

Análisis de la distribución espacial del muérdago (*Phoradendron californicum*) en el sur del Desierto Sonorense

Solís-Gracia Verónica¹ & Suzán-Azpiri Humberto^{1*}

Resumen

Los muérdagos son plantas hemiparásitas que crecen sobre tallos y ramas. Se les considera especie clave por su papel en una amplia gama de relaciones ecológicas, por sus usos medicinales, sus relaciones con la avifauna y su importancia como plaga. *Phoradendron californicum* es un muérdago que se encuentra en el Desierto Sonorense, parasitando individuos de varias especies de árboles, principalmente leguminosas como *Olneya tesota*, *Prosopis velutina*, *Acacia constricta* y *Parkinsonia microphylla*. Se analizó la distribución y asociación espacial de *P. californicum* y sus hospederos utilizando el sistema de Análisis Espacial por Índices de Distancia (SADIE, por sus siglas en inglés). Los índices de agregación obtenidos indican que tanto los hospederos como el muérdago tienen una distribución agregada en parches y claros, que es notoria de acuerdo a la escala; en cuadrantes pequeños (50 x 50 m) no se alcanza a distinguir el patrón de agregación, pero en cuadrantes más grandes (200 x 200 m) ya se puede observar agregación significativa. Se encontró una asociación positiva entre *P. californicum* con *O. tesota* y una asociación negativa con el resto de los hospederos. Así mismo la prevalencia de la infección fue mayor en *O. tesota*. Es probable que la mayor asociación de *P. californicum* con *O. tesota*, se debe a la mayor disponibilidad de frutos en los muérdagos sobre *O. tesota* y a que uno de sus principales dispersores prefiera estos árboles como sitio de percha. Estudios de esta índole son fundamentales para entender el patrón de dispersión de plantas parásitas en ecosistemas áridos.

Palabras clave: Distribución espacial, muérdago, palo fierro, parasitismo.

Abstract

Mistletoes are hemiparasitic plants that grow over stems and branches. They are considered as keystone species according to its role in wide ecological relationships, their interactions with bird species, and its importance as an economic pest. *Phoradendron californicum* is mistletoe from the Sonoran Desert that parasitizes different tree species, mainly legumes such as *Olneya tesota*, *Prosopis velutina*, *Acacia constricta* and *Parkinsonia microphylla*. The spatial distribution and association of *P. californicum* and its hosts were analyzed with the "Spatial Analysis's by Distance Indices (SADIE)" procedure. Aggregation indices indicate that mistletoes and its hosts have an aggregated distribution within patches and gaps that become evident in response to the scale. In small quadrants (50 x 50 m) the aggregation pattern was not detected, but in larger quadrants (200 x 200 m) a significant aggregating patterns arise. A positive spatial association between *P. californicum* and *O. tesota* and a negative association

¹ Escuela de Biología, Universidad Autónoma de Querétaro. Cerro de las Campanas s/n, C. P. 76010, Querétaro, Oro. México.

* Autor para correspondencia: hsuzan@uaq.mx

with the remaining hosts was detected. Simultaneously the prevalence of the infection was higher in *O. tesota*. The strongest association of *P. californicum* with *O. tesota* probably is a response to the higher availability of fruits in *O. tesota* and by the roosting preferences of bird dispersers into this tree species.

Key Words: Ironwood, mistletoe, parasitism, spatial distribution.

Introducción

Los muérdagos son plantas hemiparásitas que crecen en tallos y ramas de plantas huéspedes, donde parcialmente toman nutrientes del xilema de su hospedero, pero también fotosintetizan sus propios carbohidratos (Leimu 2010). Los muérdagos pertenecen a las familias Loranthaceae, Misodendraceae, Santalaceae y Viscaceae, dentro del orden de las Santalales (Vidal-Rusel & Nickrent 2008). Los muérdagos son considerados especies clave (Watson 2001; Press & Phoenix 2005; Watson & Herring 2012) ya que tienen un gran impacto en la comunidad: sus frutos son una fuente importante de alimento para aves y de forraje para algunos mamíferos, afectan el crecimiento y reproducción de sus hospederos, atraen diversos polinizadores y dispersores, y aceleran el ciclo de nutrientes. Estas especies también presentan importancia desde un punto de vista económico ya que tienen usos medicinales y son considerados como importantes plagas de árboles económicamente importantes (Waston 2001; Aukema 2003; Arce-Acosta 2013). En México, la Comisión Nacional Forestal (CONAFOR 2005) diagnosticó que el 28.47% del daño forestal es causado por muérdagos y reportó un incremento en su abundancia de un 6% en el 2002 al 28.47% en el 2005.

Phoradendron californicum (Viscaceae) es un muérdago escamoso de color verde a rojizo que puede crecer hasta 3 m de largo y ancho. La floración se da de manera más o menos sincrónica a finales de otoño y

en invierno los frutos son abundantes. Su distribución abarca el Desierto Sonorense y el Desierto de Mojave, en altitudes desde 0 hasta 1750 m snm; se encuentra en los estados de Nevada, California, Arizona y Utah en Estados Unidos, y en México en la Península de Baja California, Sonora y Sinaloa (Kuijt 2003). *Phoradendron californicum* parasita comúnmente distintas leguminosas de los géneros *Olneya*, *Prosopis*, *Acacia* y *Parkinsonia* (Aukema & Martínez del Río 2002a; Aukema 2004; Zuñiga & Suzán 2010). La preferencia por leguminosas arbóreas se debe a que éstas comúnmente fijan nitrógeno y sus raíces son profundas, de manera tal que son buenas proveedoras de nitrógeno y agua (Miller 1997; Orcutt & Nilsen 2000; Press & Phoenix 2005).

Phoradendron californicum es un muérdago dispersado por aves, siendo *Phainopepla nitens* (Ptilonotidae) su principal dispersor, presentando modificaciones en su sistema digestivo que le permiten alimentarse de los frutos del muérdago (Walsberg 1975) (Foto 1). Se distribuye desde el suroeste de Estados Unidos hasta el centro de México. Aparte de *P. nitens*, Larson (1996) observó una amplia gama de generalistas alimentándose de los frutos del muérdago, destacando: *Callipepla gambelii*, *Oreoscoptes montanus*, *Turdus migratorius*, *Carpodacus mexicanus*, *Zonotrichia leucophrys*, *Sialis mexicana*, *Sialis currucoides*, *Mimus polyglottus*, *Campylorhynchus brunneicapillus*, *Toxostoma dorsale* y *Melanerpes uropygialis*.

La distribución espacial de *Phoradendron* está condicionada por sus hospederos y las



Humberto Suzán

FOTO 1. Frutos de *Phoradendron californicum*.

zonas donde éstos crecen. Los principales procesos que moldean dicha distribución son la dispersión de semillas, el establecimiento y la supervivencia de plántulas (Aukema & Martínez del Río 2002a). La dispersión se lleva a cabo por aves y por lo tanto es moldeada por su comportamiento; el establecimiento depende de la compatibilidad entre la parásita y el hospedero; y la supervivencia es producto tanto de la compatibilidad con el hospedero como de otros factores abióticos como la presencia de heladas (Press & Phoenix 2005; Roxburgh & Nicolson 2005).

