



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO**

---

---

**FACULTAD DE CIENCIAS**

**Algunos aspectos de la biología floral y  
visitadores florales de *Cladocolea loniceroides*  
(Loranthaceae) en ambientes contrastantes de  
los pedregales de Ciudad Universitaria, Ciudad  
de México, México.**

**T E S I S**

**QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:  
BIÓLOGA**

**P R E S E N T A :**

**MARIA FERNANDA ROSALES RAMOS**

**DIRECTORA DE TESIS:  
DRA. NATALIA IVALÚ CACHO GONZÁLEZ**

**CIUDAD UNIVERSITARIA, CDMX  
2021**





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.

## AGRADECIMIENTOS ACADEMICOS

A mi asesora de tesis, la Dra. Ivalú Cacho, por sus enseñanzas, tiempo y paciencia.

Al Dr. Marcos Caraballo Ortiz, por su interés en este trabajo, por brindarnos su conocimiento sobre el tema y por su constante retroalimentación.

A mis sinodales, Dra. Florencia Aucán García Campusano, Dra. Ivalú Cacho González, Dra. Rosalinda Tapia López, Dra. Sonia Vázquez Santana y Dr. Zenón Cano Santana, por su paciencia, su tiempo y la retroalimentación durante la revisión de esta tesis.

A los profesores del Taller de Evolución de Plantas: Dra. Ivalú Cacho, Dra. Rosalinda Tapia, Dra. Alejandra Vasco, Dra. Florencia García y Dr. Ulises Rosas, por su interés en cada uno de los alumnos que tuvimos la fortuna de cursar el taller.

A mis compañeros del Taller de Evolución de Plantas, Vero, Itzel, Jonathan A, Jonathan V, Andrea, Joel, Brenda, Valeria por toda la retroalimentación y apoyo.

A la Dra. Ana Wegier, por prestarnos parte del equipo de grabación utilizado durante el estudio.

A la REPSA, por proporcionar los permisos necesarios para videograbar y trabajar dentro de ella.

Al proyecto Conacyt CB2015-255829, por proporcionar equipo para videograbación, y la oportunidad de obtener experiencia en campo.

## AGRADECIMIENTOS PERSONALES

A mi mamá, Maria de Jesús, por creer en mí, por su amor, su paciencia y sobre todo por darme las alas para llegar aún más lejos.

A papá, porque nunca dudo de mí, porque su dulzura, cuidado y amor me impulsaron para llegar aquí.

A Lilia, por cuidarme y ayudarme a encontrar mi camino cuando estuve perdida.

A Antonio, por cuidarme y por mostrarme que siempre se puede salir de una tormenta.

A Santiago, por ser un rayo de luz en medio de la oscuridad, por ser uno de mis mayores motivos para mejorar cada día.

A María y Lalo, por cuidarme, por su cariño y por ser un ejemplo de fortaleza.

A Iván, por todo ese amor que nos ha impulsado para ser mejores cada día.

A Marianna, mi Francis, por permitirme crecer junto a ti, por siempre estar.

A Rubi, por ser mi compañera a lo largo de este camino, por ser un modelo a seguir.

*“Cada quien es único. Pero por dentro de nosotros viven pequeñas flamas de muchos, muchos que se han ido. Por eso la muerte no es tan mala como se cree, es solo un paso más en el camino. No el último, aunque sí el que más asusta porque lleva a lo desconocido, pero ni tú ni yo le tenemos miedo a lo desconocido, ¿verdad?”*

Ana Romero

## Contenido

RESUMEN .....	7
INTRODUCCIÓN .....	8
OBJETIVOS Y PREDICCIONES.....	19
MATERIAL Y MÉTODOS .....	21
Especie de estudio .....	21
Área de estudio .....	23
Fenología floral e inversión en reproducción.....	26
Visitación floral .....	28
Caracterización de los individuos focales (visitación floral) .....	29
Exclusión de polinizadores .....	30
Análisis de datos.....	31
RESULTADOS.....	32
Fenología floral e inversión en reproducción.....	32
Duración del periodo de floración en 2019 .....	36
Visitación floral .....	37
Visitación por sexo y ambiente.....	37
Tamaño de los individuos focales y visitación floral.....	38
Tiempo total de visitación, número de visitas y duración de una visita .....	39
Duración de una visita y número de visitas .....	40
Visitación por horario de observación.....	42
Diversidad de visitantes florales.....	45
Exclusión de polinizadores .....	45
DISCUSIÓN .....	46
Fenología floral.....	46
Visitación floral .....	49
Éxito de <i>Cladocolea loniceroides</i> en distintos ambientes.....	51
Videograbación.....	54
CONCLUSIONES .....	56
REFERENCIAS.....	58
APÉNDICES .....	64

Cómo citar este trabajo: Rosales-Ramos, M.F. 2021. Aspectos de biología floral y visitantes de *Cladocolea lonicerooides* (Loranthaceae) en ambientes contrastantes de los pedregales de Ciudad Universitaria, CDMX, México. Tesis de licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México.

## RESUMEN

El parasitismo es una estrategia de vida exitosa que ocurre en varios linajes eucariotas. Loranthaceae (orden Santalales), es una de las familias más diversas de angiospermas parásitas, con alrededor de 1,000 especies en 76 géneros de plantas que son hemiparásitos de ramas y raíces de una amplia diversidad de árboles. Este trabajo busca ampliar nuestro conocimiento sobre la fenología floral y visitación floral de muérdagos (Loranthaceae) que habitan en ambientes con distinto grado de disturbio de los pedregales de Ciudad Universitaria de la UNAM, CDMX, México. Se realizó un seguimiento fenológico puntual para documentar aspectos básicos sobre fenología floral de *Cladocolea loniceroides*. Además, se realizaron observaciones de visitación floral para documentar la diversidad y abundancia de visitantes florales y polinizadores potenciales, y se compararon aspectos fenológicos y de diversidad y abundancia de visitantes asociados a *C. loniceroides* en ambientes con diferentes grados de perturbación. En general, en ambientes abiertos *C. loniceroides* tiene una mayor producción de flores y los individuos permanecen con flores abiertas por un tiempo más corto que en ambientes cerrados, donde hay una producción de flores menor, pero el número de días en que los individuos permanecen con flores abiertas es mayor. Las flores estaminadas de *C. loniceroides* duran abiertas un promedio de 5 días, y las pistiladas tienden a durar abiertas 1.5 días más, y en ambientes abiertos, se observó una menor duración de la antesis de flores estaminadas. Con respecto a visitación floral, se registró una mayor actividad de visitantes y tiempo de visitación en el horario 1400 a 1600h; hubo un menor número de visitas en ambientes cerrados que en ambientes expuestos, por lo que la visitación floral fue significativamente menor en los ambientes menos perturbados. El visitante floral más importante de *C. loniceroides* en los pedregales de Ciudad Universitaria fue la abeja *Apis mellifera*. Este estudio sugiere que la interacción de *C. loniceroides* con abejas *A. mellifera* puede ser un ejemplo de una interacción entre especies introducidas (exóticas) con consecuencias positivas para ambas, y que los ambientes expuestos favorecen el desarrollo y reproducción de *C. loniceroides*.

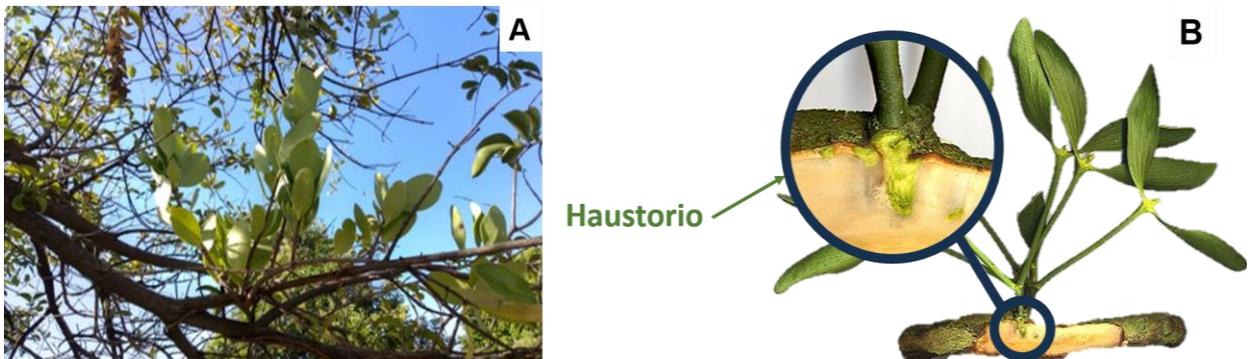
### Palabras clave

Abejas, disturbio, estrategia reproductiva, fenología, hemiparasitismo, Loranthaceae, matorral xerófilo, muérdagos, parasitismo, Pedregal de San Ángel, polinización, REPSA.

## INTRODUCCIÓN

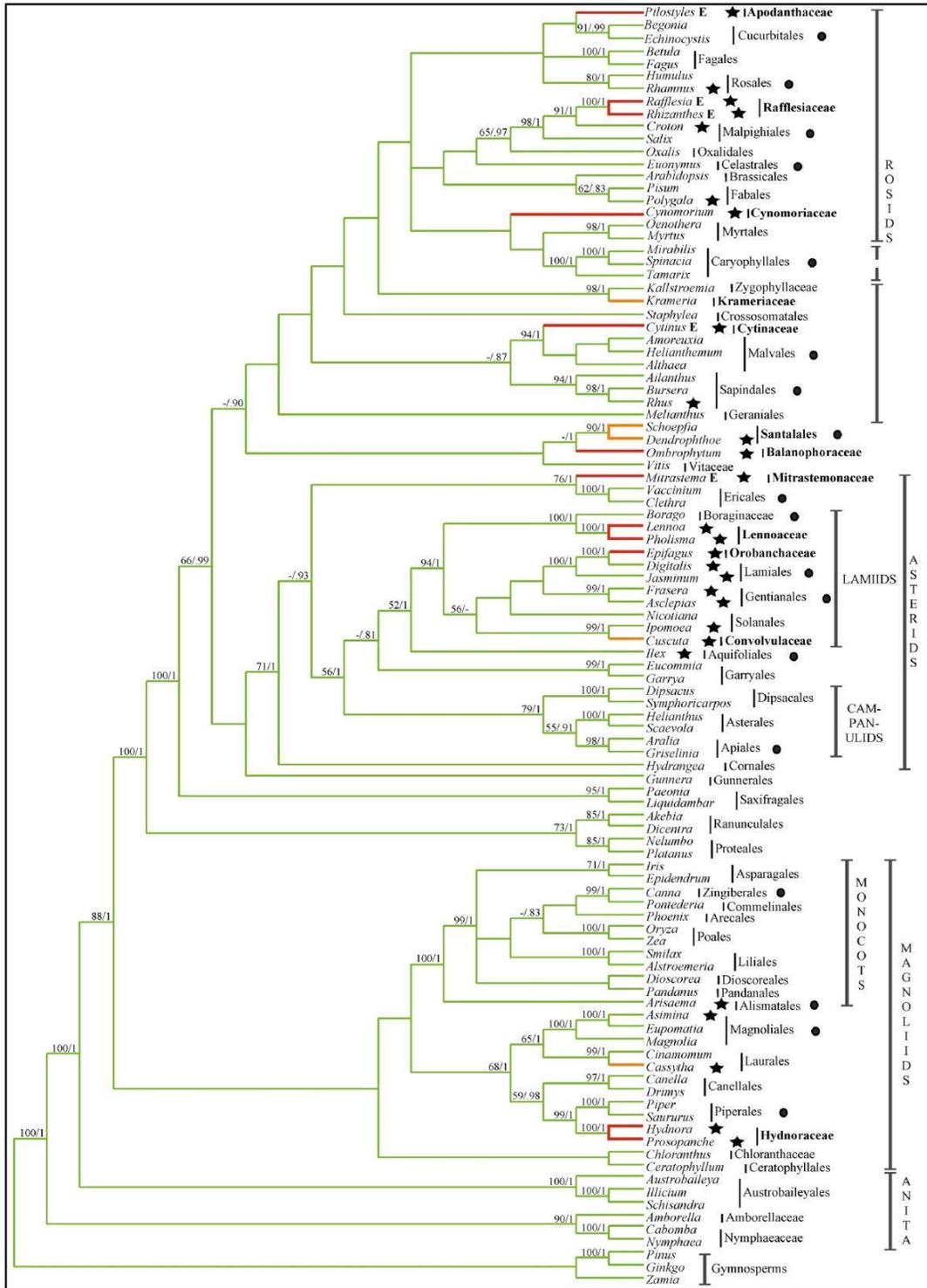
Las plantas parásitas se caracterizan por obtener beneficios (p.ej., soporte, nutrientes y agua) directamente de otras plantas (Irving y Cameron, 2009). Para ello, las plantas parásitas suelen invadir las raíces o tallos de sus hospederos a través de un órgano especializado llamado haustorio (Těšitel *et al.*, 2010). El haustorio, además de la invasión inicial, interviene en funciones como la fijación, conexión vascular y transferencia de material entre el hospedero y el parásito, y en ciertos linajes llega a proporcionar soporte estructural a la planta parásita (Yoshida *et al.*, 2016; Fig. 1).

Existen distintos grados de parasitismo, desde una relación completamente obligada, en la que el parásito depende por completo del hospedero, hasta parasitismo facultativo, que sólo se da en determinadas circunstancias o etapas del ciclo de vida de las plantas (Mann y Musselman, 1981; Matthies, 1997). El hemiparasitismo es una estrategia en la que las plantas parásitas poseen capacidad fotosintética, pero también obtienen agua y nutrientes minerales a través de la invasión del xilema de su hospedero (Henning, 2008).



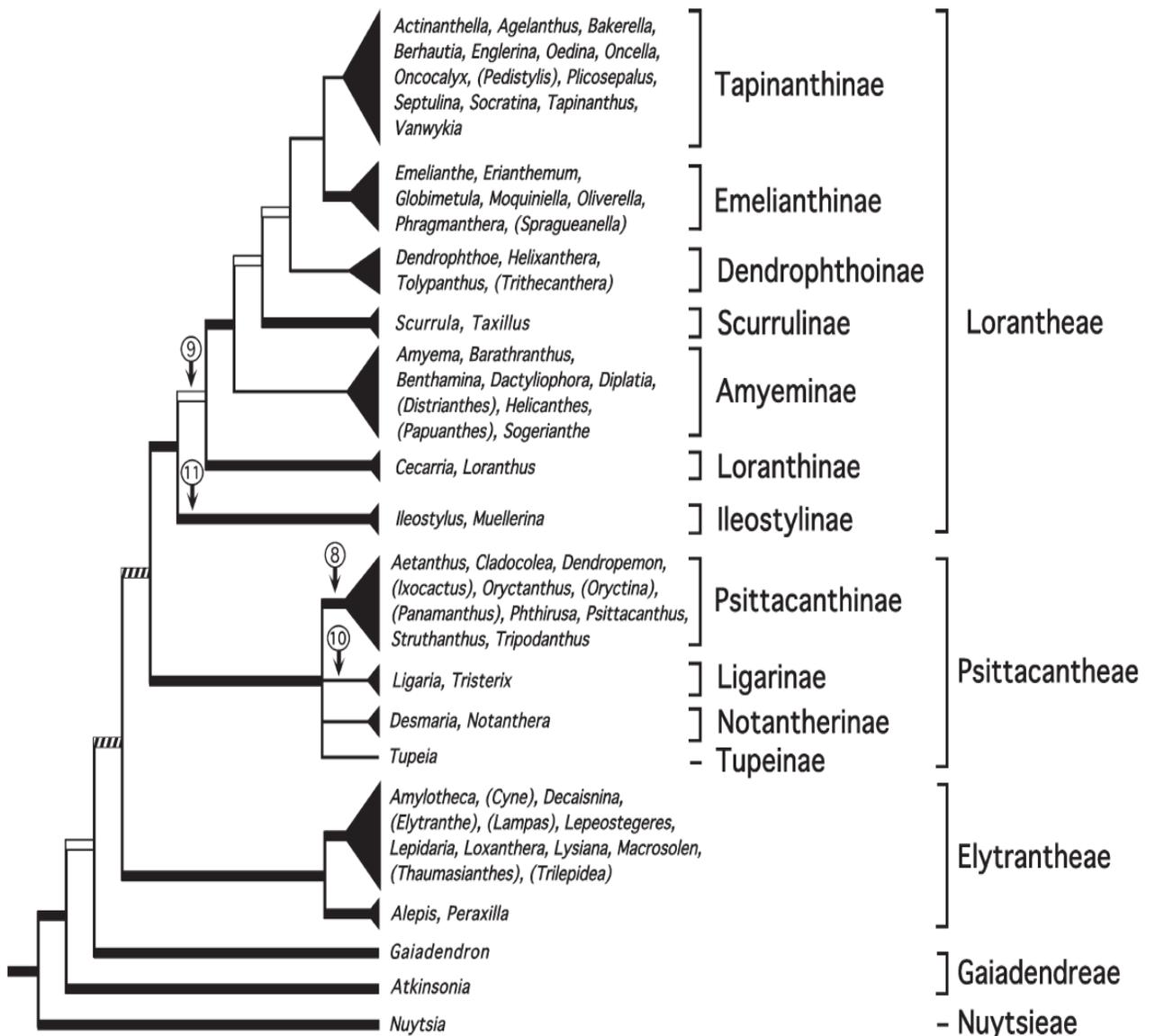
**Figura 1. A.** *Struthanthus interruptus* parasitando a *Ligustrum japonica* en la Reserva del Pedregal de San Ángel (REPSA), CDMX, México. Foto: F. Rosales. **B.** Corte transversal de haustorio de *Viscum* sp. (imagen modificada de: <http://www.mistle.co.uk/gallery.html>).

