



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

ECOLOGÍA

“Biología reproductiva y polinización de dos especies del género *Psittacanthus* creciendo en simpatria: explorando segregación ecológica y desplazamiento de caracteres”

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

SERGIO DÍAZ INFANTE MALDONADO

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. CARLOS ALBERTO LARA RODRÍGUEZ
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS, UNAM

COTUTORA DE TESIS: DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
FES-IZTACALA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. LUIS ENRIQUE EGUIARTE FRUNS
INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM

MÉXICO, D.F. MES JUNIO, 2015



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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.



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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.

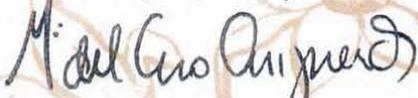
Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Subcomité de Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 09 de marzo de 2015, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** del alumno **DÍAZ INFANTE MALDONADO SERGIO**, con número de cuenta **408095747**, con la tesis titulada "**BIOLOGÍA REPRODUCTIVA Y POLINIZACIÓN DE DOS ESPECIES DEL GÉNERO *Psittacanthus* CRECIENDO EN SIMPATRÍA: EXPLORANDO SEGREGACIÓN ECOLÓGICA Y DESPLAZAMIENTO DE CARACTERES**", realizada bajo la dirección del **DR. CARLOS ALBERTO LARA RODRÍGUEZ**:

Presidente: DRA. KARINA BOEGE PARÉ
Vocal: DR. JUAN FRANCISCO ORNELAS RODRÍGUEZ
Secretario: DR. LUIS ENRIQUE EGUIARTE FRUNS
Suplente: DRA. SUSANA AURORA MAGALLÓN PUEBLA
Suplente: DR. JOSÉ ALBERTO BÚRQUEZ MONTIJO

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 09 de junio de 2015.


DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA



Agradecimientos

Al Posgrado en Ciencias Biológicas

Al CONACyT por la beca otorgada para realizar mis estudios.

El desarrollo de esta tesis contó con el apoyo 155686 del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) a cargo de Juan Francisco Ornelas, del Departamento de Biología Evolutiva; y también el apoyo 20030/10563 del INECOL a J.F.O. (¡Muchas gracias Francisco por todo!) además de los Proyectos PAPIIT IN217511 y IN216514 a cargo de la Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga

Al Dr. Carlos Alberto Lara Rodríguez, por aceptar dirigir esta tesis, por su disposición, apoyo y consejos. ¡Gracias Carlos!

A la Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga quién fungió como Cotutora (muchas gracias Coro nuevamente por ayudarme a cumplir una meta más) y Dr. Luis Enrique Eguiarte Fruns quién fungió como miembro del Comité Tutor por todos sus valiosos comentarios y observaciones que contribuyeron a mejorar substancialmente este trabajo.

Agradecimientos

A las autoridades municipales y ejidales de Nativitas y Tetlatahuca, Tlaxcala y de Santiago Matatlán, Oaxaca, quienes otorgaron el permiso y facilidades para el buen término de este proyecto y a M.J. Pérez Crespo, Hellen Martínez Roldán, Sandra Rodríguez Mendieta y Mauricio Trujillo Alvarez por su invaluable ayuda con el trabajo de campo.

A mis compañeros del laboratorio de Ecología de la UBIPRO de la Facultad de Estudios Superiores Iztacala., Gracias por todo lo que me enseñaron y por los buenos momentos compartidos.

A los miembros del jurado... que definitivamente hicieron de esta tesis una mucho mejor versión

A la UNAM y a mis profesores de maestría.

DEDICADA MUY ESPECIALMENTE

Contenido

Resumen.....	9
Introducción.....	11
Antecedentes.....	17
Hipótesis	21
Objetivos.....	21
Descripción de la familia Loranthaceae, el género <i>Psittacanthus</i> y las especies objetivo: <i>P. auriculatus</i> y <i>P. calyculatus</i>	22
Métodos.....	27
Zonas de estudio.....	27
Resultados.....	34
Fenología floral.....	34
Morfología y Longevidad floral.....	35
Sistema de Apareamiento.....	35
Producción de néctar.....	38
Visitantes florales y Dispersores de semillas.....	41
Prevalencia.....	42
Morfología de frutos.....	44
Sobrelape de nicho.....	45
Discusión.....	46
Fenología floral.....	47
Morfología y Longevidad floral.....	49
Sistema de Apareamiento.....	51
Hibridación.....	53
Producción de néctar.....	54
Visitantes florales.....	56
Dispersores de semillas.....	58
Hospederos.....	60
<i>P. calyculatus</i> en alopatria vs simpatria.....	62
¿Desplazamiento de caracteres en <i>Psittacanthus calyculatus</i> ?.....	66
Conclusiones.....	69
Recomendaciones.....	70
Literatura citada.....	71

Índice de Tablas y Figuras

Tabla 1. Longevidad de las flores de <i>Psittacanthus calyculatus</i> y <i>P. auriculatus</i>	37
Tabla 2. Insectos visitantes de las flores.....	41
Tabla 3. Prevalencia de infección en Tlaxcala.....	43
Tabla 4. Prevalencia de infección en Oaxaca.....	44
Tabla 5. Árboles hospederos de muérdagos.....	45
Tabla 6. Sobrelape de nicho.....	46
Figura 1. Inflorescencia de <i>Psittacanthus calyculatus</i>	24
Figura 2. Flor de <i>Psittacanthus auriculatus</i>	26
Figura 3. Mapa de la zona de alopatría de <i>P. calyculatus</i> en Tlaxcala.....	28
Figura 4. Mapa de la zona de simpatría en Oaxaca.....	29
Figura 5. Fenología floral de las tres poblaciones de <i>Psittacanthus</i>	36
Figura 6. Medidas florales de las tres poblaciones de <i>Psittacanthus</i>	37
Figura 7. Porcentaje de producción de frutos.....	38
Figura 8. Cosecha en pie de néctar.....	39
Figura 9. Reposición promedio de néctar.....	40
Figura 10. Néctar acumulado en 24 horas.....	40
Figura 11. Ensamblajes de colibríes visitantes de <i>Psittacanthus</i>	42
Figura 12. Visitas de los dispersores de semillas de frutos de <i>Psittacanthus</i>	43
Figura 13. Medidas de frutos.....	45

RESUMEN

Los muérdagos del género *Psittacanthus* son plantas hemiparásitas conocidas principalmente por su efecto negativo en especies de árboles de importancia comercial. Sin embargo estas plantas también son consideradas especies clave en los ecosistemas, pues constituyen una importante fuente de recursos para muchos animales. Aunque la biología reproductiva de *P. calyculatus* ha sido estudiada en Tlaxcala y Michoacán, se desconoce si los caracteres ligados a su polinización y dispersión de sus semillas divergen cuando esta especie co-ocurre en simpatría con congéneres. El desplazamiento de caracteres es común cuando dos especies relacionadas tienen distribuciones sobrelapadas. En esta condición las poblaciones son más divergentes y fácilmente distinguibles en uno o más caracteres, contrario a las zonas donde las especies ocurren en alopatría, donde sus poblaciones son más similares. En este trabajo se estudió la biología reproductiva y polinización de *Psittacanthus calyculatus* en una zona de alopatría en Tlaxcala y en una zona de simpatría con *P. auriculatus* en Oaxaca durante el periodo 2013-2014. La fenología floral se extendió durante el periodo de lluvias en ambas localidades y el sistema de apareamiento predominante fue el mixto. Las principales diferencias en la morfología se dieron en la longitud promedio de filamentos y estilo siendo más largos en la población simpátrica de *P. calyculatus*. Los promedios de cosecha en pie de néctar (volumen y concentración de azúcar \pm error estándar) fueron de 9.6 ± 2.5 , 10.9 ± 2.7 y 4.2 ± 1.6 μ l y de 16 ± 1.4 , 21 ± 2.1 y 16 ± 1.1 °Brix para *P. calyculatus* en alopatría, en simpatría y para *P. auriculatus*, respectivamente, mientras que la producción en 24 h fue de 47, 77 y 77 μ l. El principal visitante floral en la zona de alopatría fue el colibrí magnífico *Eugenes fulgens*, y en la zona de simpatría el colibrí berilo *Amazilia beryllina*. Los principales hospederos fueron *Salix bonplandiana*, *Celtis caudata* y *Acacia shaffneri*; los principales dispersores de *P. calyculatus* el tirano gritón (*Tyrannus vociferans*) en la zona de alopatría y el mosquero luis gregario (*Myiozetetes similis*) en la zona de simpatría y *Tyrannus vociferans* también para *P. auriculatus*. Finalmente los polinizadores como recurso, mostraron el mayor sobrelape de nicho en las poblaciones simpátricas. **La coexistencia de *P. calyculatus* y *P. auriculatus* en simpatría es facilitada principalmente gracias a diferencias en la morfología floral y en la cantidad y calidad de las recompensas, además de diferencias**

en el ensamble de dispersores y hospederos. Lo anterior, aunado a barreras post-cigóticas que impiden o reducen la germinación, permite su coexistencia en simpatría.

ABSTRACT

Psittacanthus mistletoes are hemi-parasitic plants known mainly by their negative effects on commercially important trees. However, these plants are also considered key species on ecosystems, because they provide important resources to many different animals. Even though *P. calyculatus* reproductive biology has already been studied in Tlaxcala and Michoacán (Mexico), it has not been explored if the traits linked to its pollination and seed dispersion diverge when this species co-occur in sympatry with cognate species. Character displacement occurs when two closely related species have overlapping distributions: there, their populations are more divergent and easily separated by one or more genetically based traits; contrary to those zones where they occur in isolation, where they are more similar. For that reason we studied *Psittacanthus calyculatus* reproductive biology and pollination in allopatry (in Tlaxcala) and in sympatry with *P. auriculatus* (in Oaxaca) during the 2013-2014 period. Our results show that floral phenology extends during the rainy season at both localities, and the main breeding system is a mixed one. The main morphological differences were on the average longitudes of filaments and styles being longer in the sympatric *P. calyculatus* population. Average standing crop and sugar concentration (\pm EE) were 9.6 ± 2.5 , 10.9 ± 2.7 y 4.2 ± 1.6 μ l and 16 ± 1.4 , 21 ± 2.1 y 16 ± 1.1 °Brix for *P. calyculatus* in allopatry, sympatry and for *P. auriculatus*, respectively, while production over 24 h was 47, 77 y 77 μ l. The main floral visitor at Tlaxcala (allopatry) was the magnificent hummingbird (*Eugenes fulgens*), and in Oaxaca (sympatry) it was the beryline hummingbird (*Amazilia beryllina*). The main tree hosts were *Salix bonplandiana*, *Celtis caudata* and *Acacia shaffneri*; and seed dispersers were Cassin's Kingbird (*Tyrannus vociferans*), and Social Flycatcher (*Myiozetetes similis*) in Tlaxcala and Oaxaca respectively. The resource with the biggest overlap index between sympatric populations was pollinators. **Coexistence between sympatric *P. calyculatus* and *P. auriculatus* is facilitated mainly by differences on floral morphology and quantity and quality of rewards, plus differences on the dispersers and hosts assemblages.** These, along with post-zygotic barriers that reduce/prevent germination between species, allow its coexistence in sympatry.

Introducción

Los muérdagos (orden Santalales) son plantas parásitas que se encuentran en casi todos los ecosistemas naturales. En México se reportan tres familias (Loranthaceae, Eremolepidaceae y Viscaceae), nueve géneros (*Phoradendron*, *Phthirusa*, *Arceuthobium*, *Psittacanthus*, *Struthanthus*, *Oryctanthus*, *Antidaphne*, *Dendrophthora* y *Cladocolea*) y alrededor de 151 especies (Hawksworth, 1983; Cházaro y Oliva, 1991; Cano y Marroquín, 1994). Desde el punto de vista forestal los muérdagos son importantes por el efecto negativo que ejercen sobre los troncos y ramas de los árboles hospederos, muchos de ellos especies frutales y maderables de importancia económica. Sin embargo, desde el punto de vista ecológico, muchas especies de muérdagos constituyen una importante fuente de recursos para muchas especies animales. Por ejemplo, se han determinado hasta 97 familias de vertebrados como consumidoras de flores y frutos de muérdagos y 50 que los usan como sitios de anidación (Watson, 2001). Por ello, pese al potencial daño causado a sus hospederos, los muérdagos son considerados recursos claves, y determinantes de la diversidad alfa de muchas comunidades (Watson, 2001).

Las evidencias fósiles muestran la presencia de los muérdagos en América desde hace 25 millones de años (Mioceno), tiempo durante el cual han co-evolucionado con sus hospederos (Hawksworth y Wiens, 1963). De esta manera, es importante considerar este aspecto histórico de la interacción parásito-hospedero al momento de tomar decisiones tendientes a considerar a los muérdagos como organismos ajenos o aislados, pues son parte integral de muchos ecosistemas (Vázquez *et al.*, 1996).

Dentro de los géneros mencionados de muérdagos, *Psittacanthus* (Loranthaceae) es considerado como “plaga” de los bosques de México y Centroamérica (Azpeitia y Lara, 2006). En la actualidad, se han documentado más de 150 especies hospederas para este género, que incluyen árboles, arbustos y cactáceas (Carbajal *et al.*, 1989). La especie más ampliamente distribuida del género es *P. calyculatus*, que se encuentra desde Nayarit, Jalisco y Aguascalientes hasta Chiapas, abarcando un total de 21 estados, distribución que propicia su contacto poblacional con otras especies del mismo grupo. Por ejemplo, en su intervalo de distribución intermedia sus poblaciones llegan a sobrelaparse con *P.*

schiedeanus en el centro de Veracruz y con *P. auriculatus* en Puebla y Oaxaca (Kuijt, 2009).

P. calyculatus y *P. auriculatus* son consideradas especies hermanas de acuerdo a la hipótesis filogenética obtenida a partir del consenso estricto de los 23 árboles filogenéticos más parsimoniosos para especies distribuidas en México, basado en secuencias de ITS y 28 especies de *Psittacanthus* (Tun-Garrido, 2008).

En ecología, los ejemplos de especies afines que se excluyen en el espacio o se suceden en el tiempo han sido generalmente utilizados como prueba de la competencia entre especies. De acuerdo al principio de exclusión competitiva o “Ley de Gause” para coexistir en un ambiente estable, dos especies que compiten, deben diferir en sus respectivos nichos ecológicos, ya que de lo contrario una especie eliminará o excluirá a la otra (Campbell y Reece, 2009). En otras palabras, si dos poblaciones aisladas reproductivamente “hacen lo mismo”, esto es ocupan precisamente el mismo nicho ecológico, si son simpátricas y si la población de *A* se multiplica aunque sea lo mínimo más rápido que la población *B*, entonces *A* tarde o temprano terminará por desplazar a *B* quien quedará extinta, pues es imposible que procesos de competencia (por ejemplo, las tasas de reproducción de especies que compiten) sean exactamente iguales (Hardin, 1960).

El nicho ecológico fundamental de una especie es un determinante crítico en su distribución (Peterson, 2001). Grinnell (1917) se refirió al nicho ecológico fundamental como al conjunto de condiciones ecológicas capaces de mantener una población sin inmigración; y más tarde Hutchinson (1959) lo definió como un gran volumen multidimensional donde cada dimensión corresponde a las condiciones ambientales distintas que definen los límites donde la especie persiste. También hizo la distinción entre el nicho fundamental y el nicho realizado, es decir aquella parte del nicho fundamental que está de hecho ocupada por la especie, dadas las interacciones con otras especies como, por ejemplo, la competencia.

En años recientes, un número creciente de científicos han podido estimar distribuciones de especies calculando los nichos “ambientales” o “ecológicos” con gran utilidad práctica, pero la discusión de la relación entre la distribución de las especies y sus

nichos hace necesaria una interpretación inequívoca de estos conceptos con base en los tipos de variables usadas para calcularlos, la escala espacial natural en la que pueden ser medidos y la dispersión de los individuos en el ambiente (Soberón, 2007).

Las áreas de distribución reflejan patrones espaciales y temporales de las especies y están determinadas por factores como i) la capacidad de dispersión de las especies, ii) la distribución espacial de las condiciones favorables para el establecimiento, sobrevivencia y reproducción de los individuos y iii) el ambiente biótico constituido por los competidores, depredadores, y patógenos de las especies, junto con la disponibilidad y dinámicas de los recursos (Guisan y Thuiller 2005; Soberón y Peterson 2005).

A su vez, los factores importantes para clarificar el nicho en relación a las áreas de distribución son: i) la distinción del nicho como hábitat del nicho como función, ii) la distinción del nicho definido localmente en la escala de la ecología, el comportamiento y la fisiología de pequeñas poblaciones o individuos, de los nichos definidos a escalas espaciales mayores, donde importan los límites distribucionales, y iii) la distinción entre las variables del nicho como recursos, o como condiciones (Soberón, 2007). Esta separación de nichos en dos clases permite distinguir entre una clase “Grinelliana” con variables fundamentalmente no-interactivas y condiciones ambientales de gran escala; y la clase “Eltoniana” enfocada en las interacciones bióticas y las dinámicas recurso-consumidor que pueden ser medidas principalmente a escala local (Soberón, 2007).

Una manera de mostrar en qué medida los recursos disponibles son utilizados en común por las especies coexistentes es a través de la medición del solapamiento de nicho en donde algunos recursos son compartidos y otros usados exclusivamente por cada una de las especies (Hutchinson, 1974). Una variedad de aproximaciones y métricas han sido usadas para medir el solapamiento de nicho (ej., Horn, 1966; MacArthur y Levins, 1967; Schoener, 1970; Colwell y Futuyma, 1971; May y Arthur, 1972; Pianka, 1974). Generalmente estos métodos surgen cuando se creía que la competencia era el mecanismo primario en la estructuración ecológica de las comunidades, y las medidas de solapamiento de nicho fueron desarrolladas para cuantificar diferencias debido a la competencia (Chase y Leibold, 2003).

Pianka (1974) desarrolló una hipótesis sobre el solapamiento de nichos, en la cual los estados de máximo solapamiento varían inversamente con la intensidad de competencia, usando el concepto de competencia difusa. Sin embargo, Connell (1982) propuso que no sólo la competencia es el principal factor que determina la amplitud y solapamiento de nichos sino que, junto con otras interacciones biológicas, las historias evolutivas y los factores intrínsecos de los organismos contribuyen con la definición de los nichos. Por ejemplo, el nicho de una lagartija arbórea tropical consiste, entre otros componentes, en el intervalo de temperaturas que tolera, el tamaño de las ramas por las que trepa, el momento del día en que está activa y el tamaño y el tipo de insectos que come (Campbell y Reece, 2007). De este modo, la valoración de diferencias en los nichos ambientales de las especies requiere de la identificación y consideración de los factores que influyen la distribución de las especies (Broenninmann *et al.*, 2007).

Un marco reciente para el cálculo del solape de nicho entre dos especies o poblaciones incluye tres pasos: i) cálculo de la densidad de ocurrencias y de factores ambientales a lo largo de ejes de un análisis multivariado, ii) medición del solape de nicho a lo largo de los gradientes del análisis y iii) pruebas estadísticas de equivalencia y similitud de nicho (Broenninmann *et al.*, 2007).

Varios autores han cuestionado en qué medida los supuestos patrones mostrados en la estructura de las comunidades realmente reflejan los procesos biológicos que son invocados para explicarlos (Harvey *et al.*, 1983). En muchos casos se pueden elaborar modelos nulos para explicar esos patrones en los datos que han sido citados como evidencia de interacciones de competencia. Sin embargo esto no siempre es el caso y muchas veces su pertinencia es cuestionada porque es muy difícil decidir lo que constituye un modelo nulo verdadero y puramente estadístico (Harvey *et al.*, 1983). También es posible estudiar la función de la competencia con experimentos donde determinadas especies son introducidas o extirpadas de ciertas comunidades (naturales o controladas) y se observa el efecto que esto tiene en una o más de las especies restantes originales.

Cuando la competencia entre especies con nichos similares no provoca la exclusión local de una de ellas, una opción es la diferenciación de sus nichos. La evolución por

selección natural puede conseguir que una de las especies utilice otro grupo de recursos, o que use los mismos pero en un tiempo y espacio diferentes. A esto se le denomina partición de recursos y cuando se observa se puede tomar como una evidencia indirecta de competencia en el pasado (Campbell y Reece, 2007). Pero aunque los cambios en los nichos han sido atribuidos generalmente a la evolución del nicho fundamental, o a cambios en su expresión debido a la presencia de competidores, depredadores o patógenos (Randin *et al.*, 2006; Broennimann *et al.*, 2007), otra causa posible es simplemente que la estructura del espacio ambiental difiere entre las dos regiones donde las especies están siendo estudiadas (Elith y Graham, 2009).

La especiación geográfica puede ocurrir como un producto de las interacciones genéticas y ecológicas de dos (o más) especies con un ancestro común durante el primer periodo de contacto luego del periodo de aislamiento que les dio origen (Brown y Wilson, 1956). Por lo tanto, el desplazamiento de caracteres es considerado como una importante fuerza en la estructuración de las comunidades y la evolución de las especies. En las zonas donde esas especies emparentadas ocurren en alopatría, sus poblaciones son más similares entre sí, y en el área de coexistencia de las dos especies (simpatria) sus poblaciones son más divergentes y fácilmente distinguibles. Esto es, ocurre un desplazamiento de caracteres que se asume están determinados genéticamente (Brown y Wilson, 1956).

En zonas de contacto secundario es posible también que se formen zonas de hibridación entre esas poblaciones o especies que se han formado por aislamiento geográfico (Dobzhansky, 1940; Mayr, 1942). La hibridación natural puede definirse como la producción, en condiciones naturales, de descendencia a partir del entrecruzamiento de individuos pertenecientes a poblaciones que pueden distinguirse con base en por lo menos un carácter heredable, independientemente de su estatus taxonómico (Harrison, 1990, 1993; Arnold, 1997).

Considerando lo anterior, **cuanto más similares son las especies, menor es su superposición geográfica o de hábitat y más vulnerable es su coexistencia en la zona de superposición** (MacArthur y Levins, 1967). De esta manera, aquellas poblaciones alopátricas (sin contacto con otras especies cercanas) presentarán características

conductuales, fisiológicas y/o morfológicas distintas a cuando se desarrollen en simpatría (sobrelape poblacional) con especies similares. Por ello, se espera en simpatría una tendencia hacia la segregación ecológica (diferenciación de nichos) o al desplazamiento de caracteres (divergencia en caracteres) promoviendo la coexistencia (Ollerton *et al.*, 2007).

Dentro de este contexto teórico, se pueden predecir dos escenarios para aquellas poblaciones de especies distintas de muérdagos que se sobrelapen en su distribución geográfica. **En el escenario 1, en las zonas geográficas donde las especies se sobrelapen no mostrarán una diferenciación** (se mantendrán iguales que en las zonas de alopatría) en características asociadas a la reproducción, tales como fenología de floración, morfología floral, producción y calidad de recompensas, especies de hospederos y ensamble de polinizadores, presentándose una hibridación potencial. Por el contrario, **en el escenario 2, todas las características mencionadas serán similares en las poblaciones de las especies creciendo de forma alopátrica, pero muy distintas en aquellas zonas de sobrelape**, y promoviéndose por consecuencia la coexistencia. En este sentido, el sobrelape en las distribuciones de *P. calyculatus* y *P. auriculatus*, representa un modelo ideal para poner a prueba estos escenarios.

El primer escenario supone la existencia de mecanismos de compatibilidad, donde es posible que pueda haber descendencia fértil entre ambas especies. De lo contrario, podría existir un tercer escenario donde los conflictos inherentes a la simpatría se resuelvan estableciendo barreras pre-y post-cigóticas donde la fertilización y sobrevivencia de la progenie sean inviables. Lo anterior puede darse también en el segundo escenario donde se presente tanto la divergencia de los caracteres como la presencia de barreras reproductivas.