Existen varios estudios sobre la dispersión de *Phoradendron* en el norte del Desierto Sonorense (principalmente en Estados Unidos) que han demostrado que las estructuras espaciales de *Phoradendron* y sus hospederos varían a lo largo del

Desierto (Overton 1996; Aukema 2001). Considerando dicha variación y la importancia que tienen los muérdagos ecológica y económicamente, es relevante determinar la distribución espacial de *Phoradendron californicum* y sus hospederos en el área sur del Desierto Sonorense.

Los patrones de distribución de los muérdagos son afectados tanto por la disponibilidad de hospederos adecuados como por el comportamiento de los dispersores, pero también es importante considerar el establecimiento y supervivencia para entender la distribución de los adultos (Roxburgh & Nicolson 2005). La germinación, en los muérdagos, parece ser independiente del sustrato sobre el que se encuentren las semillas, pero el establecimiento, el cual tiende a ser más bajo que la germinación (Spurrier & Smith

2006), sí depende de dónde se encuentre la semilla (Rödl & Ward 2002). Norton *et al.* (2002) encontraron que las probabilidades de establecimiento tienen que ver con la compatibilidad de los hospederos y con el diámetro de la rama, pese a que hubo una gran variación de acuerdo a cada árbol.

Conocer la distribución espacial de los organismos es fundamental para entender los procesos que se llevan a cabo en las poblaciones y comunidades (Perry 1998; Nathan & Muller-Landau 2000). Un nuevo método para determinar la distribución espacial de los organismos es el análisis espacial por índices de distancia (SADIE, por sus siglas en inglés). El método indica la heterogeneidad en la distribución espacial de los organismos evaluando la no aleatoriedad de interacciones entre individuos (Perry 1998). Este método tiene la ventaja de usar datos en forma de conteos y de considerar su ubicación en dos dimensiones, lo que da resultados más robustos que si sólo se consideran frecuencias por unidad muestral.

Comúnmente la distribución de Poisson y la binomial negativa se utilizan para determinar distribuciones espaciales aleatorias y agrupadas. Estos métodos no consideran los datos de manera espacial, sino que sólo se basan en frecuencias por unidad de área predeterminada. El sistema SADIE usa información en dos coordenadas y datos en forma de conteos. Se basa en el mínimo esfuerzo para alcanzar la regularidad (D), que es la distancia mínima que haría falta mover a los individuos para tener un arreglo uniforme de éstos (Perry *et al.* 1999). Con estos datos se obtiene el índice de agregación I_a ; Complementariamente se puede calcular el esfuerzo mínimo para la agregación (C), que es la distancia mínima que habría que recorrer para tener a todos

los individuos agrupados en un punto; con estos datos se obtiene el índice de agregación J_a . En ambos casos el índice se obtiene de la razón de los datos observados con la media de D o C obtenida de permutaciones de los datos originales. El índice I_a es más robusto para datos que presentan varios parches, mientras que J_a es mejor para los casos en que sólo hay un parche en el área muestreada (Perry 1998).

Con SADIE también se obtiene información sobre asociaciones espaciales entre dos poblaciones (o especies) estimando la contribución de cada unidad muestral al coeficiente de correlación global denominado " χ " (Maestre 2003). Este sistema se ha utilizado para analizar asociaciones de distintos tipos, como son el nodricismo (Zuñiga *et al.* 2005; Suzán *et al.* 2011), efectos del microambiente sobre plantas vasculares (Maestre 2003), modelos de relaciones espacio-temporales (Winder *et al.* 2001) y patrones de infección (Turechek & Madden 1999).

La mayoría de los estudios sobre distribución espacial de muérdagos concuerdan en la distribución agregada de estas parásitas (Donohue 1995; Shaw *et al.* 2005; Press & Phoenix 2005). Para *Phoradendron californicum* existe una descripción de dichos patrones en el norte del Desierto Sonorense, tanto en Arizona (Aukema 2001) como en Baja California Norte (Overton 1996). Aukema (2001) hizo estudios sobre *P. californicum* en Santa Rita Experimental Range y Silverbell Mountains, Arizona, en el norte del Desierto Sonorense, donde encontró que los patrones de distribución del muérdago son agregados jerárquicamente a diferentes escalas. Hay agregación dentro de los hospederos, en hospederos vecinos y a escalas mayores de 4000 m (paisaje).

Por otro lado, Overton (1996) investigó la distribución de *P. californicum* en Baja California y observó agregación dentro del hospedero, pero no detectó autocorrelación alguna a escalas mayores. Aukema (2004) propuso que los patrones de agregación en las escalas pequeñas se deben al comportamiento de *Phainopepla nitens* y que a mayor escala el patrón tiene que ver con factores abióticos.

La agregación, también está determinada por el grado de infección dado por la densidad foliar del parásito y la altura de los árboles (Overton 1994; Aukema & Martínez del Río 2002b). En Arizona se encontró agregación dentro del hospedero, entre hospederos vecinos y a grandes escalas dentro de un gradiente altitudinal, mientras que en Baja California sólo se encontró agregación dentro del hospedero (Overton 1996).

El presente estudio pretende analizar la distribución espacial de *P. californicum* y sus hospederos en la parte sur del Desierto Sonorense utilizando el método SADIE, determinando los índices de agregación y de asociación espacial de *P. californicum* y sus hospederos.

Material y Métodos

Sitio de estudio

Esta investigación se llevó a cabo en la subregión central costera del Golfo del Desierto Sonorense (Shreve 1951), al norte de Bahía Kino, Sonora, México; entre Kino Nuevo y Punta Chueca, en el municipio de Hermosillo (28° 57' 05.4" N, 112° 03' 23.3" W). En esta zona se presentan dos temporadas de lluvia, una en invierno (diciembre-marzo) y otra en verano (julio-septiembre), con una precipitación media anual de 138.2 ± 74.6 mm (Fleming *et al.* 2001). El clima es de tipo Bwh, con una temperatura

media anual promedio de 23.6 °C (INEGI 2005) y temperaturas mínimas promedio de 6 °C y máximas de 38 °C (Moreno *et al.* 2005). El tipo de vegetación en la zona es matorral sacrocaule con matorral subinerme (Moreno *et al.* 2005). Algunas de las especies importantes en la zona son: *Olneya tesota* (Palo fierro), *Prosopis glandulosa* y *Prosopis velutina* (Mezquite), *Parkinsonia microphylla* (Palo verde), *Bursera microphylla*, *Pachycereus pringlei*, *Larrea tridentata*, *Encelia farinosa* y *Jatropha* spp. (Suzán 1994; Phillips & Wentworth 2000; Zuñiga & Suzán 2010).

Distribución espacial del muérdago y sus hospederos

En la zona de estudio, se encontraron como hospederos potenciales de *P. californicum* a árboles y arbustos como *Olneya tesota*, *Parkinsonia microphylla*, *Acacia constricta* y *Prosopis velutina* (Fotos 2 y 3). Para determinar la distribución espacial de la vegetación arbórea, arbustiva y del muérdago se utilizaron siete cuadrantes de 50 x 50 m, con subcuadrantes de 5 x 5 m y para ver el efecto de agregación a diferentes escalas se muestrearon cuatro cuadrantes contiguos de 100 x 100 m con subcuadrantes de 10 x 10 m que conforman un cuadrante de 200 x 200 m. En cada subcuadrante se registró la especie de hospedero y su frecuencia, altura, cobertura, el número de parásitas que presentan y el *status* (vivo/muerto) tanto del hospedero como de las parásitas. En los cuadrantes de 50 x 50 m también se hicieron conteos y registros de coberturas de otras especies leñosas como *Jatropha cuneata*, *Jatropha cardiophylla*, *Bursera microphylla*, *Condalia* sp., *Acacia* sp., *Mimosa* sp1 y *Mimosa* sp2.