En las angiospermas, el parasitismo como forma de vida se ha documentado en alrededor de 4,700 especies. En angiospermas, este modo de vida ha surgido de forma independiente al menos 11 veces a lo largo de la evolución (Barkman *et al.*, 2007; Fig. 2). Entre los linajes que destacan por albergar una gran diversidad de plantas parásitas, se encuentran la familia Orobanchaceae (orden Lamiales) y el orden Santalales, con más



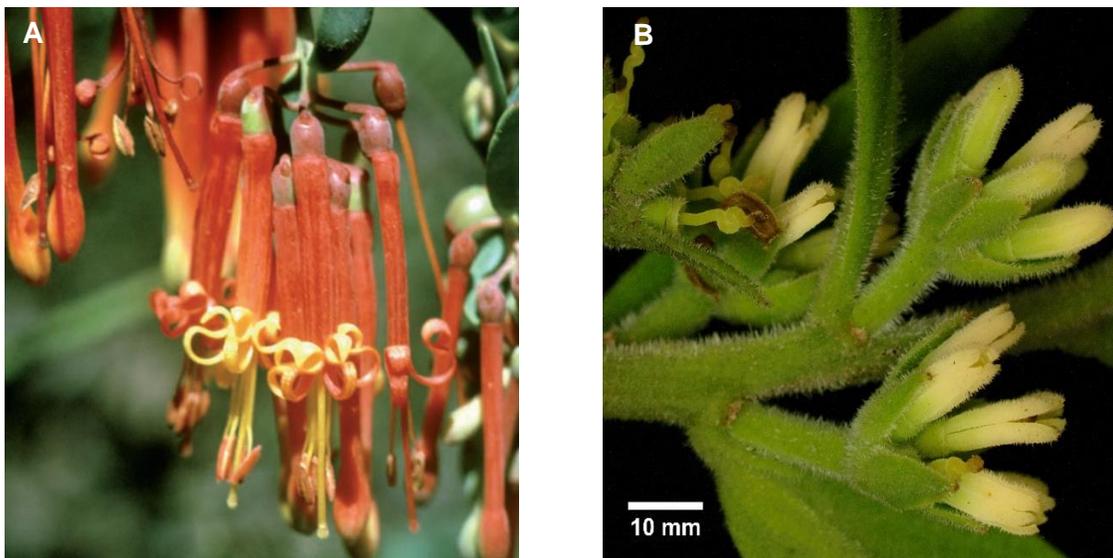
**Figura 2.** Se han inferido al menos 11 orígenes independientes del parasitismo en angiospermas, con base en una filogenia inferida a partir de tres genes mitocondriales (*atp1*, *coxI*, *matR*). Las terminales rojas señalan familias de plantas holoparasitas, las naranjas familias mayoritariamente hemiparasitas y las verdes a las fotosintetizadoras. Las estrellas representan taxones cuyo intron *coxI* fue muestreado, y los círculos órdenes o familias donde *coxI* está reportado en la literatura. Tomado de: Barkman *et al.* (2007).

de dos mil especies de plantas parásitas. En ambos linajes hay representadas plantas hemiparásitas y holoparásitas. El resto de los linajes donde hay parasitismo están conformados por grupos pequeños en número de especies y con una baja diversidad de estrategias de vida. La familia Loranthaceae (orden Santalales) se destaca por su diversidad en hemiparásitas aéreas. Esta familia contiene alrededor de 1,000 especies en 76 géneros y cuatro tribus: Loranthaceae, Psittacanthaceae, Elytrantheae y Gaiadendreae-Nuytsieae (Nickrent, 2020; Fig. 3).



**Figura 3.** Diagrama mostrando las relaciones filogenéticas entre tribus y subtribus de la familia Loranthaceae. Tomado de: Nickrent *et al.* (2010).

La familia Loranthaceae agrupa plantas hemiparásitas de ramas o raíces; las plantas de esta familia se distinguen de las demás familias de Santalales por sus hojas mayoritariamente opuestas, simples y con nervaduras pinnadas e inconspicuas (Geils y Vázquez Collazos, 2002). Las inflorescencias son terminales y laterales. Las flores son tetra-, penta- o hexámeras, epíginas y con corolas de color rojo, anaranjado o amarillo, con un cálculo (cáliz reducido a un borde o pequeños dientes) y una corola coripétala con pétalos valvados (Nickrent *et al.*, 2010). Existe una gran variación en cuanto al tamaño floral, la cual guarda relación con el sistema de polinización: las especies con flores grandes y vistosas suelen ser polinizadas por aves (p. ej., *Tristerix penduliflorus*), y se ha propuesto que aquellas especies con flores pequeñas y amarillas (p. ej., especies de *Struthanthus* o *Cladocolea*) son polinizadas por insectos (Henning, 2008; Fig. 4).



**Figura 4.** A. Flores de *Tristerix penduliflorus* (24 mm a 40 mm), imagen tomada de: Henning (2008). B. Flores pistiladas de *Cladocolea loniceroides* (3 mm), foto: F. Rosales.

Dentro de Loranthaceae, la tribu Psittacanthae agrupa 16 géneros divididos en cuatro subtribus: Psittacanthinae, Ligarinae, Notantherinae y Tupeinae (con excepción de *Tupeia* todos los géneros son nativos del continente americano; Nickrent *et al.*, 2010). Las flores actinomorfas son bisexuales pero la unisexualidad ha evolucionado en ocho géneros, entre ellos en *Cladocolea*, *Oryctina*, *Peristethium* y *Struthanthus*. La subtribu Psittacanthinae alberga 14 géneros (*Aetanthus*, *Cladocolea*, *Dendropemon*, *Maracanthus*, *Oryctanthus*, *Oryctina*, *Panamanthus*, *Passovia*, *Peristethium*, *Phthirusa*, *Psittacanthus*,

*Pusillanthus*, *Struthanthus* y *Tripodanthus*), en los que las inflorescencias están compuestas por unidades básicas de 1 o 3 flores, organizadas en espigas, racimos o capítulos; las brácteas florales están presentes, frecuentemente fusionadas en una cúpula, y las flores pueden ser actinomorfas, bisexuales o unisexuales (Nickrent *et al.*, 2010). Cuando las flores son unisexuales, éstas pueden presentar estaminodios en las flores femeninas y pistilodios en las masculinas (Henning, 2008). Generalmente las flores presentan un nectario en forma de anillo en la base de la flor (Henning, 2008; Mathiasen *et al.*, 2008).

La distribución geográfica de Loranthaceae abarca principalmente regiones tropicales y subtropicales del hemisferio sur, y sólo la tribu Psittacanthae es nativa al continente americano (Vidal-Russell y Nickrent, 2008; Nickrent *et al.*, 2010). En México, se encuentran registradas 55 especies de Loranthaceae en cinco géneros: *Cladocolea*, *Oryctanthus*, *Passovia*, *Phthirusa*, *Psittacanthus* y *Struthanthus*, de las cuales 32 son endémicas a nuestro país (Villaseñor, 2016).

Desde un punto de vista ecológico, se ha reportado que las plantas parásitas proporcionan varios servicios ecosistémicos<sup>1</sup>, entre los que se encuentran proveer sitios de anidación y perchado para una amplia diversidad de aves (Watson, 2001). La presencia y densidad de las plantas hemiparásitas en general guarda relación con numerosos procesos ecológicos, ya que su abundante producción de materia orgánica tiene efectos positivos en la dinámica de nutrientes del suelo y en la composición del sotobosque (Watson, 2001; Aukema, 2003; Press y Phoenix, 2005; Watson y Herring, 2012). Se ha reportado una relación positiva entre la presencia de lorantáceas y la riqueza de especies en un área o ecosistema (Bennetts *et al.*, 1996; Watson, 2001, 2015; Montague-Drake *et al.*, 2009; Watson y Herring, 2012). Entre los mecanismos involucrados en esta relación positiva a nivel de comunidad, están: 1) los muérdagos producen una cantidad apreciable de hojarasca, lo cual se traduce en un incremento en la productividad primaria (March y Watson, 2007); 2) fomentan la coexistencia de especies a través de mecanismos 'bottom up' en la dinámica trófica (March y Watson, 2007), y 3) pueden desempeñar un papel importante en el control de poblaciones de las especies hospederas, pues al ser generalistas, suelen parasitar a las especies más abundantes de la comunidad. De este modo, las plantas parásitas pueden promover una reducción en la

---

<sup>1</sup> Servicio ecosistémico: contribuciones directas e indirectas de los sistemas biológicos con efectos positivos en el bienestar del ser humano.

competencia interespecífica, lo que facilita indirectamente la persistencia de que especies con menor capacidad de competir (Watson, 2001, 2015). Con el tiempo, estos cambios en la dinámica competitiva promueven un recambio de especies en la comunidad, y por lo tanto mayor diversidad (Press y Phoenix, 2005). Adicionalmente, se ha propuesto que las lorantáceas pueden fungir como ‘especies clave’ (lo que en inglés se denomina *keystone species*; Watson, 2001). Esto se debe a que, dada su fenología, estas plantas suelen ser una fuente importante de frutos y néctar, especialmente para aves, cuando otras fuentes de alimento son escasas o no se encuentran disponibles (Reid, 1990; Watson, 2001; Irwin, 2008; Montague-Drake *et al.*, 2009; Watson y Herring, 2012).

Estudiar los aspectos reproductivos y ecológicos de las lorantáceas, en particular aspectos sobre su fenología y polinización, nos permite entender mejor su historia natural y dinámicas poblacionales. A partir de este conocimiento es posible entender los factores que determinan su distribución y desarrollar planes de manejo que permitan aprovechar sus efectos positivos y controlar sus poblaciones en sitios donde su densidad pueda tener un efecto neto negativo (Varga *et al.*, 2012; Maffei *et al.*, 2016). Los estudios sobre polinización de lorantáceas se han enfocado principalmente en especies de flores grandes y vistosas de Australia y Nueva (Ladley *et al.*, 1997; Robertson *et al.*, 1999; Kelly *et al.*, 2000, 2004; Burgess *et al.*, 2005; Montague-Drake *et al.*, 2009). Ladley *et al.* (1997) identificaron a las aves mielero maorí (*Anthornis melanura*) y mielero tui (*Prosthemadera novaeseelyiae*) como los principales polinizadores de *Peraxilla colensoi*, *Peraxilla tetrapetala* y *Alepis flavida* en Nueva Zelanda; las aves anteojitos dorsigrís (*Zosterops lateralis*) y pinzón vulgar (*Fringilla coelebs*) fueron polinizadores ocasionales y sólo en *Peraxilla*. Para la especie *P. tetrapetala* también se han reportado a las abejas solitarias *Hylaeus agilis* y *Leioproctus* sp. como polinizadores (Kelly *et al.*, 1996).

Los estudios sobre lorantáceas con flores pequeñas son menos comunes. Ladley (1997) sugirió que la polinización en *Ileostylus micranthus* y *Tupeia antartica* (especies dioicas o subdioicas, con flores que miden menos de 5 mm y producen esencias) es llevada a cabo por insectos, pero no las incluyó formalmente en su estudio. Por su parte, Henning (2008) propone que en las especies de flores pequeñas que son potencialmente polinizadas por insectos, la organización de las flores en inflorescencias compactas podría contribuir a su visibilidad y atracción de polinizadores.

Un estudio sobre polinización en lorantáceas de flores pequeñas fue realizado en

*Struthanthus polyanthus*, una planta dioica que habita el cerrado de Brasil (Galdiano *et al.*, 2017). En este estudio se registraron 21 especies de insectos que visitaron las flores de *S. polyanthus*, de las cuales 18 pertenecen al orden Hymenoptera, dos a Lepidoptera y uno a Diptera. Las flores masculinas fueron visitadas por 18 especies, y las femeninas por 12 especies. La mayor parte de las visitas en flores de ambos sexos fue realizada por la abeja *Apis mellifera*, seguida por *Trigona spinipes* y *Auglochlopsis* sp. Con base en la frecuencia de visitas y el comportamiento del polinizador, específicamente si éste hacía contacto o no con partes las reproductivas de la flor, las tres especies fueron consideradas como polinizadores efectivos de *S. polyanthus*.

Respecto a la fenología floral de Loranthaceae, los estudios se han realizado mayoritariamente en especies de polinización ornitófila, las cuales tienen periodos de floración que abarcan una gran parte del año. Por ejemplo, *Psittacanthus calyculatus*, una especie que se distribuye en el neotrópico, florece de abril a octubre y presenta un pico de floración en julio (Azpeitia y Lara, 2006). *Loranthus acaciae*, una especie de Israel, si bien generalmente florece de junio a abril (10 meses), se han registrado individuos que tienen dos periodos de floración en el año (verano e invierno) y otros que presentan una floración continua (Vaknin *et al.*, 1996). Otras especies de flores pequeñas y presuntamente polinizadas por insectos también pueden presentar una producción de flores y frutos asincrónica durante el año. Por ejemplo, en *Cladocolea lenticellata* hay variación individual con respecto al número de picos de floración pero se ha observado que aproximadamente el 65% de los individuos presenta frutos en los meses de octubre y noviembre (Restrepo, 1987). De igual manera, *Dendropmeon caribaeus* produce flores y frutos a través del año, con dos picos de fructificación en abril y septiembre (Caraballo-Ortiz *et al.*, 2017).

Existen dos estudios sobre aspectos reproductivos y de fenología de lorantáceas de flores pequeñas en México que son relevantes para este trabajo. El primero se enfoca en aspectos fenológicos de *Struthanthus hunnewellii* (y en menor medida de *Cladocolea microphylla*) en distintos tipos de hospederos y ambientes en un área rural cercana a Valle de Bravo, Estado de México, México, con el objetivo de entender su fenología para ejercer control biológico en hortalizas (Reyes Contreras, 1992). En este estudio, a través de un censo y seguimiento fenológico de varios muérdagos en distintos hospederos, el autor concluye que distintos muérdagos varían en cuanto a sus preferencias de hospederos y también ambientales. El muérdago *S. hunnewellii* fue encontrado

parasitando especies de *Fraxinus*, pero también varias hortalizas, entre ellas especies de *Prunus*, *Persea*, y *Citrus*, y además de hortalizas, se encontró frecuentemente en espacios abiertos y expuestos, como a lo largo de carreteras y caminos. Por otro lado, *C. microphylla* ocurre con más frecuencia en comunidades arbustivas o arbóreas de baja estatura, por lo que se le encuentra en zonas con vegetación más allá de carreteras, parasitando principalmente especies de *Quercus* (Reyes Contreras, 1992). Un segundo resultado de este estudio fue que la fenología de los muérdagos varía según los hospederos. La especie *S. hunnewellii* empieza a florecer 15 - 25 días después cuando se encuentra parasitando árboles de *Prunus drymifolia* con respecto a cuando se encuentra parasitando *P. persica*. Con respecto a la actividad de visitantes florales, este estudio registró un pico de actividad entre abril y julio, y si bien no se documenta visitación como tal, se sugieren insectos (en particular *Apis mellifera* y *Musca domestica*), agua y viento como posibles agentes polinizadores. El segundo estudio sobre aspectos reproductivos de muérdagos de flores pequeñas en México se enfoca en el desarrollo embriológico (principalmente de flores pistiladas) y fenología de *Cladocolea Ioniceroides* en un área urbana del sur del Valle de México, a partir de observaciones mensuales durante dos años (Cid Villamil, 2006). En este estudio, se documentó que en esta área del Valle de México, especies de *Acer*, *Acacia*, *Ligustrum*, *Fraxinus*, *Prunus*, *Populus*, *Ulmus* y *Salix* actúan como hospederos de *C. Ioniceroides*. Con base en observaciones de *C. Ioniceroides* parasitando *L. japonica*, se documentó que la actividad floral de esta especie no es sincrónica, sino que varía no sólo entre individuos sino incluso entre ramas de un mismo individuo y entre unidades florales de una misma rama. Este estudio documentó que la antesis de flores pistiladas dura de 2-4 días, y que si bien la producción de flores pistiladas y frutos es continua durante todo el año, la de flores estaminadas se da de marzo a octubre; el pico de floración fue identificado de mayo a julio. Otro resultado relevante para el presente estudio es que se documentó que la actividad de visitantes se da de mayo a julio, y el principal visitador fue *Apis mellifera* (Cid Villamil, 2006).

Si bien los muérdagos pueden actuar como especies clave en algunos ecosistemas, en áreas urbanas suelen ser considerados plagas debido a los efectos negativos que pueden tener en sus hospederos (López de Buen *et al.*, 2002; Alvarado-Rosales y Saavedra-Romero, 2005; Arriola Padilla *et al.*, 2012; Boussim *et al.*, 2012; Díaz-Limón, 2014). La infección por muérdagos se ha relacionado con afectaciones al crecimiento, reproducción y fisiología del hospedero mediadas por alteraciones de la

eficiencia fotosintética y la tasa de respiración que se traducen en una reducción de la adecuación del hospedero (Glatzel y Geils, 2009), e incluso su muerte. Tal es el caso de la Ciudad de México, en donde los muérdagos *Cladocolea loniceroides*, *Struthanthus interruptus* y *Phoradendron brachystachyum* pueden causar graves daños al arbolado de zonas urbanas, aumentando su susceptibilidad al ataque de patógenos e incluso incrementando su probabilidad de muerte (Alvarado-Rosales y Saavedra-Romero, 2005; Arriola Padilla *et al.*, 2012; Díaz-Limón, 2014). Tales efectos negativos pueden suceder en tiempos relativamente cortos, pues si bien no existían registros de *C. loniceroides* para la Ciudad de México hasta 1974, ya para 2006 (tan sólo 32 años después) esta especie era el principal parásito de árboles de esta ciudad (Cid Villamil, 2006).

Los efectos positivos de la perturbación, la fragmentación y la urbanización en la dispersión de muérdagos han sido ampliamente documentados (Larson, 1996; Riba, 1963; Laurel 1999; Norton y Delange, 1999; De Buen *et al.*, 1999, Bannister y Strong, 2001). Tales procesos también pueden tener efectos sobre la fenología floral de las especies en plantas de varios grupos, familias y órdenes, y por lo tanto podrían impactar a los muérdagos tanto directa como indirectamente. Roetzer y Wittenzeller (2000) registraron que entre 1951 y 1955, las especies *Forsythia* sp. (Oleaceae), *Galanthus nivalis* (Amaryllidaceae), *Prunus avium* y *Malus domestica* (Rosaceae) tuvieron una floración temprana en áreas urbanas comparada con áreas rurales cercanas. Por otro lado, la duración de la floración en *Syagrus romanzoffiana* (Arecaceae) fue inversamente proporcional al tamaño de los fragmentos de vegetación donde crece (Castro Freire *et al.*, 2013; Genini *et al.*, 2009). En otro estudio, se observó que *Crepis sancta* (Asteraceae) produce un mayor número de capítulos de menor tamaño en áreas urbanas, en comparación con áreas cercanas de hábitat continuo (Andrieu *et al.*, 2009).

A su vez, el disturbio y la urbanización también pueden tener efectos sobre otros elementos de las comunidades. Se ha observado que la urbanización está asociada a una disminución en la riqueza de polinizadores en comparación con ambientes más conservados, particularmente de los órdenes Diptera y Lepidoptera (Henning, 2008; Theodorou *et al.*, 2020). Por el contrario, en zonas urbanas la riqueza de especies del orden Hymenoptera suele ser mayor, especialmente de abejas, comparada con la reportada para zonas rurales cercanas. También la tasa de visitas florales es mayor en zonas urbanas que en zonas rurales (Henning, 2008; Theodorou *et al.*, 2020). Considerando que se ha propuesto que las lorantáceas de flores pequeñas como *C.*

*Ioniceroides*, *S. interruptus* y *P. brachystachyum* son polinizadas por insectos, los efectos de la urbanización en la interacción planta-polinizador podrían contribuir a explicar el éxito de estos muérdagos en zonas urbanas de la Ciudad de México.

