^2
2	257	0.460	13996.9***
3	260	-0.048	156.8***
4	274	-0.043	141.3***
5	359	-0.039	195.5***
6	364	-0.055	397.4***
7	267	0.089	564.9***
15	209	0.085	312.5***
17	291	0.078	517.3***
18	231	0.074	288.3***
24	585	0.193	12756.8***

La regresión múltiple por el método “hacia atrás” para *A. vaginatum* mostró un efecto positivo y significativo de la inclinación del terreno y un efecto negativo y marginalmente significativo con el PAI por *A. globosum* (Tabla 5). El modelo que mejor explicó la varianza del PAI por *A. vaginatum* fue:

$$PAI_{A.vaginatum} = 21.014 + 0.302 (\% \text{ de pendiente}) - 0.367 (PAI_{A.globosum}), (r^2 = 0.537).$$

Por su parte, el PAI por *A. globosum* es afectado positiva y significativamente por la altitud y la densidad de árboles no hospederos y es afectado negativa y significativamente por el PAI por *A. vaginatum* (Tabla 6). El modelo que mejor explicó la varianza del PAI por *A. globosum* fue:

$$PAI_{A.globosum} = -274.443 + 0.086 (\text{altitud}) + 4.334 (D_{nh}) - 0.406 (PAI_{A.vaginatum}), (r^2 = 0.739).$$

Tabla 6. Regresión múltiple (por el método “hacia atrás”) para determinar las variables que afectan el porcentaje de árboles de *P. hartwegii* infestados (*PAI*) por *A. vaginatum*. Datos de julio del 2005. $r^2 = 0.537$, g.l. = 20.

	Valor	Error estándar	<i>T</i>	<i>P</i>
Intercepto	21.014	4.750	4.424	<0.001
% de pendiente del terreno	0.302	0.131	2.296	0.032
<i>PAI</i> por <i>A. globosum</i>	-0.367	0.180	2.039	0.054

Tabla 7. Regresión múltiple (por el método “hacia atrás”) para determinar las variables que afectan el porcentaje de de árboles de *Pinus hartwegii* infestados (*PAI*) por *A. globosum*. Datos de julio del 2005. $r^2 = 0.739$, g.l. = 20. D_{nh} = densidad de árboles no hospederos.

	Valor	Error estándar	<i>T</i>	<i>P</i>
Intercepto	-274.443	106.617	2.574	0.018
Altitud	0.086	0.032	2.729	0.013
D_{nh}	4.334	1.169	3.730	0.001
<i>PAI</i> por <i>A. vaginatum</i>	-0.406	0.137	2.962	0.008

Al analizar el efecto de cada variable de disturbio sobre los residuales de las regresiones lineales *PAI* por *A. vaginatum* vs. pendiente y *PAI* por *A. globosum* vs. densidad de árboles no hospederos, no se registró que alguna de ellas los afectara.

La correlación circular-lineal entre la orientación y el *PAI* por *A. vaginatum* no fue significativa ($r = 0.17$, g.l. = 23, $P = 0.547$), así como entre la primera y el *PAI* por *A. globosum* ($r = 0.145$, g.l. = 23, $P = 0.642$).

3.3. Distribución de alturas.

La altura promedio a la que se distribuyen ambas especies de muérdago sobre el pino fue significativamente diferente ($t = 12.23$, g.l. = 1338, $P < 0.0001$); *A. globosum* se distribuye a una altura significativamente mayor ($2.93 \pm e.e. 0.11$ m, mediana = 2.00 m, $N = 727$) que

A. vaginatum (1.34 ± 0.05 m mediana = 1.06 m, $N = 613$). *A. vaginatum* se distribuye más frecuentemente a una altura de entre 0 a 1.71 m, mientras que *A. globosum* se distribuye con mayor frecuencia entre 0 y 5.13 m (Figura 7) ($\chi^2 = 160.26$, g.l. = 13, $P < 0.0001$).