La presente tesis va enfocada precisamente al estudio de poblaciones simpátricas y alopátricas de estas especies cercanas de manera que entendamos mejor tanto sus estrategias para mantenerse en coexistencia como los procesos que pudieron haber contribuido a su especiación. A través de una aproximación descriptiva, en este estudio se evalúa cómo en el rango de distribución de una planta, en condiciones de simpatría con congéneres, pueden encontrarse ciertos caracteres que promueven la coexistencia.

Antecedentes

Aunque los estudios sobre desplazamiento de caracteres han sido realizados sobre una amplia variedad de grupos, unos pocos han contribuido desproporcionadamente al entendimiento de este principio: mamíferos carnívoros, pinzones de Las Galápagos, lagartijas del género *Anolis* en islas y caracoles (Dayan y Simberloff, 2005).

En las explicaciones iniciales del desplazamiento de caracteres, muchos de los ejemplos presentados como evidencia potencial, fueron observaciones entre múltiples pares de aves. Los ejemplos más conocidos son los pinzones de Darwin en las Galápagos (Brown y Wilson, 1956) y los gorriones *Geospiza fortis* y *G. fuliginosa* que Lack (1947) estudió. Estas aves cuando se encontraban en la misma isla podían ser distinguidas fácilmente por el tamaño del pico, sin embargo, cuando cada una de ellas se encontraba aislada en otra isla menor, el tamaño del pico era intermedio en comparación a cuando estaban las dos juntas.

Las lagartijas del género *Anolis* de las islas del Caribe también han sido objeto de numerosos estudios que investigan el rol de la competencia y el desplazamiento de caracteres en la estructura de las comunidades (ej., Lossos, 1990). Las Antillas Menores sólo soportan especies de *Anolis* de diferentes tamaños, y la importancia relativa del desplazamiento de caracteres vs el tamaño al momento de la colonización, en la determinación del suceso de invasión, ha sido explorada y debatida.

Pero las especies introducidas también han proporcionado “experimentos naturales” recientes para investigar que tan rápido el desplazamiento de caracteres puede afectar el cambio evolutivo (Dayan y Simberloff, 2005). Cuando el visón americano (*Mustela vison*) fue introducido en el noreste de Bielorrusia, el visón nativo europeo (*Mustela lutreola*) incrementó su tamaño, y el visón introducido lo disminuyó (Sidorovich *et al.*, 1999). Este desplazamiento fue observado en un estudio de diez años, demostrando que la competencia puede originar rápidos cambios evolutivos.

Por otro lado, la diferenciación de nichos es uno de los tópicos más estudiados en ecología desde mediados del siglo pasado. Uno de los estudios clásicos es el de MacArthur (1958) sobre los chipes de los bosques de coníferas del noreste de E.U. donde parecía que estas aves eran una excepción a la regla general sobre que las especies eran limitadas por

diferentes factores o diferían en hábitat o distribución (Lack, 1954) pues muchos ecologistas no habían logrado determinar esas diferencias ecológicas que permitían su coexistencia. MacArthur luego de intensas observaciones concluyó que estas especies podían coexistir gracias a diferentes tipos de comida, posiciones de alimentación, movimientos en los árboles y diferencias en las épocas de anidación entre otros factores.

Un ejemplo más reciente lo constituyen nuevamente lagartijas del género *Anolis*. Siete especies que habitan en un bosque tropical lluvioso de Venezuela comparten a los insectos como principal recurso alimenticio y evitan la competencia al ocupar diferentes secciones del bosque. Algunas viven en la hojarasca mientras otras viven en las ramas sombreadas, de esa manera evitan la competencia por comida en esas secciones del bosque (Dayan y Simberloff, 2005).

Los estudios sobre diferenciación de nicho también abarcan sujetos muy variados, por ejemplo Méndez-Fernández *et al.* (2013) analizaron la diferenciación de nicho de cetáceos dentados que frecuentan las costas occidentales de la Península Ibérica y para esto usaron isótopos estables como marcadores ecológicos para evaluar el grado de segregación en la dieta y nivel trófico y en los hábitos de forrajeo en varias escalas de tiempo. Sus resultados revelaron que existe una segregación ecológica de largo tiempo entre los cinco cetáceos dentados y demostraron la habilidad de los marcadores ecológicos para discriminar nichos ecológicos entre especies cercanamente relacionadas.

Las aproximaciones al estudio de la diferenciación de nichos pueden ser muy diversas; un ejemplo más es el estudio de Luiselli (2008), quien reanalizó a través de modelos nulos varios estudios de repartición de recursos en tortugas de agua dulce considerando principalmente el sobrelape en la dieta. Concluye que el microhábitat como recurso es la dimensión más importante (pues fue el recurso diferenciado en casi el 80% de los casos), seguido del recurso alimenticio (casi 70%) mientras que el macro-hábitat y el tiempo fueron menos importantes.

En cuanto a estudios sobre especies del género *Psittacanthus* en México, éstos en general aún se consideran escasos, centrándose particularmente en algunas pocas especies, como *P. calyculatus* y *P. schiedeanus*. *Psittacanthus schiedeanus* ha sido estudiada

principalmente en bosques de niebla del centro de Veracruz. López de Buen y Ornelas (2001) analizaron la dispersión de las semillas por aves, encontrando una sincronía entre la abundancia de frutos y la abundancia de las aves *Ptilogonys cinereus* y *Myiozetetes similis*, sugiriendo además que este muérdago usa una estrategia de inversión en nutrientes, esto es, produce frutos altamente nutritivos para atraer dispersores en tiempos de escasez de frutos de otras especies. Asimismo, estos autores evaluaron la infección de *P. schiedeanus* en su hospedero principal *Liquidambar styraciflua* en remanentes de bosque de niebla. Con la finalidad de determinar si la localización de los árboles tenía un efecto directo en la intensidad de la infección, encontraron que los individuos más severamente infectados eran altos y estaban localizados en los bordes cerca de otros individuos infectados. De esta manera, sugieren que las diferencias entre los árboles hospederos juegan un importante rol para explicar la abundancia local y la distribución de los muérdagos (López de Buen *et al.*, 2002).

Otros estudios en esta especie de muérdago han analizado la compatibilidad de sus hospederos a través de experimentos en campo sobre variaciones en la adhesión de semillas, germinación, establecimiento y sobrevivencia. Los resultados obtenidos han determinado que *Liquidambar styraciflua* es la especie más compatible, en otras palabras, donde es más exitoso el muérdago en esta zona veracruzana (López de Buen y Ornelas, 2002). Datos más recientes que se tienen para esta especie son de Ramírez y Ornelas (2010), quienes estudiaron su polinización y producción de néctar. Los autores determinaron que sus flores representan un recurso muy importante para el ecosistema, por lo que podrían mediar interacciones con una amplia variedad de visitantes florales. Un dato importante es que aunque *P. schiedeanus* produce frutos por autogamia, requiere de los colibríes como polinizadores para alcanzar su máximo potencial reproductivo ya que la autogamia sólo representa un tercio de la producción de frutos.

Otro estudio de los mismos autores apoyó con experimentos de infección cruzada la hipótesis de que el establecimiento de los muérdagos es afectada por la interacción entre el origen del fruto consumido (hospedero de origen) y la susceptibilidad de infección de las especies de hospedero donde las semillas son depositadas (hospedero destino), pero los efectos del procesamiento en el tracto digestivo de aves en la supervivencia de las plántulas

no son significativos. Sus resultados mostraron que en el caso de semillas colectadas de *Liquidambar styraciflua* y *Platanus mexicana* éstas tienen mayor probabilidad de sobrevivir cuando son inoculadas sobre la misma especie de árboles, sugiriendo la adaptación local potencial al hospedero (Ramirez y Ornelas, 2012).

En cuanto a *P. calyculatus*, los datos sobre esta especie provienen principalmente de los estados de Tlaxcala y Michoacán. En Tlaxcala, Azpeitia y Lara (2006) estudiaron su biología reproductiva, encontrando que la anthesis de esta especie inicia con la dehiscencia de las anteras y la receptividad del estigma comienza al día siguiente. El periodo de floración se extiende de julio a noviembre, correspondiendo al periodo de lluvias de la zona. Este muérdago es principalmente una planta de polinización cruzada, aunque la autopolinización puede también ser efectiva. En un estudio posterior realizado en la misma región, Lara *et al.* (2009) inocularon semillas para determinar los efectos del hospedero de origen, el proceso digestivo del ave y el hospedero destino. Sus resultados mostraron que la interacción entre el proceso digestivo y el hospedero de origen por el hospedero destino, es la que mejor predice la ocurrencia de la germinación y el establecimiento de las plántulas de esta especie de muérdago.

En Michoacán, los estudios se han centrado en la cuenca de Cuitzeo. En esta zona, Rivas (2009) analizó las tasas de dispersión de semillas de *P. calyculatus* en ambientes con distintos grados de perturbación. Los resultados encontrados demostraron que la interacción entre las aves y los muérdagos muy probablemente sea facilitada en bosques con grados de perturbación media. Otro estudio comparando sitios contrastantes (Estrada, 2010) analizó la biología reproductiva de esta especie, encontrando diferencias en el tiempo de floración y el tamaño de las flores. Asimismo, comprobó el sistema mixto de apareamiento previamente conocido.

Finalmente, cabe resaltar que estudios sobre *P. auriculatus* son prácticamente inexistentes. Hunn (2008) sólo menciona a esta especie como un muérdago que parasita algunas acacias espinosas como *Acacia pennatula*; mientras que Kuijt (2009) incluye su descripción en la revisión taxonómica del grupo.

Es así que aunque la biología reproductiva y la polinización de *P. calyculatus* ya ha sido estudiada con cierto detalle, se desconoce si estos atributos pueden ser distintos cuando se presenta en simpatría con una especie congénica como *P. auriculatus*.

Hipótesis

Si en la zona de simpatría de *P. calyculatus* con *P. auriculatus* no se promueve su coexistencia, no se observará desplazamiento de caracteres (en variables como la morfología floral y la producción y calidad de recompensas) ni segregación de nicho (en variables como los hospederos y el ensamble de polinizadores y dispersores), siendo similares estas variables a las encontradas en la población alopátrica.

Si la coexistencia de especies se promueve en la zona de simpatría, entonces tanto el desplazamiento de caracteres como la segregación de nicho registrados serán distintos con respecto a la población alopátrica.

Objetivos

General

- Describir y comparar la biología reproductiva y polinización de dos especies de muérdagos del género *Psittacanthus* en un sitio de distribución alopátrico y otro simpátrico para explorar la posibilidad de desplazamiento de caracteres y diferenciación de nicho.

Particulares

Para cada uno de los dos sitios de estudio (alopátrico de *P. calyculatus* respecto a *P. auriculatus* y simpátrico de ambas especies):

- Comparar la fenología floral y el éxito reproductivo.
- Cuantificar la variación de la morfología de flores y frutos
- Describir los patrones de producción y reposición de néctar.
- Determinar el sistema de apareamiento.
- Estimar la tasa de visita de polinizadores y dispersores de semillas.
- Cuantificar la prevalencia de muérdagos en los distintos hospederos.

- Calcular el solapamiento de nicho entre poblaciones respecto a polinizadores, dispersores y hospederos.

Descripción de la familia Loranthaceae, el género *Psittacanthus* y las especies objetivo: *P. calyculatus* y *P. auriculatus*.

Loranthaceae

La familia Loranthaceae (Magnoliopsida: Santalales) comprende entre 35 y 40 géneros, que incluyen más de 1,300 especies distribuidas en todo el mundo. Se caracteriza porque la mayoría de las especies son plantas parásitas y hemiparásitas de árboles y arbustos, con raíces modificadas llamadas haustorios. La mayoría son especies perennifolias y sólo unas pocas son caducifolias (Vázquez *et al.*, 1996).

Sus flores generalmente son pequeñas, de color amarillo o verdoso, pero algunos géneros las poseen más llamativas y vistosas, destacando el color rojo o anaranjado. Son actinomorfas y las inflorescencias están casi siempre agrupadas en racimos, corimbos o cimas, muy rara vez son solitarias y pudiendo ser bisexuales o unisexuales. Tienen el cáliz adherido al ovario que es anular, capsular o poco definido. Sus pétalos (entre tres y siete) son libres o soldados para formar con frecuencia un tubo rasgado de un lado. Los estambres se presentan en igual número que los pétalos originándose en su base; las anteras son normalmente bitecadas, a veces unitecadas debido a la fusión de tecas, con dehiscencia longitudinal, por poros terminales o por ranuras transversales y con dos sacos polínicos. El ovario es rudimentario en las flores masculinas, mientras que las flores femeninas presentan estaminodios. El ovario es ínfero y el estilo simple o ausente. El fruto es una baya que contiene una sola semilla desprovista de testa, la cual está rodeada de una sustancia pegajosa llamada viscina. El fruto es consumido por aves, siendo éstas los principales agentes de dispersión de las semillas (Vázquez *et al.*, 1996).

Psittacanthus (Martius, 1830)

El nombre *Psittacanthus*, “flor perico”, alude al brillante color de las flores. Las plantas de este género son parásitos perennes de árboles y arbustos. Son glabras o raramente con vestidura, entrenudos lisos, cuadrangulares o comprimidos-carinados; ramificación

percurrente (el ápice frecuentemente aborta) o el ápice abortando después de uno o más pares de espirales de hojas. Generalmente se presenta un solo haustorio masivo, pero en pocas especies hay simples y escasamente ramificadas raíces secundarias epicorticales con haustorios secundarios. Las hojas son simples, estipuladas, delgadas a coriáceas o carnosas; venación pinnada o palmada, filo taxia comúnmente decusada, raramente en espiral o irregularmente alternada (Kuijt, 2009).

Los muérdagos del género *Psittacanthus* tienen inflorescencias en umbela o en racimos indeterminados con varios números de triadas o diadas, localizadas terminalmente o en posiciones axilares, algunas veces en las ramas viejas o sin hojas, o que emergen endógenamente de nudos hinchados. Las flores son hexámeras, usualmente de colores brillantes en rojo y/o amarillo con la base de los pétalos con o sin lígula basal interna, y frecuentemente con pelos largos y rojizos en las puntas internas, cerca del dorso de las anteras o filamentos. Los estambres son diversos, iso- o di-(tri-) mórficos con los filamentos fijos dorsalmente, largos y esbeltos o casi ausentes. Las anteras algunas veces tienen proyecciones conectivas terminales, con cuatro sacos polínicos alongados o alveolados en series longitudinales. El estilo es casi tan largo como los pétalos y es generalmente liso y recto, algunas veces con estrías rugosas debajo. El estigma está más o menos capitulado o finamente papilado y está localizado más arriba de las anteras. El nectario, que es floral, es usualmente inconspicuo, tiene forma de anillo y se localiza en la base estilo (Kuijt, 2009).

Los frutos son unas bayas grandes, negruzcas y con una sola semilla, con el cálculo a veces acrescente y con tejido abundante y extremadamente viscoso en el exocarpo interno. El endospermo está ausente y el embrión es grande y carnosos, consistente casi en su totalidad de 2 cotiledones planos o de 3-14 cotiledones prismáticos unidos en la base (Kuijt, 2009).

Psittacanthus calyculatus (G. Don, 1834)

P. calyculatus es una planta percurrente, robusta y glabra con entrenudos de 2 a 5 cm de largo, normalmente cuadrangulares, al menos de jóvenes y comúnmente con esquinas redondeadas y nodos no hinchados. Las hojas son pareadas de 9 cm de largo por 2-5 cm de

ancho, delgadas, extremadamente variables en talla y forma, desde algo falcadas a ampliamente ovadas, con el ápice redondeado, al menos al último (algunas veces atenuado). El peciolo es 4 mm de largo, plano e indistinto. La venación es pinnada evidente. Las inflorescencias son terminales (y frecuentemente secundarias y subterminales); son un racimo de triadas en la inflorescencia terminal y las axilares son frecuentemente subumbelas de triadas cada una con dos triadas distales más (Figura 1).



Figura 1. Inflorescencia de *Psittacanthus calyculatus* en Tlaxcala, México, con los distintos estadios a lo largo de la vida de las flores. (Foto tomada por el autor, 2013).

El pedúnculo de la inflorescencia es de 2 a 5 cm de largo y el pedúnculo de la triada de 1 a 1.5 cm de largo con las triadas más bajas frecuentemente con una bráctea foliosa de 1 a 4 cm de largo por 0.5 a 1.5 cm de ancho. El pedicelo floral va de 1 a 1.5 cm de largo con una cúpula de 5mm de ancho, abarcando $\frac{1}{4}$ del ovario. Los botones son de 5.5 cm de largos, rectos o ligeramente inclinados distalmente, de 3-4 mm en la base, más angostos en medio y expandiéndose ligeramente de nuevo hasta a 1cm, usualmente con la punta

redondeada (o puntiaguda, cuando seco). El ovario tiene 5 mm de largo, 3 mm de ancho y el cálculo está débilmente dentado. Los pétalos (usualmente 6) son de hasta 5.5 cm de largo, isomórficos y de color naranja amarillentos a escarlata brillante o algo rosados con la lígula basal ausente. Los estambres son dimórficos con filamentos de 2.5 a 5 cm de largo y las anteras de 4 mm de largo son dorsifijas y algo septadas, redondeadas en los dos extremos y con las dos series sobrelapándose ligeramente. El estilo es recto y liso, con el estigma finamente papilado. El fruto es de 10 mm de largo y 8 mm diámetro, ovoide y con el cálculo conspicuo, negro azulado y con un embrión con 3 a 5 cotiledones (Kuijt, 2009).

Psittacanthus auriculatus (Eichler, 1868)

P. auriculatus (Figura 2) es una planta percurrente, sólida y densamente foliada. Tiene entrenudos la mayoría de 3 cm de largo o menos y las ramas más antiguas con estriación café, fina y nodos no hinchados. Las hojas son pareadas, de 7 cm de largo a 7 cm de ancho, coriáceas que van de ovadas a anchamente ovadas, con el ápice redondeado y la base auriculada-cordada, sésil y con venación pinnada con fuertes venas basales.

La inflorescencia terminal es un racimo corto de 3 a 7 triadas, frecuentemente con inflorescencias similares adicionales en las axilas foliares más cercanas. Los pedúnculos de las triadas son de 10 mm largo y los pedicelos están ligeramente más largos que los pedúnculos (6 a 10 mm). Las brácteas son de 3 a 4 mm de ancho con el ápice obtuso. La bráctea de las triadas más bajas ocasionalmente es algo foliácea con una cúpula de 5 mm de ancho. Los botones son de 3 a 4 cm de largo, rectos y firmes con 4 mm de ancho basal, haciéndose delgados de 3 mm y expandiéndose a 4 o 5 mm con el ápice obtuso. El ovario es de 3 mm de largo y 3 mm ancho y tiene el cálculo regularmente liso, de la mitad de la longitud del ovario completo. Los pétalos (generalmente 6) van de 5 a 6 cm de largo y son casi isomórficos, de color rojo a naranja. Son algo gruesos con las puntas internas con apéndices vermiculares y con lígulas basales ausentes, pero con un puente medio ligeramente levantado, justo arriba de la base.



Figura 2. Flor de *Psittacanthus auriculatus* en fase estaminada y botones, en Oaxaca, México. (Foto tomada por el autor, 2013).

Los estambres son dimórficos, con filamentos de 14 mm de largo y las porciones distales (atrás de la antera) atenuadas, tipo pelo y con anteras dorsifijas de 6 a 8 mm de largo con puntas distales redondeadas a la misma altura pero con el extremo proximal de 1 a 2 mm aparte. El estilo es recto y liso con el estigma finamente papilado. El fruto tiene 2 cm largo, 1 cm de diámetro y es elipsoide, de color rojo madurando a negro, con cálculo no conspicuo y con la cúpula expandiéndose a 7mm. *P. auriculatus* es la única especie mesoamericana con hojas cordadas y hojas similares sólo se presentan en especímenes de la especie sudamericana *P. cordatus*. (Kuijt, 2009).

Métodos

Zonas de estudio

Tlaxcala

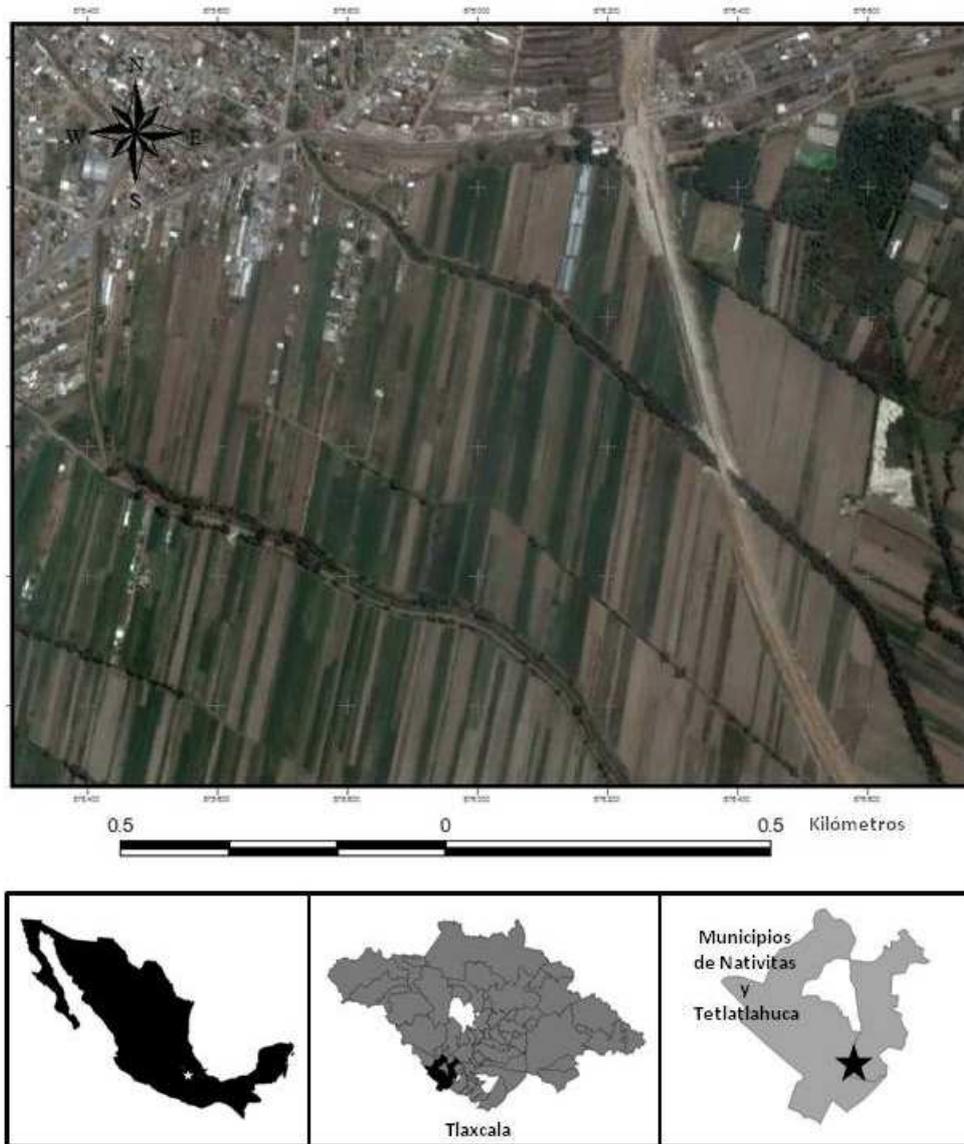
El estudio de *P. calyculatus* en alopatría se llevo a cabo en el estado de Tlaxcala en los municipios colindantes de Nativitas y Tetlatlahuca, situados en el sur del estado y ubicados a una altitud promedio de 2,200 msnm. El municipio de Nativitas se sitúa alrededor de las coordenadas geográficas 19° 13' 52.55 N y 98° 19' 04.43" O y el municipio de Tetlatlahuca entre los 19° 14' 03.10" N y los 98° 17' 49.70" O (Figura 3).

En ambos municipios prevalece el clima templado sub-húmedo con lluvias en verano de entre 800 y 1000 mm promedio anuales y rangos de temperatura media de 14 a 18° C. Los meses más calurosos son de marzo a junio. Durante el año se observan variaciones en la temperatura que van desde los 0.5 °C como mínima, hasta los 26.2 °C como máxima.