Se ha observado que las lorantáceas suelen tener un mejor desempeño en ambientes fragmentados (López de Buen *et al.*, 2002; Burgess *et al.*, 2005; Montgomery *et al.*, 2003; Athayde y Morellato, 2014; Bach *et al.*, 2005), en parte porque el disturbio favorece tanto el crecimiento como la interacción con polinizadores. Kelly *et al.* (2000) reportaron que *Peraxilla tetrapetala* tuvo una producción de frutos 4.4 veces mayor en ambientes fragmentados en comparación con ambientes continuos en Nueva Zelanda, como consecuencia de una mayor tasa de polinización y menor florivoría por aves. Estos efectos se tradujeron en que la densidad de estas plantas fue 2-3 veces mayor en ambientes fragmentados comparada con la de ambientes continuos. En un estudio más detallado, Montgomery *et al.* (2010) encontraron que las diferencias en la producción de frutos de *Peraxilla tetrapetala* pueden ser explicadas por el nivel de exposición a la luz y por el comportamiento de los polinizadores: la visitación por aves es mayor en individuos que habitan el borde de los fragmentos de bosque que zonas centrales. Además, López de Buen y Ornelas (2002) encontraron que la variable más importante para explicar el tamaño de individuos de *Psittacanthus schiedeanus* es el grado de exposición solar, que fue mayor en ambientes fragmentados que en ambientes continuos.

Esta tesis busca contribuir al conocimiento sobre aspectos de la biología reproductiva de muérdagos de la familia Loranthaceae en México, con particular énfasis en fenología y visitación floral, y explorar su relación al grado de exposición o perturbación del ambiente que en el que se encuentran. Para ello, se eligió como sistema de estudio a la especie *Cladocolea ioniceroides* (Tiegh.) Kuijt en los pedregales de Ciudad Universitaria de la UNAM, CDMX, México, incluidas áreas de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA) y áreas de pedregal sin estatus de protección. Al estar enmarcado en una matriz de áreas naturales con distintos grados de perturbación que a su vez se encuentra inmersa en un área urbana, este estudio representa un puente entre los estudios de Reyes Contreras (1992) en zonas rurales, y de Cid Villamil (2006) en una zona urbana de la CDMX. La vegetación característica de estos ambientes es el matorral xerófilo de palo loco (*Pittocaulon praecox*; Lot y Cano-Santana, 2009), y existen reportadas tres especies de muérdago: *Struthanthus interruptus*, *Phoradendron brachystachyum* y *Cladocolea ioniceroides*, de las cuales las dos primeras son más bien

escasas y *C. Ioniceroides* es abundante en este sistema.

## OBJETIVOS Y PREDICCIONES

El objetivo general de este trabajo es contribuir al conocimiento sobre la polinización y fenología floral de muérdagos (Loranthaceae) que habitan en ambientes con distinto grado de disturbio de los pedregales de Ciudad Universitaria de la UNAM, CDMX, México. Para lograr este objetivo, se han planteado los siguientes objetivos particulares:

1. Realizar un seguimiento fenológico puntual para documentar aspectos básicos sobre la fenología floral de *Cladocolea loniceroides* (Tiegh.) Kuijt en los pedregales de Ciudad Universitaria. En particular, se busca documentar: (a) el tiempo que una flor permanece abierta, tanto para individuos femeninos como masculinos; (b) el tiempo que un individuo permanece en antesis, y si los individuos florecen de forma sincrónica, y (c) si existe uno o más picos de floración definidos para esta especie en la zona de estudio.
2. Realizar observaciones de visitación floral para documentar la diversidad y abundancia de visitantes florales y polinizadores potenciales asociados a *C. loniceroides* en los pedregales de Ciudad Universitaria.
3. Comparar aspectos fenológicos y de diversidad y abundancia de polinizadores potenciales asociados a *C. loniceroides* en zonas con distinto grado de perturbación de los pedregales de Ciudad Universitaria de la UNAM, CDMX, México.

Por otra parte, se formulan las siguientes predicciones:

1. En Loranthaceae es la generalidad que las flores de una inflorescencia y de un individuo entren en antesis de forma asincrónica, de modo que los periodos de floración tienen una duración mayor que el tiempo de antesis, y esto es lo que se espera para el caso de *C. loniceroides*. La duración de la antesis es altamente variable en Loranthaceae, por lo que no hay bases sólidas para establecer una predicción al respecto de su duración. Con respecto a picos fenológicos, si bien en Loranthaceae se ha reportado variación entre especies, poblaciones e incluso entre individuos con respecto al número y duración de la antesis y los picos de floración, en la especie *C. lenticellata*, un pariente cercano de *C. loniceroides*, se ha observado que la mayoría de los individuos presentan frutos entre octubre y noviembre. También, en estudios anteriores, se ha documentado que en *C. loniceroides* en el Valle de México la floración se concentra durante la época de

lluvias, entre marzo y julio (Villamil, 2006), y en *Struthanthus hunnewellii*, entre abril y julio (Reyes Contreras, 1992). Se espera entonces que *C. loniceroides* en los pedregales de CU de la CDMX presente un comportamiento similar, por lo que se espera una floración concentrada alrededor de los meses marzo-julio.

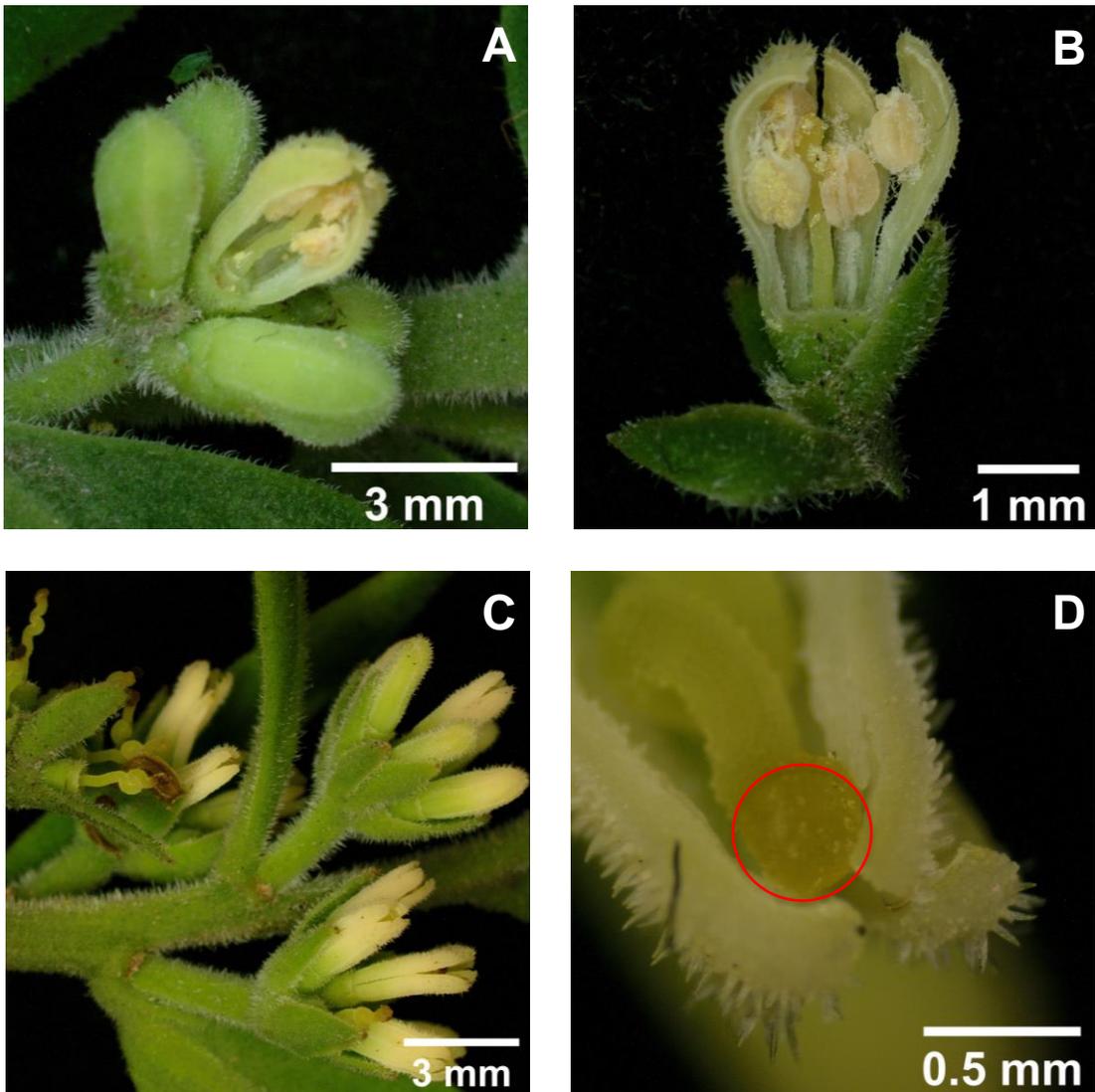
2. Debido a que *C. loniceroides* es una especie dioica con flores pequeñas y coloración amarillento-pálida, se espera que sus visitantes florales sean principalmente insectos de los órdenes Diptera, Coleoptera e Hymenoptera.
3. En otras especies de muérdagos se ha observado que la perturbación favorece una floración temprana y mayor riqueza y frecuencia de visitas florales, así como un aumento de especies de Hymenoptera como visitantes florales. Por lo tanto, se espera una floración más temprana en *C. loniceroides* en zonas más expuestas y perturbadas de los pedregales de CU (p. ej., en los camellones) y que en estos ambientes exista un mayor número de visitas y diversidad de visitantes florales, en particular del orden Hymenoptera.

# MATERIAL Y MÉTODOS

## Especie de estudio

La especie *Cladocolea Ioniceroides* (Tiegh.) Kuijt fue descrita por Kuijt (1975), según se expone a continuación. Es importante notar que si bien estas plantas son funcionalmente dioicas, presentan estructuras vestigiales, de tal suerte que las flores estaminadas pueden presentar un ovario reducido, y las pistiladas, estaminodios.

Es un arbusto perennifolio, dioico, frondoso y profundamente ramificado de 2 o más metros. Pubescente con crecimiento percurrente y ramificado; ramas delgadas, teretes, color marrón claro, no exfoliadas, plantas sin raíces basales; cráteres inconspicuos. Hojas decusadas a alternas, suaves y delgadas 35 x 15 mm, generalmente lanceoladas con ápice agudo y base aguda. Pecíolo muy corto o ausente, venación pinnada, con vena media que corre hasta el ápice. Inflorescencias algunas veces en grupos compuestos, en los cuales muestran transiciones entre ramas largas laterales e inflorescencias individuales. Inflorescencias estaminadas una o 2, algunas veces más por axila, superpuestas o laterales, flanqueando laterales vegetativos; pedúnculo de 1 mm aproximadamente, largo, coronado por un involucro de brácteas de  $\leq 4$  mm, cada una con una flor axilar, la flor terminal siempre presente; 6-10 flores por inflorescencia. Inflorescencia pistilada en la misma posición que la estaminada; pedúnculo de 3 mm o más, ocasionalmente más de 15 mm, delgado; brácteas involucrales extremadamente variables, número de flores igual que las estaminadas. Flores estaminadas; amarillas, 4 mm de largo; pétalos  $\geq 3$  mm de largo, 6 (raramente 5 por flor); anteras  $\leq 1$  mm de largo a dos diferentes alturas en los pétalos, dorsifijas a la mitad de la antera por un filamento delgado y corto; polen suave con una prominencia triangular tenue; ovario  $< 1$  mm de largo; estilo 3 mm de largo, derecho excepto por una ligera ondulación cercana a las anteras; estigma poco diferenciado; base del estilo cubierta de nectario pubescente. Flores pistiladas blancas de al menos 3 mm de largo; estaminodios alargados; ovario  $< 1$  mm; estilo contorsionado en la mitad o el segundo tercio distal, alcanzando la punta de los pétalos; estigma bien diferenciado; nectario pubescente. Fruto, 5 x 3 mm, ovoide, glabro, rojo en la madurez; embrión verde oscuro, clavado, los dos cotiledones lineares (Fig. 5).



**Figura 5.** Inflorescencias y flores de *Cladocolea loniceroides*. **A.** Inflorescencia de flores estaminadas formada por botones florales y una flor en antesis en la cual un pétalo y una bráctea fueron retirados; **B.** Vista longitudinal de flor estaminada mostrando anteras dehiscentes; **C.** Inflorescencias pistiladas formadas por botones florales, flores en antesis y flores caducas; **D.** Flor pistilada con polen en el estigma (señalado con círculo rojo).  
Fotografías: F. Rosales.

## Área de estudio

Los pedregales de Ciudad Universitaria (CU) abarcan comunidades de matorral xerófilo al sur de la Ciudad de México que se establecieron sobre sustratos volcánicos derivados de la erupción del volcán Xitle (datada en  $280 \pm 35$  d.N.E.), cuya extensión original se estima en  $70 \text{ km}^2$ , aproximadamente (Zambrano *et al.*, 2019). En 1949-1952 el campus principal de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) fue construido sobre estos pedregales, y en 1983, la UNAM estableció un área de su campus de 124 ha como protegida y la llamó Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA). En años posteriores, la REPSA fue expandida, y hoy ocupa un área de 237 ha, localizada en entre las coordenadas geográficas  $19^\circ 18' 21'' - 19^\circ 20' 11''$  Norte y  $99^\circ 10' 15'' - 99^\circ 12' 4''$  Oeste (REPSA, 2021). Distribuidos por el campus universitario existen, además, parches de vegetación de área no protegida, pero que, al ser parches del ecosistema original, conservan aspectos del mismo; se estima que estos parches ocupan un área aproximada de 40 ha de pedregales en esta zona (Zambrano *et al.*, 2019).

Los pedregales de CU se encuentran a una elevación aproximada entre 2270 y 2349 m.s.n.m, y presentan un clima templado subhúmedo con lluvias en verano [Cb(w1)w] que se concentran de junio a octubre y una época seca de noviembre a mayo (REPSA, 2021). La precipitación media anual promedio es de 833 mm, y la temperatura media anual es de  $15.6^\circ\text{C}$  (González-Medrano, 2004; REPSA, 2021). La vegetación natural dominante es matorral de alta elevación, su suelo, derivado de roca volcánica, es escaso, poco profundo y rocoso. La comunidad vegetal se caracteriza como matorral xerófilo de palo loco (*Senecio praecox*; Cano-Santana *et al.*, 2008; Lot y Cano-Santana, 2009), siendo la mayoría de las 381 especies de plantas vasculares registradas para la REPSA de crecimiento arbustivo y herbáceo (Castillo-Argüero *et al.*, 2004). Algunas de las especies características de esta área, además de *Senecio praecox*, son *Buddleia cordata*, *Echeveria gibbiflora*, *Verbesina virgata*, *Opuntia tomentosa*, *Dahlia coccinea*, *Cissus sicyoides*, *Rhynchelytrum repens*, *Cosmos bipinnatus*, *Medicago lupulina* y *Pennisetum clandestinum* (Castillo-Argüero *et al.*, 2009).

Los pedregales de CU abarcan, además de zonas núcleo de la REPSA, áreas abiertas como camellones y aceras a lo largo de los circuitos universitarios que se interdigitan con áreas de la reserva y en donde existen remanentes de pedregales, tanto en sus zonas núcleo como en sus áreas de amortiguamiento (Fuente, 2005; Zambrano *et*

al., 2019). Hay tres especies de muérdagos reportadas para los pedregales de CU, de las cuales *Phoradendron brachystachyum* pertenece a la familia Viscaceae, y *Struthanthus interruptus* y *Cladocolea loniceroides*, a la familia Loranthaceae. De estas tres especies, *C. loniceroides* es la más abundante, y ha sido reportada tanto en zonas abiertas, como camellones como en zonas consideradas núcleo y de amortiguamiento de la REPSA. Debido a que este estudio incluye áreas de la REPSA como tal, para realizarlo se obtuvo un permiso de investigación de dicha reserva (REPSA, proyecto 458).

Para este estudio, se definieron tres tipos de ambiente (Camellón, REPSA abierto y REPSA cerrado), con base en los siguientes criterios:

- *Camellón*: áreas verdes asociadas a circuitos viales universitarios, con algunos remanentes de vegetación característica del pedregal de San Ángel. La vegetación de estas áreas está compuesta principalmente por especies exóticas, incluso individuos de especies ornamentales que fueron plantados intencionalmente (por ejemplo, *Ligustrum* sp). Por lo tanto, el ambiente "Camellón" (se usará con mayúsculas para diferenciar nuestro ambiente de estudio de un área de camellón común que no haya sido incluida en este estudio) es considerado el más fragmentado y alterado de los ambientes estudiados aquí; en la mayor parte de su área, la vegetación es escasa y está dominada por árboles de especies exóticas, aunque en algunos lugares aún conserva pequeños parches con algunas especies nativas.
- *REPSA abierto*: áreas de la REPSA en zonas de amortiguamiento, donde la vegetación es abierta y suele estar compuesta de una mezcla de elementos nativos (p. ej., *Quercus deserticola*, *Buddleia cordata*, *Pittocaulon praecox*), y especies exóticas (*Eucalyptus globulus*, *Casuarina* sp., *Acacia retinoides*). Este ambiente es considerado como un ambiente con estado de conservación intermedio, ya que, a pesar de conservar algunas de las especies características del matorral xerófilo, esta zona ha sufrido diversos cambios drásticos debido a actividad antropogénica, como la construcción de edificios y caminos, el tránsito regular de personas y autos de manera cotidiana y la poda regular, entre otros.
- *REPSA cerrado*: sitios en la zona núcleo de la REPSA, donde la vegetación es más densa y donde existe una mayor cantidad de elementos nativos (*Buddleia cordata*, *Bursera fagaroides*, *Buddleia parviflora*, *Schinus molle*, etc.), comparada con las otras dos áreas. Este ambiente es considerado el más conservado de los tres ambientes estudiados aquí, debido a que conserva la vegetación característica del matorral

xerófilo asociado a suelo volcánico característico de esta zona.

Para seleccionar individuos de *C. loniceroides* que crecen en hospederos localizados en los tres ambientes descritos arriba (Camellón, REPSA abierto y REPSA cerrado), se hizo un recorrido por áreas que abarcaban los tres tipos de ambiente para localizar individuos que fueran de fácil acceso para observaciones, de tamaño comparable y en zonas del campus que garantizaran la seguridad de los observadores. En este recorrido inicial, se registraron 51 individuos susceptibles de estudio (Fig. 6), de los cuales se seleccionaron los individuos focales para observaciones de fenología y visitación floral (ver más adelante).



**Figura 6.** Mapa de los 51 individuos de *C. loniceroides* que cumplieron los criterios de fácil acceso, tamaño comparable y seguridad para los observadores, a partir de los cuales se seleccionaron los individuos focales para este estudio. Se muestran las zonas núcleo (en rojo) y de amortiguamiento (en azul) de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel.