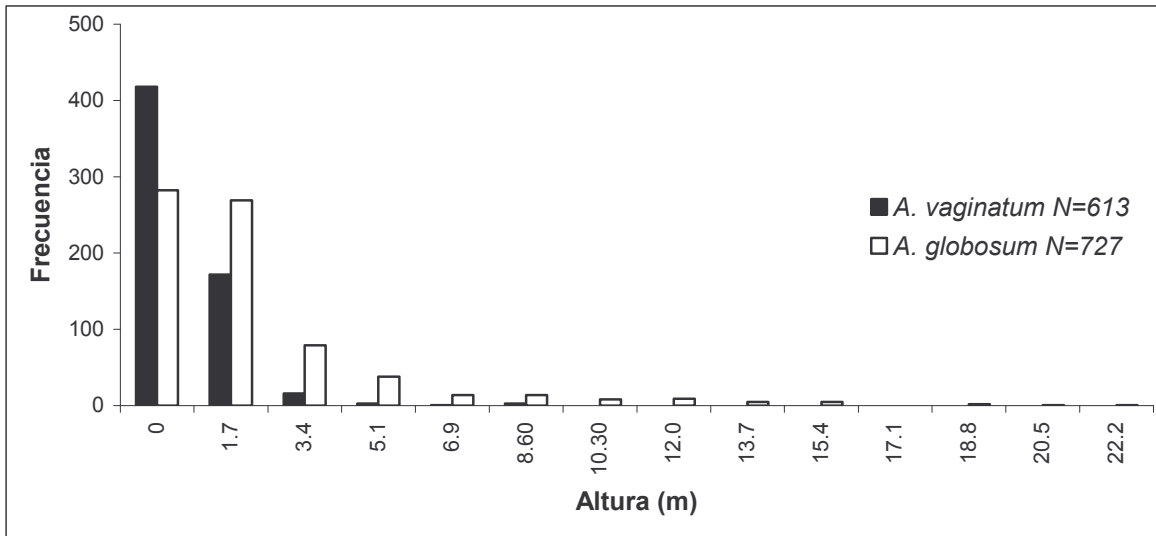


Figura 7. Distribución de alturas a las que se encuentran los muérdagos *A. vaginatum* y *A. globosum* sobre *P. hartwegii* en el Parque Nacional Zoquiapan. Datos de marzo de 2006. Las distribuciones de frecuencias fueron significativamente diferentes ($\chi^2 = 160$, g.l. = 13, $P < 0.0001$).

IV. DISCUSIÓN

4.1. Interacción muérdago-muérdago.

A. vaginatum es la especie de muérdago con mayor extensión observada dentro del área explorada del Parque Nacional Zoquiapan, ya que fue encontrada en 23 parcelas de estudio. *A. globosum*, por su parte, tuvo una distribución más restringida a sólo 10 parcelas de las 24 estudiadas. Asimismo, el porcentaje de árboles infestados por *A. vaginatum* fue mayor que el causado por *A. globosum*. No se tienen datos acerca de cuál muérdago arribó primero a la zona, lo cual ayudaría a determinar si las dos especies han coexistido por largo tiempo, si alguna de ellas colonizó la zona más recientemente, o bien, si alguna está desplazando a la otra por la competencia de recursos o si existe alguna segregación por hábitat.

A. globosum y *A. vaginatum* sólo coexisten en nueve parcelas por lo que estas dos especies tienen una distribución diferencial dentro del parque y aparentemente es poco probable encontrarlas juntas. Se plantean dos hipótesis sobre la asociación negativa entre estas dos especies: la competencia y la distribución diferencial de muérdagos.