Cálculos de los valores de importancia, muérdagos esperados, alturas de hospederos, mortandades y fructificación

Con los datos de los conteos obtenidos de todos los cuadrantes se calculó la prevalencia

(número de hospederos infectados) y la intensidad (número de parásitos por hospedero) de la infección. Se utilizaron los datos de los cuadrantes de 50 x 50 m para calcular el valor de importancia (VI) de los hospederos y las otras especies leñosas de la comunidad (Cox 1980):

$$VI = (dr+cr+fr) \times 100 \quad (\text{Ec. 1})$$

Donde dr = densidad relativa, cr = cobertura relativa, fr = frecuencia relativa.

Posteriormente, se calculó la cantidad de muérdagos esperados, E_j , en los distintos hospederos de acuerdo a su cobertura, basándose en la fórmula de Tewksbury *et al.* (1999):

$$E_j = (C_j/C_{\text{tot}}) * O_{\text{tot}} \quad (\text{Ec. 2})$$

Donde C_j es la cobertura de la especie hospedera j , C_{tot} es la cobertura de todas las especies hospederas y O_{tot} es el número total de individuos de *P. californicum*. Una vez obtenidos los valores esperados, se compararon con los observados



Verónica Solís

FOTO 2. *Phoradendron californicum* en un palo fierro (*Olneya tesota*).

por medio de una prueba de χ^2 utilizando el programa Minitab v. 13.20, y una prueba de subdivisión de χ^2 acorde a Zar (2010).

Se calcularon las alturas máximas, mínimas y promedio de todos los hospederos, así como las de aquellos infectados. También se calcularon porcentajes de mortandad de los hospederos y los muérdagos, así como el porcentaje de muérdagos con frutos (para esto sólo se utilizaron los datos de los cuadrantes de 100 x 100 ya que fueron los únicos muestreados en temporada de fructificación).

Análisis Espacial por Índices de Distancia (SADIE)

Se calcularon los valores "D", y se obtuvo el índice de agregación I_a , que es el cociente de la D observada entre una D esperada (D_{rand}) que es el promedio de una serie de permutaciones aleatorias de los datos:

$$I_a = \frac{D}{D_{rand}} \quad (\text{Ec. 3})$$

Con los valores de D de las permutaciones se crea una distribución de frecuencias, y basada en ésta se puede calcular qué proporción (P_a) de los valores es igual o mayor al de la D observada.

Este sistema también proporciona los índices de agregación local v_i y v_j para cada unidad (subcuadrante). Estos índices explican qué tanto aporta cada subcuadrante a la agregación total y depende de los valores vecinos, de tal manera que los índices sólo serán altos (positiva y negativamente) si ese subcuadrante se encuentra rodeado por conteos similarmente altos o bajos. El índice v_i tiene valores positivos e implica que esa unidad es parte de un parche, v_j es negativo (por convención) e indica que esa unidad es parte de un claro. Los valores de estos índices pueden ser usados para crear mapas de contornos donde se delimiten claros y parches. Valores de I_a menores a uno implican una tendencia a la

distribución uniforme, valores cercanos a uno indican aleatoriedad y valores mayores a uno denotan tendencia a la agregación. Se considera que valores absolutos de v_i y v_j mayores a 1.5 delimitan parches y claros significativos, respectivamente.

Con este método se obtuvo el índice de asociación entre dos " χ " (Perry & Dixon 2002) a partir de los índices v_i y v_j de dos especies en la misma área; si coinciden los parches y/o claros de ambas especies se considera una asociación positiva, en cambio si coinciden los parches de una especie con claros de otra especie implica una asociación negativa (disociación). Al igual que para el índice de agregación, se hacen permutaciones con los valores para obtener distintas χ esperadas con las que se construye una distribución de frecuencias y se pueden calcular tanto la proporción de valores superiores a $|\chi|$ como los centiles de la distribución. La χ obtenida se puede comparar con los centiles; si el valor es mayor denota asociación, mientras que si es menor indica disociación. También existe una medida de asociación local χ_p que, como v_i , denota la asociación en cada subcuadrante y puede ser utilizada para crear mapas de contornos y mostrar zonas de asociación y disociación entre especies.

Los datos de los conteos de cada especie en cada cuadrante (desde 50 x 50 m, hasta el de 200 x 200 m) fueron analizados con el programa SADIEShell v 1.22 (© Kelvin F. Conrad y IACR-Rothamstead) y se obtuvieron los índices I_a , \bar{v}_i , \bar{v}_j con sus respectivas probabilidades para cada especie de hospedero, para todas las especies de hospederos juntas (con y sin parásitas) y para *Phoradendrum californicum*. En el caso de *P. californicum* se calcularon los índices de agregación considerando todos los subcuadrantes y únicamente los subcuadrantes donde se encontraban los hospederos (que son los únicos sitios donde podría crecer) y se compararon mediante una t de Student.

Se obtuvo el índice χ y su probabilidad para la asociación del muérdago con cada especie de hospedero y con los hospederos en general (todas las especies). Los índices de agregación local (v_i y v_j) y de asociación local (χ_p) se utilizaron para trazar mapas con el programa SURFER v. 8.02-Oct 2001 (Surface Mapping System © 1993-2002, Golden Software, Inc). Para los mapas de agregación se utilizaron como valores críticos para el contorno v_i y $|v_j| > 1.5$, se trazó también la línea de cero para separar zonas con tendencia a formar parches de aquellas con tendencia a formar claros. Los mapas de asociación utilizaron como valores críticos para el contorno aquellos que delimitaron los percentiles 2.5 y 97.5 (aunque también se incluyen los percentiles 5, 12.5, 87.5 y 95).

Una vez obtenidos los índices de agregación de los cuadrantes se hizo una comparación para observar efectos de la escala en el muestreo. Se compararon los cuadrantes de 50 x 50 m con los de 100 x 100 m y estos con el de 200 x 200 m utilizando una t de Student.

Resultados

Cálculos de los valores de importancia, muérdagos esperados, alturas de hospederos, mortalidades y fructificación

Se encontró un total de 813 hospederos posibles en todos los cuadrantes, con una mortalidad general de 0.98%; 432 individuos son de *Parkinsonia microphylla*, 177 son *Olneya tesota* y 204 son *Acacia constricta* (con mortalidad de 1.39%, 1.13% y 0% respectivamente) (Cuadro 1). También se encontraron 85 hospederos infectados con un total de 234 individuos de *P. californicum* de los cuales sólo 202 estaban sobre hospederos vivos y de éstos, 184 estaban vivos (Cuadro 1). La mortalidad de los hospederos infectados fue de 5% para *O. tesota* y de 13.16% para *P. microphylla*

Para el resto de los análisis se utilizaron únicamente los datos de los hospederos vivos. La mayoría de las parásitas (59.90%) se encontraron sobre *O. tesota*, que a su vez muestra la mayor prevalencia con el 22.86% de individuos infectados. En cambio *Acacia constricta* mostró una baja prevalencia (3.43%) y sólo contó con el 3.96% de muérdagos totales y *Parkinsonia microphylla* tuvo valores intermedios de prevalencia (8.92%) y muérdagos (36.14%) (Cuadro 2).