## Fenología floral e inversión en reproducción

En una primera etapa, de los 51 individuos seleccionados en el recorrido inicial, se escogieron tres individuos masculinos y tres femeninos en cada uno de los ambientes para darles seguimiento fenológico. En los ambientes Camellón y REPSA abierto éstos fueron seleccionados al azar; en el ambiente REPSA cerrado, donde había menos individuos y de menor tamaño, se seleccionaron los individuos que se encontraban con actividad reproductiva. Para cada individuo, se seleccionaron tres inflorescencias al azar y se marcaron para seguimiento fenológico. Si una de estas tres inflorescencias focales concluía su periodo de actividad fenológica, se elegía una inflorescencia adicional para darle seguimiento, procurando siempre contar con tres inflorescencias por individuo para seguimiento fenológico durante el periodo comprendido entre el 27 de julio y el 19 de noviembre de 2018, que fue el día en que no se registró más actividad fenológica (flores o botones) en ninguno de los ambientes. El número de inflorescencias por individuo que fueron observadas en un tiempo determinado, varió entre 3 y 5 ( $\bar{X}= 3.67$ ) y no hubo diferencias significativas en el número de inflorescencias estudiadas por ambiente o por sexo el individuo focal.

Los censos se realizaron cada tres días, y en cada uno se contabilizó el número de botones y flores en anthesis en cada una de las tres inflorescencias marcadas para cada individuo seleccionado. En el momento en el que una flor había perdido todos sus pétalos, se consideraba "caduca" y no se incluía en el conteo.

A partir de estos datos, se estimaron los siguientes parámetros:

1. **Inversión relativa de recursos que hace un individuo dirigido a reproducción, por sexo y ambiente.** Esto es equivalente al número de botones o flores abiertas en el periodo de observación inicial, por individuo de cada sexo, por ambiente. Para asegurar la comparabilidad entre ambientes, y evitar confusión con posible variación en la duración del periodo de actividad fenológica entre los mismos, en esta métrica sólo se consideraron las primeras tres inflorescencias seleccionadas para cada individuo.
2. **Inversión relativa de recursos en el despliegue floral (*floral display*) por individuo por ambiente.** Esta métrica se estimó como el número máximo diario de botones o flores en anthesis por inflorescencia por individuo de cada sexo por ambiente. Al igual que en el caso anterior, sólo se consideraron las primeras tres

inflorescencias seleccionadas para cada individuo, para evitar posibles sesgos debidos a la variación en la duración del periodo de actividad fenológica entre ambientes.

3. **Duración de la antesis de una flor por individuo por ambiente** (días que una flor permanece abierta por individuo, por ambiente). Se calculó la diferencia entre el día en el que el número de flores en antesis (por inflorescencia) fue igual o mayor a uno y el día en el que el número de flores caducas fue igual o mayor a 1. Esto nos permite saber cuántos días duró la antesis de la primera flor en abrir para cada una de todas las inflorescencias estudiadas.
4. **Duración del tiempo de floración por individuo por ambiente** (días que un individuo tuvo flores en antesis). Se calculó, para cada inflorescencia en el estudio, la diferencia entre el día en el que se registró la primera flor en antesis y el día en el ya no hubo flores en antesis. Este estimado da cuenta de la duración despliegue floral por inflorescencia y para cada individuo.

Para analizar la actividad floral a lo largo del tiempo, se usó el número de día del año (al que se denominó “dianio”), el cual se obtuvo realizando la suma del número de días contenidos en los meses anteriores al mes de la fecha en cuestión, y el número de días transcurridos en el mes en cuestión. Por ejemplo, si la fecha en la que se tomaron los datos fuera 8 de agosto de 2018, entonces se obtuvo el número de días de los meses enero-julio en 2018, que es igual a 212, y a este número se le sumaron los días transcurridos en el mes en cuestión,  $212+8=220$ . De esta manera, sabemos que el 8 de agosto es equivalente al día 220 de este año (“dianio”).

Con el objetivo de refinar y ampliar los resultados sobre la duración del periodo de floración, en particular con relación al inicio de dicho periodo, se realizó una segunda temporada de observación fenológica en 2019, con algunas modificaciones. Se extendió el periodo de observación de tres a siete meses; se inició en una fecha más temprana (23 de marzo) y se observó hasta que no se registraron flores en antesis o botones en formación, lo cual sucedió el 31 de septiembre de 2019. También se aumentó el área o volumen de observación por individuo: en lugar de observar tres inflorescencias por individuo, ahora la unidad de observación fue de tres ramas por individuo, cada una de las cuales contenía varias inflorescencias. Se eligieron tres individuos por ambiente y sexo de forma aleatoria, y para cada individuo se seleccionaron, también de forma aleatoria, tres ramas que serían observadas de forma semanal. Para cada rama, se contabilizó el

número de inflorescencias en cada una de las siguientes tres categorías fenológicas: botones (si sólo presentaba botones); antesis (si había al menos una flor en antesis), y caduca (cuando todas las flores estaban caducas). Con base en estos datos, se estimó el periodo y actividad floral por individuo, por sexo, y por ambiente. La duración del periodo de floración corresponde a las fechas en que se registraron inflorescencias en antesis, y la actividad floral se calculó sumando número de inflorescencias en antesis por individuo por ambiente a través del tiempo. Es importante mencionar que los datos en esta segunda etapa del proyecto corresponden a una escala mayor con respecto a la primera etapa del proyecto, tanto en la duración del periodo de observación como en el volumen de lo observado (inflorescencias vs. ramas); por lo tanto, los datos de ambas etapas no son necesariamente comparables, en especial si existe variación interanual en la actividad fenológica (como lo sugiere el término de floración en los periodos aquí observados).

### Visitación floral

Se seleccionaron tres individuos masculinos y tres femeninos por ambiente para realizar observaciones de visitantes florales, los cuales fueron distintos a los seleccionados para seguimiento fenológico. Para documentar los visitantes florales de los individuos seleccionados como plantas focales se usó observación asistida con videograbación, complementada con observaciones personales. Estos métodos fueron seleccionados porque permitían coleccionar datos sin interferir con posibles visitantes, y además permiten tomar datos en los individuos seleccionados de forma simultánea, minimizando el posible efecto de un observador sobre la visita.

Para las videograbaciones, se usaron cámaras GoPro Hero 6 (una cámara por individuo), colocadas de tal forma que fuera posible captar la mayor parte del individuo focal sin perder resolución para identificar a los visitantes florales. Las videograbaciones se realizaron a una resolución de 3840 x 2160 píxeles, a 30 fotogramas por segundo, en los siguientes horarios de grabación: 700-800, 1000-1200, 1400-1600 y 1800-2000 h, que se traduce en un total de 7 horas-día. Se realizaron grabaciones durante 18 días distribuidos entre el 20 de agosto y el 30 de octubre de 2020. El total de tiempo videograbado fue de 145.5 horas ( $\bar{X}=7.6$  h por individuo), almacenadas en archivos de video pequeños, con una duración de 8-9 min cada uno.

Para el análisis de los videos, se realizaron observaciones en todo el campo de

grabación, el cual se dividió en cuatro zonas o cuadrantes sobre las cuales se realizaron acercamientos focales (con la herramienta de 'zoom') para observar a detalle visitantes potenciales (Fig. 7), usando el programa VLC Media Player (organización Video LAN, Paris, France). Para cada evento de visitación, se anotó el tiempo de inicio y fin de la misma (en segundos), así como el visitante floral en cuestión (a nivel de morfoespecie). También se realizaron anotaciones sobre el número aproximado de botones, flores en antesis y flores caducas de cada inflorescencia visitada. La necesidad de hacer acercamientos a cada cuadrante para garantizar que incluso visitantes muy pequeños serían detectados, significó una gran inversión de tiempo en analizar cada video. Debido a ello, se utilizó un submuestreo aleatorio (pero balanceado) para seleccionar 50% de los archivos de video para cada categoría (individuo por sexo por ambiente por horario de observación) para análisis subsecuentes. En total se analizaron 72.61 h de video (3.8 h promedio por individuo).

#### Caracterización de los individuos focales (visitación floral)

Debido a que la visitación o la diversidad de visitantes puede estar influenciada por el tamaño del individuo mismo, el ambiente proximal de un individuo y la comunidad en la que se encuentra (Ricketts, 2004), se colectaron los siguientes datos para cada individuo focal, en caso de que fuera necesario incorporarlos como covariables de nuestros análisis: sexo y estimación tamaño del individuo focal (alto x largo x ancho), latitud, longitud, altitud, especie del hospedero, y número de individuos de Loranthaceae que se encontraban en una vecindad de radio 1, 2, 5 y 10 m. Para cada uno de los individuos de Loranthaceae ubicados dentro de las distintas vecindades se anotó la especie, sexo y estimación de su estado fenológico (porcentaje de inflorescencias en botón, antesis y caducas). El formato generado para la caracterización de cada individuo se incluye en el Apéndice I.



**Figura 7.** Captura de pantalla de video de *C. loniceroides*. **A.** Abeja visitando inflorescencia; **B.** Inflorescencia femenina.

### Exclusión de polinizadores

Para evaluar el papel neto de la visitación floral en la reproducción de *C. loniceroides*, se seleccionaron seis inflorescencias en estado de botón para cada uno de los individuos focales, a tres de las cuales se les colocaron bolsas de tul de forma que la visitación fuera impedida sin dañar el desarrollo y maduración de las flores; las otras tres inflorescencias seleccionadas se marcaron como controles. Las bolsas se colocaron en el mes de marzo y se removieron en noviembre. Únicamente se evaluó la presencia o ausencia de frutos, no se contabilizaron.

## Análisis de datos

Se evaluó la normalidad y homocedasticidad de los datos de polinización y fenología floral con las pruebas de Shapiro y Levene, respectivamente (ver Apéndice II).

Para evaluar si la fenología y visitación difieren en los distintos sexos y ambientes, o el ambiente tiene un efecto diferencial en individuos masculinos y femeninos, se realizaron principalmente análisis de varianza (ANOVA) o pruebas de Kruskal-Wallis (cuando los datos no cumplían con los supuestos de normalidad y homocedasticidad; Apéndice II).

Para evaluar aspectos de fenología floral, se analizaron como variables de respuesta: el número máximo y número total de unidades florales (botones, flores en antesis), la duración de la antesis de una flor, y la duración del periodo de floración. En el caso de la visitación, las variables de respuesta fueron: duración de una visita, frecuencia de visitas, y horario de visitación. Para identificar grupos significativamente diferentes se realizaron pruebas de comparaciones múltiples de Tukey (para ANOVA) y Mann–Whitney–Wilcoxon (para Kruskal-Wallis).

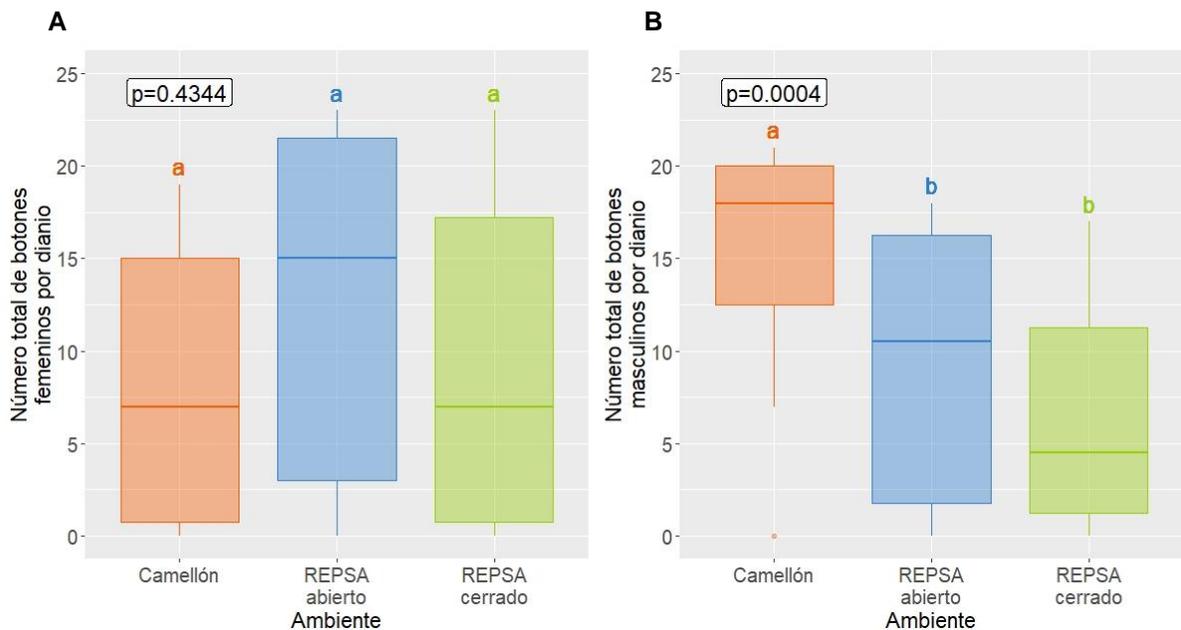
Los efectos simultáneos de sexo y ambiente y una posible interacción entre estas variables en el tiempo de visitación, se evaluaron con el modelo lineal  $T_{\text{visitación}} \sim \text{sexo} * \text{ambiente}$ . En este caso se aplicó la transformación logaritmo a los datos de tiempo de visitación para cumplir el supuesto de normalidad.

Todos los análisis se realizaron en R (versión 4.0.0; R Core Team, 2020); las gráficas se realizaron con la librería ggplot2 (Wickham, 2016).

## RESULTADOS

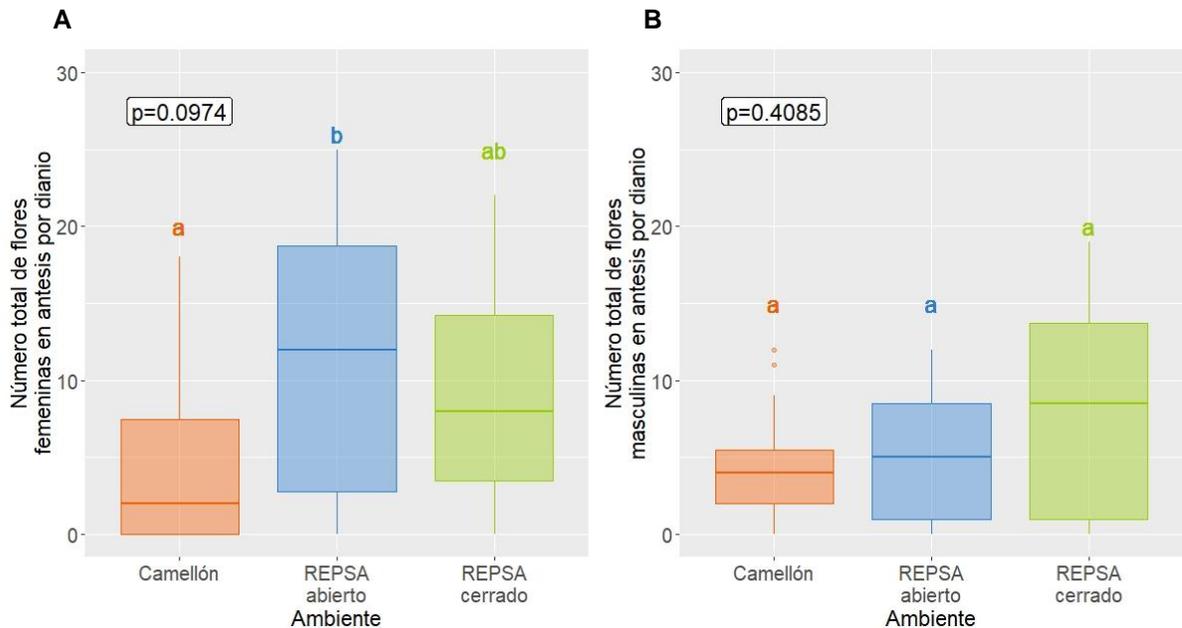
### Fenología floral e inversión en reproducción

No se registraron diferencias significativas en la inversión relativa de recursos dirigidos a reproducción (número de botones) que hacen los individuos de *Cladocolea loniceroides* de sexo femenino en los distintos ambientes ( $p=0.43$ ; Fig. 8A), pero sí en individuos masculinos ( $\chi^2 = 15.59$ ,  $p<0.0004$ ,  $gl = 2$ , Fig. 8B). En estos últimos se registró una mayor producción de botones florales en el ambiente más expuesto (Camellón) que en los ambientes REPSA cerrado ( $p=0.0008$ ) y REPSA abierto ( $p=0.012$ ), los cuales no difirieron entre sí.



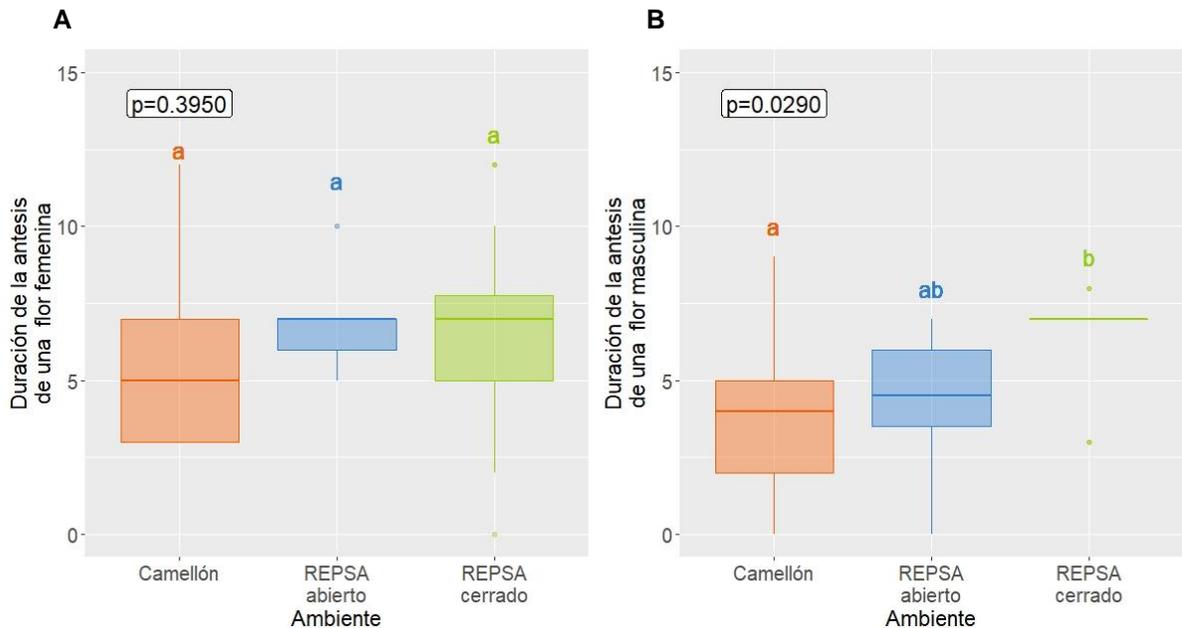
**Figura 8.** Número total de botones por sexo y ambiente, por día ( $n=3$  individuos, con 3 inflorescencias cada uno). **A.** Botones en individuos femeninos. **B.** Botones en individuos masculinos. Valores de significancia corresponden a la prueba de Kruskal-Wallis y las letras representan pruebas *post hoc* de Tukey. Ver Apéndice 2.