4.1.1. *La hipótesis de competencia.* No se tienen antecedentes sobre la competencia entre las dos especies de muérdago enano, pero los datos registrados sugieren que ambas especies pueden estar sujetas a esta interacción en la localidad. Las evidencias son:

1. Los valores del índice de asociación son negativos. Incluso se pueden ver sitios donde una de éstas está presente, la segunda especie se ve disminuida, e incluso, se encuentra ausente (Figura 4).
2. El *PAI* de un muérdago es afectado significativamente por el *PAI* del otro.
3. De acuerdo con Hernández-Benítez *et al.* (2005) en una zona cercano al cerro Papayo 76% de los pinos estaban siendo parasitados por *A. globosum*, pero no se menciona la

presencia de *A. vaginatum* en el sitio, por lo cual se piensa que es esta última especie la que ha colonizado recientemente.

4. Las dos especies de muérdago tienen una distribución diferencial en la altura dentro de los árboles. Esto indica que la competencia no se da sólo en cuanto a la distribución horizontal, sino que se da a nivel de hospedero por medio de la distribución vertical. Al parecer, hay exclusión competitiva de espacio sobre el pino y hay competencia a nivel vascular por los nutrientes. Puede ser que *A. vaginatum* tenga alguna ventaja sobre *A. globosum* al obtener los recursos de la parte baja del pino y al tener acceso más directo a las reservas del hospedero más cercanas a la raíz. Sin embargo, esto debe probarse experimentalmente ya que se sabe poco sobre la fisiología de los muérdagos enanos y no se tienen trabajos concretos para *A. globosum* y *A. vaginatum*.

Se sabe *A. globosum* es hasta ahora la única especie de muérdago enano en la que se ha reportado floema; aunque poco desarrollado en los tallos aéreos, mientras que éste se encuentra ausente en los miembros más especializados del género; además, se ha encontrado que produce parte de sus fotosintatos (Calvin *et al.*, 1984; Stewart y Press, 1990). Se cree que el floema se ha perdido debido a la reducción de la parte aérea de los muérdagos enanos y por lo tanto acumulan grandes cantidades de fotosintatos en el sistema endofítico y se conducen hacia la parte aérea por otro medio diferente al floema (Hull y Leonard, 1964a; 1964b; Calvin *et al.*, 1984).

A pesar de que los muérdagos enanos han sido considerados como hemiparásitos, la capacidad fotosintética de éstos es reducida por lo que obtienen hasta el 30% de los fotosintatos del hospedero (Hull y Leonard, 1964b). Aunque se ha encontrado clorofila en todas las especies de muérdago enano analizadas, su concentración es mucho más pequeña que la que contienen las hojas de los hospederos por lo que su tasa de fijación de CO₂ es

reducida (Hull y Leonard, 1964b); Hawksworth y Wiens (1996) señalan que entre más verde o amarillo sea el color del muérdago éste tiene una mayor cantidad de clorofila y por lo tanto mayor capacidad fotosintética.

A. vaginatum es de color oscuro y sus tallos son pequeños y no se ha descrito floema para esta especie. Por lo tanto, se puede pensar que *A. vaginatum* es una especie con una menor capacidad fotosintética y mucho más dependiente del hospedero para obtener sus recursos y que por lo tanto afecta más significativamente a *P. hartwegii*.

4.1.2. Hipótesis de hábitats diferenciales. Se cuenta con evidencia que contradice la idea de competencia, ya que seis de los 10 índices de asociación de los muérdagos dentro de los árboles fueron positivos. La topografía es el factor que tuvo el mayor peso en las regresiones múltiples. En el caso de *A. vaginatum*, la pendiente del terreno fue la variable que más influyó, de manera positiva, en los niveles de infestación por este muérdago. Para *A. globosum* la variable ambiental que tuvo un mayor peso en la regresión múltiple fue la altitud, la cual la afectó de manera positiva. Por su parte, la orientación no tuvo ningún efecto visible sobre la distribución e incidencia de las dos especies de muérdago. Lo anterior sugiere que las dos especies tienen requerimientos ambientales distintos.