Por su ubicación geográfica y gran crecimiento agrícola y urbano, estos municipios prácticamente no presentan vegetación original. La vegetación actual es de tipo secundaria, asociada a los terrenos de cultivo, donde se observan árboles de sauce (*Salix bonplandiana*), tejocote (*Crataegus pubescens*), capulín (*Prunus serotina*), tepozán (*Buddleia cordata*) y pirul (*Schinus molle*). En las calles, caminos vecinales y carreteras se encuentran fresnos (*Fraxinus uhdei*), cedros blancos (*Cupressus lusitanica*) y especies introducidas como casuarinas (*Casuarina equisetifolia*), eucaliptos (*Eucalyptus* spp.), truenos (*Ligustrum* sp.) y álamos blancos (*Populus alba*). El único vestigio de vegetación original está representado por la vegetación de galería que se localiza en las riberas de ríos como el Río Atoyac, misma que está constituida fundamentalmente por ailes (*Alnus acuminata*), fresnos (*Fraxinus uhdei*) y sauces (*Salix bonplandiana*).

Los principales tipos de suelo corresponden a suelos de origen aluvial poco desarrollados y profundos principalmente en las zonas planas y semiplanas, mientras que en las zonas más accidentadas encontramos suelos menos profundos y afloraciones de tepetates y tobas. El uso actual del suelo se distribuye de la siguiente manera: 77% uso

agrícola, 14% zona urbana, 8% pastizal y 1% bosque para Nativitas, mientras que para Tetlatlahuca 81% es de uso agrícola y el resto (19%) zona urbana.

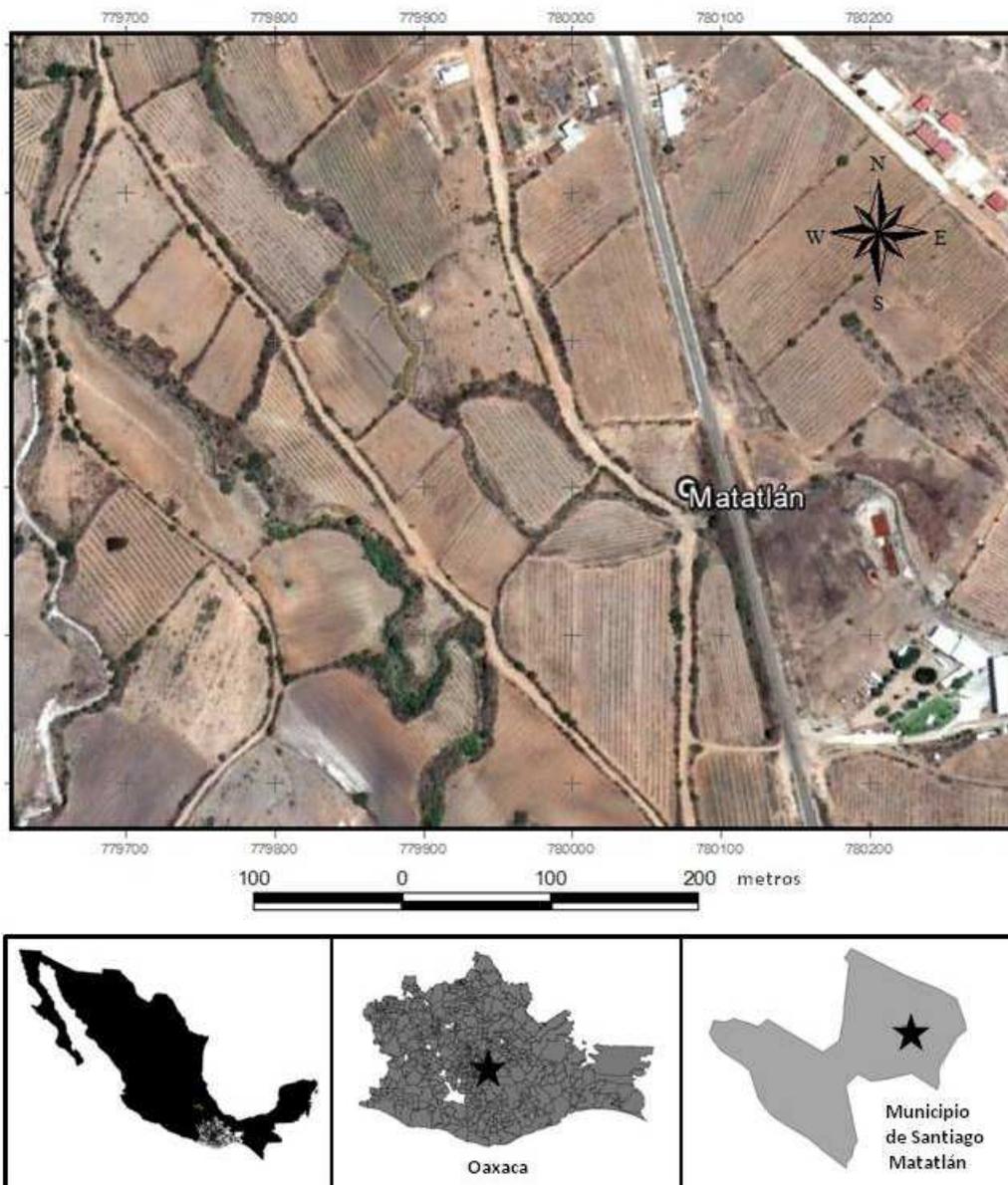


Elaborado por Sergio Díaz Infante Maldonado
a partir de imagen de Google Earth de Agosto 2014

Figura 3. Zona de alopatría de *P. calyculatus* en los municipios de Nativitas y Tetlatlahuca, Tlaxcala, con los árboles hospederos situados en los bordes de las zonas de cultivo.

Oaxaca

La zona de simpatría de ambas especies de *Psittacanthus* fue estudiada en el municipio de Santiago Matatlán que se localiza en la Región de los Valles Centrales de Oaxaca y pertenece al Distrito de Tlacolula. Se ubica en las coordenadas 16° 52' N y 96° 23' O, a una altitud de promedio de 1,740 msnm (Figura 4).



Elaborado por Sergio Díaz Infante Maldonado
a partir de imagen de Google Earth de Marzo 2014

Figura 4. Zona de simpatría de *P. calyculatus* y *P. auriculatus* en el municipio de Santiago Matatlán, Oaxaca. Los hospederos se sitúan en los bordes de las zonas de cultivo.

La superficie del municipio es generalmente plana con algunos ríos y arroyos y solamente en algunas colindancias está rodeada por cerros. Su clima es principalmente semiseco semicálido, con rangos promedio de 600 a 800 mm de precipitación anual y temperaturas promedio de 12 a 20°C.

La vegetación comprende una asociación de pastizales, combinada con plantas semidesérticas y chaparrales bajos, en los que predominan mezquites (*Prosopis laevigata*), guajes (*Leucaena leucocephala*), huizaches (*Acacia* spp.) y cazahuates (*Ipomoea arborescens*). Destaca el cultivo de agaves de distintas especies para la producción de mezcal de calidad internacional. Los suelos son generalmente pedregosos y se originan principalmente de rocas ígneas extrusivas y en menor medida de rocas sedimentarias, siendo poco profundos y pobres.

En cada uno de los sitios descritos se eligieron 15 árboles hospederos infectados con muérdago (junio y julio 2013). Se realizaron visitas periódicas a cada sitio desde el inicio de la floración (julio y agosto 2013) y durante la época reproductiva hasta el final de la producción de frutos en enero de 2014.

Fenología floral

Se realizaron visitas periódicas a las localidades, desde el inicio de la floración hasta la fructificación. En las primeras visitas se cuantificó, con ayuda de un contador manual, el número total de botones florales que presentó cada uno de los 15 individuos de muérdago seleccionados. Una vez iniciada la apertura de las flores, se registró el número de botones y el número de flores abiertas. Finalmente se registró el porcentaje de flores que produjeron frutos. En Tlaxcala se obtuvieron datos de julio a octubre, mientras que en Oaxaca de agosto y octubre.

Morfología y longevidad floral

Con un vernier digital se realizaron mediciones de la longitud de la base de la corola, de anteras, de filamentos y del estilo a 30 flores por especie de muérdago en cada una de las localidades de estudio. También en 43 frutos de cada población se midió el ancho, el largo y el pedicelo. Además, tres botones florales a punto de abrir, de diez individuos de

muérdago de cada localidad, fueron marcados y monitoreados desde su apertura hasta senescencia para determinar la longevidad floral.

Sistema de apareamiento

El sistema de apareamiento se determinó utilizando 10 individuos por especie de muérdago en cada uno de los sitios, donde se realizaron los ensayos sugeridos por Ruiz-Zapata y Arroyo (1978) y Sobrevila y Arroyo (1982). Previamente, se estableció el momento de dehiscencia de las anteras y la receptividad estigmática mediante observación directa con lupa. Posteriormente, se eligieron para cada uno de los tratamientos 30 botones florales próximos a abrir, que fueron aislados con bolsas de tul. Una vez abiertas las flores ($n=30$), ocurrida la dehiscencia de las anteras y en el momento de receptividad del estigma, se realizaron los siguientes tratamientos: 1) autogamia, polinización manual con polen de la misma flor, 2) polinización cruzada o xenogamia, mediante colocación manual de polen de otros individuos en el estigma de las flores, 3) geitonogamia, polinización manual con polen de flores de la misma planta, y 4) cruza entre especies en simpatría, mediante la colocación manual de polen de individuos de la otra especie simpátrica, en el estigma de las flores. Posteriormente se verificaron los porcentajes de frutos producidos en cada uno de los tratamientos (*fruit set*) y se compararon con los producidos de manera natural (control).

Producción de néctar

La producción, reposición y acumulación de néctar se estimaron en flores seleccionadas en cada localidad aplicando tres diferentes tratamientos. El primer tratamiento (cosecha en pie) consistió en seleccionar cada hora (de 08:00 a 17:00 h) 15 flores expuestas a sus visitantes naturales para medir el volumen de néctar (con microcapilares graduados) y su concentración de azúcar (mediante refractómetro). Para los otros dos tratamientos, un día antes se eligieron 40 botones florales a punto de abrir y se aislaron mediante bolsas de tul. En el segundo tratamiento (reposición de néctar), 20 flores embolsadas fueron sometidas a tres remociones, una cada dos horas (09:00, 11:00 y 13:00 h), evaluando en cada ocasión el volumen de néctar presente. Este tratamiento nos permitió determinar su capacidad de reposición de néctar. Por último, en el tercer tratamiento se dejaron las bolsas de tul a 20

flores durante 24 horas más (a partir de la apertura de una flor) y al final se evaluó el néctar acumulado en este periodo, sin el efecto de la extracción periódica.

Evaluación de visitantes florales y dispersores de semillas

Para determinar la variación en los ensamblajes de polinizadores asociados a los dos muérdagos de éste género, se seleccionaron 3 árboles hospederos con plantas de muérdago en floración por población. En cada uno de ellos se hicieron observaciones focales durante 2 días consecutivos, centrándose en dos periodos: 08:00 a 12:00 y 12:00 a 16:00 h. Durante las observaciones y con la ayuda de binoculares se registró el tipo de visitante (aves e insectos) intentando en lo posible determinar a las especies.

Un protocolo similar de observación fue aplicado para la descripción de los ensamblajes de dispersores de semillas (aves). De esta manera, en 3 árboles con muérdagos en fructificación por población se registró a las especies de aves que consumieron frutos.

Prevalencia de muérdagos en los distintos hospederos.

En cada localidad se determinó el porcentaje de individuos (hospederos) infectados con respecto al total de individuos evaluados en 4 cuadrantes de 50 m² c/u. Se tomaron en cuenta sólo los árboles o arbustos con DAP >10 cm o en el caso de arbustos muy ramificados una altura mayor a 1.5 m.

Sobrelape de nichos.

Para medir el sobrelape de nichos de las tres poblaciones respecto a visitantes florales (colibríes), dispersores de frutos y árboles hospederos se utilizó el índice de Pianka (1975) de acuerdo a la siguiente fórmula:

$$a_{jk} = a_{kj} = \frac{\sum_{i=1}^n P_{ij}P_{ik}}{\sqrt{\sum_{i=1}^n P_{ij}^2 \sum_{i=1}^n P_{ik}^2}},$$

donde P_{ij} y P_{ik} (obtenidos de las observaciones de polinizadores, dispersores y cuadrantes de hospederos) son las proporciones del i ésimo recurso utilizado por la especie j y la especie k , respectivamente (Pianka, 1975).

Análisis estadísticos

Debido a que el interés central de la presente tesis fue determinar si los rasgos evaluados asociados a la biología reproductiva de *P. calyculatus* difieren en condiciones de alopatría o simpatría con *P. auriculatus*, las comparaciones estadísticas realizadas implicaron el uso de la especie de muérdago como el factor principal. De esta manera, este factor estuvo conformado por *P. calyculatus* en alopatría (población de Tlaxcala) y *P. calyculatus* y *P. auriculatus* en simpatría (poblaciones de Oaxaca).

Para evaluar diferencias entre las especies en atributos de la biología reproductiva que pueden relacionarse tanto a la atracción de los polinizadores como de los dispersores de semillas se utilizaron ANOVAs de un factor (Especie de muérdago). Las variables de respuesta fueron aquellas mediciones en aspectos de fenología (conteos de botones, flores y frutos), longevidad (días de apertura), morfología floral (largo de ovario, anteras, filamento y pistilo) y de frutos (pedicelo, largo y ancho).

Para evaluar si el porcentaje de éxito en la formación de frutos entre especies de muérdago fue independiente del tratamiento de polinización, se utilizaron tablas de contingencia donde la hipótesis nula fue que todos los tratamientos eran iguales.

La reposición de néctar fue evaluada a través de un ANOVA no paramétrico (Kruskal-Wallis) de un factor para comparar las tomas 2 y 3 (de las 11:00 y 13:00 h) de cada especie. Asimismo, diferencias en los volúmenes de cosecha en pie fueron analizados por ANOVAs no paramétricos de dos factores (Kruskal-Wallis; especie y horario) y como variable de respuesta los microlitros de néctar y concentración de azúcar registrados por especie. Finalmente para evaluar si la prevalencia de infección en los hospederos fue similar entre las tres poblaciones de muérdago se utilizaron tablas de contingencia y pruebas de X^2 .

Los datos fueron verificados por normalidad cuando fue necesario (Prueba de Shapiro). En caso de no ser normales, los datos fueron transformados con Log_{10} o raíz cuadrada (medidas o conteos, respectivamente). Las diferencias significativas fueron analizadas con pruebas *post hoc* de Tukey y los datos no normalizados fueron analizados con Kruskal-Wallis.

Resultados

Fenología floral

Durante 2013, las poblaciones *P. calyculatus* en alopatría (respecto a *P. auriculatus*) florecieron desde finales de junio hasta principios de noviembre. Los 15 individuos elegidos fueron monitoreados a partir de julio y aunque en octubre ya no presentaban flores, otros individuos no marcados aun las presentaban. La mayor producción de botones correspondió al mes de julio, mientras que el pico de floración se dio en agosto. Como era de esperarse, la mayor cantidad de frutos se observó al final de la temporada (Figura 5).

En 2013, la floración de las poblaciones de *P. calyculatus* y *P. auriculatus* en simpatría (CO y AO) fue registrada los meses de agosto y octubre (Figura 5). No se tuvo la certeza del tiempo de inicio de la misma, pero en noviembre ya había finalizado. El comportamiento fue similar al observado en Tlaxcala, aunque los picos de floración ocurren un poco más tarde, en agosto para *P. calyculatus* y probablemente en septiembre para *P. auriculatus*.

Se registraron diferencias significativas en el número de botones tanto en agosto como en octubre ($F=18.2$, $gl=2$, $P < 0.0001$ y $H= 39.7787$, $gl = 2$, $P < 0.0001$) y en ambos meses las diferencias fueron entre *P. calyculatus* con *P. auriculatus*. En el caso del número de flores, también hubo diferencias significativas los dos meses ($F=13.95$, $gl=2$, $P < 0.0001$ y $H=33.7016$, $gl= 2$, $P < 0.0001$). En agosto las diferencias fueron de las dos poblaciones simpátricas (en Oaxaca) con la población de alopátrica (en Tlaxcala), mientras que en octubre nuevamente fueron las dos poblaciones de *P. calyculatus* con la de *P. auriculatus*. Finalmente, en el caso de los frutos también hubo diferencias significativas en agosto y octubre ($H=8.3468$, $gl = 2$, $P < 0.01$ y $F= 3.951$, $gl= 2$, $P < 0.05$), primero entre *P. calyculatus* en alopatría y simpatría, y luego entre las poblaciones simpátricas.

Morfología y longevidad floral

Las medidas de ovarios y anteras fueron muy similares en las tres poblaciones, siendo la longitud del ovario de *P. calyculatus* ligeramente (1 mm aprox.) mayor que la de *P. auriculatus* y al contrario en el caso de las anteras (2.5 mm aprox.). Sin embargo, las

longitudes de los filamentos y del pistilo en la población simpátrica de *P. calyculatus* miden cerca del doble que los de la población alopátrica y que los de *P. auriculatus* (Figura 6). En todos los casos se presentaron diferencias significativas; longitudes de ovarios ($F=18.51$, $gl=2$, $P<0.0001$) con diferencias entre las poblaciones simpátricas y también entre *P. calyculatus* en alopatría con *P. auriculatus*, longitudes de anteras ($H=61.3793$, $gl=2$, $P<0.0001$), longitudes de filamentos ($H=56.9061$, $gl=2$, $P<0.0001$) y finalmente longitudes del pistilo ($H=59.33$, $gl=2$, $P<0.0001$); estas últimas tres variables con diferencias significativas entre todos los pares.

Las flores de *P. calyculatus* en alopatría fueron en promedio las más longevas y las de *P. auriculatus* las de más corta vida. La longevidad de las flores abarcó un rango desde dos días hasta un máximo de 8 días, siendo *P. calyculatus* en alopatría quien presentó el intervalo de duración más amplio (Tabla 1). Hubo diferencias significativas ($F=137.9485$, $gl=2$, $P<0.0001$) entre las tres poblaciones.

Sistema de Apareamiento.

La dehiscencia de las anteras de las dos especies ocurrió durante el primer día. La receptividad del estigma de *P. calyculatus* en ambas localidades ocurrió a partir del segundo día, siendo el 3er. día el de mayor receptividad. El estigma de *P. auriculatus* fue receptivo a partir del primer día. En las tres poblaciones el tratamiento control (polinización abierta) obtuvo el mayor porcentaje de producción de frutos, seguido de la polinización cruzada en las dos poblaciones de *P. calyculatus* y de la geitonogamia en *P. auriculatus*. El éxito en la producción de frutos fue dependiente del tratamiento de polinización ($X^2=44.85$, $gl=4$, $P<0.0001$) y la cruce de las especies simpátricas produjo 5% (*P. calyculatus*) y 20% (*P. auriculatus*) de frutos (Figura 7).

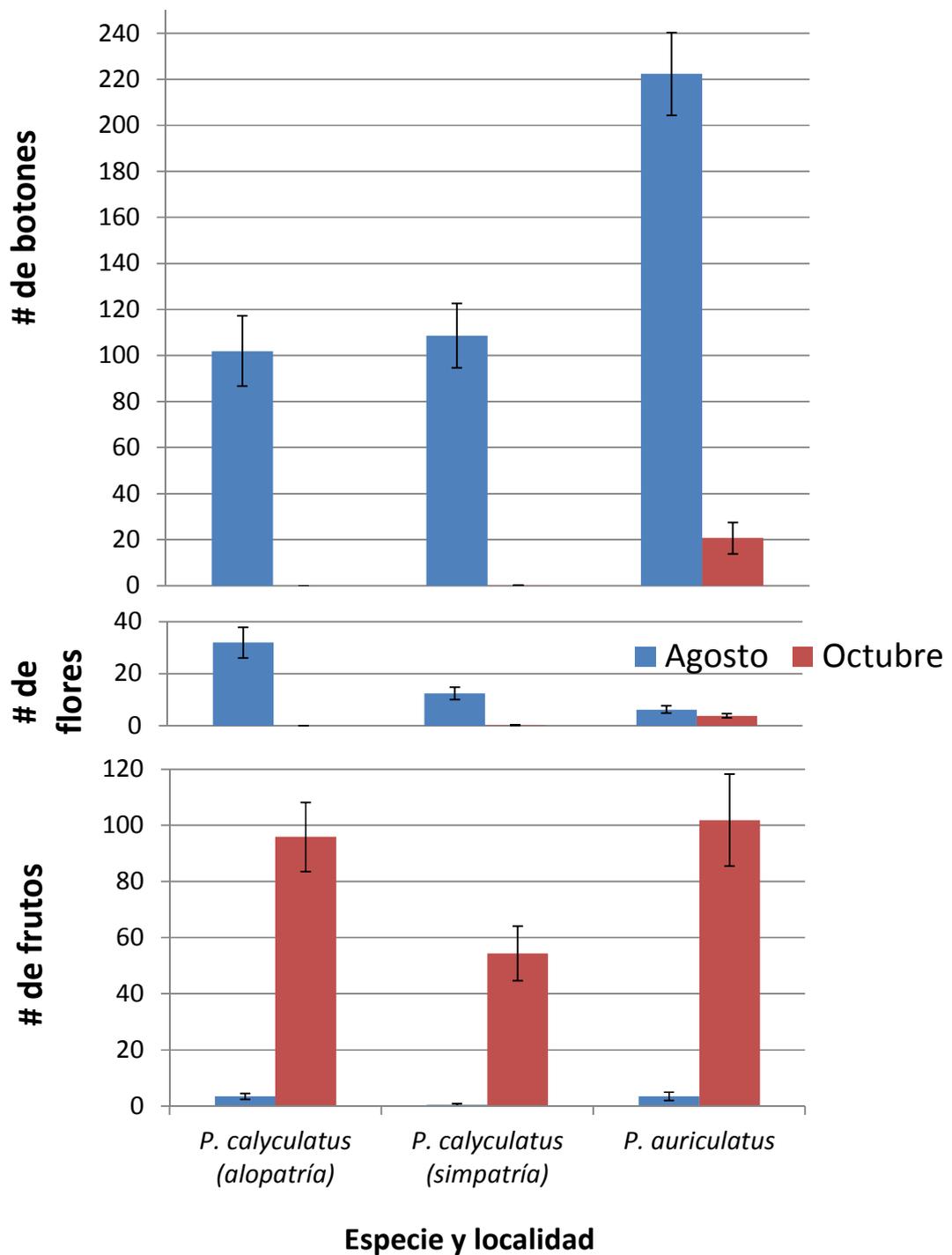


Figura 5. Fenología floral de *P. calyculatus* y *P. auriculatus* mostrando el número promedio (\pm e.e.) de botones, flores y frutos durante los meses de agosto y octubre en cada una de las localidades.