El número de flores producidas no difirió entre ambientes para ninguno de los sexos (Fig. 9). Tampoco se encontraron diferencias significativas entre sexos o ambientes con respecto al despliegue floral relativo (número máximo de botones por día) o durante antesis (número de flores en antesis por día).



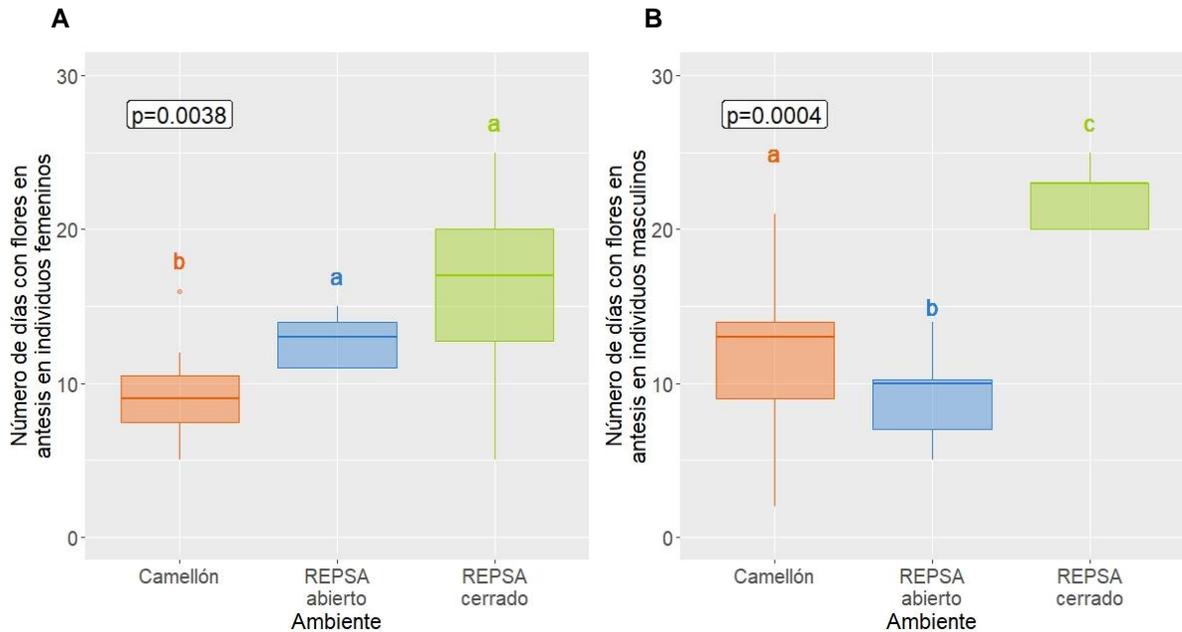
**Figura 9.** Número total de flores en antesis por sexo y ambiente, por día ( $n=3$  individuos, con 3 inflorescencias cada uno). **A.** Individuos femeninos. **B.** Individuos masculinos. Valores de significancia corresponden a la prueba de Kruskal-Wallis y las letras representan pruebas *post hoc* de Tukey.

De manera global, la antesis (número de días que una flor permanece abierta) tiene una duración significativamente menor ( $p = 0.01$ , Kruskal-Wallis) en individuos con flores estaminadas (5.03, 1-9,  $sd=2.45$ ) que en individuos con flores pistiladas (6.64 días en promedio, 2-12 días,  $sd=2.79$ ). En plantas femeninas, la duración de la antesis no difiere significativamente diferente entre ambientes (Fig. 10A), pero en individuos masculinos sí, en los cuales la antesis tiene menor duración en los ambientes Camellón (4.27, 1-9,  $sd=2.14$ ) y REPSA abierto (4.72, 2-7,  $sd=1.73$ ; Fig. 10B) que en el ambiente REPSA cerrado (5.0, 2-7,  $sd=1.93$ ).



**Figura 10.** Estimado de la duración de la antesis de una flor por individuo ( $n=3$  individuos, con 3-5 inflorescencias cada uno), por sexo y ambiente. **A.** Flores pistiladas. **B.** Flores estaminadas. Valores de significancia corresponden a la prueba de Kruskal-Wallis (A), o a ANOVA (B), y las letras representan pruebas *post hoc* de Tukey.

Existen diferencias significativas entre ambientes en el número de días que los individuos tuvieron flores en antesis, tanto en individuos que producen flores pistiladas (Fig. 11A) como estaminadas (Fig. 11B). El número de días que los individuos con flores pistiladas están en floración es mayor en los ambientes menos expuestos (REPSA cerrado y REPSA abierto) que en el ambiente Camellón (7 y 3 días, respectivamente;  $\bar{X}_{\text{Camellón}}=9.3$  días,  $\bar{X}_{\text{REPSA abierto}}=12.7$ ,  $\bar{X}_{\text{REPSA cerrado}}=16$ ; Fig. 11A). En los individuos con flores estaminadas, la duración de la antesis también es mayor en el ambiente REPSA cerrado ( $\bar{X}=22.2$  días, Fig. 11B) que en los otros dos ambientes, pero a diferencia de individuos femeninos, en individuos masculinos hay flores en antesis un menor número de días en el ambiente REPSA abierto ( $\bar{X}=9.2$  días) que en el ambiente Camellón ( $\bar{X}=14.7$  días).



**Figura 11.** Número de días con flores en antesis ( $n=3$  individuos, con 3-5 inflorescencias cada uno), por sexo y ambiente. **A.** Individuos femeninos. **B.** Individuos masculinos. Valores de significancia corresponden a la prueba de Kruskal-Wallis, las letras representan pruebas *post hoc* de Tukey.

Un modelo generalizado para evaluar la interacción entre sexo y ambiente en la duración de la antesis de las flores (modelo:  $T_{\text{antesis}} \sim \text{sexo} * \text{ambiente}$ ) indica un efecto significativo del sexo ( $p=0.00068$ ), así como una interacción significativa entre sexo y ambiente ( $p=0.001$ ) en la duración de la antesis de los individuos de *Cladocolea loniceroides* en los pedregales de CU (Tabla 1).

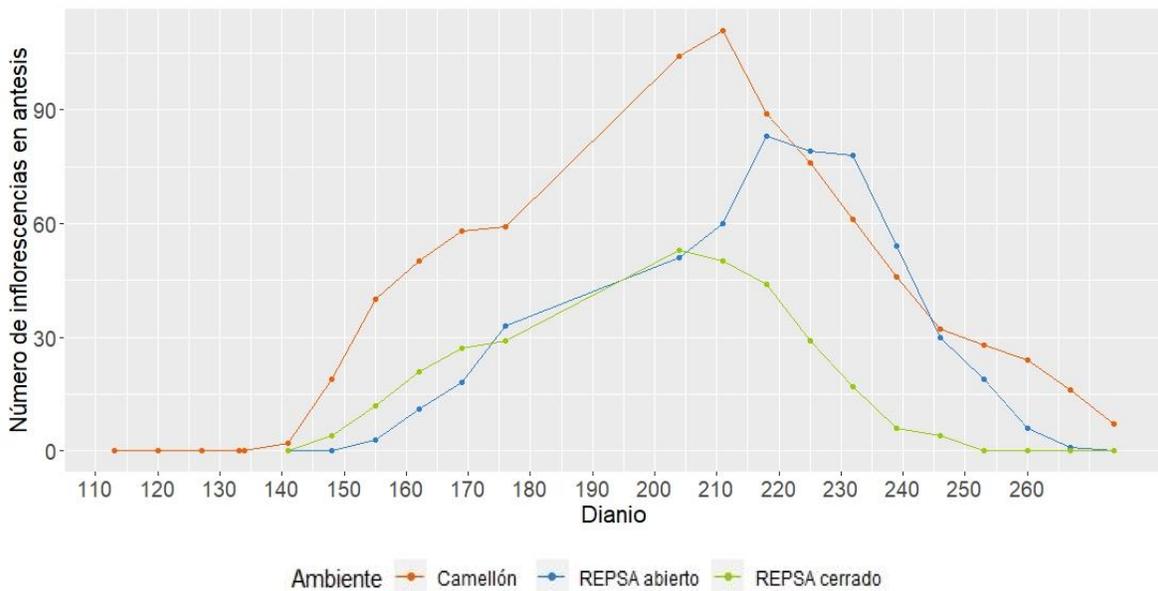
**Tabla 1.** Estimados para un modelo lineal generalizado que evalúa la interacción entre sexo y ambiente en la duración de la antesis en *C. loniceroides*. (•):  $p < 0.1$ ; (\*):  $p < 0.05$ ; (\*\*):  $p < 0.01$ ; (\*\*\*):  $p < 0.001$ .

	Estimado	E.E.	<i>t</i>	<i>P</i>	
Intercepto	9.478	2.051	4.622	<0.001	***
sexomasculino	10.988	2.900	3.789	<0.001	***
ambienteREPSAabierto	5.467	2.900	1.885	0.069	•
ambienteREPSAcerrado	7.268	2.900	2.506	0.018	*
sexomasculino:ambienteREPSAabierto	-14.793	4.102	-3.607	0.001	**
sexomasculino:ambienteREPSAcerrado	-6.237	4.102	-1.520	0.139	

### Duración del periodo de floración en 2019

La actividad fenológica de *C. Ioniceroides* es relativamente sincrónica entre ambientes, pero hay un patrón que sugiere una relación entre duración del periodo de actividad fenológica e inflorescencias totales producidas (Fig. 12), de tal suerte que el ambiente Camellón, donde la actividad fenológica tuvo una duración mayor (134 días, 21 mayo – 31 septiembre), también fue el ambiente donde se produjo un mayor número de inflorescencias ( $n=822$ ). El ambiente REPSA cerrado fue donde la actividad fenológica de *C. Ioniceroides* tuvo una duración menor (98 días, 28 mayo – 03 septiembre) y el menor número de inflorescencias producidas ( $n=296$ ), y el ambiente REPSA abierto fue intermedio, tanto en duración como en producción de inflorescencias en antesis (112 días, 04 junio – 24 septiembre,  $n=526$  inflorescencias).

Si bien la floración comienza antes y termina después en el ambiente Camellón, *C. Ioniceroides* alcanza su pico de floración de forma relativamente sincrónica entre ambientes (Camellón: julio 30, dianio=211; REPSA abierto: agosto 06, dianio=218; REPSA cerrado: julio 23, dianio=204). Asimismo, de forma global, se registró una mayor producción de inflorescencias de flores pistiladas ( $\bar{X}= 126.4$ ) que de flores estaminadas ( $\bar{X}= 56.22$ ;  $p=0.0241$ ).

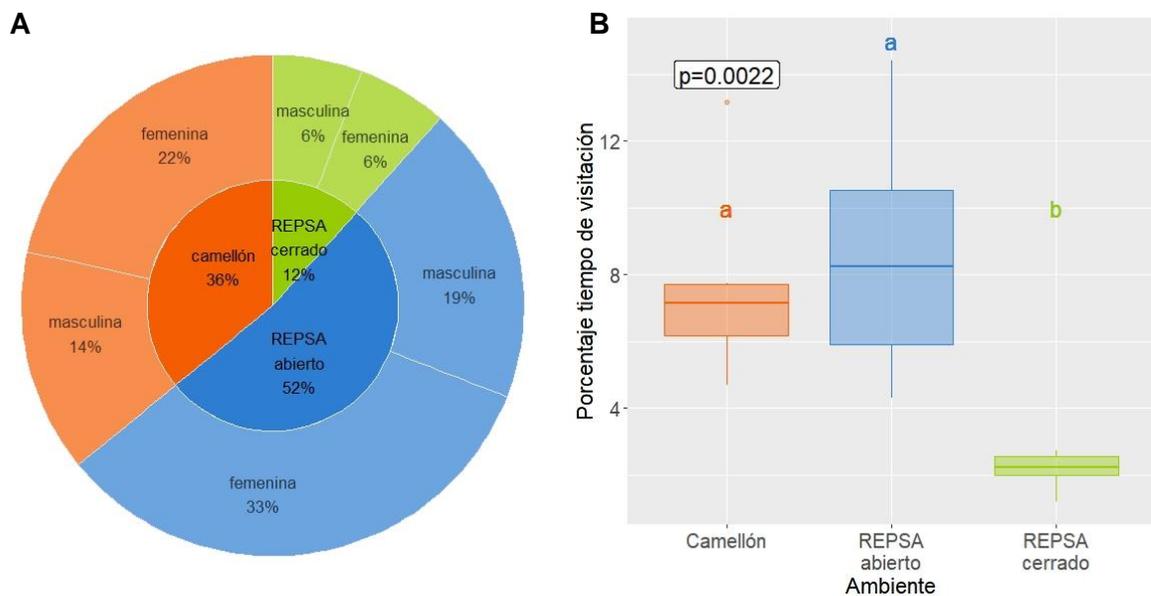


**Figura 12.** Número total de inflorescencias en antesis ( $n=3$  ramas, 6 individuos por ambiente) a lo largo los meses marzo a noviembre de 2019.

## Visitación floral

### *Visitación por sexo y ambiente*

No se detectaron diferencias significativas en el porcentaje de vistas recibidas entre plantas de distinto sexo ( $p=0.673$ ; Fig. 13A), pero sí las hubo en el porcentaje de visitas recibidas entre ambientes ( $p < 0.002$ ,  $gl = 2$ , Fig. 13B). Las plantas del ambiente REPSA cerrado recibieron un tiempo de visita (12%) menor que aquellas de los otros dos ambientes (30% y 52%, Fig. 13A). El modelo lineal ( $T_{visitación} \sim \text{sexo} * \text{ambiente}$ ) indica que las diferencias en el tiempo de visitación entre ambientes son significativas (a un nivel de  $p \leq 0.05$ ), y no detecta una interacción significativa entre ambiente y sexo (Tabla 2).



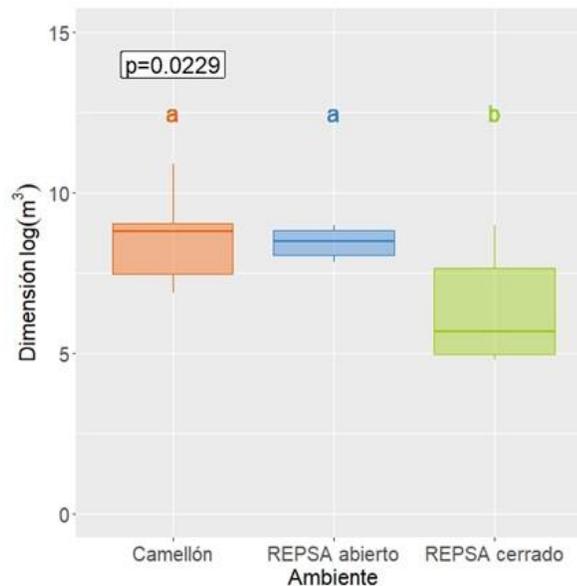
**Figura 13.** Distribución del tiempo de visitación por sexo y ambiente. **A.** Tiempo de visitación por sexo y ambiente. **B.** Porcentaje del tiempo de visitación con base en el tiempo total de videograbación por individuo ( $n=6$ ) y ambiente. Las diferencias entre ambientes son significativas por una prueba de ANOVA; las letras representan pruebas *post hoc* de Tukey.

**Tabla 2.** Modelo lineal examinando los efectos de ambiente y sexo en el tiempo total de visitación ( $T_{\text{visitación}} \sim \text{sexo} * \text{ambiente}$ ). Este modelo explica 40.16 % de la varianza en tiempo de visitación en *C. loniceroides*

	Estimado	E.E.	<i>t</i>	<i>P</i>
Intercepto	6.9369	0.3820	18.159	< 0.001
sexo_macho	-0.6376	0.5402	-1.180	0.261
ambREPSA_abierto	0.4118	0.5402	0.762	0.461
<b>ambREPSA_cerrado</b>	<b>-1.2089</b>	<b>0.5402</b>	<b>-2.238</b>	<b>0.045</b>
sexomacho:ambREPSA_abierto	0.1531	0.7640	0.200	0.844
sexomacho:ambREPSA_cerrado	0.5607	0.7640	0.734	0.477

### *Tamaño de los individuos focales y visitación floral*

No se detectaron diferencias significativas en el tamaño de individuos focales por sexo, pero sí entre ambientes ( $p < 0.023$ ), siendo los individuos de REPSA cerrado significativamente menores que los de los otros dos ambientes (Fig. 14). Sin embargo, no hay evidencia de que el menor tiempo de visitación floral registrado para el ambiente REPSA cerrado esté explicado por las diferencias en tamaño de los individuos entre ambientes: el modelo ( $T_{\text{visitación}} \sim \text{ambiente} + \text{volumen de los individuos}$ ) es consistente con el ambiente y no el tamaño de los individuos como la variable con mayor poder explicativo en el tiempo de visitación floral (Tabla 3).



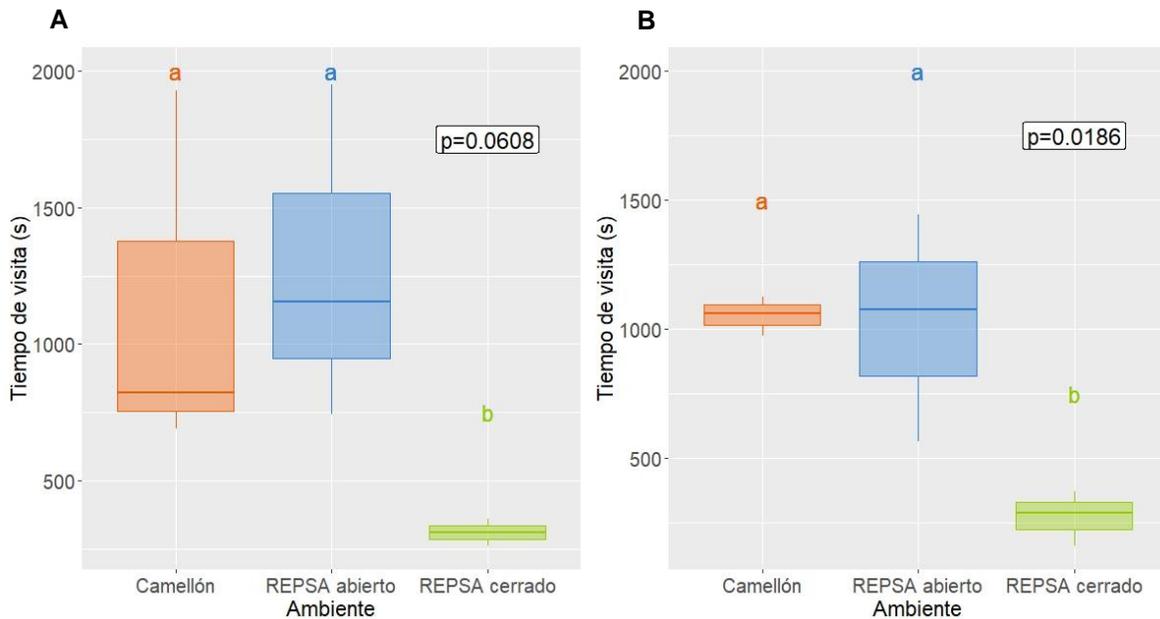
**Figura 14.** Los individuos son de menor tamaño en el ambiente REPSA cerrado ( $n=6$  individuos por ambiente). Valores de significancia corresponden a prueba de ANOVA, las letras representan pruebas *post hoc* de Tukey.