A. globosum en el área se encuentra entre los 3325 y 3429 m s.n.m. La pendiente tiene una fuerte correlación negativa con la altitud, por lo tanto *A. globosum* se distribuye en sitios poco inclinados. *A. vaginatum*, por su parte, se distribuye en el sitio entre los 3204 y 3425 m s.n.m. y en sitios inclinados. De acuerdo con Hawksworth y Wiens (1996), la topografía es de suma importancia para determinar la distribución del muérdago enano ya que de éstos dependen principalmente las condiciones climáticas que favorecen la supervivencia y el éxito reproductivo de estas especies. *A. globosum* generalmente se

distribuye entre los 2450 y 4000 m s.n.m., aparentemente en sitios con mayor altitud, lo cual sugiere puede soportar temperaturas bajas. (Hawksworth y Wiens, 1996).

Por su parte *A. vaginatum* tiene preferencia por altitudes bajas y tiene una fuerte correlación negativa con la pendiente. Esto indica que no soporta temperaturas tan bajas como *A. globosum*, ya que se distribuye en general entre los 2100 y 3900 m s.n.m. (Hawksworth y Wiens, 1996). Sin embargo no conocemos cual es la dinámica de la interacción ya que sólo tenemos el reporte del estado de sus poblaciones en un momento dado.

4.2. Variables relacionadas con el porcentaje de árboles infestados: el papel del disturbio.

De los indicadores de disturbio medidos ninguno afectó los niveles de infestación de ambas especies de muérdago. Sin embargo, la fracción de tocones y la amplitud de distribución de la basura están correlacionados con el *PAI* por *A. vaginatum*, y la basura y las boñigas con el *PAI* por *A. globosum*. Estas variables están, a su vez, correlacionadas con aquéllas que afectan la incidencia de las dos especies de muérdago, lo cual indica que el disturbio está relacionado con los niveles de infestación sólo de manera indirecta.

La basura está correlacionada con la incidencia de las dos especies de muérdago, pero ésta, a su vez, está correlacionada negativamente con la pendiente y positivamente con la altitud. La pendiente del terreno desfavorece la presencia de basura, probablemente por la dificultad que representa para la población humana tener acceso a las áreas con mayor inclinación.

Lo mismo sucede con las boñigas, ya que es más probable que el ganado prefiera forrajear en lugares planos que se ubican a mayores altitudes. La presencia de basura y de

boñigas tienen una correlación positiva entre sí, lo cual probablemente se deba a que generalmente en donde hay ganado hay presencia humana.

La densidad de *P. hartwegii* tiene una relación negativa con *A. vaginatum*, pues mientras menos pinos existan menos árboles tendrá el muérdago para parasitar. Pero, a su vez, la pendiente también se relaciona con la densidad de *P. hartwegii*, ya que esta especie, conocida como pino de altura, se establece preferentemente en grandes altitudes que es donde los sitios son menos inclinados. La densidad de *P. hartwegii* también tiene relación con la fracción de tocones, ya que mientras más tocones haya (*i.e.*, árboles talados) menor densidad de pinos habrá. Por otro lado, la densidad de árboles no hospederos favorece la presencia de boñigas; probablemente porque el ganado tiene una mayor afinidad por tipos de vegetación mixtos, aunque se necesitan datos de campo para confirmarlo.

Para *A. globosum* la presencia de árboles no hospederos resultó una variable muy significativa. Esto está relacionado con alguna estrategia de dispersión ya que, según Shaw *et al.* (2004), tanto el patrón espacial de los árboles hospederos como el de los no hospederos afectan la distancia a la que las semillas se pueden dispersar. Generalmente, la distribución de los muérdagos se encuentra restringida a centros de infección aislados tanto por la corta distancia a la que la balistocoria les permite dispersarse como por el bloqueo que pueden crear los árboles no hospederos, debido a la especificidad que suelen tener los muérdagos enanos (Hawksworth *et al.*, 2002; Shaw *et al.*, 2005). Por lo tanto, la abundancia de árboles no hospederos es un factor de importancia en la distribución del muérdago y mientras la densidad de éstos decrece puede haber una mayor dispersión de muérdago enano (Shaw *et al.*, 2005). Sin embargo, los resultados muestran que la relación de *A. globosum* con los árboles no hospederos es positiva; aunque limita la distancia de la dispersión de este muérdago también puede beneficiar su incidencia y severidad dentro de

un mismo rodal creando centros de infección. Además, la presencia de otras especies de árboles puede incrementar la competencia por recursos (luz, agua y nutrientes), lo cual reduce el vigor de los árboles de *P. hartwegii*, facilitando el ataque de los muérdagos. Sin embargo, es necesario hacer estudios más detallados al respecto.