Las alturas de los hospederos van de .20 a 6.50 m, con una altura promedio de 2.788 m, mientras que la altura mínima de infección es de 160 cm y la altura promedio de los árboles infectados es 366 cm.

La cantidad de muérdagos por clases de altura de los hospederos muestra que dos terceras partes de los muérdagos se encuentran en hospederos más altos (de 3.6 a 5.5 m), a pesar de que estos sólo representan una quinta parte de los hospederos disponibles (Fig. 1).

Se utilizaron los datos de los cuatro cuadrantes continuos de 100 x 100 m para calcular el porcentaje de *P. californicum* con fruto (debido a que estos cuadrantes se muestrearon dentro de la temporada de fructificación mientras que los otros no) y se observó que solamente el 10.77% de los muérdagos presentaron frutos, de los cuáles el 85.71% de éstos se encontraron sobre *O. tesota* y el 14.29% restante sobre *P. microphylla*; *Acacia constricta* no tuvo muérdagos con frutos.

Los valores de importancia de las especies leñosas muestreadas se pueden observar en el cuadro 2. Las especies de mayor valor de importancia son *Jatropha cuneata*, *Jatropha cardiophylla* y *Condalia sp.* Considerando los valores de importancia, el hospedero con mayor peso es *P. microphylla* (VI = 28.96),

CUADRO 1. Número de hospederos, número de muérdagos (vivos y muertos) y porcentaje de mortandad.

	Total	Vivo	Muerto	% mrtnd hosp	Phca tot	Phca en hosp vivo	Phca en hosp muerto	Phca vivo	Phca muerto	% mrtnd Phca*
Acco	204	204	0	0.00%	8	8	0	8	0	0.00%
Olte	177	175	2	1.13%	125	121	4	110	15	9.09%
Pami	432	426	6	1.39%	101	73	28	66	35	9.59%
Td Hosp	813	805	8	0.98%	234	202	32	184	50	8.91%

Acco = *Acacia constricta*, Olte = *Oleña tesota*, Pami = *Parkinsonia microphylla*, Phca = *Phoradendron californicum*, Td Hosp = todos los hospederos, mrtnd=mortandad. * Mortandad de muérdagos sobre hospederos vivos.

CUADRO 2. Prevalencia de la infección en los hospederos, intensidad de la infección (número promedio de individuos de *P. californicum* por hospedero infectado) y valores de importancia de las principales especies arbóreas y arbustivas.

Especie	Valor de Importancia	Total Ind.	Infec.	Prev (infe/tot)	Tot Phca	% de Phca del total	Phca/hosp infec	Min-max Phca/hosp
Pami	28.96	426	38	8.92%	73	36.14%	1.92	1 a 11
Acco	8.66	204	7	3.43%	8	3.96%	1.14	1 a 2
Olte	18.25	175	40	22.86%	121	59.90%	3.03	1 a 11
Td Hosp	-	805	85	10.56%	202		2.38	1 a 11
Bumi	37.18	308	0					
Jaca	63.01	660	0					
Jacu	94.69	1040	0					
Cond 1	43.36	452	0					

Acco = *Acacia constricta*, Olte = *Oleña tesota*, Pami = *Parkinsonia microphylla*, Phca = *Phoradendron californicum*, Bumi = *Bursera microphylla*, Td Hosp. = todos los hospederos, Infec = infectados

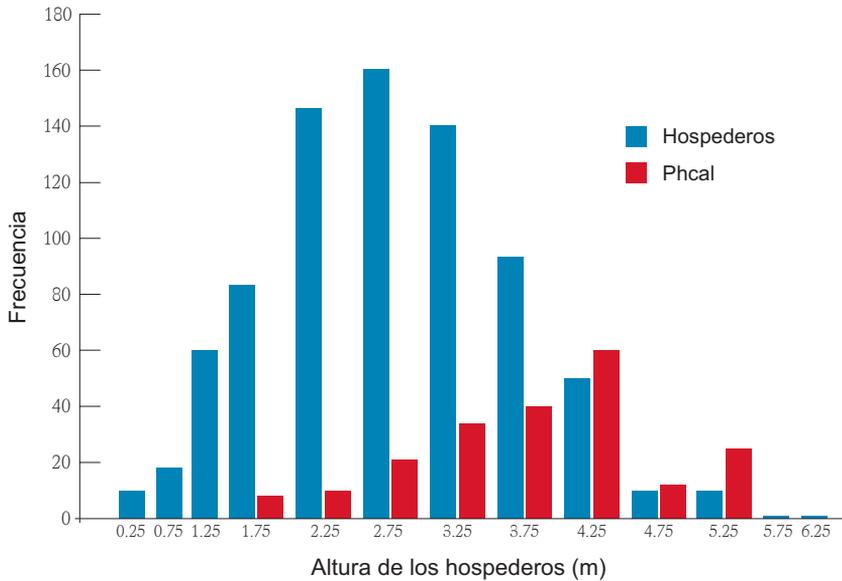


FIGURA 1. Frecuencia de hospederos y muérdagos de acuerdo a la altura del hospedero. Phcal = *Phoradendron californicum*, Hospederos = todos los hospederos.

seguido de *O. tesota* (VI = 18.25) y finalmente *A. constricta* (VI = 8.66).

Se encontraron diferencias significativas entre las frecuencias observadas y esperadas de muérdagos acorde a su cobertura ($\chi^2 = 2271.69$, $P < 0.001$, $N = 791$), donde la prueba de χ^2 subdividida indicó que tanto *P. microphylla* ($\chi^2 = 43.27$, $P < 0.001$, g.l.=1) como *A. constricta* ($\chi^2 = 16.58$, $P < 0.001$, g.l.=1) presentan significativamente menos individuos de los esperados y *O. tesota* ($\chi^2 = 108.83$, $P < 0.001$, g.l.=1) tiene significativamente más muérdagos que los esperados (Fig. 2).

Análisis Espacial por Índices de Distancia (SADIE)

Los índices de agregación obtenidos por SADIE de los cuadrantes varían entre los diferentes tamaños de cuadrante. Los cuadrantes de 50 x 50 m tienen índices muy cercanos a uno, tanto

para los hospederos como para el muérdago, mostrando un patrón de distribución aleatorio. Al analizar los índices para los cuadrantes de 100 x 100 m se observa que los valores para *P. microphylla* y de todos los hospederos juntos incrementan y tienen una diferencia significativa comparados con los de 50 x 50 m ($t = -4.425$, $P < 0.05$, $N = 6$ y $t = -18.866$, $P < 0.05$, $N = 6$; respectivamente) mientras que los de los otros dos hospederos y el muérdago siguen siendo cercanos a uno y no difieren significativamente. En el caso de los datos del cuadrante de 200 x 200 m todas las especies tienen un patrón agregado; se observa que para *P. microphylla* y todos los hospederos juntos no hay diferencia significativa con los de 100 x 100 m, pero sí la hay para *O. tesota* ($t = -5.376$, $P < 0.05$, $N = 4$), *A. constricta* ($t = -1.641$, $P < 0.05$, $N = 4$) y *P. californicum* ($t = -6.928$, $P < 0.05$, $N = 4$) (Fig. 3).