**Tabla 3.** Resultados del modelo lineal examinando los efectos de ambiente y el volumen de los individuos en el tiempo de visitación ( $T_{\text{visitación}} \sim \text{ambiente} + \text{volumen de los individuos}$ ,  $n=18$ ). Este modelo explica 42.87% de la varianza en tiempo de visitación floral. Las variables tiempo de visitación y volumen de los individuos fueron transformadas (log) para cumplir el supuesto de normalidad.

	Estimado	SE	<i>t</i>	<i>P</i>	
Intercepto	8.2747	1.7774	4.655	< 0.001	***
ambienteREPSA_abierto	0.4233	0.3796	1.115	0.284	
<b>ambienteREPSA_cerrado</b>	<b>-1.2474</b>	<b>0.5038</b>	<b>-2.476</b>	<b>0.027</b>	*
log(volumen)	-0.1220	0.1295	-0.942	0.362	

### *Tiempo total de visitación, número de visitas y duración de una visita*

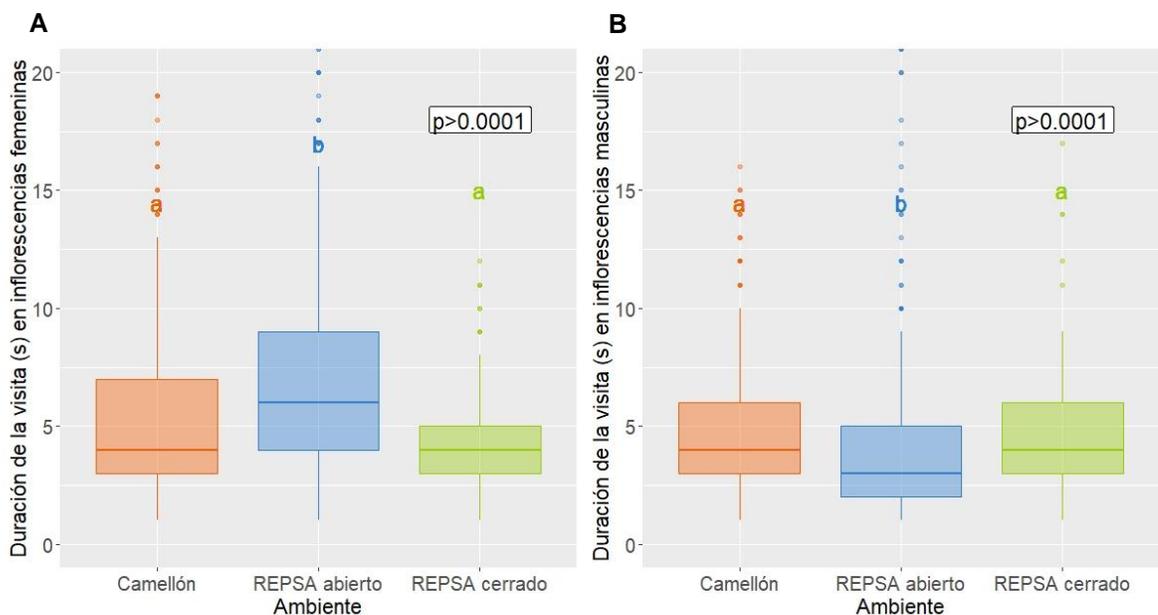
El tiempo total de visitación acumulado por individuo a lo largo de este estudio difirió significativamente entre ambientes para ambos sexos. mostrando el mismo patrón: el tiempo de visitación acumulado fue menor en individuos del ambiente REPSA cerrado que en los otros dos ambientes, para individuos de ambos sexos (Fig. 15).



**Figura 15.** Tiempo total de visitación por ambiente y por sexo ( $n= 3$  individuos). **A.** Individuos femeninos. **B.** Individuos masculinos. Los valores de significancia corresponden a pruebas de ANOVA, y las letras a pruebas *post hoc* de Tukey. Tiempo total de observación: 72.61 h.

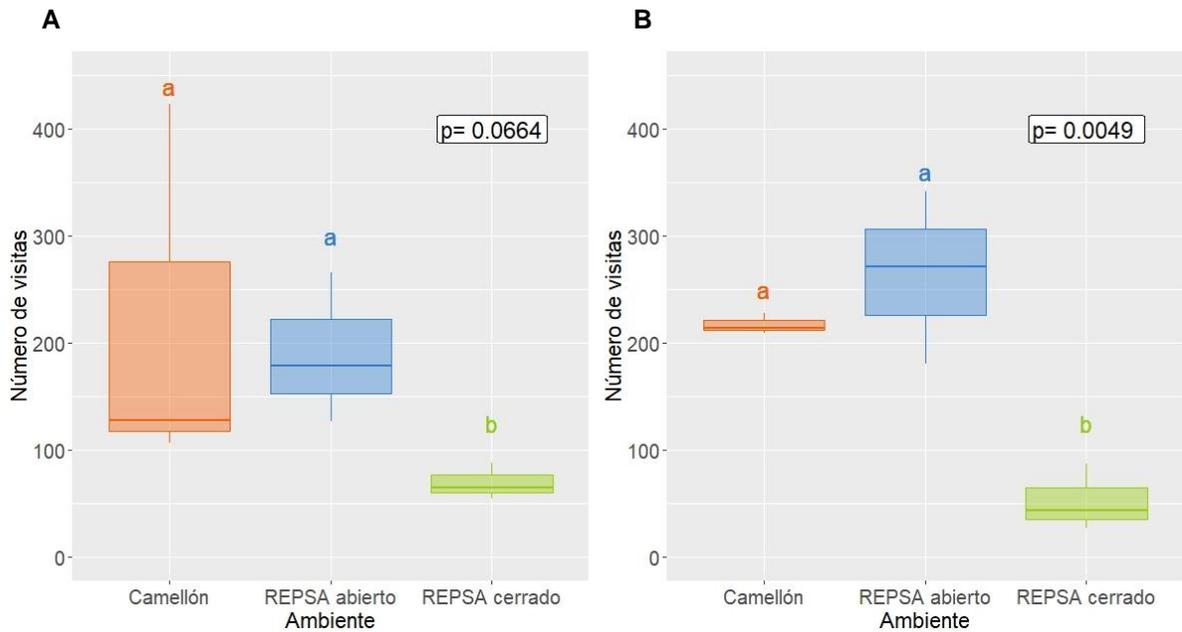
### Duración de una visita y número de visitas

En individuos de ambos sexos el tiempo que dura un evento de visitación individual fue significativamente diferente en el ambiente REPSA abierto respecto a los otros dos ambientes (los cuales no difieren entre sí). Sin embargo, el patrón es opuesto al comparar los sexos: la duración de una visita es ligera, aunque significativamente mayor en el ambiente REPSA abierto en individuos femeninos (Fig. 16A), pero menor en individuos masculinos (Fig. 16B).

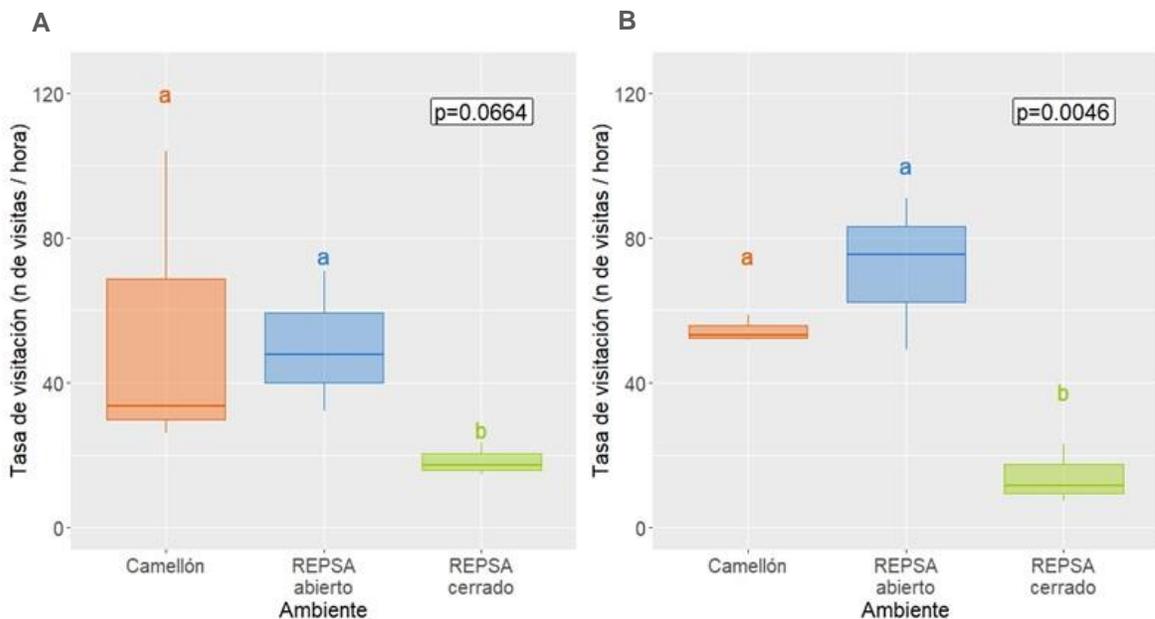


**Figura 16.** Duración de una visita (por inflorescencia) por ambiente. **A.** Individuos femeninos ( $n=3$  individuos; observaciones por ambiente: camellón  $n=657$ , REPSA abierto = 572, REPSA cerrado = 207). **B.** Individuos masculinos ( $n=3$  individuos; observaciones por ambiente: camellón  $n=651$ , REPSA abierto = 793, REPSA cerrado = 157). Valores de  $p$  corresponden a pruebas de Kruskal-Wallis, y las letras representan pruebas *post hoc*. Tiempo total de observación: 72.61 h.

En contraste, las diferencias observadas en el número de visitas entre ambientes son marcadas, con un número menor de visitas para el ambiente REPSA cerrado para individuos de ambos sexos (Fig. 17), lo cual es consistente un menor tiempo total de visitación acumulado para el ambiente REPSA cerrado (Fig. 15), y se ve reflejado en tasas de visitación promedio también menores para dicho ambiente (Fig. 18).



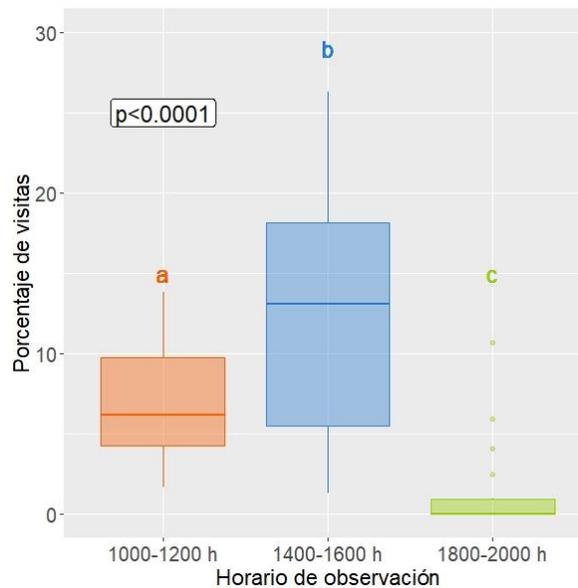
**Figura 17.** Número total de visitas por ambiente por individuo, por sexo y ambiente ( $n=3$ ). **A.** Individuos femeninos. **B.** Individuos masculinos. Valores de significancia corresponden a pruebas de Kruskal-Wallis (**A**) y ANOVA (**B**). Tiempo total de observación: 72.61 h.



**Figura 18.** Tasa de visitación (número de visitas por hora) por ambiente. **A.** Individuos femeninos. **B.** Individuos masculinos. Valores de significancia corresponden a pruebas de Kruskal-Wallis (**A**) y ANOVA (**B**). Tiempo total de observación: 72.61 h.

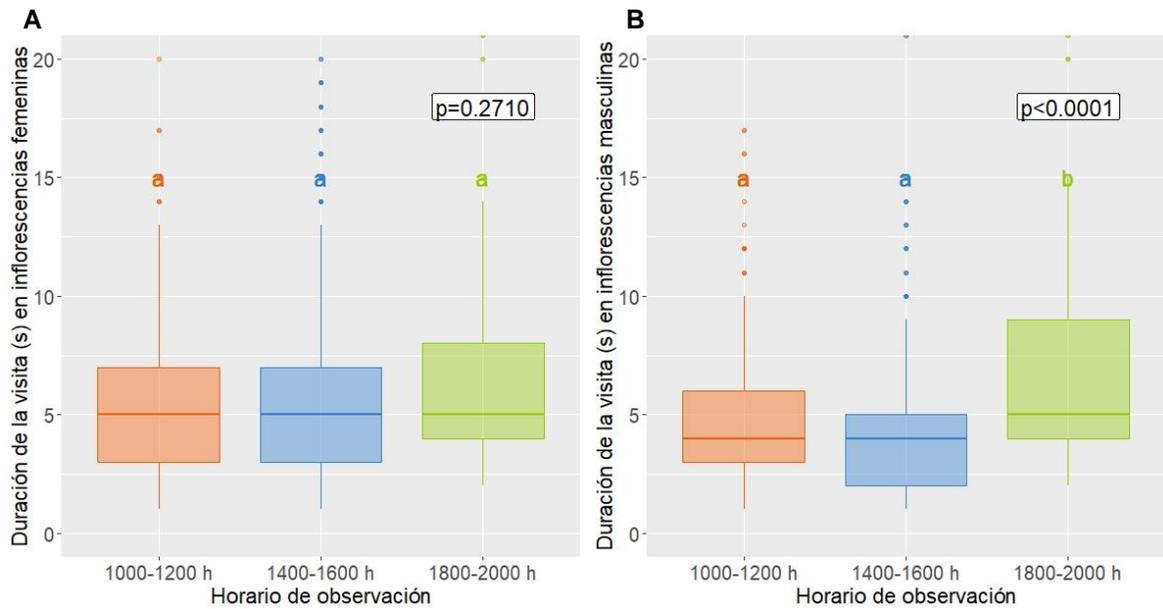
### Visitación por horario de observación

De las 72.61 horas de video analizadas, el 6.4% (4.4 h) correspondió a visitación floral, siendo el horario 1400-1600 h el que acumuló un mayor porcentaje del tiempo de visitación ( $p < 0.0001$ ), seguido por el horario 1000-1200 h. El horario 1800-2000 h registro el menor porcentaje de tiempo de visitación (Fig. 19), y no se registraron visitas en el horario 0700 - 0800 h. El patrón es el mismo para individuos de ambos sexos.

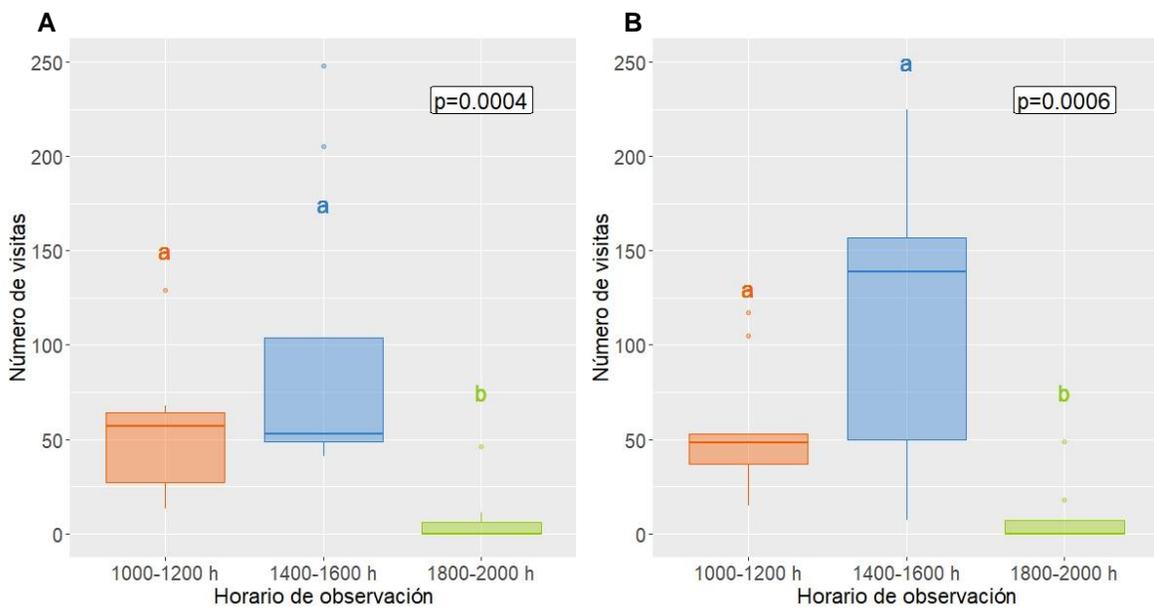


**Figura 19.** Porcentaje de tiempo en el que se registraron visitas con base en el tiempo total de videograbación por individuo ( $n=3$ ), por horario de observación. Valor de significancia corresponde a la prueba de Kruskal-Wallis; las letras representan pruebas *post hoc*.

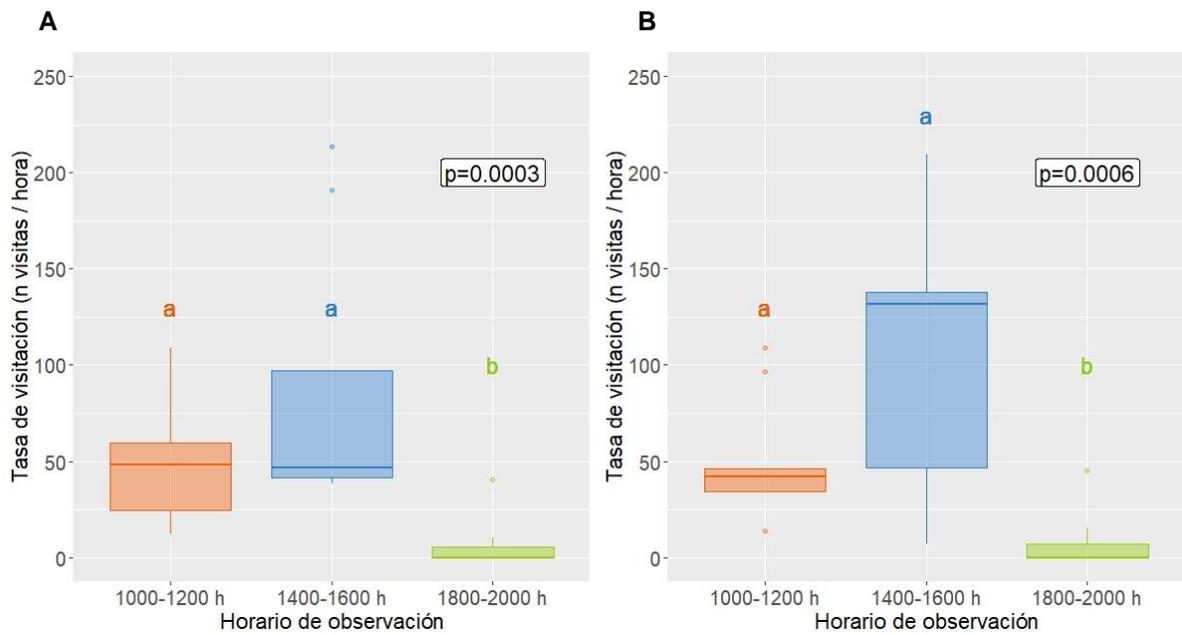
No se registraron diferencias significativas en la duración de una visita con respecto al horario de observación para individuos femeninos (Fig. 20A), pero sí para masculinos. En estos individuos, las visitas tuvieron una duración ligeramente mayor en el horario 1800-2000 h, seguido por visitas durante el horario 1000-1200 h (Fig. 20B). Este resultado indica que el menor tiempo de visitación total acumulado para el horario 1800-2000 h (Fig. 19) no se explica por la duración de las visitas individuales, y sugiere un número menor de visitas en dicho horario, lo cual es consistente con lo observado (Fig. 21) y que también se refleja en una tasa de visitación significativamente menor en este horario (Fig. 22).