Los indicadores de disturbio y la incidencia de las dos especies de muérdago están correlacionadas también con los factores que influyen directamente sobre los muérdagos, como son la altitud y la pendiente, por lo que estas correlaciones pueden deberse más a que los disturbios se presentan en áreas con características topográficas particulares y no porque sean causantes de la incidencia de muérdago enano.

No se obtuvo relación alguna entre el fuego y la incidencia de las dos especies de muérdago. El sitio de estudio es propenso a incendios y *P. hartwegii* es una especie adaptada a este tipo de eventos (Obieta y Sarukhán, 1981). Es posible que la incidencia de muérdagos no se vea afectada por los incendios, siempre y cuando éstos no ocurran con gran frecuencia o con alta intensidad. Otra posibilidad es que estas especies de muérdago no estén produciendo una cantidad suficiente de necromasa para propiciar una mayor frecuencia o intensidad de incendios (Knight, 1987), sin embargo no existe evidencia de este tipo.

Se propone el modelo de la Fig. 8, el cual toma en cuenta las relaciones de causa-efecto y las correlaciones entre las variables discutidas:

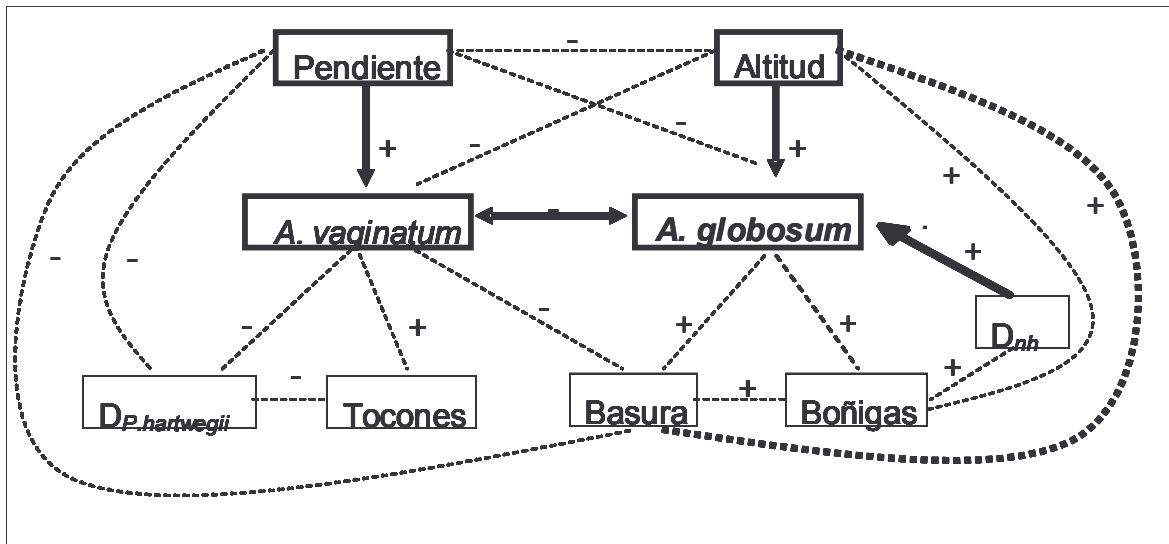


Figura 8. Modelo de factores relacionados con los porcentajes de infestación de árboles de *Pinus hartwegii* por las dos especies de muérdagos. Las flechas y líneas gruesas indican relaciones causa-efecto obtenidas con el análisis de regresión múltiple, en tanto que las líneas punteadas representan la correlación entre variables.