Verónica Solís

FOTO 3. *Phoradendron californicum* en segundo plano sobre palo verde (*Parkinsonia microphylla*).

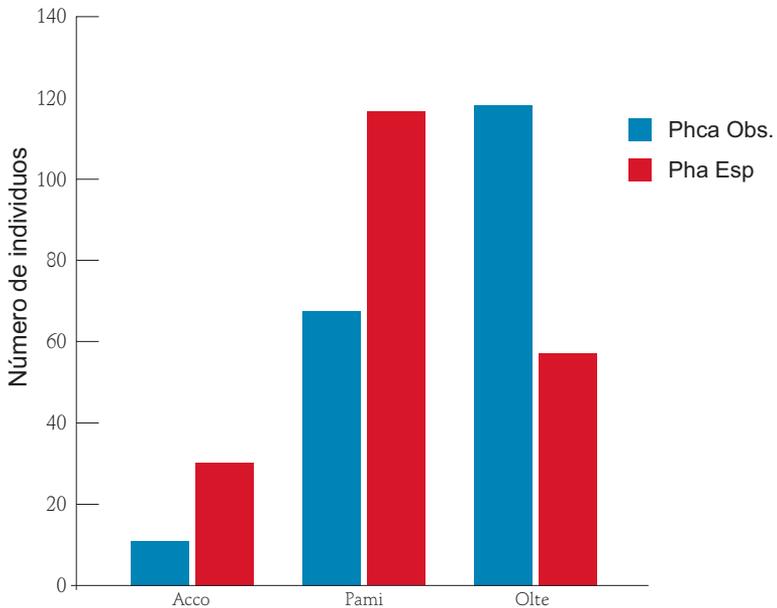


FIGURA 2. Comparación entre el número de individuos de *Phoradendron californicum* (Phca) observados en los hospederos y el número de individuos esperados proporcionalmente a la cobertura ($\chi^2 = 2271.67$, $P < 0.001$). Acco = *Acacia constricta*, Pami = *Parkinsonia microphylla*, Olte = *Olneya tesota*.

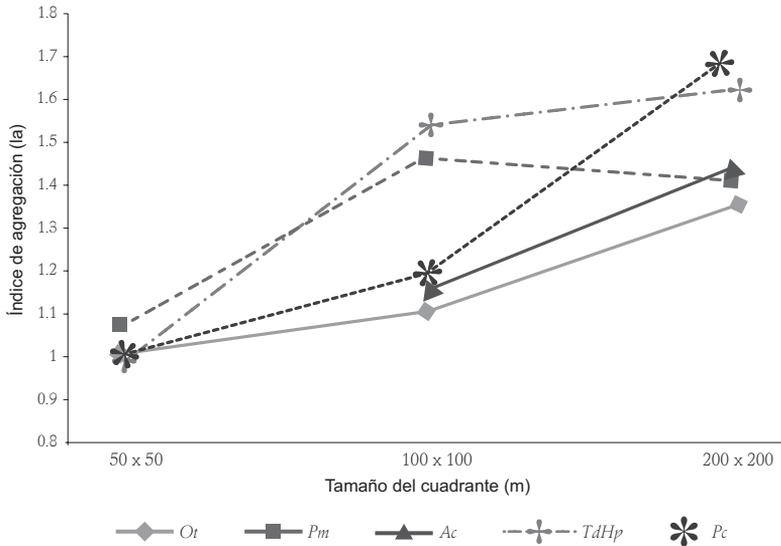


FIGURA 3. Índices de agregación en los diferentes tamaños de cuadrantes. *Ot* = *Olneya tesota*, *Pm* = *Parkinsonia microphylla*, *Ac* = *Acacia constricta*, *Pc* = *Phoradendron californicum*, TdHp = Todos los hospederos.

Se obtuvieron los índices de agregación de *P. californicum* utilizando todos los subcuadrantes y solamente aquellos en las que había hospederos, al compararlos se observó que no hubo diferencia significativa (50 x 50 m $t = -0.664$, $P < 0.05$; 100 x 100 m $t = -0.138$, $P < 0.05$).

Los valores encontrados para los hospederos son: *O. tesota* ($I_a = 1.361$, $P_a = 0.0183$) siendo el menos agregado (Fig. 4), seguido de *P. microphylla* ($I_a = 1.427$, $P_a = 0.0101$) y el más agregado es *A. constricta* ($I_a = 1.463$, $P_a = 0.0069$) (Fig. 5). Cabe mencionar que *P. californicum* es la especie más agregada ($I_a = 1.726$, $P_a = 0.0010$) y considerando los índices de agregación del cuadrante de 200 x 200 m, el índice para todos los hospederos es alto ($I_a = 1.636$, $P_a = 0.0013$) (Fig. 6).

El índice de asociación espacial χ para el cuadrante de 200 x 200 m muestra que sólo hay asociación positiva de *P. californicum* con *O. tesota* ($\chi = 0.1916$, $P = 0.0001$)

(Fig. 7A); en el caso de *P. microphylla*, *A. constricta* y todos los hospederos juntos se observa asociación negativa ($\chi = -0.1519$, $P = 0.9963$; $\chi = -0.1038$, $P = 0.9707$; $\chi = -0.1031$, $P = 0.9587$, respectivamente) (Figs. 7B, C y D).

Discusión

Los resultados muestran que *Parkinsonia microphylla* es el hospedero más abundante, con mayor cobertura y mayor valor de importancia, por lo que si la distribución de *Phoradendron californicum* fuera aleatoria esperaríamos que la mayoría de los individuos se encontraran sobre este hospedero, pero debido a su distribución contagiosa sólo alberga el 36.14% de los muérdagos presentes en la zona. La mayoría (59.9%) de los muérdagos se encuentran sobre *Olneya tesota* que es el hospedero menos abundante y con valores intermedios de cobertura y VI. En el caso de *Acacia constricta* el 3.96%

de los muérdagos se encuentran sobre este hospedero, el cual tiene una abundancia intermedia, pero de los tres hospederos es el que tiene menor cobertura y valor de importancia. En lo que a prevalencia se refiere sólo un 8.92% de los individuos de *P. microphylla* y un 3.43% de *A. constricta* se encuentran parasitados, mientras que el 22.86% de los representantes de *O. tesota* cuentan con al menos un muérdago. El máximo número de muérdagos encontrados por hospedero es de 11 y es igual para *P. microphylla* y *O. tesota*, en cambio, *A. constricta* presenta un solo muérdago en la mayoría de sus individuos infectados, y sólo un caso cuenta con dos parásitas. La prevalencia e intensidad de la infección nos lleva a pensar que existen algunos factores relacionados con sus dispersores y sus hábitos de percheo que favorecen el crecimiento del muérdago sobre *O. tesota*. La asociación de estas dos especies se vuelve evidente también porque el número de muérdagos observados es superior al número esperado (en proporción a la cobertura) y por el índice de asociación χ ($\chi = 0.1916$, $P = 0.0001$), que muestra asociación positiva y significativa de *P. californicum* con *O. tesota* (con los otros hospederos hay asociación negativa). Cabe mencionar que debido que *P. californicum* es una planta parásita y sólo puede crecer sobre sus hospederos forzosamente tiene que estar asociada a éstos. En el caso de asociación espacial el hecho de que los índices presenten valores negativos en dos de sus hospederos se debe más bien a que los parches y claros del muérdago están coincidiendo principalmente con los parches y claros de *O. tesota*, mientras que son discordes con los de *Parkinsonia microphylla* y *Acacia constricta*.