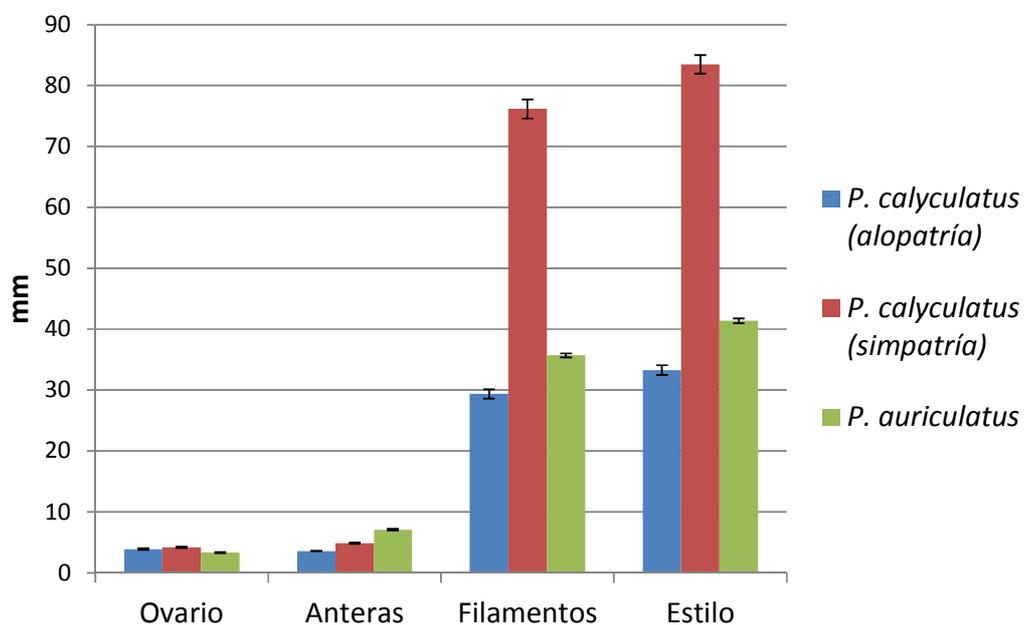


Figura 6. Promedio (\pm e. e.) de las medidas florales (mm) de ovarios, anteras, filamento y estilo de las tres poblaciones de *Psittacanthus*.

Tabla 1. Longevidad (días) de las flores de las tres poblaciones de *Psittacanthus* (medias \pm desviación estándar y rango).

Población	Longevidad	DS	Rango
<i>P. calyculatus</i> (alopatría)	6.27	1.17	3-8
<i>P. calyculatus</i> (simpatría)	4.76	0.85	3-7
<i>P. auriculatus</i>	2.43	0.55	2-4

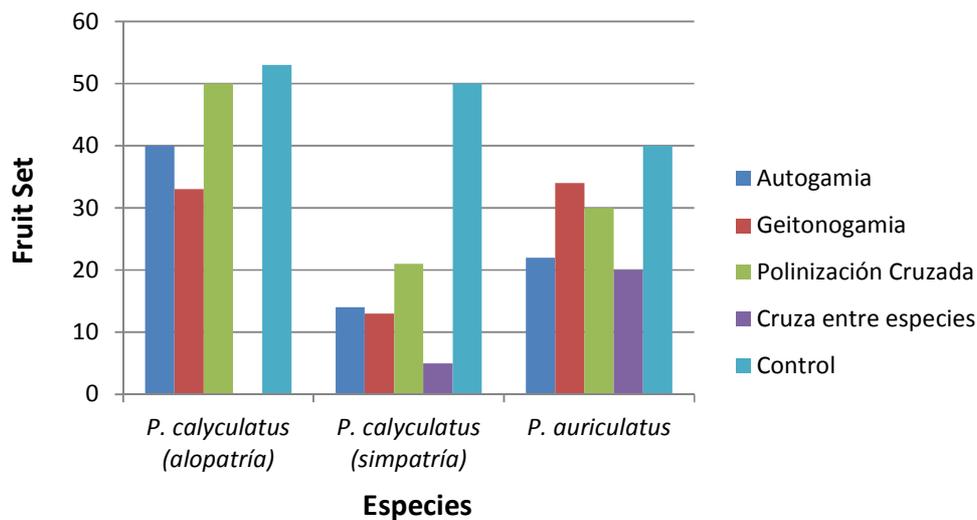


Figura 7. Porcentaje de producción de frutos de cada población de *Psittacanthus* con los distintos tratamientos de polinización (n=30).

Producción de néctar

Los promedios de la cosecha en pie de néctar (volumen y cantidad de azúcar por flor \pm error estándar) fueron de $9.6 \pm 2.5 \mu\text{l}$, $10.9 \pm 2.7 \mu\text{l}$ y $4.2 \pm 1.6 \mu\text{l}$ y de $1.6 \pm 0.4 \text{ mg}$, $2.5 \pm 0.7 \text{ mg}$ y $1.0 \pm 0.4 \text{ mg}$ para *P. calyculatus* en Tlaxcala, en Oaxaca y para *P. auriculatus*, respectivamente (Figura 8). Se destaca la mayor concentración promedio de azúcar en el néctar de *P. calyculatus* en simpatría con 21° Brix en comparación con la población alopátrica con sólo 16° Brix al igual que *P. auriculatus*. Los promedios por hora de la cosecha en pie de néctar para las distintas poblaciones no mostraron un patrón claro de producción a lo largo del día. En general las poblaciones de *P. calyculatus* produjeron mayor cantidad de néctar con valores máximos de cerca de 30 μl por la tarde aunque no de manera constante. *P. auriculatus* mostró un pico de producción por la mañana y otro mucho menor por la tarde. Por otro lado, *P. auriculatus* presentó las mayores concentraciones por la mañana y *P. calyculatus* en simpatría por la tarde, mientras que la producción de néctar de *P. calyculatus* en alopatría fue más constante. Hubo diferencias significativas en el volumen y la concentración tanto en función de la población, como de la hora y la combinación de ambos y estas diferencias se dieron principalmente entre *P. calyculatus* en alopatría y *P. auriculatus* y entre las dos poblaciones simpátricas ($H=36.84$, $gl=11$, $P < 0.0001$).

La capacidad de reposición de néctar se observó en general en las tres poblaciones (Figura 9). Aunque los valores más altos fueron en las primeras mediciones. En *P. calyculatus* la producción promedio se mantuvo constante, siendo de nuevo más alta en la población simpátrica. Sin embargo, en *P. auriculatus* se observó una disminución especialmente en la última medición. La cantidad total de néctar repuesto fue de 43 y 77 μ l para *P. calyculatus* en alopatria y simpatria respectivamente y de 110 μ l para *P. auriculatus*, por lo que éste último produjo mucho más en total. Se detectaron diferencias significativas en relación a la hora y población ($H=4.95e-08$, $gl=5$, $P<0.0001$).

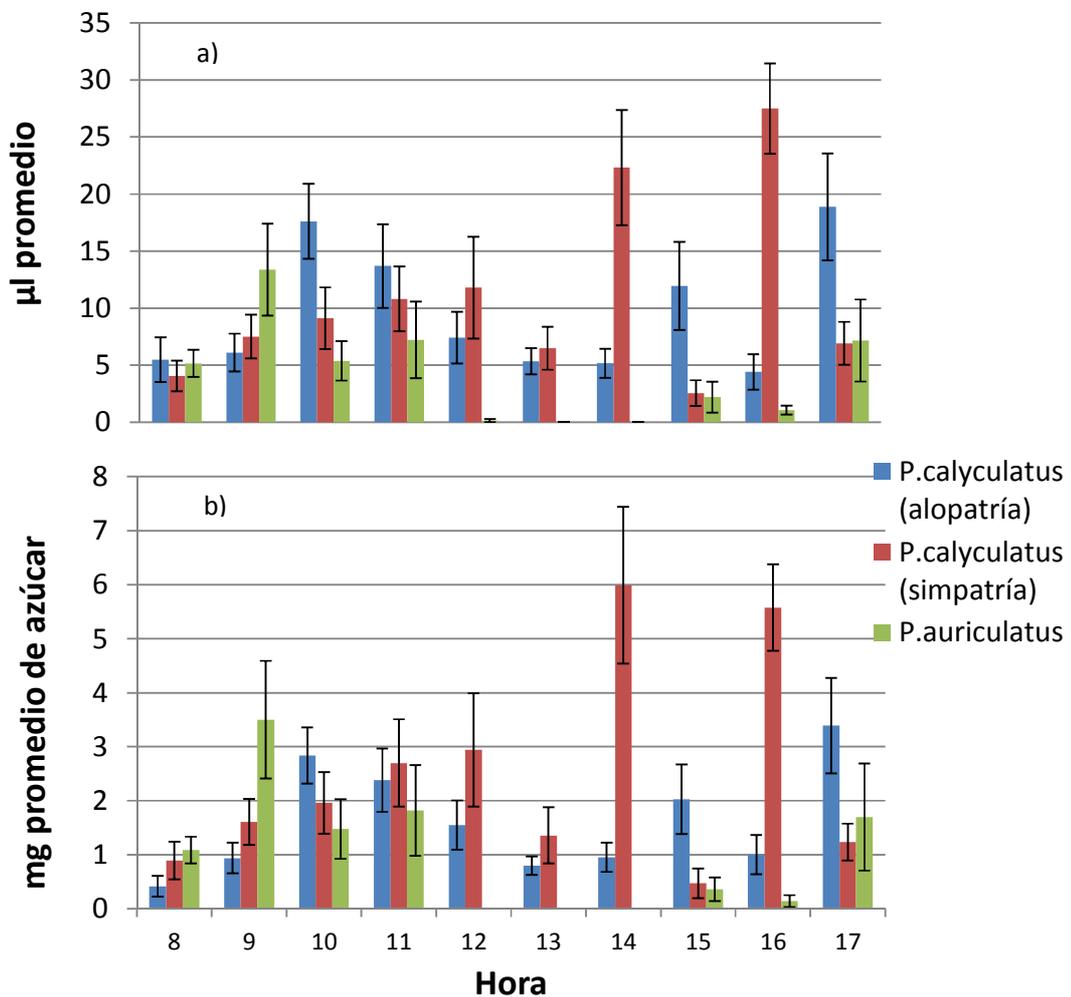


Figura 8. Cosecha en pie de néctar de cada población de *Psittacanthus* (medias \pm e. e. $n=30$ flores por hora). a)=cantidad de néctar y b)=cantidad de azúcar promedio por flor.

La acumulación de néctar durante 24 horas fue mayor para las poblaciones en simpatria con promedios por arriba de los 70 μ l; al comparar estos valores con los de

cosecha en pie y reposición, vemos la capacidad de las plantas para acumular el néctar al ser excluidos los visitantes florales (Figura 10). Hubo diferencias significativas ($H=12.6722$, $gl=2$ $P<0.0018$) entre *P. calyculatus* alopátrico y ambas poblaciones simpátricas, pues estas dos produjeron un promedio de 77 μl comparados con los 47 μl de *P. calyculatus* en alopatría.

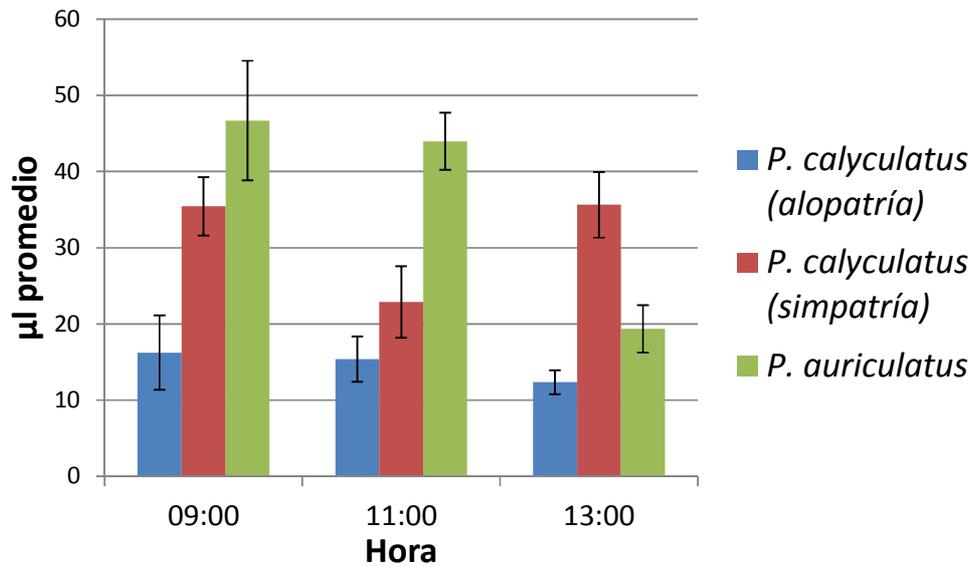


Figura 9. Reposición promedio de néctar (\pm e.e., $n=20$) para cada población de *Psittacanthus* en tres mediciones consecutivas.

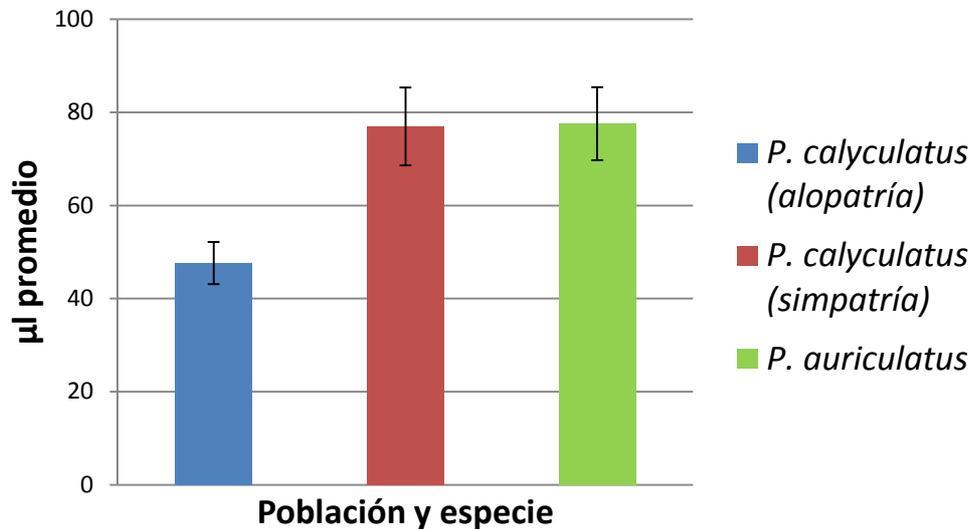


Figura 10. Néctar acumulado en 24 horas (media \pm e.e. $n=20$) en cada una de las poblaciones de *Psittacanthus*.

Visitantes florales y dispersores de semillas

Los principales visitantes florales en las tres poblaciones fueron colibríes, mariposas y abejas, aunque también estuvieron presentes abejorros, avispas y otros insectos (Tabla 2). Los colibríes mantuvieron la actividad a lo largo del día, mientras que los insectos estuvieron restringidos a horas con mayor temperatura y luz solar. La Figura 11 muestra el número de visitas de los colibríes en cada lugar durante los dos meses de observaciones; Tlaxcala tuvo la mayor variedad de colibríes con 6 especies mientras en Oaxaca hubo 5.

Tabla 2. Insectos visitantes de las flores de *Psittacanthus* en cada población.

	<i>P. calyculatus</i> (alopátrico)	<i>P. calyculatus</i> (simpátrico)	<i>P. auriculatus</i>
Lepidóptera	<i>Papilio</i> <i>multicaudatus</i>	<i>Papilio</i> <i>multicaudatus</i>	<i>Papilio</i> <i>multicaudatus</i>
		<i>Phocides urania</i>	<i>Phocides urania</i>
		<i>Anteos clorinde</i>	<i>Anteos clorinde</i>
		<i>Phoebis sennae</i>	<i>Phoebis sennae</i>
Himenóptera	<i>Apis mellifera</i>	<i>Apis mellifera</i>	<i>Apis mellifera</i>
	<i>Bombus sp.</i>	<i>Bombus sp.</i>	<i>Bombus sp.</i>
	Vespidae	Vespidae	Vespidae

Los ensambles de visitantes también cambiaron a lo largo del periodo de floración. Por ejemplo, mientras que en Tlaxcala durante julio y agosto se presentaron todas las especies de colibríes reportadas, en octubre sólo se observaron *Amazillia beryllina* y *Calothorax lucifer* y para principios de noviembre sólo la primera fue observada. En Oaxaca para la segunda visita ya no fue observado *Amazillia violiceps*, y por el contrario se observó a *Cynanthus latirostris*. En cuanto a los insectos, también la riqueza de especies disminuyó de manera considerable en ambas localidades conforme avanzó la temporada de floración.

En cuanto a dispersores de semillas, el total de visitas de aves observadas por población fue de 34 para *P. calyculatus* alopátrico, 48 para *P. calyculatus* simpátrico y 36 para *P. auriculatus*. *Ptilogonys cinereus* y *Tyrannus vociferans* fueron las especies observadas en ambas localidades, siendo esta última la que más visitó tanto a *P. calyculatus* alopátrico como a *P. auriculatus*. Por otro lado, *Myiozetetes similis* fue la que más visitó a *P. calyculatus* en Oaxaca (Figura 12).

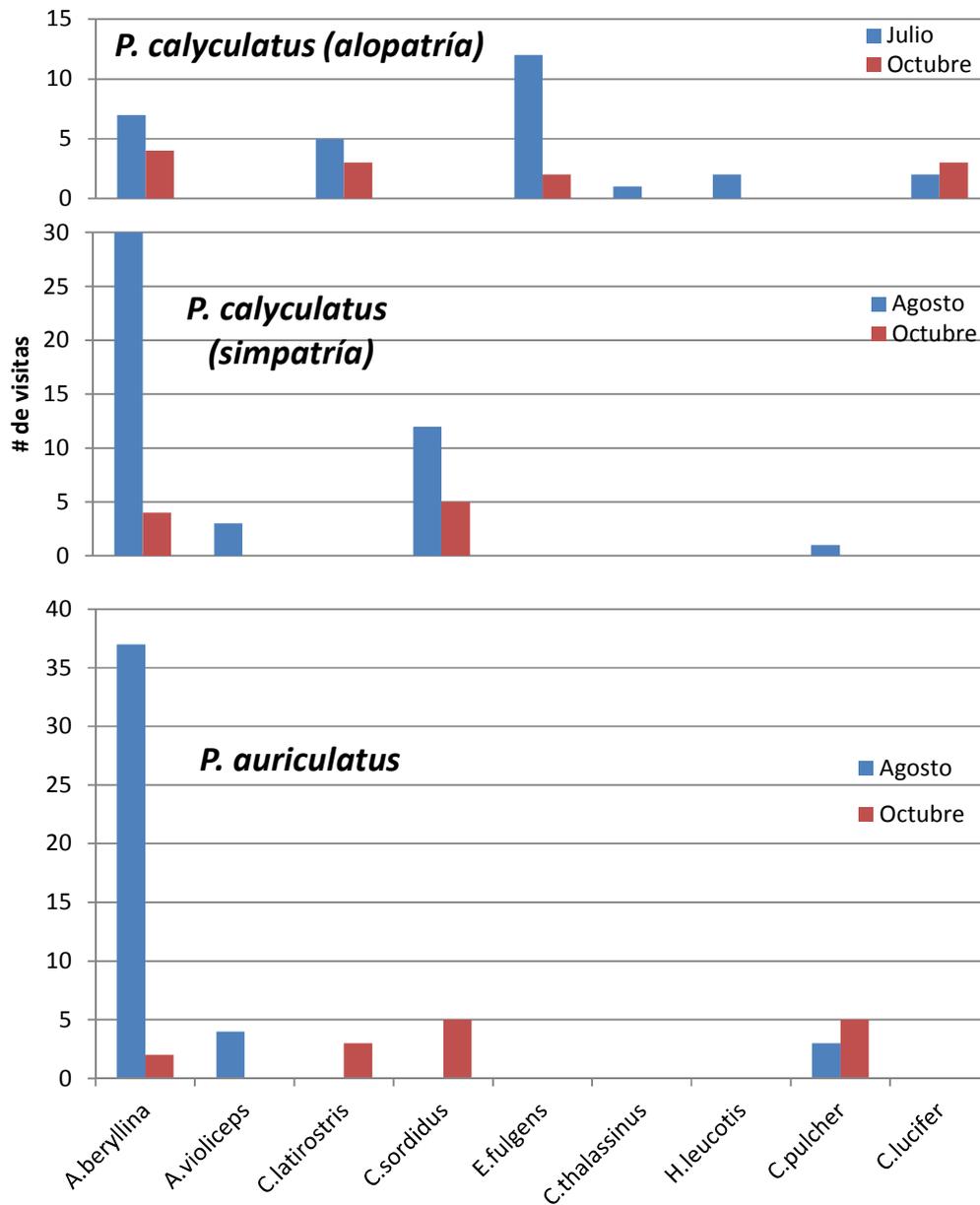


Figura 11. Ensamblajes de colibríes visitantes observados durante dos días en julio /agosto y octubre en cada población de *Psittacanthus*.

Prevalencia de muérdagos en los distintos hospederos

En Tlaxcala, la prevalencia en la infección por *P. calyculatus* en los distintos cuadrantes fue muy variable dependiendo de la zona, desde un 88% en zonas agrícolas del municipio Tetlatlahuca, hasta 12% en zonas con remanentes de bosque de encino en San Andrés Cuamilpa (Tabla 3).

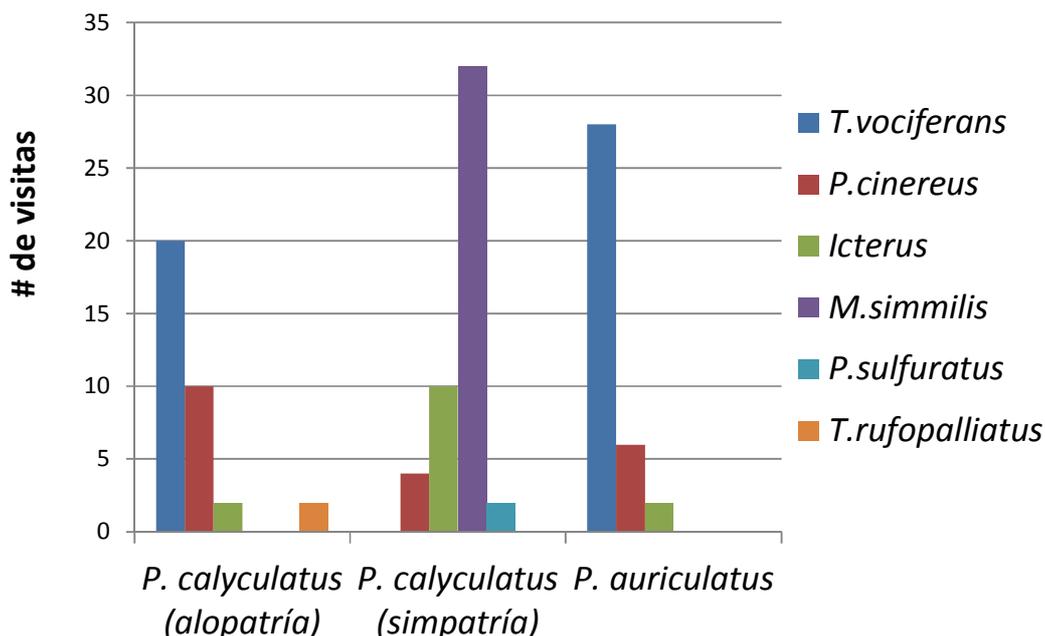


Figura 12. Número de visitas de los dispersores de semillas observados alimentándose de frutos durante dos días en cada población de *Psittacanthus*.

En Oaxaca, aunque los porcentajes parciales de infección en los cuatro cuadrantes fueron menos variables que en Tlaxcala con un 20% en promedio, hubo una gran heterogeneidad en cuanto a la especie de muérdago (Tabla 4). Si se analizan por separado los cuadrantes, los porcentajes para cada especie no son tan disímiles (54% vs 45%); pero esto cambia si se obtienen los porcentajes a partir de todos los árboles juntos (6.33% vs 17.20%), siendo el más común *P. auriculatus*. En la zona de simpatría se encontraron dos árboles (*Acacia schaffneri*) infectados con ambas especies de muérdago, uno de ellos dentro del primer cuadrante.

Tabla 3. Prevalencia de infección en cada uno de los cuadrantes de Tlaxcala. Se muestra el número total de árboles por cuadrante, los árboles infectados y el porcentaje correspondiente, además del porcentaje total.

	Árboles	Infectados	%
Cuadrante 1	9	8	88.89
Cuadrante 2	5	4	80.00
Cuadrante 3	48	6	12.50
Cuadrante 4	30	5	16.67
Total	92	23	25.00

Tabla 4. Prevalencia de infección total y por especie en cada cuadrante en Oaxaca. *Uno de los árboles del cuadrante 1 presentó co-infección, por ello aunque eran 3 árboles los porcentajes quedaron 50/50.