4.3. Perspectivas de estudio

Se ha visto a lo largo de esta discusión que los factores ambientales, altitud y pendiente, son los que delimitan la distribución e incidencia del muérdago enano en el Parque Nacional Zoquiapan, por lo tanto se sugiere tomar en cuenta estos factores para estudiar la posible distribución de los muérdagos en otros sitios e incluso hacer una búsqueda de sitios con condiciones similares para observar si se da una distribución e incidencia parecida, y si hay evidencias de disturbio.

Aunque las variables de disturbio no fueron significativas en las regresiones, en las correlaciones sí resultaron relevantes, por lo que se podría pensar estas mediciones de disturbio podrían cambiar cuantitativamente con el tiempo y llegar a afectar la relación parásito-hospedero en este lugar en un futuro, tomando en cuenta que algunas de ellas están fuertemente correlacionadas con las condiciones ambientales del lugar.

Un monitoreo permitirá saber si la distribución e incidencia de las dos especies de muérdago va cambiando con el tiempo y de igual manera dejará ver si la competencia entre éstas está ocasionando el desplazamiento de alguna de las especies. La frecuencia de los incendios, que puede variar con el tiempo, debe monitorearse, para definir si este régimen ha sufrido cambios importantes y cómo esto afecta la relación parásito-hospedero.

Se sugiere obtener algunos datos sobre el efecto que causa cada una de las especies sobre el hospedero con el fin de saber si *A. vaginatum* es más agresiva que *A. globosum*, midiendo el daño que le ocasionan al árbol en cuanto a crecimiento y susceptibilidad a ataques secundarios.

Existe poca información sobre la fisiología de estas dos especies por lo que es un estudio sugerido, sobre todo la capacidad fotosintética de ambas especies, la toma de fotosintatos del hospedero y la función de su sistema endofítico.

4.4. Conclusiones.

- Dentro del Parque Nacional Zoquiapan *A. vaginatum* fue observado en la mayoría de las parcelas de estudio ($N=23$), mientras que *A. globosum* tuvo una distribución más restringida ($N=10$).
- La distribución espacial de estas dos especies de muérdago enano está influida por la altitud y la pendiente, así como por la competencia que posiblemente ocurre entre ellos.
- Se obtuvo una fuerte relación positiva de *A. vaginatum* con la pendiente y de *A. globosum* con la altitud.

- La densidad de árboles no hospederos influye positivamente sobre la incidencia de *A. globosum* debido a que éstos son competidores de *P. hartwegii*, y reducen su vigor facilitando la infestación por este muérdago.
- Puede existir una relación de competencia entre las dos especies de muérdago y que esta interacción es la que está afectando, al menos en parte, su distribución e incidencia dentro del parque. Sin embargo, la distribución e incidencia de ambas especies de muérdago enano puede estar dada únicamente por la diferenciación de hábitats dependientes de la topografía y altitud.
- Existe una asociación negativa entre las dos especies de muérdago, además de que se presenta una distribución diferencial dentro de los pinos afectados cuando las dos especies se establecen sobre un mismo individuo, encontrándose *A. vaginatum* a menor altura de los árboles que *A. globosum*.
- Ninguna de las fuentes de disturbios afectaron la frecuencia de árboles infestados por ambas especies de muérdago enano.