Al cambiar la escala, o unidades de medida, es común encontrar patrones distintos

o variaciones en la intensidad de los mismos (Schneider 1994). La agregación espacial de los hospederos y el muérdago varió de acuerdo a la escala en la que se hicieron las mediciones (Fig. 3). En la escala más pequeña (50 x 50 m) todas las especies manifestaron un patrón aleatorio; al cambiar a la escala intermedia (100 x 100 m) se observó agregación significativa de *P. microphylla* y de todos los hospederos en conjunto; finalmente en la escala más grande (200 x 200 m) todas las especies mostraron una agregación significativa. En este caso es muy probable que el índice de agregación de todos los hospederos en conjunto esté altamente influenciado por el patrón de *P. microphylla*, ya que es el hospedero más abundante. En cambio el patrón de agregación de *P. californicum* sigue una pauta similar al de *O. tesota* y ambos varían de la misma forma entre escalas, lo cual probablemente se debe a la mayor asociación del muérdago con este hospedero, y esto probablemente sea el resultado de la preferencia de esta especie por aves para percheo (Suzán & Sosa 2006). Es importante notar que los índices de agregación del muérdago no difieren significativamente al hacer el análisis considerando sólo los subcuadrantes donde hay hospederos (Fig. 4), lo cual también puede estar dado por la fuerte asociación con *O. tesota*.

Los resultados mostraron agregación de *P. californicum* entre hospederos, lo cual coincide con los resultados encontrados por Aukema (2004) en Arizona, pero difiere de los encontrados por Overton (1996) en Baja California, que sólo detectó agregación dentro de cada hospedero. El tamaño de los sitios de muestreo fueron distintos, Aukema (2004) y el presente estudio utilizaron un cuadrante de 4 hectáreas, mientras que Overton (1996) empleó un círculo de 70 m

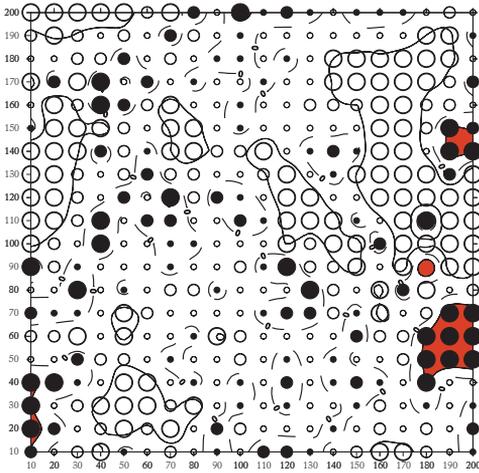


FIGURA 5. Mapa de distribución espacial de *Acacia constricta*. Las zonas sombreadas rojas indican parches ($v_i > 1.5$) y las zonas de sombreado azul indican claros ($v_j < -1.5$). Las líneas punteadas indican valores de cero; separan las zonas con tendencias a parches (+) de las zonas con tendencias a claros (-). Los valores de los índices de agregación $v_i < 1$, $1 < v_i < 1.5$ y $1.5 < v_i$ se muestran como círculos sólidos pequeños, medianos y grandes respectivamente; lo mismo aplica para $|v_j|$ pero con círculos vacíos. Los ejes indican las coordenadas en metros. ($I_a = 1.463$, $P_a = 0.0069$).

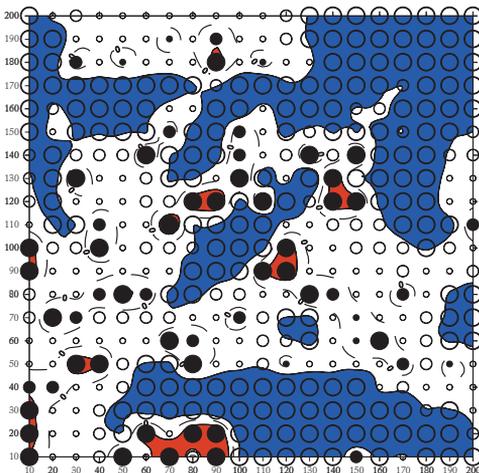


FIGURA 4. Mapa de distribución espacial de *Olneya tesota*. Las zonas sombreadas rojas indican parches ($v_i > 1.5$) y las zonas de sombreado azul indican claros ($v_j < -1.5$). Las líneas punteadas indican valores de cero; separan las zonas con tendencias a parches (+) de las zonas con tendencias a claros (-). Los valores de los índices de agregación $v_i < 1$, $1 < v_i < 1.5$ y $1.5 < v_i$ se muestran como círculos sólidos pequeños, medianos y grandes respectivamente; lo mismo aplica para $|v_j|$ pero con círculos vacíos. Los ejes indican las coordenadas en metros. ($I_a = 1.361$, $P_a = 0.0183$).

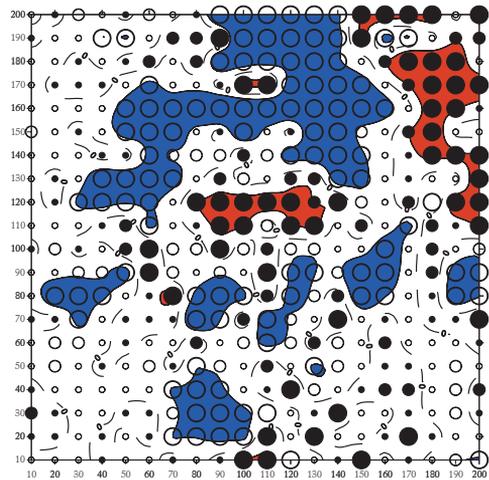


FIGURA 6. Mapa de distribución espacial de *Phoradendron californicum*. Las zonas sombreadas rojas indican parches ($v_i > 1.5$) y las zonas de sombreado azul indican claros ($v_j < -1.5$). Las líneas punteadas indican valores de cero; separan las zonas con tendencias a parches (+) de las zonas con tendencias a claros (-). Los valores de los índices de agregación $v_i < 1$, $1 < v_i < 1.5$ y $1.5 < v_i$ se muestran como círculos sólidos pequeños, medianos y grandes respectivamente; lo mismo aplica para $|v_j|$ pero con círculos vacíos. Los ejes indican las coordenadas en metros. Considerando todos los subcuadrantes ($I_a = 1.636$, $P_a = 0.0013$).