	Total	Infectados	% Total	% <i>P. calyc</i>	% <i>P. auric</i>
Cuadrante 1	13	*3	23.08	50	50
Cuadrante 2	25	3	12.00	100	0
Cuadrante 3	14	3	21.43	66.6	33.3
Cuadrante 4	44	11	25.00	0	100
Total	96	20	20.83	54.15	45.83
			Total/especie	6.33	17.20

Las especies que fueron infectadas por los muérdagos en las localidades fueron muy variadas, y para el caso de Tlaxcala incluyen a muchas especies introducidas como *Eucalyptus camadulensis* y *Grevillea robusta*.

En Oaxaca, ambas especies de muérdagos se presentan más en ciertas especies de hospederos, como *Celtis caudata* en el caso de *P. calyculatus* y *Acacia schaffneri* para *P. auriculatus*, sin embargo esta última también llega a hospedar a *P. calyculatus*.

Finalmente al analizar los porcentajes de infección para cada población (*P. calyculatus* alopátrico=25%, *P. calyculatus* simpátrico=7.3% y *P. auriculatus*=14.6%) se encontraron diferencias significativas ($X^2=5.991$, $gl=2$ $P<0.01$) entre ellas. Además de los hospederos registrados en los cuadrantes, se incluyen otras especies infectadas en zonas cercanas (Tabla 5).

Morfología de frutos

Los frutos de mayor tamaño fueron los de *P. calyculatus* en simpatría (Oaxaca), siendo casi un 25% más largos que en alopatría, aunque las diferencias fueron significativas para las tres medidas y entre las tres poblaciones; longitud del pedicelo ($F=83.0322$, $gl=2$ $P<0.0001$), largo del fruto ($H=92.15$, $gl=2$ $P<0.0001$) y ancho del fruto ($H=93.96$, $gl=2$ $P<0.0001$) (Figura 13).

Tabla 5. Árboles hospederos de *Psittacanthus* en las dos localidades de estudio en Tlaxcala y Oaxaca. Los porcentajes hacen referencia a la contribución de la especie a la prevalencia de infección en los cuadrantes de cada población.

<i>P. calyculatus</i> (alopatría)	<i>P. calyculatus</i> (simpatría)	<i>P. auriculatus</i>
<i>Salix bonplandiana</i> 52%	<i>Celtis caudata</i> 57%	<i>Acacia schaffneri</i> 86%
<i>Quercus sp.</i> 43%	<i>Bursera lináloe</i> 29%	<i>Prosopis laevigata</i> 7%
<i>Prunus serotina</i> 5%	<i>Acacia schaffneri</i> 14%	<i>Eysenhardtia polystachia</i> 7%
<i>Eucalyptus camaldulensis</i>	<i>Bursera sp.</i>	<i>Acacia pennatula</i>
<i>Alnus acuminata</i>	<i>Celtis pallida</i>	<i>Acacia farnesiana</i>
<i>Populus alba</i>		<i>Byrsonima crassifolia</i>
<i>Crataegus pubescens</i>		<i>Celtis pallida</i>
<i>Mimosa sp.</i>		
<i>Eysenhardtia polystachya</i>		
<i>Fraxinus uhdei</i>		
<i>Pyrus communis</i>		
<i>Grevillea robusta</i>		
<i>Populus deltoides</i>		

Sobrelape de nicho

Los valores de sobrelape de nicho estimados van de cero (sin sobrelape) a uno (sobrelape total). En las tres poblaciones de *Psittacanthus* estudiadas los valores más altos de sobrelape de nicho se presentaron en relación a los visitantes florales (0.49 entre *P. calyculatus* en alopatría y *P. auriculatus*) y a los dispersores (0.63 entre *P. calyculatus* en simpatría y *P. auriculatus*), mientras que en relación a los hospederos el sobrelapamiento fue prácticamente nulo en las tres combinaciones (Tabla 6).

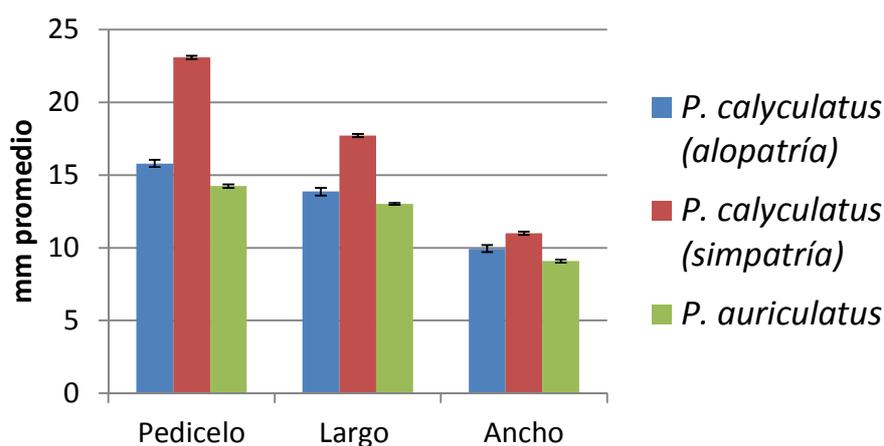


Figura 13. Medidas de pedicelo y del largo y ancho de los frutos en las tres poblaciones de *Psittacanthus* (medias \pm e. e.).

Tabla 6. Valores de sobrelape de nicho para cada población de *Psittacanthus* de acuerdo al Índice de Pianka respecto al uso de tres diferentes recursos.

	Recursos	Hospederos	Visitantes	Dispersores
Poblaciones				
<i>P. calyculatus</i> (alopátrica y simpátrica)		0	0.04	0.13
<i>P. calyculatus</i> (alopatría) y <i>P. auriculatus</i>		0	0.09	0.63
<i>P. calyculatus</i> (simpatría) y <i>P. auriculatus</i>		0.03	0.49	0.19

Discusión

La mayoría de las especies, en algún momento de su historia evolutiva, son confrontadas con otras especies con las cuales interactúan de manera competitiva. En tales situaciones, se espera que los individuos más disímiles de las otras especies en cuanto al uso promedio de recursos o caracteres reproductivos, obtengan mayores recursos o se reproduzcan más eficientemente que otros miembros de su población (Slatkin, 1980; Doebeli, 1996). Consecuentemente, los individuos más divergentes tendrán una mayor adecuación; y esta selección, que actúa para disminuir las interacciones competitivas entre las especies, puede promover la divergencia evolutiva de caracteres asociados con el uso de recursos (exclusión competitiva) o la reproducción (Schluter, 2000)

De acuerdo con los resultados obtenidos en el presente estudio, la población de *P. calyculatus* en simpatría, mostró diferencias en la morfología floral y en las recompensas ofrecidas; además de diferentes ensambles de dispersores y hospederos, con respecto a la población alopátrica y a la población de *P. auriculatus*. De esta manera, es muy probable que estas variables junto con otras barreras pre- y post-cigóticas contribuyan en la coexistencia de *P. calyculatus* con *P. auriculatus* en la zona de simpatría.

Según Brown y Wilson (1956) cuando especies de origen común reciente tienen de nuevo contacto en su distribución -como es el caso de *P. calyculatus* y *P. auriculatus*- hay dos maneras importantes en que sus poblaciones simpátricas pueden interactuar para aumentar su divergencia inicial. El primer tipo de interacción es el llamado reforzamiento de las barreras reproductivas, donde las especies continúan entrecruzándose hasta cierto punto, pero las cruza son incompatibles o los híbridos producidos son inviables o estériles, resultando en lo que los genetistas llaman “desperdicio de gametos”. En este contexto,

cualquier divergencia ecológica o de comportamiento será fuertemente favorecida por la selección natural (Dobzhansky, 1951, Koopman, 1950 y Kawamura, 1953). El otro mecanismo es precisamente el proceso de desplazamiento de caracteres, donde se considera que cualquier divergencia ecológica tendiente a disminuir la competencia entre las poblaciones sobrelapadas será también favorecida por la selección natural, si es que tiene bases genéticas (Brown y Wilson, 1956).

Sin embargo, aunque de manera general se infiere que el desplazamiento de caracteres es producto de la competencia, el papel de ésta en la evolución ha sido un tema de debate, y para algunos autores no era posible en muchos casos discernir si los desplazamientos de caracteres observados y atribuidos a la competencia, no eran en realidad consecuencia de diferencias en las condiciones ecológicas de los sitios de estudio (Connell, 1982). También es importante recalcar que las características de las especies que vemos hoy en día pueden ser el resultado de procesos de competencia en el pasado (Tansley, 1917). Pero a pesar de la controversia inicial, actualmente se está desarrollando la evidencia en favor del desplazamiento de caracteres como una respuesta ampliamente extendida ante interacciones competitivas o reproductivas negativas (Losos, 2000; Pfennig y Pfennig, 2009). Un primer paso para lograr esto es la detección y descripción, en poblaciones alopátricas y simpátricas, de esas diferencias en caracteres ecológicos y/o reproductivos.

En este caso, aunque no se evalúa de manera experimental si las diferencias encontradas son producto directo del desplazamiento de caracteres, discutimos las variables analizadas, sus diferencias o similitudes en las poblaciones estudiadas y posibles causas y consecuencias de los patrones observados.

Fenología Floral

La floración de *P. calyculatus* en alopatria registrada de junio a noviembre coincide con lo reportado por Azpeitia y Lara (2006) también en Tlaxcala, con una duración aproximada de 5 meses, con picos de floración en agosto. El mismo patrón fue registrado en *P. calyculatus* en Oaxaca (simpatria), aunque con picos de floración posteriores. La extensa fenología de floración es un patrón común entre otros muérdagos polinizados por colibríes (Galletto *et*

al., 1990; Medel *et al.*, 2002; Aizen, 2003). Sin embargo, las fechas y duración pueden variar dependiendo de la localidad. Por ejemplo, para esta especie se ha reportado una floración de 6 meses de marzo a agosto en la Barranca del Cupatitzio, Michoacán (Vázquez, 1989), de 4 meses de agosto a noviembre en Los Tuxtlas, Veracruz (Toledo, 1975), de julio a noviembre en La Mancha, Veracruz (Granja Barros *et al.*, 2001) y finalmente en la cuenca de Cuitzeo, Michoacán, Díaz-Estrada (2010), reportó diferencias de un mes entre sus sitios de estudio (junio-octubre y julio-noviembre).

La fenología de la floración es un factor crítico en la historia natural de las plantas ya que tiene una gran influencia en el éxito reproductivo (Rathcke y Lacey, 1985). Diferencias a nivel de individuo, como la radiación que recibe, el acceso a nutrientes, la edad y la talla afectan tanto el tiempo como la intensidad de la floración (Bustamante y Búrquez, 2008). En muchas especies, a su vez, el periodo de floración está determinado por una respuesta genéticamente programada a un estímulo ambiental, tal como las horas de luz o la temperatura (Fenner, 1985). La variación en las temperaturas probablemente afecta la actividad de funciones moleculares y fisiológicas relacionadas con la floración (Tookel *et al.*, 2005).

En relación a los muérdagos, la mayoría de los trabajos reportan floraciones que corresponden con la época de lluvias como sucede con otras especies del género *Psittacanthus*, como por ejemplo *P. robustus* (Guerra *et al.*, 2013). En este sentido, la estacionalidad en las plantas es un factor ecológico dominante cuando los patrones temporales de actividad biológica, como el desarrollo o la reproducción, se encuentran sincronizados con la disponibilidad de agua (Frankie, 1974). Por ello se ha sugerido que la precipitación es la principal causa en el comienzo y duración de la floración en comunidades con una marcada estación seca (Petit, 2001).

La magnitud, estacionalidad y duración de la floración puede estar influenciada por factores de competencia en relación a los polinizadores (Frankie, 1974) u otros factores bióticos como los dispersores y la herbivoría (Rathcke y Lacey, 1985). Estos factores pueden promover divergencia en los picos de floración (o fructificación) entre las especies que comparten vectores de polen o frutos, (Levin y Anderson, 1970). Por otro lado, algunos estudios indican que diferentes especies podrían aumentar su adecuación al florecer en

sincronía facilitando la polinización al incrementarse la densidad del recurso y la atracción de los polinizadores a nivel local (Schemske, 1981). Un efecto combinado de los ejemplos antes mencionados podría estarse presentando en las especies simpátricas de este estudio. El solapamiento de nicho de este recurso (polinizadores) arrojó un valor de 0.49. Así, aunque la temporada de floración de las poblaciones simpátricas coincide (atraído de manera conjunta a los polinizadores), los picos de floración de *P. auriculatus* se presentan más tarde, (disminuyendo la posible competencia). Esto se podría evaluar midiendo el porcentaje de éxito en la producción de frutos en los picos de floración en comparación con otras fechas, pero también sería útil un seguimiento más detallado de la fenología de floración.

Otra posible explicación a los patrones de floración encontrados en las poblaciones de estudio podría estar relacionada con los hospederos. Por ejemplo, Vázquez (1989) observó que los picos de floración de *P. calyculatus* se daban en junio siendo los hospederos *Persea americana*, *Quercus castanea* y *Fraxinus angustifolia*, mientras que con *Salix alba* y *Eucalyptus camaldulensis* eran en septiembre, por lo que aquí también podríamos comparar picos de floración en relación a los hospederos y ver si tienen un efecto en el éxito reproductivo.

De cualquier manera, la extendida floración y disponibilidad de néctar de las especies de *Psittacanthus* representa un recurso confiable para los visitantes florales (Guerra *et al.*, 2013) a la vez que potencialmente confiere a estos muérdagos ventajas biológicas como la reducción del riesgo del fracaso reproductivo, mayor probabilidad de apareamiento con más individuos y mejor control de la inversión en flores y frutos (Bawa, 1983).

Morfología y longevidad floral

Nuevamente, en general los datos de medidas morfológicas para *P. calyculatus* son similares a los reportados por Azpeitia y Lara (2006), pero en el caso de la población simpátrica difieren considerablemente en las medidas de filamentos y pistilo. Aunque Díaz-Estrada (2010) no presenta datos exactamente de las mismas mediciones, las longitudes de los botones florales (asociadas a las medidas de filamentos y pistilo) mostraron diferencias

significativas entre sus sitios de estudio, aún de localidades cercanas aunque no en la misma proporción a cómo se presentan aquí. Esto sin embargo no sorprende, ya que *P. calyculatus* es una especie extremadamente variable (Kuijt, 2009) y nuevamente es posible que las diferencias en los hospederos, las localidades y sus condiciones ambientales y el hecho de estar en simpatria con *P. auriculatus* influyan en esto. Pese a ello, es importante mencionar que el desplazamiento de caracteres es más común en especies que presentan plasticidad fenotípica ya que ésta facilita la supervivencia entre competidores el tiempo suficiente para que la selección reduzca la norma de reacción de cada especie en direcciones opuestas, o que potencialmente produzca un fenotipo simpátrico más fijo (Rice y Pfennig, 2007).

La longevidad floral, es decir el tiempo que una flor está abierta y receptiva a la polinización, es una medida crucial que influye en el éxito reproductivo de las plantas y puede ser referido para explicar la gran variación de las estrategias reproductivas en las angiospermas (Primack, 1985; Schoen y Ashman, 1995). En este estudio *P. calyculatus* en simpatria coincidió con lo reportado por Azpeitia y Lara (2006) y en alopatría vivió en promedio un día más. Granja-Barros *et al.* (2001) reportan una longevidad de sólo 2 días, pareciéndose más en este caso a *P. auriculatus* mientras que Guerra *et al.* (2013) reportan una longevidad promedio de 3 días para *P. robustus*. Así, observamos que es una característica que puede cambiar dependiendo de la localidad.

Aunque las flores son indispensables para la reproducción sexual en las angiospermas, construir y mantener estas estructuras es costoso para las plantas (Evanhoe y Galloway, 2002), por lo que la selección natural ha optimizado la longevidad floral a través de la variación heredable de esa característica (Schoen y Ashman, 1995). Sin embargo, la longevidad floral puede también variar dependiendo de otras características como la remoción o recepción de polen.

En numerosas especies la longevidad floral depende parcialmente del éxito en la polinización (Devlin y Stephenson, 1984, Proctor y Harder, 1995; Yasaka *et al.*, 1998), acortándose con altas tasas de polinización y viceversa. Así, las flores exhiben una longevidad óptima que maximiza su adecuación a un costo mínimo. Este óptimo puede variar dependiendo del sistema reproductivo, del éxito en la polinización de la especie y del

ambiente (Gori, 1983; Primack, 1985; Schoen y Ashman, 1995; van Doorn, 1997). De acuerdo a este último factor, la asignación de recursos bajo estrés por circunstancias estacionales de sequía o temperatura cambia generalmente del mantenimiento de las flores a la producción de frutos (Ashman y Schoen, 1997; Abdala-Roberts *et al.*, 2007). Así, diferencias entre especies, hospederos, polinizadores y ambiente en su conjunto pueden estar influenciando la longevidad de las flores de las poblaciones de *Psittacanthus* por lo que un siguiente paso sería comprobar esto experimentalmente.

El efecto del hospedero se podría verificar directamente en las distintas localidades. Para observar el efecto en general de los polinizadores podríamos hacer dos aproximaciones: primero comparar flores cubiertas contra otras expuestas a los polinizadores naturales, y segundo, comparar flores cubiertas contra otras polinizadas manualmente (y cubiertas después). Finalmente, tratar de correlacionar variables ambientales abióticas como temperatura, precipitación o humedad con la longevidad de las flores o intentar hacerlo de manera controlada en un experimento en invernadero, aunque el cultivo de los muérdagos puede ser complicado considerando por ejemplo, la necesidad de hospederos.

Sistema de apareamiento

Aunque con distintos porcentajes, ambas poblaciones de *P. calyculatus* se mostraron similares a otros estudios (Azpeitia y Lara, 2006; Diaz-Estrada, 2010), ya que el éxito reproductivo fue mayor con xenogamia y menor con geitonogamia. Estos resultados también se asemejan a los de *P. robustus* a excepción del control quien en ese caso fue menor que los tratamientos de xenogamia y geitonogamia (Guerra *et al.*, 2013). Los resultados de polinización abierta (control), pueden indicar que al menos durante este estudio se presentó una limitación por polinizadores. La baja relación frutos-flores puede ser considerada como un indicador de esta condición, pero alternativamente, las plantas pueden producir pocos frutos si hay insuficientes recursos para su maduración, si las plantas emplean una estrategia que maximiza otros componentes de la adecuación, o si las plantas controlan la calidad de los frutos a través de abortos selectivos (Robertson *et al.*, 1999). Experimentos de aplicación de polen pueden ayudar a distinguir entre estas

alternativas (Byerzychudek, 1981) pero es importante ampliar el tamaño de muestra, ya que esa es una de las limitantes de este estudio.

Psittacanthus auriculatus no presentó ni hercogamia ni dicogamia, por lo que la auto-polinización podría ser importante para esta especie. Esta estrategia puede ser seleccionada ante la limitación de nutrientes, agua o polinizadores (Díaz-Estrada, 2010). Nuevamente sería de utilidad el realizar experimentos para entender mejor lo observado, controlando el acceso a dichos recursos. Cabe recordar que *P. auriculatus* aunque está presente en la misma zona que *P. calyculatus* tiene distintos hospederos (como se hablará a detalle en esa sección) siendo el principal *Acacia schaffneri*, un arbusto que crece en laderas y zonas aún más secas que donde se encuentran los típicos hospederos de *P. calyculatus* en simpatria (*Celtis pallida*), generalmente árboles más grandes que crecen en zonas planas en los bordes de las zonas de cultivo. Por ello, el valor de sobrelape de nicho en este aspecto es muy bajo (0.03). Otra consecuencia en relación a la hercogamia es que la forma de las flores es un factor que influye en la posición en el cuerpo del polinizador donde será depositado el polen (Stiles, 1975). En flores con corolas más cerradas, como las de *P. auriculatus* (Figura 2), el polen generalmente se deposita alrededor del pico de los colibríes, mientras que en flores con corolas más abiertas como las de *P. calyculatus* (Figura 1) hay mayor probabilidad de que el polen sea depositado en el cuerpo o en las alas. Por ejemplo, Smith y Rausher (2008) encontraron que la presencia de un competidor de polinizadores de *Ipomoea hederacea* resultaba en la selección de un mayor agrupamiento de las anteras alrededor del estigma, lo que favorecía la autopolinización sobre el riesgo de cruza con la especie incorrecta. De esta manera, diferencias en la forma de las flores constituyen mecanismos de aislamiento que impiden en cierto grado la transferencia inter-específica del polen (Stiles, 1975).

La xenogamia parece ser la estrategia reproductiva más común en las lorantáceas, cómo se ha mostrado para algunas especies de Nueva Zelanda (Ladley *et al.*, 1997, Robertson *et al.*, 1999) y Australia (Bernhardt *et al.*, 1981). Aunque muchas especies de angiospermas son capaces de auto-polinizarse, no todas ellas dependen de esta estrategia como la más predominante, debido a los costos asociados a la depresión por endogamia (Goodwillie *et al.*, 2009). En el presente estudio, el espacio entre el estigma y las anteras en

las flores abiertas de *P. calyculatus*, al igual que en *P. robustus* podría limitar la ocurrencia de la autopolinización bajo condiciones naturales (Guerra *et al.*, 2013). En algunas especies auto-compatibles, como *Psittacanthus* spp., la hercogamia y la dicogamia han demostrado facilitar la xenogamia, con la auto-polinización ocurriendo sólo al final de la vida floral (Medrano *et al.*, 2005), siendo esto un mecanismo de aseguramiento reproductivo cuando no hay suficientes polinizadores (Rathcke, 2003). Para corroborar lo anterior es necesario, por un lado, comprobar el origen genético de los frutos producidos de manera natural, y por otro lado, experimentar con la limitación del polen.

Las tres poblaciones de *Psittacanthus* -parcialmente autógamas-, son similares a otras plantas con flores, especialmente aquellas con sistemas especializados de polinización (Pérez *et al.*, 2009), donde la evolución de sistemas mixtos de apareamiento se ha desarrollado como una estrategia para lidiar con ambientes variables en relación a los polinizadores (Goodwillie *et al.*, 2005), como sucede por ejemplo con especies de *Calceolaria* en Chile (Murúa *et al.*, 2014)

La tasa de producción de frutos en las flores expuestas a los visitantes y polinizadores naturales muestra la importancia de éstos para el éxito reproductivo de las tres poblaciones de *Psittacanthus*. Además, la presencia de recompensas relativamente altas y las visitas regulares de polinizadores apuntan también a que se trata de especies con predominancia de polinización cruzada (Ollerton *et al.*, 2007).

Hibridación

Aunque se cree que el aislamiento reproductivo es una consecuencia incidental de la divergencia fenotípica y genotípica que se da en la alopatría (Dobzhanky 1937; Mayr 1959), mucho del conocimiento de los mecanismos de aislamiento viene de taxa que se encuentra al menos parcialmente en simpatría (Kay, 2006). Tal es el caso de las poblaciones simpátricas del presente estudio que fueron capaces de producir frutos híbridos en un 20% y 5% de los casos, siendo respectivamente *P. calyculatus* y *P. auriculatus* la planta madre. Lo anterior nos muestra que son principalmente las barreras pre-cigóticas las que actúan aquí. Sin embargo no en la misma medida dependiendo del origen de los gametos, ya que el aislamiento reproductivo puede evolucionar asimétricamente entre

géneros, con las identidades y relativas fuerzas de los mecanismos difiriendo según las direcciones del flujo génico potencial (Levin, 1978; Tiffin *et al.*, 2001). Por otro lado, el aislamiento post-cigótico, ya sea como híbridos inviables o estériles ha sido descrito en varios grupos de plantas (Clausen *et al.*, 1945; Grant, 1981). Esto debe ser considerado, ya que aunque se desarrollaron los frutos ya no se comprobó su viabilidad y no se observó ningún individuo que tuviera características intermedias entre las dos especies. Por ello, es importante ampliar la evidencia de la producción de frutos híbridos y su viabilidad. Cabe considerar que el tamaño y territorio de la población, el nivel de agregación, la fuerza y variabilidad de las presiones de selección, además de los sistemas de apareamiento y dispersión, son todos importantes en la determinación de las trayectorias evolutivas (Kay, 2006).