**Figura 20.** Duración de una visita por inflorescencia (individuos=3) por horario de observación. **A.** Individuos femeninos (n observaciones: 1000-1200 h=479, 1400-1600 h = 894, 1800-2000 h =63). **B.** Individuos masculinos (n observaciones: 1000-1200 h=504, 1400-1600 h = 1023, 1800-2000 h =74). Los valores de significancia corresponden a prueba de Kruskal-Wallis, las letras a pruebas *post hoc*. Tiempo total de observación: 72.61 h.



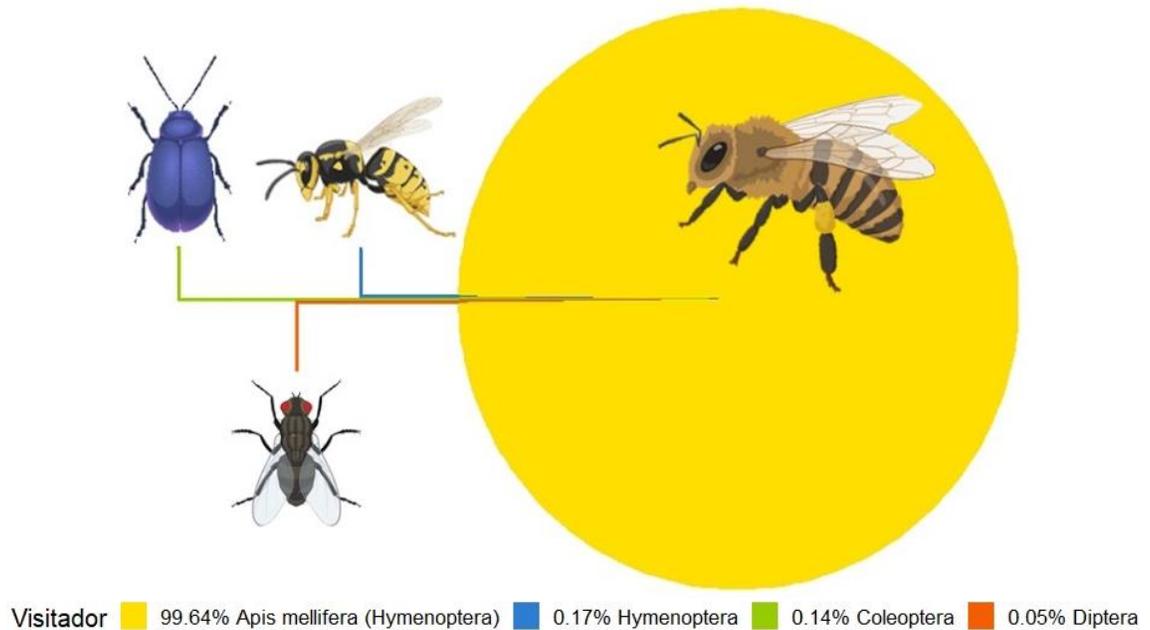
**Figura 21.** Número de visitas por sexo y por horario de observación en todos los ambientes (n = 3 individuos). **A.** Individuos con flores femeninas. **B.** Individuos con flores masculinas. Los valores de significancia corresponden a pruebas de Kruskal-Wallis; las letras representan pruebas *post hoc*. Tiempo total de observación: 72.61 h.



**Figura 22.** Tasa de visitación (número de visitas por hora) por horario de observación y sexo. **A.** Individuos femeninos, **B.** Individuos masculinos. Los valores de significancia corresponden a prueba de Kruskal-Wallis, las letras a pruebas post hoc. Tiempo total de observación: 72.61h.

## Diversidad de visitantes florales

La diversidad de visitantes florales de *Cladocolea loniceroides* es muy baja: el tiempo de visitación floral fue fuertemente dominado (>99%) por abejas *Apis mellifera*; el resto del tiempo de visitación registrado se dividió entre visitas ocasionales por avispas (Hymenoptera), escarabajos (Coleoptera) y moscas (Diptera), para un total de cuatro morfos (Fig. 23). Los visitantes florales minoritarios del orden Hymenoptera fueron observados en el ambiente Camellón; los del orden Coleoptera en los ambientes REPSA cerrado y REPSA abierto, y los del orden Diptera en el ambiente REPSA cerrado. La mayor diversidad de visitantes florales para *C. loniceroides* en los pedregales de CU se registró en el ambiente REPSA cerrado en donde se observaron abejas, una mosca y un escarabajo.



**Figura 23.** Porcentaje de tiempo de visita por visitante floral. Tiempo total de observación: 72.61 h.

## Exclusión de polinizadores

No se observó producción de frutos en las inflorescencias *C. loniceroides* para las cuales se excluyeron polinizadores, por lo que se infiere que esta especie depende de sus polinizadores para reproducirse.

## DISCUSIÓN

Este estudio aborda aspectos fenológicos y de visitación floral en *Cladocolea Ioniceroides* en los pedregales de Ciudad Universitaria, y complementa los pocos estudios que existen sobre aspectos de biología reproductiva en muérdagos de flores pequeñas, especialmente en México, de dos formas importantes. Primero, al estudiar áreas de vegetación natural con distintos grados de perturbación y grados de protección, las cuales se encuentran embebidas en una matriz urbana, este estudio constituye un puente entre estudios previos de muérdagos de flores pequeñas, los cuales se enfocaron en zonas rurales (Reyes Contreras, 1992) o urbanas (Cid Villamil, 2006). Adicionalmente, este estudio aborda una aproximación explícita y cuantitativa al estudio de aspectos de fenología floral y de visitación en relación a la perturbación de los ambientes estudiados.

### Fenología floral

El seguimiento fenológico realizado en este estudio consistió de dos partes. Por un lado, este estudio se enfocó en documentar aspectos básicos sobre la fenología floral de individuos de *C. Ioniceroides* en los pedregales de CU (p.ej., duración de la antesis a nivel de flor y de individuo) en función del tipo de flores que presentan (pistiladas o estaminadas) y los distintos ambientes en donde crecen (en relación a lo expuesto o perturbado del ambiente). Por otro lado, se buscó documentar la actividad floral de *C. Ioniceroides* a lo largo del año en los distintos ambientes.

Con respecto a la duración de la actividad reproductiva de *C. Ioniceroides* en los pedregales de CU, los resultados aquí obtenidos son consistentes con estudios pasados en el sentido de que la ventana de mayor actividad floral en *C. Ioniceroides* duró aproximadamente 4 meses. Sin embargo, la ventana fenológica de actividad reproductiva de *C. Ioniceroides* aquí documentada está desfasada con respecto a lo antes reportado: en los pedregales de CU, la ventana de floración activa de *C. Ioniceroides* se dio de mayo a septiembre, en lugar de marzo a julio, como se esperaba conforme a lo reportado por otros autores (Reyes Contreras, 1992; Cid Villamil, 2006). En este estudio, el pico de floración se dio hacia fines de julio y principios de agosto, cuando otros autores reportan el fin de la floración intensa (Reyes Contreras, 1992; Cid Villamil, 2006). Dicho desfase puede deberse a factores bióticos que incluyen el microambiente-- es decir, comparado con el estudio de Cid Villamil (2006), este estudio se realizó en áreas de origen natural, en

un tipo de suelo volcánico y vegetación de matorral xerófilo de altitud dominado por palo loco (*Senecio praecox*), que difiere al del resto de la cuenca del Valle de México. También, es posible que existan variaciones interanuales, como los resultados de este mismo estudio sugieren (la floración duró hasta noviembre en 2018, y hasta septiembre en 2019). Más estudios, con replicación de sitios, tipos de vegetación y a lo largo de varios años, son necesarios para entender la relación de estos distintos factores y su posible interacción en la fenología floral de *C. loniceroides* en el Valle de México y zonas cercanas al mismo.

Con respecto a la duración y temporalidad del periodo de floración en ambientes con distinto grado de perturbación, los resultados de este trabajo proporcionan evidencia de que la actividad floral es sincrónica en los tres tipos de ambiente estudiados (Camellón, REPSA abierto, REPSA cerrado), con una mayor amplitud en el ambiente más expuesto (Camellón, 134 días), en el cual también se documentó la producción de un mayor número total de unidades florales (822 inflorescencias a lo largo del periodo estudiado). La ventana de floración y el número total de flores producidas fue menor para el ambiente menos expuesto (REPSA cerrado, 98 días, 296 inflorescencias). Este resultado parecería estar en contradicción con el hecho de que el número de días que un individuo presenta flores en antesis, y la duración de la antesis de una flor, tienden a ser mayores en ambientes cerrados (REPSA cerrado) que en ambientes más expuestos (Camellón y REPSA abierto). Sin embargo, y de manera consistente con lo reportado previamente (Reyes Contreras, 1992; Cid Villamil, 2006), se observó que la floración no es sincrónica en los distintos individuos de *C. loniceroides* en los pedregales de CU, de forma que duración de la antesis (por flor y por individuo) puede estar desacoplada de la ventana de actividad floral general en los distintos ambientes. Así, no sólo los individuos florecen en tiempos distintos, sino que también en un mismo individuo las inflorescencias y ramas florecen asincrónicamente. Estudios que comparan la fenología floral en el interior de los bosques con aquella en fragmentos de bosque han documentado que en los ambientes de bordes las plantas pueden florecer antes que en el interior del bosque (Athayde y Morellato, 2014; Tucker Lima *et al.*, 2018). Esto es consistente con lo que se reporta aquí relativo a un comienzo anticipado de la actividad fenológica en el ambiente Camellón con respecto a los ambientes menos expuestos. Variaciones microambientales entre los ambientes aquí estudiados también pueden contribuir a explicar la variación fenológica entre los distintos ambientes estudiados (Camellón, REPSA abierto y REPSA

cerrado), pues el fotoperiodo, la irradiación, la temperatura y la precipitación son factores importantes en determinar patrones fenológicos (Borchert *et al.*, 2004).

Los resultados de este trabajo sugieren que en *C. loniceroides* podrían existir estrategias de floración distintas en ambientes distintos a nivel de individuo. El número de días que un individuo permaneció en antesis tiende a ser mayor en el ambiente menos expuesto (REPSA cerrado), contrastando con una menor duración del período de floración y número de flores producidas en dicho ambiente. Es decir, es posible que en ambientes cerrados el periodo de antesis a nivel de individuo podría, de cierto modo, compensar la menor duración de la antesis floral en dicho ambiente. Estrategias contrastantes entre ambientes pueden ser el resultado de regímenes de polinizadores distintos: en ambientes cerrados donde los polinizadores pueden ser más escasos (o menos eficientes) que en ambientes abiertos, una estrategia para garantizar el éxito reproductivo de un individuo puede ser mantener la producción floral por un periodo más extendido (Huang *et al.*, 2006; Yakimowski *et al.*, 2011; Wang *et al.*, 2012). También, es posible que estos efectos sean el reflejo de un menor crecimiento de los muérdagos en ambientes cerrados en comparación con ambientes expuestos; aquí se documenta que en los pedregales de CU, los individuos de *C. loniceroides* del ambiente REPSA cerrado tienen menor tamaño que los de ambientes más expuestos. Si bien los muérdagos del género *Cladocolea* adquieren sostén y algunos nutrientes de su hospedero, al ser plantas hemiparásitas, siguen realizando fotosíntesis, y por lo tanto, mayor acceso a radiación solar puede traducirse en mejor desempeño, crecimiento y potencial reproductivo.

Al evaluar la actividad fenológica de plantas con flores estaminadas en comparación a la de plantas con flores pistiladas en *C. loniceroides*, se observó que de forma global, se producen más flores pistiladas que estaminadas, y este resultado confirma lo observado para *C. loniceroides* en un área urbana al sur de la CDMX (Cid Villamil, 2006). Por otro lado, el patrón en el que los individuos tienden a permanecer en antesis un mayor número de días en el ambiente REPSA cerrado es más marcado en individuos con flores estaminadas. En general, se ha observado que una polinización rápida promueve la senescencia o el cierre de flores, reduciendo la longevidad floral y por lo tanto el despliegue (van Doorn, 1997). En al menos 25 familias de angiospermas se ha registrado que las plantas son capaces de ajustar su despliegue floral en función de la interacción entre el polen y el pistilo. Así, dado un nivel de actividad de polinizadores constante, una mayor duración de la antesis (a nivel de individuo) en flores estaminadas

en *C. loniceroides* podría ser una estrategia que compense el menor número de visitas global a estos individuos en el ambiente REPSA cerrado. Consistente con esta observación, en este estudio se observó una longevidad floral mayor en flores estaminadas de *C. loniceroides* en el ambiente menos expuesto, la cual no se observó en flores pistiladas.

### Visitación floral

Este es el primer estudio que aborda, de forma cuantitativa, aspectos de visitación floral en muérdagos de flores pequeñas en México, y que compara la visitación floral recibida por dichas plantas en ambientes con distinto grado de perturbación.

El tiempo de visitación floral total registrado en este estudio fue significativamente menor en el ambiente REPSA cerrado (12% del tiempo de visitación total) que en los ambientes Camellón y REPSA abierto (36% y 52%, respectivamente), para individuos de ambos sexos. En el ambiente menos expuesto los individuos de *C. loniceroides* son de menor tamaño (volumen), pero permanecen en antesis por más días a nivel individual (si bien la ventana de actividad floral global es también menor). Los resultados de este trabajo indican que el patrón de una menor visitación floral en el ambiente menos expuesto está mediado por un número de visitas menor, y no por una duración menor de cada evento de visita. Estos resultados son congruentes con la revisión realizada por Burgess *et al.* (2005) sobre visitas en el contexto de la fragmentación del ambiente. En dicho estudio, se analizaron los efectos de la fragmentación en la reproducción de diferentes especies de Nueva Zelanda, entre ellas el muérdago *P. tetrapetala*. De acuerdo con sus resultados, el ambiente al interior de la vegetación recibió menor visitación floral que ambientes aislados o en los bordes de los bosques estudiados (Burgess *et al.*, 2005).

Con base en los datos de fenología floral se esperaría que el mayor tiempo de visitación floral ocurriera en el ambiente más expuesto (Camellón), y el menor tiempo de visitación en el ambiente menos expuesto (REPSA cerrado). Si bien el tiempo de visitación total fue menor en el ambiente REPSA cerrado, la visitación floral no difirió significativamente entre ambos ambientes expuestos. En el ambiente REPSA abierto, las visitas individuales tuvieron una mayor duración en flores pistiladas y menor en las estaminadas, lo cual parece compensarse con un mayor número de visitas en las flores estaminadas en este ambiente. Sin embargo, a diferencia de otros estudios que documentan una marcada visitación diferencial entre sexos (p. ej., *Sagittaria*; Huang *et al.*,

2006; Yakimowski *et al.*, 2011; Wang *et al.*, 2012), en este estudio no se observaron diferencias globales significativas entre sexos en cuanto a visitación floral.

El visitador principal de *C. Ioniceroides* en todos los ambientes fue *Apis mellifera*, responsable de más del 99% de las visitas documentadas en este estudio. Este resultado es consistente con observaciones reportadas por otros autores, tanto para *C. Ioniceroides* (Cid Villamil, 2006) como para *C. microphylla* (Reyes Contreras, 2012) en áreas de la CDMX o del Estado de México, respectivamente, así como con descripciones del género *Cladocolea* en México en las que se menciona *A. mellifera* visitando flores de distintas especies del género (Henning, 2008; Galván-González *et al.*, 2017). De las 21 especies de insectos pertenecientes a los órdenes Hymenoptera, Lepidoptera y Diptera registrados como visitantes de *Struthanthus polyanthus*, un muérdago de flores pequeñas del Cerrado de Brasil, *A. mellifera* fue el visitador más importante (Arruda y Carvahlo, 2004). La abeja *A. mellifera* es un polinizador importante no sólo de muérdagos de flores pequeñas, sino que ha sido reportado también en muérdagos de flores grandes y llamativas (*Peraxilla tetrapetala*; Burgess *et al.*, 2005). De forma más general, *A. mellifera* desempeña un papel muy importante como polinizador no sólo en hortalizas y áreas naturales de zonas rurales, sino en ambientes urbanos (Hung *et al.*, 2018). Considerando el conjunto global de los resultados del presente estudio y observaciones de otros estudios y descripciones, los datos disponibles sobre visitación floral son consistentes con la hipótesis de entomofilia en esta especie. Es muy posible que este resultado sea también aplicable para el resto de los muérdagos de flores pequeñas, pero tal generalización requiere de estudio puntual.

El horario de mayor actividad de visitación floral en *C. Ioniceroides* en los pedregales de CU fue de 1400 a 1600h, consistente con lo que han reportado algunos estudios sobre la actividad de *A. mellifera* como polinizador (Fussell, 1992), pero no otros (Herrera, 1990; Woyke 1990). La ausencia de patrones generales en la actividad de forrajeo de las abejas sociales puede deberse en parte a que dicho comportamiento responde a necesidades de la colonia (las cuales pueden variar en el tiempo), y en su control están implicados patrones circadianos complejos (Bloch *et al.*, 2017), así como especialización ecológica y etológica (Klein *et al.*, 2019).