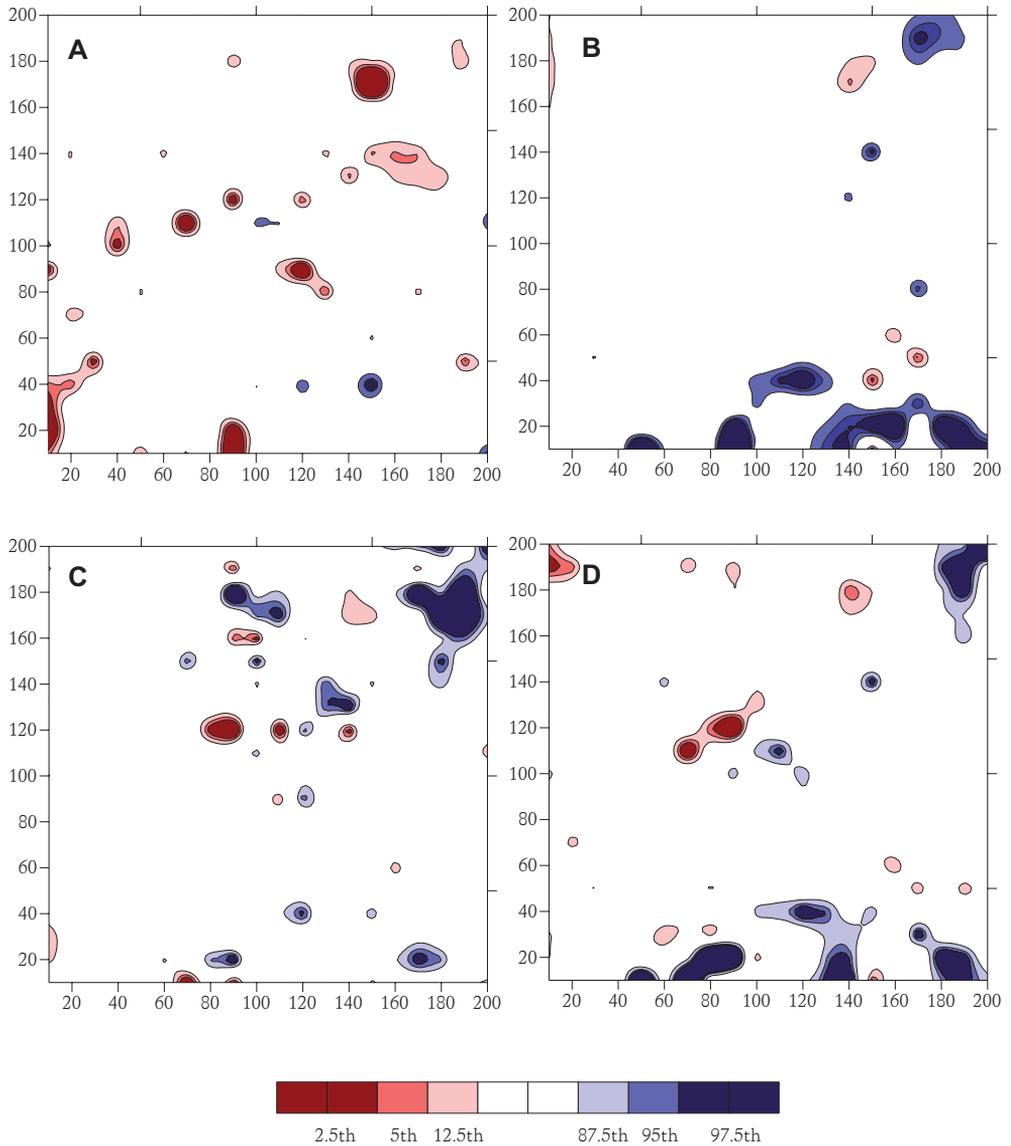


FIGURA 7. Mapas de asociación de *P. californicum* con sus distintos hospederos. Las zonas rojas indican asociación positiva con valores en los diferentes centiles, mientras que las zonas azules indican asociación negativa (disociación) también de acuerdo a los distintos percentiles. Sólo se consideró asociación significativa (con un 5% de error) aquella superior a los percentiles 97.5 y 2.5. A) Asociación con *Olneya tesota*. ($\chi = 0.1916$, $P = 0.0001$). B) Asociación con *Parkinsonia microphylla* ($\chi = -0.1591$, $P = 0.9963$). C) Asociación con *Acacia constricta* ($\chi = -0.1038$, $P = 0.9707$). D) Asociación con los tres hospederos ($\chi = -0.1031$, $P = 0.9587$). Los ejes indican las coordenadas en metros.

de diámetro (aprox. 1.5 hectáreas). Es probable que la diferencia en el tamaño de las áreas de muestreo no permita ver la agregación en los sitios pequeños. En el sitio de estudio de Baja California sólo se encontró a *Parkinsonia microphylla* como hospedero para *P. californicum*, lo cual también puede ser un factor importante para que no se encontrará agregación entre hospederos. En el presente estudio se encontraron tres distintos hospederos dentro de la misma zona, lo que incrementa la heterogeneidad de los posibles sitios de establecimiento y puede favorecer la agregación.

Según Aukema (2001) la abundancia de los hospederos y el patrón de infección fueron distintos en los dos sitios en los que muestreó. En Silverbell Mountains el hospedero más abundante fue *P. microphylla* mientras que en Santa Rita dominó *P. velutina* y fue prácticamente el único hospedero infectado. La prevalencia en cada sitio fue mayor en el hospedero más abundante, pero en el primer sitio la carga de parásitos fue mayor para *O. tesota*, el hospedero menos abundante (Aukema 2001). En nuestro estudio no existe relación directa entre abundancia del hospedero y prevalencia. El hospedero menos abundante es el que presenta mayor número de individuos infectados y a su vez el que tiene mayor carga de parásitos (Cuadro 2). Esto resultados en conjunto parecen indicar que en sitios donde los hospederos son *O. tesota*, *P. microphylla* y *A. constricta*, existe una preferencia por *O. tesota*.

Las diferencias en uso o asociación de plantas parásitas con sus hospederos suele estar moldeada por el comportamiento de los dispersores (generando cierta lluvia de semillas), por el éxito de establecimiento y por diferencias en sobrevivencia (Orcutt & Nielsen 2000; Press & Phoenix 2005;

Roxburgh & Nicolson 2005). Teniendo esto en consideración, *O. tesota* debe representar alguna ventaja sobre los otros dos hospederos en alguno o varios de los puntos.

El estudio de la distribución espacial de plantas parásitas o semiparásitas es fundamental para comprender los mecanismos de dispersión de estas mismas para el caso de *P. californicum* es evidente el rol del hospedero principal (*O. tesota*) y sus dispersores. Estudios posteriores sobre dispersión del muérdago y hábitos de percheo de sus dispersores son necesarios para comprender todo el sistema y sus interacciones.

Agradecimientos

Este proyecto fue parcialmente financiado por CONACYT-SEMARNAT-2002-CO1-273.

Literatura citada

- Arce-Acosta I. 2013. Factores bióticos asociados a la distribución de *Psittacanthus calyculatus* en la zona periurbana de la ciudad de Querétaro, México. Tesis de Maestría, Universidad Autónoma de Querétaro.
- Aukema JE. 2001. Dispersal and spatial distribution of the desert mistletoe, *Phoradendron californicum*, at multiple scales: patterns, processes and mechanisms. PhD Dissertation. Tucson, Arizona: University of Arizona.
- Aukema JE & Martínez del Río C. 2002a. Variation in mistletoe seed deposition: effects of intra- and interspecific host characteristics. *Ecography* **25**:139-144.
- Aukema JE & Martínez del Río C. 2002b. Where does a fruit-eating bird deposit mistletoe seeds? Seed deposition patterns and an experiment. *Ecology* **83**:3489-3496.