Producción de néctar

El néctar, la principal recompensa para muchos polinizadores, es una mezcla de azúcares constituida principalmente de sacarosa, fructosa y glucosa en diferentes proporciones (Baker y Baker, 1982.). La medición del volumen de néctar, su composición, concentración y distribución puede ayudar a entender los requerimientos de energía, el comportamiento y el movimiento de los polinizadores. Debido a que su distribución afecta los movimientos de los polinizadores en las poblaciones de plantas, también afecta la dispersión de polen y los patrones de apareamiento (Inouye, 1993).

La cosecha en pie de néctar es la cantidad y distribución de néctar determinada al tomar muestras al azar en parches de flores y es una medida de la disponibilidad de recursos en un punto en el tiempo (Possingham, 1989). Comparando con Azpeitia y Lara (2006) el rango de producción de néctar en flores de *P. calyculatus* en alopatría fue similar, pero en simpatria fue mayor y los promedios son mucho mayores pues ellos reportan un promedio de 2.34 μ l de néctar para *P. calyculatus* en Tlaxcala. Díaz-Estrada (2010) también presenta valores bajos de cosecha en pie (menores a 4 μ l). En el caso de *P. robustus* reportan un promedio de 6.8 μ l (Guerra *et al.*, 2013). Ornelas *et al.*, (2007) encontró que la cantidad de néctar producido en las flores de plantas ornitófilas está positivamente correlacionado con la longitud de la corola y esto coincide con lo encontrado aquí donde *P. calyculatus* en simpatria -con las flores más grandes- produce la mayor

cantidad de néctar y *P. auriculatus* -con las flores más pequeñas- produce la menor cantidad. Las grandes variaciones en la cantidad de néctar entre flores, plantas y localidades suelen ser comunes, ya que aunque parece haber un fuerte componente genético en las características de la producción de néctar el microambiente también tiene efectos sobre la producción del mismo (Pedersen, 1953; Hawkins, 1971). Bajas temperaturas y baja intensidad de luz pueden disminuir la producción de néctar, por lo que muestrear bajo distintas condiciones puede afectar las tasas de producción (Pleasants, 1983). Un factor más que afecta el volumen es la precipitación y el acceso al agua por parte de las plantas (Wyatt *et al.*, 1992). También las diferencias entre plantas individuales afectan los patrones de secreción y reabsorción de los nectarios (Zimmerman, 1988, Rathcke, 1992). De manera similar a otros trabajos las tasas de secreción fueron muy variables a lo largo del día (Azpeitia y Lara, 2006; Díaz-Estrada, 2010), aunque frecuentemente se muestra un pico diario (Pleasants, 1983), sin embargo este patrón no es general (Southwick y Southwick, 1983). De esta manera, un siguiente paso es evaluar experimentalmente esas variables para ver su contribución en la producción de néctar.

Un factor más que afecta las tasas de producción de néctar es la cosecha periódica. Gill (1988) encontró que las visitas periódicas de los colibríes a algunas flores tropicales parecen incrementar la producción total. Esos patrones se observan aquí, al comparar la producción acumulada total con la suma de las reposiciones, indicando, al igual que otros estudios que la remoción del néctar estimula la producción (Corbet, 1978). Pero al igual que con los picos de floración, no todas las flores presentan esta característica (Pleasants, 1983) pudiendo no encontrarse diferencias significativas entre flores con remociones periódicas y flores con néctar acumulado. Por ello, el patrón de secreción de néctar puede ser seleccionado, favoreciendo o no, visitas sucesivas de los polinizadores para incrementar el éxito reproductivo (Mitchel y Waser, 1992; Boose, 1997).

Es importante mencionar también que la distribución del néctar puede ser agregada (no distribuida al azar) respecto a las plantas o a la misma población, pero es muy poco lo que se sabe acerca del nivel en que esto sucede (Shmida y Kadmon, 1991). Una distribución agregada puede afectar en gran medida los movimientos de los polinizadores. Un ejemplo lo constituyen las flores llamadas “golpes de suerte” (*lucky hits*) que aún al

final del día tienen cantidades considerables de néctar en relación al promedio, por lo que el forrajeo sigue siendo rentable (Southwick, 1982). Esto también fue observado tanto en Tlaxcala como en Oaxaca. De esta manera, el néctar producido por los *Psittacanthus* representa una fuente muy importante de alimento para los colibríes y otras especies (ver visitantes) no sólo por su cantidad y calidad, sino también por la prolongada duración de la floración y la longevidad de sus flores, principalmente de *P. calyculatus*.

Visitantes florales

Además de la producción de néctar, las flores hermafroditas de los *Psittacanthus* con colores brillantes, pedicelos cortos, corolas robustas, carencia de aroma, ovario inferior y formas características de pistilo y estigma, sugieren que son las aves y principalmente los colibríes, los polinizadores primarios de estas flores (Calder y Bernhardt, 1983; Ramírez y Ornelas, 2010). Aunque existan otros visitantes, se han reportado ya a los colibríes como los principales. Por ejemplo, Azpeitia y Lara (2006) mencionan cuatro especies visitando *P. calyculatus* en Tlaxcala y López de Buen y Ornelas (2002) mencionan seis visitando a *P. schiedeanus* en Xalapa, además de mariposas y abejas. Guerra *et al.* (2013) por su parte registraron a 8 especies de colibríes visitando a *P. robustus* en Brazil, más otras dos especies de aves.

Sin embargo, Toledo (1975) sugiere que *P. calyculatus* en Los Tuxtlas está aparentemente adaptada a la polinización por lepidópteros, pues además del tamaño de sus flores (18 a 20 cm), sólo una de las especies de colibríes (*Amazilia candida*) fue observada ocasionalmente visitando las flores. Por esta razón es posible que *Papilio multicaudatus*, una mariposa de gran tamaño que fue observada en las tres poblaciones evaluadas en este trabajo, también contribuya a la polinización de *Psittacanthus*. Sin embargo, muchos insectos restringen su actividad a las horas de mayor luz y temperatura, mientras que los colibríes aún con picos de actividad en la mañana y tarde, generalmente son observados a lo largo del día incrementando así las visitas y las oportunidades de polinización. En Guanajuato también colibríes *C. latirostris* han sido observados visitando a *P. calyculatus* al igual que otras especies (*Psittacanthus* spp.) en Guerrero, Yucatán y Oaxaca (obs. pers.). Para comprobar la eficiencia de cada visitante es necesario realizar experimentos de movimiento y cargas de polen como los realizados por Azpeitia y Lara (2006).

En las tres poblaciones estudiadas, a lo largo de la temporada de floración y aunque no se realizaron censos, fue posible observar que conforme disminuía la cantidad de flores, también lo hacía la de colibríes. En el caso de los visitantes en Tlaxcala, esto fue sumamente notorio para *Eugenes fulgens*, que de 12 registros pasó a 2 y para Oaxaca se observó principalmente en *Amazilia beryllina* bajando de 30 a 4 y de 36 a 2 registros respectivamente. En estas localidades, como sucede en otros lugares, al disminuir la cantidad de flores los colibríes se desplazan o cambian su dieta por insectos (Wagner 1946; Janzen 1967; Leck, 1970). Por otro lado, tanto en *P. calyculatus* en alopatria como en *P. auriculatus*, *Calothorax* spp incrementaron las visitas para el segundo muestreo. Esto puede deberse entre otras cosas a la disminución de especies dominantes y territoriales como *E. fulgens* y *A. beryllina*.

Eugenes fulgens es uno de los colibríes más grandes en México (7 a 8 g, Arizmendi y Berlanga, 2014), por lo se espera que sus requerimientos de energía sean mayores en comparación con otras especies, y aunque es una especie residente se sabe que puede realizar migraciones altitudinales (Partida-Lara *et al.*, 2013). Por ello, es probable que mientras exista un recurso abundante, *E. fulgens* establezca territorios y defienda el uso del néctar en parches florales de *P. calyculatus* en Tlaxcala, pero cuando el recurso disminuye se mueva hacia otros lugares correlacionando así su abundancia con la fenología de las flores como ya se ha visto en otros lugares (Partida-Lara *et al.*, 2012).

No sólo el tamaño, sino también el comportamiento influyen en el gasto de energía, por lo que también especies muy territoriales y agresivas como *A. beryllina* tienden a gastar más energía y comportarse de manera similar; defendiendo los recursos florales aún de especies de mayor tamaño (Arizmendi *et al.*, 2010) como se observó en Oaxaca en ambas especies de *Psittacanthus*. También en Brasil, el colibrí *Eupetionema macroura* presentó un comportamiento altamente territorial, defendiendo grupos de cinco a seis árboles hospederos con individuos de *P. robustus* lo que indica el valor de estas fuentes de néctar durante esta época del año (Guerra *et al.*, 2013). A su vez especies menos dominantes o más pequeñas como *Calothorax* y *Cynanthus* spp aumentan sus visitas al disminuir las de los anteriores, debido tal vez a la menor probabilidad de encuentros agresivos, por lo que ahora pueden aprovechar lo que queda de los recursos.

Todos estos cambios implican ciertas consecuencias pues las especies menos dominantes y menos territoriales dispersan el polen de manera diferente. Por ejemplo, *Calothorax pulcher* y *C. lucifer* pasan la mayor parte del tiempo a alturas relativamente bajas cerca del suelo (Howell y Webb, 1995) con lo que podría aumentar el éxito reproductivo de flores a estas alturas. Al no ser tan territoriales, se desplazan a mayores distancias para forrajear, aumentando también la distancia de dispersión del polen y la probabilidad de polinización cruzada.

De esta manera, la dispersión del polen en especies zoófilas, como es el caso de *Psittacanthus*, depende del comportamiento de forrajeo de los polinizadores, y dicho comportamiento es influenciado también por la variación temporal en los recursos florales (Webb y Bawa, 1983). La dispersión es más extensa en plantas separadas en los bosques, polinizadas por colibríes no territoriales en comparación con aquellos parches florales densos de especies del borde polinizadas por colibríes territoriales (Linhart, 1973).

Dispersores de Semillas

El éxito en la dispersión de semillas depende del comportamiento de forrajeo de las aves, asegurando o no su establecimiento en sitios adecuados para la germinación. Además, diferencias en el manejo de los frutos por las aves también son de gran importancia para las plantas en relación a la dispersión de semillas (Moermond y Denslow, 1985).

Aunque se ha reportado que las semillas de los muérdagos germinan rápidamente al ser liberadas del exocarpo (Overton, 1994; Lopez de Buen y Ornelas, 2002; Rodl y Ward, 2002), evidencia más reciente indica que la germinación de las semillas de muérdago se ve favorecida al pasar por el tracto digestivo de las aves (Soto-Gamboa y Bozinovic, 2002; Roxburg, 2007). Sin embargo, no existe un consenso acerca de qué resulta más efectivo, la regurgitación o el paso por el tracto digestivo. Roxburg (2007) y Lara *et al.* (2009) mencionan que las semillas de los muérdagos se beneficiarían de tiempos más cortos de retención, considerando su falta de recubrimiento, pero Reid (1991) concluye que ambos procesos son igualmente eficientes.

A su vez, la diversidad potencial de las aves dispersoras de muérdagos ha sido asociada con la estructura de los frutos (Davidar, 1983). Frutos con semillas dispersadas

por defecación son consideradas más especializadas y están asociadas a un rango más estrecho de dispersores, pero las frutas con semillas dispersadas por regurgitación y remoción del pico son consideradas menos especializadas y están asociadas con un ensamble de dispersores diverso (Monteiro *et al.*, 1992).

Al respecto, en el presente estudio se desconoce si el fruto ingerido era regurgitado o defecado, con excepción de *T. vociferans*, a quien sí se observó regurgitando el fruto. Por lo anterior se desconoce la efectividad real de cada uno de los dispersores. Sin embargo, otros estudios (Azpeitia y Lara, 2006) ya han observado a *Ptilonys cinereus* en zonas cercanas de Tlaxcala ingiriendo (pero no regurgitando) los frutos de *P. calyculatus* y en experimentos reportan que las semillas defecadas por estas aves tuvieron mayor probabilidad de germinar. López de Buen y Ornelas (1999) reportan también a *Myiozetetes similis* regurgitando las semillas de *P. schiedeana* y a *P. cinereus* defecándolas. Aunque las semillas pudieran estar aumentando su probabilidad de germinar al ser defecadas, su probabilidad de quedar en sitios adecuados para su establecimiento aumenta al ser regurgitadas y removidas del pico en ramas.

Myiozetetes similis, *Pitangus sulfuratus* y *T. vociferans* fueron tres de las aves observadas, que aunque generalmente son conocidas por alimentarse de insectos al vuelo, también se alimentan de frutos (Howell y Webb, 1995), aprovechando de manera oportunista los recursos que proveen los *Psittacanthus*. Es probable que precisamente por no ser aves estrictamente frugívoras el manejo que le dan a los frutos sea regurgitando y no ingiriendo las semillas. Para poder entender de manera más clara los beneficios que una u otra estrategia aportan a la germinación y el establecimiento de las semillas de *P. calyculatus* y *P. auriculatus* en las localidades estudiadas es importante analizarlo experimentalmente como lo han hecho previamente los autores mencionados.

Un aspecto interesante fue que *T. vociferans* aunque fue el principal dispersor en Tlaxcala, no haya sido observado en *P. calyculatus* en simpatria y sólo en *P. auriculatus*. Es difícil pensar en que esté siendo relegado de *P. calyculatus*, pues es conocido por su comportamiento agresivo y dominante (Tweit y Tweit, 2010). Sin embargo, *M. similis* generalmente percha y forrajea en árboles de mayor tamaño y es común que se alimente en grupos de 2 a 6 individuos (López de Buen y Ornelas, 1999), comportamiento que quizás

le de ventaja. Por su parte, aunque *T. vociferans* también es observado en árboles altos, tiene un comportamiento más flexible, pudiéndosele observar tanto en árboles bajos como en arbustos y hasta hierbas, y en lugares más abiertos con respecto a *M. similis*, alimentándose generalmente sólo o en parejas. Es así que en cierta manera, las preferencias de percha y/o alimentación de estas especies pueden contribuir a la segregación de las especies simpátricas de *Psittacanthus* en los distintos hospederos, de otra manera el sobrelape de nicho sería mucho más alto como se observó entre *P. calyculatus* en alopatria y *P. auriculatus* (0.63), observándose aquí una mayor convergencia en este carácter ecológico.

Hospederos

Más de 50 géneros de angiospermas y coníferas se han reportado en México como hospederos de *Psittacanthus*, incluyendo varios géneros introducidos (Vázquez-Collazo y Geils, 2002). En coníferas (*Pinus* y *Abies*), las especies de *Psittacanthus* más comúnmente reportadas son *P. angustifolius* y *P. macrantherus* (Kuijt, 1987, 2009; Mathiasen *et al.*, 2007). En bosques tropicales secos y en ambientes áridos, *P. sonora* (Sonora y Baja California), *P. rhynchanthus* (Depresión del Balsas) y *P. palmeri* (Mesa central subtropical) parasitan casi exclusivamente especies de *Bursera*, mientras que *P. auriculatus* (Tehuacán-Cuicatlán) y *P. breedlovei* (Depresión central de Chiapas) se encuentran más frecuentemente en especies del género *Acacia* (Kuijt, 2009). Aunque la mayoría de las especies de *Psittacanthus* frecuentemente utilizan más de una especie de hospedero (Ramírez y Ornelas, 2010), cada una de las poblaciones muestra ciertas preferencias por determinados hospederos, como se observa en este trabajo: *Quercus spp* y *Salix bonplandiana* para *P. calyculatus* en Tlaxcala, *Celtis caudata* para *P. calyculatus* en Oaxaca y *Acacia schaffneri* para *P. auriculatus*.

Otros estudios muestran también esta tendencia. Por ejemplo *Liquidambar styraciflua* fue el hospedero más abundante de *P. schiedeanus* en el centro de Veracruz. Esta especie tenía el mayor número de árboles infectados y el mayor número total de individuos de muérdago, aunque *Persea americana* y *Crataegus mexicana* tuvieron el mayor número de individuos por cada árbol (López de Buen y Ornelas, 2002). En el Cerrado brasileño *Qualea grandiflora* fue el hospedero más importante con el 82.2% de los

individuos de *P. robustus*. (Monteiro *et al.*, 1992) y en Tlaxcala, *P. serotina* fue más infectado con *P. calyculatus* (80 a 90%) que *C. pubescens* (35 a 40%), a pesar de que era menos abundante (Lara *et al.*, 2009). Sin embargo, el grado de especificidad en los hospederos puede estar ligado a la escala de observación (Grenfell y Burns, 2009), y áreas pequeñas pueden mostrar mayor especificidad en comparación con áreas mayores. Además de eso las prevalencias de infección en general también pueden ser muy variables; en López de Buen y Ornelas (2002) la prevalencia de 38% resulta más alta comparada con las obtenidas aquí: 25% en Tlaxcala y 22% en Oaxaca (17.2% de *P. calyculatus* + 6.3% de *P. auriculatus*).

Muchos factores pueden determinar el grado local de especificidad en los muérdagos. Entre estos se encuentran por ejemplo, la abundancia relativa de hospederos (Norton y Carpenter 1998), las preferencias de percha de las aves (Monteiro *et al.* 1992; Cazetta y Galetti 2007), la arquitectura de las ramas (Arruda *et al.*, 2006), el grosor de la corteza (Sargent, 1995) y la compatibilidad muérdago-hospedero, tal vez determinada por procesos químicos, fisiológicos y físicos en la superficie de contacto (Lamont 1983; López de Buen y Ornelas 2002).

Algunas semillas de *P. calyculatus* colectadas e inoculadas, tienen mayor probabilidad de germinar si el hospedero de origen y el nuevo son conspecíficos, sugiriendo la posibilidad de adaptación local al hospedero, aunque para entender las causas de esto se requiere de más investigación (Lara *et al.*, 2009). Sin embargo, las interacciones parásito-hospedero pueden resultar en la formación de razas con determinados hospederos, como ya se ha reportado en otras especies de muérdagos como *Arceuthobium americanum* (Amico y Nickrent, 2009). **Es así que este recurso puede ser clave en los procesos de radiación adaptativa en las especies de *Psittacanthus*, tanto en el pasado como en el presente.**

Los recursos que un hospedero puede ofrecer (agua, nutrientes, luz, etc.) influyen tanto en la germinación, como en el establecimiento y desarrollo de los muérdagos (Norton *et al.*, 1995). Generalmente los muérdagos presentan mayor éxito reproductivo y de desarrollo en lugares expuestos a mayor intensidad solar, por lo que tienden a ser más abundantes en lugares perturbados de manera natural o antropogénica (Rivas, 2009).

Características inherentes al hospedero pueden determinar cuáles aves aprovechan las flores y frutos de los muérdagos, de acuerdo a las preferencias de éstas por determinadas alturas, ubicación, visibilidad, etc. De esta manera, la elección de hospederos por las aves es un factor de comportamiento que explica inicialmente las diferencias en la prevalencia entre las especies de hospederos, y la variación de los niveles de infección entre individuos de una especie de hospedero (López de Buen y Ornelas, 1999). Sin embargo, la conducta de forrajeo de los dispersores puede ser muy plástica, variando las tasas de visitas a plantas individuales y hábitats en respuesta más a los cambios en la abundancia de muérdagos parásitos productores de frutos, que a la abundancia de los hospederos en sí (Martínez del Río *et al.*, 1996).

***Psittacanthus calyculatus* en alopatria vs simpatria**

La población de *P. calyculatus* en la zona de simpatria con *P. auriculatus* en Oaxaca presentó flores más grandes (anteras, filamentos y pistilo), con mayor concentración promedio de azúcar en el néctar, y con mayor capacidad de reposición y acumulación de néctar con respecto a la población alopatrica. Considerando todo esto, pareciera que desde la perspectiva de los polinizadores, la población de *P. calyculatus* en la zona de simpatria tienen un gran atractivo, pues sus largas flores poco longevas ofrecen mayores recompensas en un periodo de floración corto, en comparación con la población alopatrica y en presencia de la especie simpatria *P. auriculatus*. Además es sabido que en muchas especies con polinización animal el tamaño de las flores está positivamente correlacionado con la tasa de producción de néctar, por lo que representa una señal visible de la cantidad de néctar para los visitantes (Cresswell y Galen, 1991; Delph, 1996).

Individualmente las especies de plantas varían ampliamente en el tamaño y forma de sus flores y mucha de esa variación parece tener una base hereditaria (Mitchel y Shaw, 1992; Young *et al.*, 1994; Fenster y Ritland, 1994). La fuerza detrás de esta variación no sólo son los polinizadores ya que aspectos como depredadores y el ambiente abiótico influyen en conjunto en este proceso (Galen *et al.*, 1999). Por ejemplo, en ambientes con recursos limitados, la asignación de recursos al desarrollo floral puede ser muy costoso como sucede con especies de Agaves (Nobel, 1977). La hipótesis de recurso-costo (Beans, 1998) predice que generalmente flores más pequeñas y menos conspicuas requieren de una

menor inversión de recursos esenciales para la planta, que flores grandes y vistosas. Por lo que la reducción en el tamaño de las flores podría ser ventajosa en condiciones de escasos recursos como es el caso de la localidad en Oaxaca. Además, la pérdida de agua a través de la transpiración de las flores ha sido implicada como un gran costo de la reproducción en ambientes áridos (Nobel, 1977) por lo que muchas especies que habitan en ambientes áridos y semiáridos se protegen con capas de cera para disminuir la transpiración, como lo vemos por ejemplo, en los tallos, hojas y flores de *P. auriculatus*. Es así que en varias especies se ha observado que el tamaño de las flores se reduce a lo largo de gradientes con creciente aridez (Galen *et al.*, 1987; Eckhart *et al.*, 1998).

Lo anterior nos haría predecir que si factores bióticos como al agua fueran factores determinantes en el tamaño de las flores de *P. calyculatus*, estas serían menores en Oaxaca en comparación con Tlaxcala. Sin embargo, las desventajas para *P. calyculatus* en la zona de simpatria por el costo de mantener flores más grandes y con mayores recompensas pueden ser atenuadas mediante la mayor atracción de polinizadores potenciales que contribuyan a un mayor éxito reproductivo. Esto sin duda debe ser comprobado con un estudio de largo plazo, comparando por un lado las visitas a individuos con flores de distintos tamaños y la producción de frutos, y por otro lado midiendo el gasto de recursos asignados a flores de distintos tamaños (por ejemplo, agua y transpiración).

Cuando ciertas especies de plantas que dependen de manera total o parcial de la polinización para su éxito reproductivo, habitan en simpatria, pueden potencialmente compartir a sus visitantes florales. Lo anterior se pudo observar en las poblaciones simpátricas de *P. calyculatus* y *P. auriculatus* y se refleja en parte en los valores de solapamiento de nicho. Es en este último contexto, que se espera que las plantas desarrollen estrategias reproductivas para asegurar la reproducción y/o que exhiban algunas diferencias en su ecología de polinización (Murúa *et al.*, 2014). Sobre todo cuando es posible que los polinizadores se presenten en bajas abundancias, visitando diferentes especies de plantas y pudiendo esto interferir en la fecundación de las plantas a través de la competencia o interferencia por el polen (Kunin, 1997).

Aunque la divergencia floral puede ser mediada por los polinizadores, no está claro si en las poblaciones simpátricas las diferencias estén resultando en una atracción (o

rechazo) diferencial de los visitantes florales, ya que el ensamble de visitantes florales es prácticamente el mismo y el solapamiento de nicho presenta un valor medio (0.49). Sin embargo, el ensamble menos diverso de *P. calyculatus* en simpatria con respecto al de alopatría, dominado por *Amazilia beryllina* (siendo ésta -como ya se comentó- una especie altamente territorial y agresiva), podría estar estimulando una competencia por la atracción de esta especie, dando como resultado la divergencia floral de *P. calyculatus* en simpatria.