LITERATURA CITADA

- Agrios, G. 2005. *Plant pathology*. Elsevier y Academic Press, Burlington, 922 pp.
- Andrade, V. y D. Cibrián T. 1980. Evaluación de poblaciones de muérdago enano (*Arceuthobium globosum* Hawks. y Wiens y *A. vaginatum* Willd) en bosques de *Pinus hartwegii* Lindl en Zoquiapan, Edo. de México. Sociedad Mexicana de Entomología. En: *Memoria primera. Simposio Nacional sobre Parasitología Forestal*. 18 y 19 de febrero de 1980. Uruapan, Mich., México, pp. 238-253.
- Aukema, J. E. y C. Martínez del Río. 2002. Variation in mistletoe seed deposition: effects on intra- and interspecific host characteristics. *Ecography*, **25**: 139-144
- Barlow, B. A. 1983. Biogeography of Loranthaceae and Viscaceae. En: Calder, M. y P. Bernhardt (eds.). *The biology of mistletoes*. Academic Press, Nueva York, pp. 19-46.
- Bickford, C. y T. Kolb. 2005. Host physiological condition regulates parasitic plant performance: *Arceuthobium vaginatum* subsp. *cryptopodium* on *Pinus ponderosa*. *Oecologia*, **146**: 179-189.
- Blanchard, R. y T. Tattar. 1997. *Field and laboratory guide to three pathology*. Academic Press, San Diego, 358 pp.
- Borman, M. 2005. Forest stand dynamics and livestock grazing in historical context. *Conservation Biology*, **19**:1658-1662.
- Butin, H. 1995. *Tree diseases and disorders. Causes, biology and control in forest and amenity trees*. Oxford University Press, Nueva York, 252 pp.
- Calvin, C., F. G. Hawksworth y D. M. Knutson. 1984. Phloem in *Arceuthobium globosum* (Viscaceae). *Botanical gazette.*, **145**: 461-464.

- Freedman, B. 1995. *Environmental ecology. The ecological effects of pollution, disturbance and other stresses*. Academic Press, San Diego, 606 pp.
- Gutiérrez, R. M. 1968. Efecto del parasitismo del muérdago enano (*Arceuthobium* spp.) sobre el desarrollo en grosor del tronco de *Pinus montezumae* y *P. hartwegii* en el cerro Telapón, Estado de México. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, 28 pp.
- Hawksworth, F. G. 1983. Mistletoes as forest parasites. En: Calder, M. y P. Bernhardt (eds.). *The biology of mistletoes*. Academic Press, Nueva York, pp. 320-329.
- Hawksworth, F. G. y D. Wiens. 1996. *Dwarf mistletoes: Biology, pathology and systematics*. United States Dept. of Agriculture, Forest Service, 410 pp.
- Hawksworth, F. G., D. Wiens y B. W. Geils. 2002. *Arceuthobium* in North America. En: Geils, B. W., J. Cibrián T. y B. Moody (eds.). *Mistletoes of North American conifers*. USDA Forest Service Gen. Tech. Repo. RMRS-GTR-98, pp. 29-56.
- Hernández-Benítez, R., Z. Cano-Santana e I. Castellanos-Vargas. 2005. Incidencia de infestación de *Arceuthobium globosum grandicaule* (Hawks. y Wiens) en *Pinus hartwegii* (Lindl.). *Revista Ciencia Forestal en México*, **30**:79–86.
- Hobbs, R. 2001. Synergisms among habitat fragmentation, livestock grazing, and biotic invasions in southwestern Australia. *Conservation Biology*, **15**: 1522-1528.
- Hobbs, R. y L. Huenneke. 1992. Disturbance, diversity and invasion: Implications for conservation. *Conservation Biology*, **6**:324-337
- Hull, R. J. y O. A. Leonard. 1964a. Physiological aspects of parasitism in mistletoes (*Arceuthobium* y *Phoradendron*). I The carbohydrate nutrition of mistletoe. *Plant Physiology*, **39**: 996-1007.