- Aukema JE. 2003. Vectors, viscin, and Viscaceae: mistletoes as parasites, mutualists, and resources. *Front Ecol Environ* **1**:212-219.
- Aukema JE. 2004. Distribution and dispersal of desert mistletoe is scale-dependent, hierarchically nested. *Ecography* **27**:137-144.
- CONAFOR 2005. Logros de sanidad forestal. http://www.cnf.gob.mx:2222/esanidad/esanidad/mambo/index.php?option=com_content&task=view&id=34&Itemid=51
- Cox GW. 1980. *Laboratory manual of general ecology*. 2nd Edition. William C. Brown Company Publishers.
- Donohue K. 1995. The spatial demography of mistletoe parasitism on a Yemeni Acacia. *Int J Plant Sci* **156**:816-823.
- Fleming TH, Sahley CT, Holland JN, Nason JD & Hamrik JL. 2001. Sonoran Desert columnar cacti and the evolution of generalized pollination systems. *Ecol Mon* **71**:511-530.
- INEGI 2005. *Cuaderno estadístico municipal, Hermosillo, Sonora*. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática.
- Kuijt J. 2003. Monograph of *Phoradendron* (Viscaceae). *Systematic Botany Monographs* **66**:1-643.
- Larson DL. 1996. Seed dispersal by specialist versus generalist foragers: the plant's perspective. *Oikos* **76**:113-120.
- Leimu R. 2010. Habitat quality and population size as determinants of performance of two endangered hemiparasites. *Annales Botanici Fennici* **47**:1-13.
- Maestre FT. 2003. Variaciones en el patrón espacial a pequeña escala de los componentes de la costra biológica en un ecosistema mediterráneo semiárido. *Rev Chilena Hist Nat* **76**:35-46.
- Miller AR. 1997. Creosote bush as a marginal host for desert mistletoe. MA Dissertation. California State University, Fullerton, California.
- Moreno C, Weaver A, Bourillón L, Torre J, Égido J & Rojo M. 2005. *Diagnóstico ambiental y socioeconómico de la región marina-costera de Bahía Kino, Isla Tiburón, Sonora, México: Documento de trabajo y discusión para promover un desarrollo sustentable*. Comunidad y Biodiversidad (COBI) Asociación Civil. Guaymas, Sonora, México.
- Nathan R & Muller-Landau HC. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Tree* **15**:278-285.
- Norton DA, Ladley JJ & Sparrow AD. 2002. Host provenance effects on germination and establishment of two New Zealand mistletoes (Loranthaceae). *Ecology* **16**:657-663.
- Orcutt DM & Nilsen ET. 2000. *The physiology of plants under stress: soil and biotic factors*. Wiley, New York.
- Overton JMcC. 1994. Dispersal and infection in mistletoe metapopulations. *J Ecol* **82**:711-723.
- Overton JMcC. 1996. Spatial autocorrelation and dispersal in mistletoes: field and simulation results. *Plant Ecol* **125**:83-98.
- Perry JN. 1998. Measures of spatial pattern for counts. *Ecology* **79**:1008-1017.
- Perry JN, Winder L, Holland JM & Alston RD. 1999. Red-blue plots for detecting clusters in count data. *Ecol Letters* **2**:106-113.
- Perry JN & Dixon P. 2002. A new method for measuring spatial association in ecological count data. *Ecoscience* **9**:133-141.
- Phillips SJ & Wentworth CP. 2000. *A Natural History of the Sonoran Desert*. Arizona-Sonora Desert Museum, University of California Press. Berkeley, California.
- Press MC & Phoenix GK. 2005. Impact of parasitic plants on natural communities. *New Phytol* **166**:737-751.
- Rödl T & Ward D. 2002. Host recognition in a desert mistletoe: early stages of develop-

- ment are influenced by substrate and host origin. *Func Ecol* **16**:128-134.
- Roxburgh L & Nicolson SW. 2005. Patterns of host use in two African mistletoes: the importance of mistletoe-host compatibility and avian disperser behavior. *Func Ecol* **19**:865-873.
- Shaw D, Chen J, Freeman EA, & Braun DM. 2005. Spatial and population characteristics of dwarf mistletoe infected trees in an old-grown Douglas fir-western hemlock forest. *Canadian J Forest Res* **35**:990-1001.
- Schneider DC. 1994. *Quantitative Ecology: Spatial and Temporal Scaling*. Academic Press Inc. San Diego, California.
- Shreve F. 1951. *Vegetation of the Sonoran Desert*. Carnegie Institution of Washington Publication 591. Washington, D.C.
- Spurrier SE & Smith KG. 2006. Watering blue paloverde (*Cercidium floridum*) affects berry maturation of parasitic desert mistletoe (*Phoradendron californicum*) during an extreme drought in the Mohave Desert. *Oecol* **64**:369-373.
- Suzán H. 1994. Ecological effects of exploitation on *Olneya tesota* Gray and associated species in the Sonoran Desert. PhD Dissertation. Arizona State University. Tempe, Arizona.
- Suzán H, & Sosa V. 2006. Comparative performance of the giant cardon cactus (*Pachycereus pringlei*) seedlings under two leguminous nurse plant species. *J Arid Environ* **65**:351-362.
- Suzán H, Malda G, Caiceros A, Sánchez A, Guevara A & García O. 2011. Spatial Analysis for Management and Conservation of Cactaceae and Agavaceae Species in Central Mexico. *Procedia Environ Sci Elsevier* **7**:329-334.
- Tewksbury JJ, Nabhan GP, Norman D, Suzán H, Tuxill J & Donovan J. 1999. *In situ* conservation of wild chiles and their biotic associates. *Conserv Biol* **13**:98-107.
- Turechek WW & Madden LV. 1999. Spatial pattern analysis of strawberry leaf blight in perennial production systems. *Phytopathology* **89**:421-433.
- Vidal-Russell R & Nickrent DL. 2008. Evolutionary relationships in the showy mistletoe family (Loranthaceae). *Am J Bot* **95**:1015-29.
- Walsberg GE. 1975. Digestive adaptations of *Phainopepla nitens* associated with the eating of mistletoe berries. *Condor* **77**:169-174.
- Watson DM. 2001. Mistletoe as a keystone resource in forest and woodlands World Wide. *Ann Rev Ecol Syst* **32**:219-249.
- Watson DM & Herring M. 2012. Mistletoe as a Keystone resource: an experimental test. *Proc Royal Soc B: Biol Sci* **279**:3853-3860.
- Winder L, Alexander CJ, Holland HM, Woolley C & Perry JN. 2001. Modeling the dynamic spatio-temporal response of predators to transient prey patches in the field. *Ecol Letters* **4**:568-576.
- Zuñiga B & Suzán H. 2010. Population Structure Comparative Analysis of ironwood (*Olneya tesota*) populations in the Sonoran Desert. *J Arid Environ* **74**:173-178.
- Zuñiga B, Malda G & Suzán, H. 2005. Interacciones planta-nodrizo en *Lophophora difussa* (Cactaceae) en un desierto subtropical de México. *Biotropica* **37**:351-356.