Se ha dicho que los polinizadores pueden contribuir al aislamiento reproductivo en zonas de simpatria, ya sea formando relaciones especializadas con especies particulares o exhibiendo constancia durante su forrajeo, de manera que el flujo génico interespecífico sea limitado (Jones, 1978; Campbell y Motten, 1985; Waser, 1986). Esto último parece ser el caso de *A. beryllina* en Oaxaca, pues aunque fue observado visitando ambas especies de *Psittacanthus*, raramente se observó trasladándose de una a otra especie. Colibríes más pequeños (y menos territoriales) como *Calothorax pulcher*, pueden ser responsables del movimiento interespecífico ocasional del polen. Sin embargo, la rareza de este tipo de movimientos parece apuntar más a un nivel individual de fidelidad del polinizador. Por otro lado las diferentes morfologías de las flores de ambas especies de *Psittacanthus* provocan la deposición del polen en distintas partes del cuerpo de los colibríes visitantes. En flores con marcada hercogamia, como en el caso de *P. calyculatus*, el polen generalmente toca las alas y el vientre de los colibríes igual que sucede en especies como *P. robustus* en Brazil (Guerra *et al.*, 2013). Por otro lado, en flores como las de *P. auriculatus* con anteras cercanas al estilo y corolas más cerradas el polen generalmente es depositado en el pico y la cabeza de los colibríes limitándose de esta manera el flujo de polen entre ambas especies simpátricas de *Psittacanthus*.

Aunque la fidelidad de *A. beryllina* podría ser explicada por preferencias individuales (Jones y Reithel, 2001) o por optimización del forrajeo (Heinrich, 1976; Waser, 1986), también podría ser explicada por la territorialidad. Aves más grandes y agresivas dominan las especies de plantas con mayores recompensas y defienden individuos de éstas, de las especies de aves más pequeñas (Feinsinger y Colwell, 1978; Stiles, 1981). De esta manera el comportamiento territorial puede prevenir o reducir el flujo génico entre especies simpátricas, y éste efecto puede ser reforzado si existen diferencias en

las recompensas como la mayor concentración de néctar o mayor capacidad de reposición/acumulación cómo es el caso de *P. calyculatus* en Oaxaca.

En cuanto a los dispersores, aunque existe cierto grado de traslape en el ensamble de las poblaciones simpátricas, parece evidente la segregación de los principales dispersores (*Tyrannus vociferans* y *Myiozetetes similis*), al contrario de la convergencia que se observa entre *P. calyculatus* de Tlaxcala con *P. auriculatus*, como ya se comentó en la sección de dispersores. Un factor más que se podría explorar, aparte de las preferencias por microhábitat o percha, es en relación a los frutos. ¿cambia el sabor o la calidad/composición química de los frutos de *P. calyculatus* en Oaxaca en comparación con Tlaxcala de manera que son menos palatables para *Tyrannus vociferans*? ¿afecta el hecho de que sean significativamente más grandes?

Por ejemplo, en un contexto similar, el muérdago *Tristerix corymbosus* de Chile, tiene una variación en el color de sus frutos asociada a los dos biomas que ocupa. Las poblaciones de bosque templado producen un fruto maduro verde, mientras que en las poblaciones del matorral los frutos son amarillos (Kuijt, 1988), y esto se ha asociado a los dispersores, siendo un marsupial el único en el bosque templado. Por otro lado, en el matorral son las aves los agentes dispersores (Hoffmann *et al.*, 1986), aunque también se ha dicho que pueden ser las expresiones fenotípicas de caracteres controlados ambientalmente (Amico y Nickrent, 2009).

La combinación de la separación local -debida probablemente a una especialización de microhábitat-, la territorialidad de los colibríes, las diferencias entre el ensamble de dispersores y la tendencia a infectar ciertos hospederos, en su conjunto pueden estar contribuyendo a la separación de las especies en simpatría.

Muérdagos del género *Psittacanthus* representan un ejemplo de radiación adaptativa ya que su cercana conexión y su dependencia de los hospederos (Kuijt 1969), hacen que la sub-estructuración genética de sus poblaciones esté potencialmente influenciada por la sub-estructuración de las poblaciones de los hospederos (Norton & Carpenter 1998). Así, si las especies de muérdagos utilizan dos o más especies de hospederos, su pool genético puede empezar a diferenciarse en ‘razas de hospederos’, las que eventualmente podrían divergir

en especies diferentes, pues diversos experimentos ya han sugerido relaciones de especificidad (Lara *et al.*, 2009, Ramírez y Ornelas 2011).

Lo anterior implica un papel importante de las barreras de aislamiento ecológico, en la especiación de estas poblaciones (Schluter, 2000). En plantas polinizadas por animales (como los muérdagos del género *Psittacanthus*), tales barreras ecológicas son frecuentemente pre-cigóticas (Widmer *et al.*, 2009), y las características florales divergentes, tiempos de floración y sistemas de apareamiento son consistentes con este patrón (Palma-Silva *et al.*, 2011). Si a lo anterior agregamos las diferencias de nicho a través del ensamble de dispersores y hospederos, y las interacciones entre estos, nos damos una idea de cómo es que la presencia de múltiples barreras y sus interacciones a lo largo del tiempo han permitido a estas especies persistir en simpatría. Cabe considerar que desde un punto de vista prospectivo, la historia natural de las interacciones es un aspecto crucial para comprender el valor adaptativo y el potencial evolutivo de los rasgos fenotípicos claves que participan en tales interacciones.

¿Desplazamiento de caracteres en *Psittacanthus calyculatus*?

Desde hace mucho tiempo los biólogos han tratado de entender la importancia relativa de las fuerzas ecológicas, evolutivas y estocásticas en la conformación de las comunidades de plantas (Clements, 1916; Gleason, 1926). El estudio del desplazamiento de caracteres en las plantas tiene el potencial de revelar si la evolución juega un rol importante en este proceso.

El desplazamiento de caracteres tanto ecológicos como reproductivos puede facilitar la coexistencia al promover diferencias de nicho que reduzcan la magnitud de las interacciones negativas entre las especies (Pfennig y Pfennig, 2009). Las interacciones reproductivas entre especies pueden tomar dos formas generales: 1) interacciones directas, donde las dos especies corren el riesgo de hibridación mutua, con el consecuente desperdicio de esfuerzo si los híbridos no son viables o si resultan en una menor adecuación; e 2) interacciones indirectas; donde las dos especies utilizan aspectos similares de su hábitat, como pueden ser los polinizadores, generando por ejemplo, interferencia o limitación de polen (Pfennig y Pfennig, 2009). Por eso, en muchos casos el desplazamiento de caracteres puede ser la diferencia entre coexistir o enfrentarse a la exclusión competitiva.

¿Puede el caso específico de *P. calyculatus* en simpatría con *P. auriculatus* ser un ejemplo de una especie que compite con otra por los mismos polinizadores y que para coexistir ha recurrido al desplazamiento de caracteres en la morfología floral y en la cantidad y calidad de las recompensas para promover la constancia de su principal polinizador? Esto le ayudaría a disminuir la competencia por el polinizador (interacción indirecta) a la vez que reduciría la pérdida de polen en otra especie, el taponamiento de sus estigmas con polen heteroespecífico o la producción de semillas híbridas inviables (interacciones directas). Sin embargo, tanto la competencia por polinizadores como el desplazamiento de caracteres tendrían que ser comprobados para poder afirmar con seguridad lo anterior y el desplazamiento de caracteres puede ser un proceso especialmente difícil de comprobar, por eso es que muchos estudios se limitan a sugerirlo como una posible explicación a los patrones observados (Beans, 2014).

Para los casos donde se desee comprobar el proceso de desplazamiento de caracteres se puede recurrir a los siguientes criterios (Schluter y McPhail, 1992): 1) las diferencias entre las especies simpátricas deben ser significativas, 2) esas diferencias deben relacionarse con diferencias en el uso de recursos, 3) los recursos deben ser limitados y la competencia por estos recursos debe estar en función de la similitud de los caracteres implicados, 4) la distribución de los recursos debe ser similar en alopatría y simpatría de manera que esas diferencias no se deban a diferencias en la disponibilidad de esos recursos. 5) las diferencias deben haber surgido *in situ* y 6) esas diferencias deben tener una base genética. Obviamente, satisfacer estos seis criterios en un estudio particular generalmente no es posible, pero proveen el contexto necesario para la investigación del desplazamiento de caracteres (Dayan y Simberlof, 2005; Losos 2000).

En el caso del presente estudio como ya se ha mencionado, existen diferencias significativas en varios aspectos de la biología reproductiva; estas diferencias en el fenotipo pueden ser evaluadas contra un modelo nulo que genere diferencias en el fenotipo entre pares de comunidades alopátricas de las dos especies muestreadas al azar (Losos, 2000). Para saber si las diferencias entre poblaciones simpátricas y alopátricas se deben o no a diferencias en la disponibilidad de recursos entre los sitios lo ideal sería manipular experimentalmente el ambiente a través de trasplantes recíprocos o de diseños similares en

parcelas. Experimentos como estos también nos ayudarían a saber si los cambios en los caracteres tienen una base genética heredable o son producto del ambiente abiótico, además de saber si son una respuesta a competencia por recursos limitados, pues en este caso los fenotipos más similares deberían interactuar más fuertemente (Beans, 2014). Finalmente, para distinguir si un supuesto patrón de desplazamiento de caracteres realmente ha surgido *in situ*, se puede evaluar si el rango fenotípico detectado se extiende más allá de las zonas de simpatria (Losos, 2000).

Uno de los más grandes retos del estudio del desplazamiento de caracteres en plantas es identificar aquellos caracteres que tienen mayor probabilidad de estar relacionados en la competencia por recursos y por lo tanto ser susceptibles a ser desplazados. Aunque algunos estudios ya han identificado exitosamente cambios en características visibles como el color de las flores y la longitud del estilo, otros rasgos más crípticos como el aroma, o el contenido de azúcares del néctar también deben ser investigados, pues pueden ser igualmente susceptibles al desplazamiento de caracteres (Lindsey y Bell, 1985).

La pregunta sobre si existe un desplazamiento de caracteres en la población simpátrica de *Psittacanthus calyculatus* es algo aún pendiente por responder. Por lo que una investigación más profunda ayudaría a entender de forma más completa los procesos ecológicos y evolutivos que facilitan su coexistencia con otras especies similares.

Conclusiones

De acuerdo a nuestro estudio existen varios factores que facilitan la coexistencia de estas dos especies simpátricas de muérdagos del género *Psittacanthus*. Primero, observamos diferencias en la morfología floral y también en la cantidad y calidad de las recompensas que hacen a la población de *P. calyculatus* en simpatría más atractiva para los polinizadores de esa localidad. Segundo, el ensamble de polinizadores de *P. calyculatus* en la zona de alopatría fue diferente del de la zona de simpatría debido principalmente a las distribuciones de las especies de colibríes, mientras que para las dos especies simpátricas fue similar. Sin embargo en este último caso el comportamiento territorial del principal polinizador (*Amazilia beryllina*), la diferente localización en su cuerpo del polen al visitar las flores (pico y cabeza vs alas y vientre), y las existencia de barreras post-cigóticas podrían contribuir al aislamiento reproductivo entre ambas especies de muérdago. Finalmente, existen diferencias en el ensamble de dispersores y hospederos de las poblaciones simpátricas de *P. calyculatus* y *P. auriculatus* que permiten la segregación de nicho en el uso de estos recursos. Todos estos aspectos en conjunto parecen contribuir a la coexistencia de *Psittacanthus calyculatus* y *Psittacanthus auriculatus* en la zona de simpatría en el municipio de Santiago Matatlán Oaxaca.

Las diferencias en la morfología floral y en la cantidad y calidad de las recompensas entre la población alopátrica y simpátrica de *P. calyculatus* podrían ser el resultado de un proceso de desplazamiento de caracteres producto de interacciones de competencia entre las especies simpátricas, sin embargo este estudio está limitado a la descripción de tales diferencias por lo que sería necesario realizar un estudio más extenso y aplicar modelos y/o experimentos para comprobarlo.

Recomendaciones para futuros estudios

- Para determinar si existe un desplazamiento de caracteres y desplazamiento ecológico en estas especies de *Psittacanthus* convendría localizar especialmente una población alopátrica de *P. auriculatus* y otras alopátricas de *P. calyculatus* y considerar los otros criterios ya expuestos.
- Para evaluar si es realmente posible el desarrollo de individuos híbridos de *Psittacanthus calyculatus* y *P. auriculatus* sería conveniente explorar experimentalmente la viabilidad de los frutos y plantas híbridos.
- Para describir de manera más completa la producción de néctar, se podrían ampliar las mediciones de producción a lo largo del día y a lo largo de la vida de la flor.
- Se podría analizar la composición química del néctar y la calidad y química de los frutos de las diferentes localidades y especies para tratar de entender si esto influye en las preferencias de los visitantes florales y dispersores de semillas.
- Para determinar en qué medida contribuyen a la polinización las especies de colibríes e insectos registrados en las flores de *Psittacanthus* es necesario evaluar experimentalmente su efectividad.
- Analizar con mayor detalle la dispersión de frutos (cantidad de frutos, manejo y procesamiento, etc.)
- Realizar experimentos de inoculación en distintos hospederos para evaluar los distintos grados de compatibilidad entre estos y las semillas de *Psittacanthus*.
- Ampliar la duración de las observaciones y experimentos (más horas, más años, etc.) para corroborar lo observado o determinar qué factores pueden influir en la variación de los resultados.

Literatura citada

- Abdala-Roberts L, Parra-Tabla V, Navarro J. 2007. Is floral longevity influenced by reproductive costs and pollination success in *Cohniella ascendens* (Orchidaceae)? *Annals of Botany* 100: 1367–1371.
- Aizen M. A., 2003. Influences of animal pollination and seed dispersal on winter flowering in a temperate mistletoe. *Ecology*: 84, 2613-2627.
- Amico G. C. y Nickrent D. L. 2009. Population structure and phylogeography of the mistletoes *Tristerix corymbosus* and *T. aphyllus* (Loranthaceae) using chloroplast DNA sequence variation. *American Journal of Botany* 96(8): 1571–1580.
- Arizmendi, M. C., C. Rodríguez-Flores y C. Soberanes-González. 2010. Berylline Hummingbird (*Amazilia beryllina*), Neotropical Birds Online (T. S. Schulenberg, Editor). Ithaca: Cornell Lab of Ornithology; tomado de Neotropical Birds Online: http://neotropical.birds.cornell.edu/portal/species/overview?p_p_spp=254456.
- Arizmendi, M. C. y Berlanga, H. 2014. Colibríes de México y Norteamérica. Hummingbirds of Mexico en North America. CONABIO. México. 160pp.
- Arnold, M.L. 1992. Natural hybridization as an evolutionary process. *Annual Review of Ecology and Systematics* 23: 237-261.
- Arruda, R., L. N. Carvalho y K. Del-Claro, 2006. Host specificity of a Brazilian mistletoe, *Struthanthus* aff. *Polyanthus* (Loranthaceae), in cerrado, tropical savanna. *Flora*, 201:127-134.
- Ashman T-L, Schoen D. 1997. The cost of floral longevity in *Clarkia tembloriensis*: an experimental investigation. *Evolutionary Ecology* 11: 289–300.
- Azpeitia F. y Lara C. (2006) Reproductive biology and pollination of the parasitic plant *Psittacanthus calyculatus* (Loranthaceae) in central México. *Journal of the Torrey Botanical Society* 133: 428-429.
- Baker, H. G. y I. Baker, 1982. Chemical constituents of nectar in relation to pollinations mechanisms and phylogeny. Pages 131-171 in M. H. Nitecki, editor. *Biochemical aspects of evolutionary biology*. Proceedings of the 4th annual spring systematic symposium. University of Chicago Press, Chicago, IL, USA. 153-154, 169, 456
- Bawa K. S., 1983. Patterns of flowering in tropical plants. In: Jones CE, Little RJ, eds. *Handbook of experimental pollination biology*. New York: Van Nostrand Reinhold, 394-410.
- Bernhardt, P. y D. M. Calder. 1981. The floral ecology of sympatric populations of *Amyema pendulum* and *Amyema quandang* (Loranthaceae). *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 108: 213–230.
- Baker, H. G. y I. Baker. 1982 Chemical constituents of nectar in relation to pollination mechanism and phylogeny. 131-171 University of Chicago Press, Chicago, IL, USA.
- Beans, C. 1999. Why Do Flowers Vary? The functional ecology of variation in flower size and form within natural plant populations. *Bioscience Oxford Journals*.
- Bierzchudek, P., 1981. Pollinator limitation of plant reproductive effort. *American Naturalis* 117:838-840.
- Boose, D. L., 1997. Sources of variation in floral nectar production rate in *Epilobium canum* (Onagraceae): implications for natural selection. *Oecologia* 110: 493-500.

- Broennimann, O. M., C. Fitzpatrick, P. B. Pearman, B. Petitpierre, L. Pellissier, N. G. Yoccoz, W. Thuiller, M. Fortin, C. Randin, N. E. Zimmermann, C. H. Graham, y A. Guisan, 2011. Measuring ecological niche overlap from occurrence and spatial environmental data. *Ecol. Biogeography* 698: 481-497.
- Brown, W. L., y E. O. Wilson. 1956. Character displacement. *Systematic Zoology* 5:49-65.
- Bustamante, E., y A. Búrquez, 2008. Effects of plant size and weather on the flowering phenology of the organ pipe cactus (*Stenocereus thurberi*). *Annals of Botany* 102:1019-1030.
- Calder, M. y P. Bernhardt. 1983. *The Biology of Mistletoes*. Academic Press, Sydney, Australia.
- Campbell, D. R. y A. F. Motten. 1985. The mechanism of competition for pollination between two forest herbs. *Ecology* 66: 554-563.
- Campbell, N. A. y J. B. Reece, 2007. *Biología*. 7ª. Edición. Editorial Médica Panamericana. México, D. F.
- Cano C. G. y Marroquín, D. J. (1994) *Taxonomía de Plantas Superiores*. 1ª. Ed. Editorial Trillas. México, D.F. 359 Pp.
- Carbajal V. I., Martínez H. J. y Rezandiz, R. J. (1989) Contribución al conocimiento de la distribución geográfica, latitudinal y hospederos del muérdago verdadero (*Psittacanthus sp.*). V Simposio sobre Parasitología Forestal. México.
- Cazetta, E., y M. Galetti. 2007. Frugivoria e especificidade por hospedeiros na erva-de-passarinho *Phoradendron rubrum* (L.) Griseb (Viscaceae). *Rev. Bras. Bot.* 30: 351-357.
- Chase, J. M. y Leibold, M. A., 2003. *Ecological niche: linking classical and contemporary approaches*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Cházaro B. M. y Olivia R. H. 1988 Lorantáceas del Centro de Veracruz y zona limítrofe de Puebla. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*. XXXIII (2). México.
- Clausen, J., 1945. Experimental studies on the nature of species. II. Plant evolution through amphiploidy and autopolyploidy, with examples from the Madiinae. Carnegie Institute of Washington, Washington, D.C.
- Clements, F. E. 1916. *Plant succession: an analysis of the development of vegetation*. The Carnegie Institution of Washington, Washington, D.C.
- Connell. 1982. Some mechanisms producing structure in natural communities: a model and evidence from field experiments. En M. Cody and J. Diamond (eds.) *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press. Estados Unidos.
- Colwell, R. K. y Futuyma, D. J. ,1971. Measurement of niche breadth and overlap. *Ecology* 52: 567-76.
- Corbet, S. A. 1978. Bee visits and the nectar of *Echium vulgare*. Páginas 21-30 en A. J. Richards, editor. *The pollination of flowers by insects*. Linnean Society Symposium Series No. 6. Academic Press, London, England.
- Cresswell, J. E. y Galen, C., 1991. Frequency dependent selection and adaptive surfaces for floral character combinations: The pollination of *Polemonium viscosum*. *American Naturalist* 138: 1342-1353.
- Davidar, P. 1983. Birds and neotropical mistletoes: effects on seedling recruitment. *Oecologia (Berlin)* 60: 271-73.

- Dayan, T., y D. Simberloff. 2005. Ecological and community-wide character displacement: the next generation. *Ecology Letters* 8:875-894.
- Delph, L. F., 1996. Flower size dimorphism in plants with unisexual flowers. In Lloyd D. G, Barrett S.C.H, eds. *Floral Biology*. New York: Chapman & Hall. 217- 240.
- Devlin, B. y G. Stepehnsn. 1984. Factors that influence the duration of the staminate and pistillate phases of *Lobelia cardinalis* flowers. *Botanical Gazette* 145: 323-328.
- Díaz-Estrada C. N. 2010. Biología reproductiva del muérdago *Psittacanthus calyculatus* (DC). G Don (Loranthaceae) en tres sitios contrastantes en la Cuenca de Cuitzeo, Michoacán, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo.
- Dobzhansky, T. 1937. *Genetics and the origin of species*. Columbia University Press, New York.
- Dobzhansky, T. 1940. Speciation as a stage in evolutionary divergence. *American Naturalist* 74:312-321.
- Dobzhansky, T. 1951. *Genetics and the origin of species*. 3rd Ed. Columbia University Press, New York.
- Doebeli M., 1996. An explicit genetic model for ecological character displacement. *Ecology* 77:510-520.
- Don, G. 1834. A general history of the dichlamydeous plants 3:415.
- Eckhart, V. M., Geber, M. A. y Jonas C. S. 1998. Developmental controls of flowering-time evolution in *Clarkia* (Onagraceae). *American Journal of Botany* 83: 81.
- Eichler, A. W. 1868. Loranthaceae. In *Flora brasiliensis*, ed. K. F. P. Martius, 5 (2): 1-336.
- Elith, J. y C. Graham, 2009. Do they? How do they? WHY do they differ? On finding reasons for differing performances of species distribution models. *Ecography* 32:66-77.
- Evanhoe L. y Galloway L. F. 2002. Floral Longevity in *Campanula americana* (Campanulaceae): A Comparison of Morphological and Functional Gender Phases. *American Journal of Botany*, Vol. 89, No. 4, pp. 587-591.
- Fadini, R.F., Gonc, alves, D.C.M., Reis, R.P.F., 2009. Consistency in seed-deposition pat-terns and the distribution of mistletoes among its host trees in an Amazonian savanna. *Aust. J. Bot.* 57, 640–646.
- Fenner, M. 1985. *Seed Ecology*. Chapman and Hall. Great Britain.
- Fenster, C. B. y Ritland K. 1994. Quantitative genetics of mating system divergence in the yellow monkeyflower species complex. *Heredity* 73: 422-435.
- Frankie, G.W., H.G. Baker y P. A. Opler. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forest in the lowlands of Costa Rica. *Ecology* 62: 881-919.
- Feinsinger, P. y R. K. Colwell. 1978. Community organization among Neotropical nectar-feeding birds. *Amer. Zool.* 18: 779–795.
- Galen C., Zimmer K. A. y Newport M. E A. 1987. Pollination in floral scent morphs of *Polemonium viscosum*: A mechanism for disruptive selection on flower size. *Evolution* 41: 599-606.