- Hull, R. J. y O. A. Leonard. 1964b. Physiological aspects of parasitism in mistletoes (*Arceuthobium* y *Phoradendron*). II Photosynthetic capacity of mistletoe. *Plant Physiology*, **39**: 1008-1017.
- Kipfmüller, K. y W. Baker. 1998. Fires and dwarf mistletoe in a Rocky Mountain lodgepole pine ecosystem. *Forest Ecology and Management*, **108**: 77-84.
- Knight, D. 1987. Parasites, lightning, and the vegetation mosaic in wilderness landscapes. En: Goigel, M. (ed.). *Landscape heterogeneity and disturbance*. Springer-Verlag, Nueva York, pp. 59-78.
- Kovach Computing Services. 2004. *ORIANA 2.0*. Gales.
- Krebs, C. J. 1985. *Ecología: Estudio de la distribución y la abundancia*. Harla, México, 753 pp.
- Lawton, J. H. y D. Schroder. 1977. Effects of plant type, size of geographical range and taxonomic isolation on number of insects species associated with British plants. *Nature*, **265**: 137-140.
- Manion, P. 1991. *Tree diseases concepts*. Prentice-Hall, Nueva Jersey, 402 pp.
- Martínez, M. 1948. *Los pinos mexicanos*. Botas, México, 361 pp.
- Matos, J. 1995. *Pinus hartwegii* and *P. rudis*: A critical assessment. *Systematic Botany*. **20**: 6-21.
- Musselman, L.J. y M.C. Press. 1995. Introduction to parasitic plants. En: Press, M.C. y J.D. Graves (eds.). *Parasitic plants*. Chapman & Hall, Londres, pp. 1-13.
- Norton, D., R. Hobbs y L. Atkins. 1995. Fragmentation, disturbance, and plant distribution: Mistletoes in woodland remnants in the Western Wheatbelt. *Conservation Biology*, **9**: 426-438.

- Obieta, M. C. y J. Sarukhán. 1981. Estructura y composición. La vegetación herbácea de un bosque uniespecífico de *Pinus hartwegii*. I. Estructura y composición florística. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **41**: 75-124.
- Pickett, S. y P. White. 1985. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, San Diego, 472 pp.
- Pickett, S., J. Kolasa, J. Armesto y S. Collins. 1989. The ecological concept of disturbance and its expression at various hierarchical levels. *Oikos*, **54**: 129-136.
- Rapp, M. 1983. Some problems of disturbance on the nutrient cycling in ecosystems. En: Mooney, H. y M. Gordon (eds.). *Disturbance and ecosystems. Components of response*. Springer-Verlag, Nueva York, pp. 117-128.
- Rojas, M. C. 1983. Distribución de *Arbutus* spp. y su relación con *Abies religiosa*, *Alnus firmifolia* y *Pinus* spp. en la Estación Experimental Zoquiapan. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, 101 pp.
- Shea, K., S. Roxburgh y E. Rauschert. 2004. Moving from pattern to process: coexistence mechanism under intermediate disturbance regimes. *Ecology Letters*, **7**: 491-508.
- Shaw, D. C., D. M. Watson y R. L. Mathiasen. 2004. Comparison of dwarf mistletoes (*Arceuthobium* spp., Viscaceae) in the western United States with mistletoes (*Amyema* spp., Loranthaceae) in Australia-ecological analogs and reciprocal models for ecosystem management. *Australian Journal of Botany*, **52**: 481-498.
- Shaw, D. C., J. Chen, E. A. Freeman y D. M. Braun. 2005. Spatial and population characteristics of dwarf mistletoes infected trees in an old-growth Douglas-fir-western hemlock forest. *Canadian Journal of Forest Research*, **35**(4): 990-1001.
- Sousa, W. 1984. The role of disturbance in natural communities. *Annual review of ecology and systematics*, **15**: 353-391.

Statsoft Inc. 2001. *STATISTICA 6.0*. Oklahoma.

Stewart, G. R. y M. C. Press. 1990. The physiology and biochemistry of parasitic angiosperms. *Annual review of plant physiology and plant molecular biology*. **41**: 127-151.

Vargas, M. F. 1997. *Parques Nacionales de México. Vol. I. Zonas Centro, Occidente y Oriente*. Instituto Nacional de Ecología, México, 331 pp.

Whelan, R. 1995. *The ecology of fire*. Cambridge University Press, Cambridge, 343 pp.