- Galen C., Sherry R. A. y Carroll A. B. 1999. Are flowers physiological sinks or faucets? Costs and correlates of water use by flowers of *Polemonium viscosum*. *Oecologia* 118: 461-470.
- Galetto L., Bernadello L. M. y Juliani H. R., 1990. Acerca del nectario, nectar y visitantes florales en *Ligaria cuneifolia* (Loranthaceae). *Darwiniana* 30: 155-161.
- Gill, F. B. 1988. Effects of nectar removal on nectar accumulation in flowers of *Heliconia imbricata* (Heliconiaceae). *Biotropica* 20(2):169-171.
- Gleason, H. A. 1926. The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 53:7-26.
- Goodwillie C, Kalisz S, Eckert CG (2005) The evolutionary enigma of mixed mating systems in plants: occurrence, theoretical explanations, and empirical evidence. *Annual Review of Ecol Evol Syst* 36:47-79.
- Goodwillie C., Sargent R.D., Eckert C.G., Elle E., Geber M.A., Johnston M.O., Kalisz S., Moeller D.A., Ree R.H., Vallejo-Marin M. and Winn A.A. 2009. Correlated evolution of mating system and floral display traits in flowering plants and its implications for the distribution of mating system variation. *New Phytologist* 185:311-321.
- Gori D. F. 1983. Post-pollination phenomena and adaptive floral changes. In: Jones CE, Little RJ. eds. *Handbook of experimental pollination biology*. New York: van Nostrand Reinhold, 31-49.
- Granja Barros, M., Rico-Gray V. y Díaz-Castelazo C. 2001. Sincronía de Floración entre *Lantana camara* L. (Verbenaceae) y *Psittacanthus calyculatus* (DC). G Don (Loranthaceae) en las Dunas de la Mancha Veracruz México. *Acta Botánica Mexicana* 57: 1-14.
- Grant, V. 1981. *Plant speciation*. 2nd ed. Columbia Univ. Press, New York.
- Grenfell, M. y Burns, K.C. 2009. Sampling effects and host ranges in Australian mistletoes. *Biotropica* 41: 656-658.
- Grinnell, J. 1917. Field tests of theories concerning distributional control. *American Naturalist* 51:115-128.
- Guerra, T. J., Galetto L. y W. R. Silva, 2013. Nectar secretion dynamic links pollinator behavior to consequences for plant reproductive success in the ornithophilous mistletoe *Psittacanthus robustus*. *Plant Biology* ISSN 1435-8603.
- Guisan, A. y Thuiller, W., 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters* 8: 993-1009.
- Hardin, G., 1960. The Competitive Exclusion Principle. *Science* 131:1292-1297.
- Harrison, R.G. 1990. Hybrid zones: windows on evolutionary process. En: D. Futuyma y J. Antonovics [eds.]. *Oxford Surveys in Evolutionary Biology* 7:69-128.
- Harrison, R.G. 1993. Hybrids and hybrid zones: Historical Perspective. En: R.G. Harrison, (ed.). *Hybrid zones and the Evolutionary Process*. Oxford University Press.
- Harvey, P. H., R. K. Colwell, J. W. Silvertown y R. M. MaySource. 1983. Null Models in Ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 14:189-211.

- Hawkins, R. P. 1971. Selection for height of nectar in the corolla tube of English singlecut RedClover. *Journal of Agricultural Science (Cambridge)* 77:347-350.
- Hawksworth, F. G. y G. Wiens, 1963. Biology and classification of dwarf mistletoes (*Arceuthobium*). U.S. Dep. Agric. Handb. 401, 234 pp.
- Hawksworth F. G. (1983) Mistletoes as forest parasites. In Calder, M.; Bernhartdt, P., eds. *The biology of mistletoes*. Sidney, Australia. Academic Press: 317-333.
- Heinrich, B. 1976. Foraging specializations of individual bumblebees. *Ecology Monographs*. 46: 105–128.
- Hoffmann , A. J. , E. R. Fuentes , I. Cortes , F. Liberona , and V. Costa. 1986 . *Tristerix tetrandrus* (Loranthaceae) and its host-plants in the Chilean matorral: Patterns and mechanisms. *Oecologia* 69:202- 206.
- Horn, H. S., 1966. Measurement of overlap in comparative ecological studies. *American. Naturalist*, 100: 419-424.
- Howell, S.N.G., y S. Webb 1995. *A guide to the birds of Mexico and northern Central America*. Oxford University Press, New York, New York.
- Hunn, E., 2008. *A Zapotec natural history: trees, herbs, and flowers, birds, beasts and bugs in the life of San Juan Gbëë*. The University of Arizona Press.
- Hutchinson, G. E. 1959. Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? *American Naturalist* 93:145-159.
- Hutchinson, G. E. 1974. Aposematic insect and Masters of de Brussels Initials. *American Scientist*. 62:161-171.
- Janzen, D. H. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees with the dry season in Central America. *Evolution*, Lancaster, Pa. 21: 620-637.
- Jones, C. E. 1978. Pollinator constancy as a pre-pollination isolating mechanism between sympatric species of *Cercidium*. *Evolution* 32: 189–198.
- Jones, K. N. & J. S. Reithel. 2001. Pollinator-mediated selection on a flower color polymorphism in experimental populations of *Antirrhinum* (Scrophulariaceae). *American Journal of Botany* 88: 447–454.
- Kawamura, T. 1953. Studies on hybridization in amphibians. V. Physiological isolation among four *Hynobius* species. *Journal of Science Hiroshima University*. 14:73-116.
- Kay K. M. 2006. Reproductive isolation between two closely related hummingbird pollinated Neotropical gingers. *Evolution*, 60(3), 2006, pp. 538–552
- Kearns, C.N. y D. W. Inouye. 1993. *Techniques for Pollination Biologists*. University of Colorado Press, Boulder, CO.
- Koopman, K. F. 1950. Natural selection for reproductive isolation between *Drosophila pseudoobscura* and *Drosophila persimilis*. *Evolution*, 4:135-148.
- Kuijt, J. 1969. *The biology of parasitic flowering plants*. University of California Press, Berkeley, California.

- Kuijt J. 1987. Novelties in Mesoamerican mistletoes (Loranthaceae and Viscaceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 74:511-532.
- Kuijt , J. 1988. Revision of *Tristerix* (Loranthaceae). Systematic Botany Monographs no. 19, American Society of Plant Taxonomists, Ann Arbor, Michigan, USA.
- Kuijt, J. 2009. Monograph of *Psittacanthus* (Loranthaceae). Systematic Botany Monographs, Vol. 86. American Society of Plant Taxonomists, Ann Harbor, MI.
- Kunin W. E. 1997 Population size and density effects in pollination: pollinator foraging and plant reproductive success in experimental arrays of *Brassica kaber*. *Journal of Ecology* 85:225–234.
- Lack, D. 1947. Darwin's Finches. Cambridge University Press, Cambridge.
- Lack, D. 1954. The natural regulation of animal numbers. Oxford University Press. 343pp.
- Ladley, J. J., D. Kelly, y A. W. Robertson. 1997. Explosive flowering, nectar production, breeding systems and pollinators of New Zealand mistletoes (Loranthaceae). *N Z. J. Bot.* 35:345–360.
- Lamont, B. 1983: Germination of mistletoes. *In*: Calder, M.; Bernhardt, P. *ed.* The biology of mistletoes. Sydney, Academic Press. Pp. 129-143.
- Lara, C., Pérez, G. y J. F. Ornelas 2009. Provenance, guts, and fate: Field and experimental evidence in a host-mistletoe-bird system. *Écoscience* 16(3):399-407.
- Leck, C. F. 1970. The seasonal ecology of fruit and nectar eating birds in lower middle America. Ph.D. dissertation, Cornell University, USA. 122 pp.
- Levin, D. A. 1978. The origin of isolating mechanisms in flowering plants. *Evolutionary Biology*. 11:185–315.
- Levin, D. A., y W. W. Anderson. 1970. Competition for pollinators between simultaneously flowering species. *American Naturalist*. 107: 511-523.
- Linhart, Y. B. 1973. Ecological and behavioral determinants of pollen dispersal in hummingbird-pollinated *Heliconia*. *American Naturalist*. 107:511-523.
- López-De Buen L. y J. F. Ornelas, 1999. Frugivorous birds, host selection and the mistletoe *Psittacanthus schiedeanus*, in central Veracruz, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 15:329-340.
- López-De Buen, L. y J. F. Ornelas, 2002. Host compatibility of the cloud forest mistletoe *Psittacanthus schiedeanus* (Loranthaceae) in central Veracruz, México. *American Journal of Botany*, 89:95-102.
- Losos, J. B., 1990. A phylogenetic analysis of character displacement in the Caribbean *Anolis* lizards. *Evolution* 44:558-569.
- Losos, J.B., 2000. Ecological character displacement and the study of adaptation. *PNAS* 97:5693-5695.
- Luiselli, L. 2008. Resource partitioning in freshwater turtle communities: A null model meta-analysis of available data. *Acta Oecologica* 34(1)80–88.
- MacArthur R. H., 1958. Population Ecology of Some Warblers of Northeastern Coniferous Forests. *Ecology*, 39(4) 599-619.

- MacArthur RH, Levins R. 1964. Competition, habitat selection and character displacement in a patchy environment. *Proc National Academic Science USA* 51:1207–1210.
- MacArthur RH, Levins R. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *American Naturalist* 101:377–385.
- Martínez del Río, C., Silva, A., Medel, R., Hourdequin, M., 1996. Seed dispersers as disease vectors: bird transmission of mistletoe seeds to plant host. *Ecology* 77, 912-921.
- Martius, K. F. P. 1830. Einige Bemerkungen uber Loranthus. *Flora* 13:97-112.
- Mathiasen, R. L., Daugherty C. M., Howell B. E., Melgar J. C. and Sesnie S.E. 2007. New morphological measurements for *Psittacanthus angustifolius* and *Psittacanthus pinicola* (Loranthaceae). *Madroño* 33:156-163.
- May, R. M. y Arthur, R. H. M., 1972. Niche overlap as a function of environmental variability. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 69: 1109-1113.
- Mayr, E. 1942. *Systematics and the Origin of Species*. Columbia University Press, NuevaYork.
- Mayr, E. 1959. Isolation as an evolutionary factor. *Proceedings American Philosophy Society*. 103:221–230.
- Medel R., Botto-Mahan C., Smith-Ramirez C., Méndez M. A., Ossa C. G., Caputo L. y González W. L., 2002. Historia natural cuantitativa de una relación parásito-hospedero: el sistema Tristerix-cactáceas en Chile semiárido. *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 127-140.
- Medrano M, Herrera C. M, Barrett S. C. H. 2005. Herkogamy and mating patterns in the self-compatible daffodil *Narcissus longispathus*. *Annals of Botany* 95: 1105–1111.
- Méndez-Fernandez, P., Pierce, G. J., Bustamante P., Chouvelon T., Ferreira M. González A., López A., Read F. y Santos M., 2013. Ecological niche segregation among five toothed whale species off the NW Iberian Peninsula using ecological tracers as multi-approach. *Marine Biology*. 160:2825–2840.
- Mitchell R. J. y Waser N. M., 1992. Adaptive significance of *Ipomopsis aggregata* nectar production: pollination success of single flowers. *Ecology* 73: 633-638.
- Mitchell R. J. y Shaw R. G., 1992. Heritability of floral traits for the perennial wildflower, *Penstemon centranthifolius*. *Heredity* 71: 185-192.
- Moermond, T. C. y Denslow, J. S. 1985. Neotropical avian frugivores: patterns of behavior, morphology, and nutrition, with consequences for fruit selection. Pp. 865-897 in Buckley, P. A., Foster, M. S., Morton, E. S., Ridgely, R. S. & Buckley, F. G. (eds). *Neotropical Ornithology*. Ornithological Monographs 36. The American Ornithologist's Union, Washington D.C.
- Monteiro, R. F., Parentoni M. R. y K. Yamamoto. Host specificity and seed dispersal of *Psittacanthus robustus* (Loranthaceae) in south-east Brazil. *Journal of Tropical Ecology* (1992) 8:307-314.
- Murúa, M., J. Cisterna y B. Rosende, 2014. Pollination ecology and breeding system of two *Calceolaria* species in Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 87:7.
- Nobel, P. S., 1977. Water relations of flowering *Agave deserti*. *Botanical Gazette* 138: 1-6.

- Norton, D. A., Hobbs, R. J. Atkins, L., 1995. Fragmentation, disturbance, and plant distribution: mistletoes in woodland remnants in the western Australian wheatbelt. *Conservation Biology*. 9:426-438.
- Norton, D. A., y M. A. Carpenter. 1998. Mistletoes as parasites: Host specificity and speciation. *Trends Ecol. Evol.* 13: 101–105.
- Ollerton, J. V., A. Stott, E. Allnutt, S. Shove, C. Taylor y E. Lamborn, 2007. Pollination niche overlap between a parasitic plant and its host. *Oecologia*, DOI 10.1007/s00442-006-0605.
- Overton, J. M. 1994. Dispersal and infection of mistletoes metapopulations. *Journal of Ecology*. 82:711-723.
- Ornelas J. F., Ordano M., de-Nova A. J., Quintero M. E., y Garland T. Jr., 2007. Phylogenetic analysis of interspecific variation in nectar of hummingbird-visited plants. *Journal of Evolutionary Biology*, 20, 1904-1917.
- Palma-Silva C., T. Wendt, F. Pinheiro, T. Barbara , Fay M. F., Cozzolino S. y C. Lexer. 2011. Sympatric bromeliad species (*Pitcairnia* spp.) facilitate tests of mechanisms involved in species cohesion and reproductive isolation in Neotropical inselbergs. *Molecular Ecology* 20(15):3185-3201
- Partida-Lara, R., Enríquez, P. L., Rangel-Salazar, J. L. Lara, C. y Martínez, M. 2012. Abundancia de colibríes y uso de flores en un bosque templado del sureste de México. *Revista de Biología Tropical*. 60 (4): 1621-1630.
- Partida-Lara, R., Enríquez, P., y P. Howard. 2013. Magnificent Hummingbird (*Eugenes fulgens*), Neotropical Birds Online (T. S. Schulenberg, Editor). Ithaca: Cornell Lab of Ornithology; retrieved from Neotropical Birds Online: http://neotropical.birds.cornell.edu/portal/species/overview?pp_spp=261336.
- Pedersen, M. W. 1953. Seed production in alfalfa as related to nectar production and honeybee visitation. *Botanical Gazette* 115(2):129-138.
- Pérez, F., M. T. K. Arroyo, R. Medel y M. A. Hershkovitz. 2006. Ancestral reconstruction of flower morphology and pollination systems in *Schizanthus* (Solanaceae). *American Journal of Botany* 93: 1029–1038.
- Peterson, A. T. 2001. Predicting species geographic distributions based on ecological niche modeling. *The Condor* 103:599-605.
- Petit S., 2001. The reproductive phenology of three sympatric species of columnar cacti on Curaçao. *Journal of Arid Environments* 49:521-531.
- Pfennig, K. S. y D. W. Pfennig, 2009. Character displacement: ecological and reproductive responses to a common evolutionary problem. *Q. Rev. Biol.* 84:253-276.
- Pianka, E. R. 1974. Niche overlap and diffuse competition. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 5:2141-2145.
- Pianka, E. R. 1975. Niche relations of desert lizards. *In* M. L. Cody and J. M. Diamond [eds.], *Ecology and evolution of communities*, 292–314. Belknap Press of Harvard University Press, Boston, Massachusetts, USA.
- Pleasants, J. M. 1983. Nectar production patterns in *Ipomopsis aggregata* (Polemoniaceae) *American Journal of Botany* 70(10) 1468-1475.

- Possingham, H. P. 1989. The distribution and abundance of resources encountered by a forager. *American naturalist*. 133(1):42-60. (155,157).
- Primack R. B. 1985. Longevity of individual flowers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16: 15–37.
- Proctor, H. C., y L. D. Harder. 1995. Effect of pollination success on floral longevity in the orchid *Calypso bulbosa* (Orchidaceae). *American Journal of Botany* 82: 1131-1136.
- Ramírez, M. M. y Ornelas, J. F. 2010. Pollination and nectar production of *Psittacanthus schiedeanus* (Loranthaceae) in Central Veracruz, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 87: 61-67.
- Ramírez, M. M. y Ornelas, J. F. 2012. Cross-Infection Experiments of *Psittacanthus schiedeanus*: Effects of Host Provenance, Gut Passage, and Host Fate on Mistletoe Seedling Survival. *Plant Disease* 96:780-787.
- Randin, C. F., T. Dirnbock, S. Dullinger, N. Zimmermann, M. Zappa y A. Guisan, 2006. Are niche-based models transferable in space? *Journal of Biogeography* 33:1689-1703.
- Rathcke B. J. 1992. Nectar distributions, pollinator behavior, and plant reproductive success. En: M. D. Hunter, T. Ohgushi y P. W. Price (eds.), *Effects of resource distribution on animal-plant interactions*. New York.
- Rathcke B. J., 2003. Floral longevity and reproductive assurance: seasonal patterns and an experimental test with *Kalmia latifolia* (Ericaceae). *American Journal of Botany* 90: 1328–1332.
- Rathcke B. J. y Lacey E. P., 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16: 179-214.
- Reid, N., 1991. Coevolution of mistletoes and frugivorous birds? *Australian Journal of Ecology*, 16:457-469.
- Rice, A. M., y D. W. Pfennig., 2007. Character displacement: in situ evolution of novel phenotypes or sorting of pre-existing variation? *Journal of Evolutionary Biology*. 20:448-459.
- Rivas, B. I. 2009. Tasas de dispersión de semillas de *Psittacanthus calyculatus* (Loranthaceae), en ambientes con niveles contrastantes de perturbación en la cuenca de Cuitzeo, Michoacán. Tesis de Licenciatura. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo.
- Robertson, A. W., D. Kelly, J. J. Ladley y A. D. Sparrow. 1999. Effects of pollinator loss on endemic New Zealand mistletoes (Loranthaceae). *Cons. Biol.* 13: 499–508.
- Rodl, T. y D. Ward, 2002. Host recognition in a desert mistletoe: Early stages of development are influenced by substrate and host origin. *Functional Ecology*, 16:128-134.
- Roxburgh, L., 2007. The effect of gut processing on the quality of mistletoe seed dispersal. *Journal of Tropical Ecology*, 23:377-380.
- Ruiz-Zapata T. y Arroyo M. T. K. (1978) Plan Reproductive Ecology of a secondary deciduos tropical forest in Venezuela. *Biotropica* 10: 221:230.
- Sargent, S. 1995: Seed fate in a tropical mistletoe: the importance of host twig size. *Functional ecology* 9: 197-204.
- Schluter D. 2000. *The Ecology of Adaptive Radiation*. Oxford University Press, Oxford.

- Schluter, D. y J. D. McPhail, 1992. Ecological character displacement and speciation in sticklebacks. *American Naturalist* 140:85-108.
- Schoen D. J. y Ashman T-L. 1995. The evolution of floral longevity: resource allocation to maintenance versus construction of repeated parts in modular organisms. *Evolution* 49: 131–139.
- Schoener, T. W., 1970. Nonsynchronous spatial overlap of lizards in patchy habitats. *Ecology* 51: 408-418.
- Shmida, A., y R. Kadmon. 1991. Within-plant patchiness in nectar standing crop in *Anchusa strigosa*. *Vegetatio* 94:95-99.
- Sidorovich, V., Kruuk, H. y D. W. Macdonald. 1999. Body size, and interactions between European and American mink (*Mustela lutreola* and *M. vison*) in Eastern Europe. *Journal of Zoology* 248:521-527.
- Slatkin M., 1980. Ecological character displacement. *Ecology* 61:163-177.
- Smith, R. A., y M. D. Rausher., 2008. Experimental evidence that selection favors character displacement in the ivyleaf morning glory. *American Naturalist* 171:1-9.
- Soberón, J. y Peterson, A.T., 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species distributional areas. *Biodiversity Inform* 2:1-10.
- Soberón, J., 2007. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters* 10: 1115-1123.
- Sobrevila C., y Arroyo M. T. K. (1982) Breeding systems in a montane tropical cloud forest in Venezuela. *Plant Systematics and Evolution* 140: 19-37.
- Soto-Gamboa, M. y F. Bozinovic, 2002. Fruit-disperser interaction in a mistletoe-bird system: A comparison of two mechanism of fruit processing on seed germination. *Plant Ecology*, 159:171-174.
- Southwick, E. E. 1982. “Lucky hit” nectar rewards and energetic of plant and pollinators. *Comparative Physiology and Ecology* 7:51-55.
- Southwick, E. E., y A. K. Southwick. 1983. Aging effect on nectar production in two clones of *Asclepias syriaca*. *Oecologia* 56:121-125.
- Stiles, F. G., 1975. Ecology, flowering phenology, and hummingbird pollination of some costa rican *Heliconia* species. *Ecology* 56:285-301.
- Stiles, F. G., 1981. Geographical aspects of bird-flower coevolution, with particular reference to Central America. *Annals of Missouri Botanical Garden*. 68: 323–351.
- Tansley, A. G. 1917. On competition between *Galiums axatile* L. (*G. hercynicum*W eig.) and *Galium sylvestre* Poll. (*G. asperum* Schreb.) on different types of soil. *Journal of Ecology*. 5: 173-9.
- Tiffin, P., M. S. Olson, and L. C. Moyle. 2001. Asymmetrical crossing barriers in angiosperms. *Proc. R. Soc. B* 268:861–867.
- Toledo, V. M. 1975. La Estacionalidad de las Flores Utilizadas por los Colibríes de una Selva Tropical Humeda en Mexico. *Biotropica*, Vol. 7, No. 1 pp. 63-70.

- Tookel F., Ordidge M., Chiurugwi T. y Battey N., 2005. Mechanisms and function of flower and inflorescence reversion. *Journal of Experimental Botany* 56: 2587-2599.
- Tun-Garrido, J. 2008. Biogeography and cladistic relationships of *Psittacanthus* (Loranthaceae). PhD Dissertation. University of Reading, UK.
- Tweit, R. C., y J. C. Twit, 2010. Cassin's Kingbird (*Tyrannus vociferans*), Neotropical Birds Online (T. S. Schulenberg, Editor). Ithaca: Cornell Lab of Ornithology; retrieved from Neotropical Birds Online: http://neotropical.birds.cornell.edu/portal/species/overview?p_p_spp=481356.
- Van Doorn WG. 1997. Effects of pollination on floral attraction and longevity. *Journal of Experimental Botany* 48: 1615–1622.
- Vázquez, C. I. 1989. Ciclo biológico y fenología del muérdago verdadero (*Psittacanthus calyculatus* DC. Don) en el C.E.F. Barranca de Cupatitzio. In: Memorias del V simposio sobre parasitología forestal. México, DF.
- Vázquez, C. I., Villa, R. A. y Madrigal H. S., 1996. Los muérdagos (Loranthaceae) en Michoacán. INIFAP. Uruapan, México.
- Vázquez, C. I. y B. W. Geils. 2002. *Psittacanthus* in Mexico, p. 9–18. En B. W. Geils, T. J. Cibrián, and B. Moody B (eds.), *Mistletoes of North America Conifers*. General Technical Report RMRS-GTR-98, U. S. D. A. Forest Service, Rocky Mountain Research Station, Fort Collins, CO.
- Wagner, H. O. 1946. Food and feeding habits of Mexican hummingbirds. *Willson Bulletin*. 58: 69-93.
- Waser, N. M. 1986. Flower constancy: Definition, cause and measurement. *American Naturalist* 127: 593–603.
- Waser, N. M. 1998. Pollination, angiosperm speciation, and the nature of species boundaries. *Oikos*. 82:198-201.
- Watson D. M (2001) Mistletoes: a keystone resource in forests and woodlands worldwide. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 32: 209-49
- Webb C. J. y K. S. Bawa, 1983. Pollen Dispersal by Hummingbirds and Butterflies: A Comparative Study of Two Lowland Tropical Plants. *Evolution*, 37(6):1258-1270.
- Widmer A, Lexer C, y Cozzolino S. 2009. Evolution of reproductive isolation in plants. *Heredity*, 102, 31–38.
- Wyatt, R., S. B. Broyles, and G. S. Derda. 1992. Environmental influences on nectar production in milkweeds (*Asclepias syriaca* and *A. exaltata*). *American Journal of Botany* 79 (6): 636-642.
- Yasaka, M., Y. Nishiwaki, y Y. Konno. 1998. Plasticity of flower longevity in *Corydalis ambigua*. *Ecological Research* 13: 211-216.
- Young H. J., Stanton J. L., Ellstrand N. C. y Clegg J. M., 1994. Temporal and spatial variation in heritability and genetic correlations among floral traits in *Raphanus sativus*, wild radish. *Heredity* 73: 298-308.
- Zimmerman, M. 1988. Nectar production, flowering phenology and strategies for pollination. *En* J. Lovett-Doust y L. Lovett-Doust, (eds.), *Plant reproductive Ecology: Patterns and strategies*. Oxford. 157-178.