La diversidad de visitantes reportados aquí para *C. Ioniceroides* creciendo en los pedregales de CU es notablemente baja. Además de *A. mellifera*, se registraron visitantes

florales minoritarios (cuatro morfos en total) de Hymenoptera, Coleoptera, y Diptera, la mayoría de los cuales se concentró en el ambiente REPSA cerrado. Se ha observado que la abundancia y diversidad de polinizadores es proporcional a la cantidad de área con cobertura vegetal (Bennett y Isaacs, 2014; Wray y Elle, 2014; Cusser *et al.*, 2016). Si bien en este estudio no se cuantificó la cobertura vegetal por ambiente, es de esperarse que, al estar compuesto por remanentes de vegetación original, la cobertura vegetal y la diversidad vegetal sean mayores en el ambiente REPSA cerrado que en los otros dos ambientes. En los camellones y áreas de pedregal sin estatus de protección explícito, es común que se remueva la vegetación arvense como parte de las obras de mantenimiento del campus de CU (observación personal), dejando sólo los árboles y arbustos grandes. De hecho, varios camellones están conformados exclusivamente por árboles y pasto. La diversidad de visitantes en *C. loniceroides* extremadamente baja registrada aquí contrasta con la diversidad de visitantes registrados para el muérdago de flores pequeñas *Struthanthus polyanthus* en el Cerrado de Brasil (21 especies de Hymenoptera, Diptera y Lepidoptera). Una posible explicación de tan bajos niveles de visitantes florales en *C. loniceroides* puede descansar en que *C. loniceroides* no es una especie nativa de la CDMX, mientras que *S. polyanthus* sí lo es en el Cerrado de Brasil. Los primeros registros de *C. loniceroides* en la CDMX datan de apenas hace 45 años (1976; Cid Villamil, 2006). Las interacciones son mayores en número, tipo (positivas, neutras y negativas) y nivel de complejidad en sistemas que han coexistido por mayores periodos de tiempo que en situaciones donde la coexistencia es reciente (Theoharides y Dukes, 2007).

### Éxito de *Cladocolea loniceroides* en distintos ambientes

Los resultados de este estudio son consistentes con un mejor desempeño global de los muérdagos en ambientes más expuestos, y pueden explicar que los muérdagos tiendan a aumentar en incidencia en estos ambientes. Si bien los primeros registros de *C. loniceroides* en la CDMX fueron en 1976 (Cid Villamil, 2006), se estima que ya en 2013 el 40% de los 3.5 millones de árboles de la ciudad estaba afectado por muérdago, según datos del Instituto de Ecología, A.C. (INECOL), cerca del 80% tiene algún nivel de infestación (Villanueva-Almazán, 2021).

Las especies que experimentan introducciones recientes a nuevos ambientes (ya sean naturales o artificiales) son por un lado, liberadas de agentes negativos (como patógenos), pero también desprovistas de mutualistas (polinizadores, micorrizas) con los

que interactuaban en sus ambientes nativos (Theoharides y Duker, 2007). Se han documentado casos en los que surgen nuevas interacciones entre especies exóticas, las cuales favorecen el desempeño de ambos interactuantes en ambientes novedosos (Theoharides y Duker, 2007), y hay evidencia de que los mutualismos con polinizadores pueden evolucionar rápidamente (Richardson, 2000). Morales y Aizen (2002) analizaron la visitación floral de 30 especies de plantas (15 nativas y 15 exóticas) en ambientes con distinto grado de perturbación. Documentaron mayor visitación floral de especies exóticas por especies exóticas en ambientes perturbados, lo cual puede contribuir a la capacidad de las especies exóticas de aumentar su distribución geográfica. De los tres principales visitantes exóticos analizados por Morales y Aizen (2002; *A. mellifera*, *Bombus ruderatus*, *Vespa germanica*), *A. mellifera* mostró mayor preferencia por plantas herbáceas que son exitosas en ambientes altamente perturbados. Así, la interacción entre *A. mellifera* y *C. loniceroides* de la que este estudio da cuenta, podría ser un ejemplo de mutualismo entre especies exóticas, que puede incidir en el éxito de ambas especies en ambientes perturbados, como los pedregales de CU en la CDMX.

Las plantas con sistemas de polinización generalistas tienen ventaja sobre aquellas con sistemas de polinización especializados para extender su distribución geográfica; de hecho, un sistema de polinización generalista ha sido considerado dentro de las características que hacen a una especie ser catalogada como potencialmente 'invasora'. Las abejas introducidas, como *Apis mellifera*, han sido consideradas polinizadores cuya baja efectividad es compensada por su alta abundancia en sistemas alterados (Richardson, 2000). Los ambientes urbanos pueden ser menos susceptibles a limitación de polen resultado de la dilución de actividad de polinizadores "distráidos" con plantas nativas y abundantes de las comunidades naturales (Richardson, 2000). Por otro lado, este puede no ser el caso si los polinizadores son abundantes y activos (Richardson, 2000); recientemente se documentó que los ambientes urbanos pueden ser ambientes de alta diversidad (*hotspots*) para insectos del orden Hymenoptera, en particular para las abejas (Theodorou *et al.*, 2020), y la abeja *A. mellifera* es un polinizador importante no sólo en áreas rurales naturales o en sistemas agroecológicos (Hung *et al.*, 2018), sino en áreas urbanas (Hennig y Ghazoul, 2012). En este contexto, los resultados de esta tesis son consistentes con la hipótesis de que *A. mellifera* puede estar facilitando la expansión y colonización de áreas urbanas y semi-urbanas en México.

Si se considera el incremento en la ocurrencia de *C. loniceroides* en la CDMX en

el marco de las cuatro fases de la invasión biológica (1. transporte; 2. colonización; 3. establecimiento; 4. expansión en el nuevo hábitat; Theoharides y Dukes, 2007), se puede considerar que *C. loniceroides* se encuentra ya en la fase de expansión en este hábitat. Esto implica que ha superado los filtros biológicos que podrían evitar su expansión, y que en el caso de *C. loniceroides* implicarían la habilidad de usar árboles locales como hospederos, así como encontrar vectores que hagan posible su reproducción (polinizadores, dado que esta especie es dioica), y dispersión (Richardson, 2000; Theoharides y Dukes, 2007). Debido a que no hubo producción de frutos en inflorescencias excluidas, este estudio proporciona evidencia de que *C. loniceroides* depende de sus polinizadores para reproducirse.

La mayoría de los estudios en muérdagos se han enfocado en agentes dispersores, y este estudio, al abordar de forma cuantitativa aspectos de visitación floral en muérdagos de flores pequeñas en la CDMX, proporciona evidencia de que *C. loniceroides* muestra un mejor desempeño en ambientes expuestos, incluso en zonas urbanas. Los individuos en los ambientes camellón y REPSA abierto tienen un volumen significativamente mayor que los individuos en el ambiente REPSA cerrado. Las diferencias observadas en el tamaño de los muérdagos en los distintos ambientes podrían estar atribuidas a sus hospederos, pues en camellón y REPSA abierto, *C. loniceroides* se registró parasitando únicamente dos especies de árboles (*Fraxinus uhdei* y *Ligustrum japonicum*). Ambas especies han sido reportadas como principales hospederos en la Ciudad de México y son consideradas especies exóticas de la REPSA (Arriola-Padilla *et al.*, 2012; Castillo-Argüero *et al.*, 2009; Pérez Olvera *et al.*, 2006). Por otro lado, en el ambiente REPSA cerrado la mayoría de los individuos se encontraban parasitando arbustos de no más de 2 metros de altura. Además, los escasos individuos que se observaron parasitando árboles (*Schinus molle*, *Senna* sp.) tuvieron un tamaño notablemente mayor a los individuos parasitando arbustos.

El crecimiento diferencial de *C. loniceroides* en los diferentes ambientes puede deberse, como se mencionó con anterioridad, a un menor acceso a radiación solar en el ambiente REPSA cerrado. Otra explicación, no mutuamente excluyente, es que los tipos de hospederos disponibles para *C. loniceroides* podrían influir en el desempeño de estos muérdagos. Estudios han demostrado que las características fisiológicas de las plantas parásitas están influenciadas por las características de sus hospederos, de modo que los hospederos afectan la adecuación de las plantas que los parasitan (Bannister y Strong,

2001; Glatzel y Geils, 2009; Wang *et al.*, 2007). Por ejemplo, Bickford *et al.* (2005) demostró que el muérdago *Arceuthobium vaginatum* subsp. *cryptopodum* (Viscaceae) tiene un mayor crecimiento en hospederos que tienen una mejor absorción de agua y carbono. Igualmente, Bowie y Ward (2004) encontraron que el dosel del muérdago *Plicosepalus acaciae* (Loranthaceae) es mayor en individuos de *Acacia raddiana* con un mayor contenido de nitrógeno en comparación con individuos de *A. raddiana* con un menor contenido de nitrógeno. Estas son algunos de los posibles escenarios para explicar el menor tamaño de los individuos en el ambiente REPSA cerrado. A pesar de las posibles limitaciones que *C. Ioniceroides* enfrenta en el ambiente REPSA cerrado, su población persiste. Finalmente, ha habido quien ha sugerido que el aumento de temperaturas y cambios en los patrones de lluvia resultado del cambio climático podrían representar condiciones favorables para algunas especies de muérdago (Villanueva-Almazán, 2021).

## Videograbación

En los últimos años, el uso de cámaras en estudios sobre polinización ha ido en aumento debido a las ventajas que ofrece, en particular si se implementa como complemento al método de observación directa. Tales ventajas incluyen la posibilidad de observar a detalle (y repetidamente) visitas simultáneas en uno o más individuos, registrar la duración de las visitas y el comportamiento de los visitantes con precisión, y detectar visitas rápidas, todo esto sin implicar afectaciones en los resultados de las observaciones por la presencia misma del observador. Se ha observado que las ventajas del uso de videocámaras para el registro de visitantes florales son particularmente valiosas cuando la abundancia de visitantes es mayor (Gilpin *et al.*, 2017). Una desventaja en el uso de videocámaras es que el tiempo que toma obtener datos de visitación a partir de videos es considerable. En este estudio se obtuvieron 145.5 horas de observación en 18 días, lo cual habría significado un esfuerzo de varias personas para lograr las mismas horas en el mismo periodo de observación, o bien extender el muestreo por varias semanas, quizás sobrepasando el periodo de floración. Si bien obtener los videos en campo representa un esfuerzo de relativamente baja intensidad, es necesario considerar que tomar los datos a partir de los videos implica emplear mucho tiempo analizándolos, usando programas de reproducción, alternando aumentos distintos para detectar a los visitantes florales más pequeños, y regresando para observar el mismo cuadro repetidamente. Así, la inversión

final de tiempo en el estudio puede ser mayor comparada con la observación directa.

## CONCLUSIONES

De acuerdo con los resultados obtenidos y la discusión elaborada, se formulan las siguientes conclusiones de trabajo:

1. La actividad floral en *C. loniceroides* en los pedregales de CU duró aproximadamente 4 meses, y varió en distintos años. En 2018 se registró actividad floral continua hasta pasados mediados de noviembre, y en el 2019, entre el periodo comprendido entre marzo y finales de septiembre, con picos de floración (en los distintos ambientes) a fines de julio y principios de agosto.
2. En el ambiente abierto (Camellón), *C. loniceroides* tuvo una ventana fenológica más amplia y una mayor producción de unidades florales que en los ambientes menos expuestos (REPSA abierto y REPSA cerrado), los cuales estuvieron sucesivamente anidados en cuanto a duración y producción de unidades florales, siendo el de menor actividad el ambiente REPSA cerrado.
3. Globalmente, se produjeron más unidades florales pistiladas abiertas ( $\bar{X}= 126.4$ ) que estaminadas ( $\bar{X}= 56.22$ ), pero la producción de flores por día a nivel de individuo no difirió entre ambientes.
4. En ambientes abiertos (Camellón), *C. loniceroides* tuvo una mayor producción de flores y los individuos permanecieron con flores abiertas por un tiempo más corto que en ambientes cerrados, donde hubo una producción de flores menor, pero el número de días en que los individuos permanecen con flores abiertas fue mayor.
5. Las flores estaminadas de *C. loniceroides* duraron abiertas un promedio de 5 días, y las pistiladas tendieron a durar abiertas 1.5 días más. En ambientes expuestos, las flores estaminadas tendieron a tener una duración aún menor (4 días en promedio).
6. *C. loniceroides* depende de animales para su polinización.
7. En todos los ambientes estudiados, el visitante floral más importante fue la abeja *Apis mellifera*, la cual fue responsable del 99% del tiempo de visitación registrado para *C. loniceroides* en los pedregales de CU; el resto del tiempo de visita registrado fueron visitas incidentales de avispas, escarabajos y moscas.
8. Hubo más actividad de visitantes y tiempo de visitación en el horario 1400 a 1600h.

9. La visitación floral fue significativamente menor en el ambiente REPSA cerrado, la cual estuvo mediada por un menor número de visitas en este ambiente, no por una duración menor de cada evento de visitación floral.
10. En el ambiente REPSA cerrado, los individuos de *C. Ioniceroides* fueron de menor tamaño que en los ambientes más expuestos, pero esto no explica el menor tiempo de visitación floral recibido en dicho ambiente.
11. Se sugiere que la interacción de *C. Ioniceroides* con abejas *A. mellifera* puede ser un ejemplo de una interacción entre especies introducidas (exóticas) con consecuencias positivas para ambas.

Los estudios sobre la biología reproductiva de plantas permiten conocer su historia natural y brindan herramientas para comprender su dinámica y estructura poblacional.

Particularmente, contar con estas herramientas en plantas parásitas, como lo es *C. Ioniceroides*, nos permite entender los factores que determinan su distribución y desarrollar planes de manejo que permitan aprovechar sus efectos positivos y controlar sus poblaciones en sitios donde su densidad pueda tener un efecto negativo neto.

## REFERENCIAS

- Alvarado-Rosales, D. y L. de L. Saavedra-Romero. 2005. El género *Cladocolea* (Loranthaceae) en México: muérdago verdadero o injerto. *Revista Chapingo. Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 11(1): 5–9.
- Andrieu, E., A. Dornier, S. Rouifed, B. Schatz y P.O. Cheptou. 2009. The town Crepis and the country Crepis: How does fragmentation affect a plant-pollinator interaction? *Acta Oecologica* 35(1): 1–7.
- Anversa-Athayde, E. y L.P. Cerdeira-Morellato. 2014. Anthropogenic edges, isolation and the flowering time and fruit set of *Anadenanthera peregrina*, a cerrado savanna tree. *International Journal of Biometeorology* 58: 443–454.
- Arriola-Padilla, J.V., E. Bautista-Velasco, T. Tejeda-Hernández, A. González-Hernández y M.E. Romero-Sánchez. 2012. True mistletoes of the trees of Mexico City. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales* 4(19): 34–45.
- Arruda R. y L.N. Carvalho. 2004. Especificidade de hospedeiros por *Struthanthus polyanthus* (Loranthaceae) em uma área de Cerrado do Parque Estadual da Serra de Caldas Novas, GO, Brasil. *Bioscience Journal* 20(2): 211-214.
- Aukema, J.E. 2003. Vectors, viscin, and Viscaceae: mistletoes as parasites, mutualists, and resources. *Frontiers in Ecology* 1: 212–219.
- Azpeitia, F. y C. Lara. 2006. Reproductive biology and pollination of the parasitic plant *Psittacanthus calyculatus* (Loranthaceae) in Central México. *The Journal of the Torrey Botanical Society* 133(3): 429–438.
- Bach, C.E., D. Kelly y B.A. Hazlett. 2005. Forest edges benefit adults, but not seedlings, of the mistletoe *Alepis flavida* (Loranthaceae). *Journal of Ecology* 93(1): 79–86.
- Bannister, P. y G.L. Strong. 2001. Carbon and nitrogen isotope ratios, nitrogen content and heterotrophy in New Zealand mistletoes. *Oecologia* 126(1): 10–20.
- Barkman, T.J., J.R. McNeal, S.H. Lim, G. Coat, H.B. Croom, N.D. Young y C.W. DePamphilis. 2007. Mitochondrial DNA suggests at least 11 origins of parasitism in angiosperms and reveals genomic chimerism in parasitic plants. *BMC Evolutionary Biology* 7: 248.
- Bennett, A.B. y R. Isaacs. 2014. Landscape composition influences pollinators and pollination services in perennial biofuel plantings. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 193: 1–8.
- Bennetts, R.E., G.C. White, F.G. Hawksworth y S.E. Severs. 1996. The influence of dwarf mistletoe on bird communities in Colorado ponderosa pine forests. *Ecological Applications* 6: 899–909.
- Bickford, C.P., T.E. Kolb y B.W. Geils. 2005. Host physiological condition regulates parasitic plant performance: *Arceuthobium vaginatum* subsp. *cryptopodum* on *Pinus ponderosa*. *Oecologia* 146: 179–189.
- Borchert, R., S.A. Meyer, R.S. Felger y L. Porter-Bolland. 2004. Environmental control of flowering periodicity in Costa Rican and Mexican tropical dry forests. *Global Ecology and Biogeography* 13: 409–425.
- Boussim, I., D. Yonli, N. Medah, S. Guinko y G. Salle. 2012. Prospects for an integrated control of Loranthaceae species parasitizing *Vitellaria paradoxa* C. F. Gaertn in Burkina Faso. *International Journal of Biological and Chemical Sciences* 6: 355–364.

- Bowie, M. y D. Ward. 2004. Water and nutrient status of the mistletoe *Plicosepalus acaciae* parasitic on isolated Negev Desert populations of *Acacia raddiana* differing in level of mortality. *Journal of Arid Environments* 56: 487–508.
- Burgess, V.J., D. Kelly, A.W. Robertson y J.J. Ladley. 2005. Positive effects of forest edges on plant reproduction: literature review and a case study of bee visitation to flowers of *Peraxilla tetrapetala* (Loranthaceae). *New Zealand Ecological Society* 30: 179–190.
- Cano-Santana, Z., S. Castillo-Argüero, Y. Martínez-Orea, y S. Juárez-Orozco. 2008. Análisis de la riqueza vegetal y el valor de conservación de tres áreas incorporadas a la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, D.F. (México). *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 82: 1–14.
- Caraballo-Ortiz, M. A., A. González-Castro, S. Yang, C.W. dePamphilis y T.A. Carlo. 2017. Dissecting the contributions of dispersal and host properties to the local abundance of a tropical mistletoe. *Journal of Ecology* 105(6), 1657-1667.
- Castillo-Argüero, S., G. Montes-Cartas, M.A. Romero-Romero, Y. Martínez-Orea, P. Guadarrama-Chávez, I. Sánchez-Gallén y O. Núñez-Castillo. 2004. Dinámica y conservación de la flora del matorral xerófilo de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (D.F, México). *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 74: 51–75.
- Castillo-Argüero, S., Y. Martínez-Orea, J. Meave, M. Hernández-Apolinar, O. Núñez-Castillo, G. Santibañez-Andrade y P. Guadarrama-Chávez. 2009. Flora: susceptibilidad de la comunidad a la invasión de malezas nativas y exóticas. Biodiversidad del ecosistema del Pedregal de San Ángel. En A. Lot y Z. Cano-Santana (Eds.) *Biodiversidad del ecosistema del Pedregal de San Ángel*. Dirección General de Publicaciones UNAM. Ciudad de México, Mexico, pp. 538.
- Castro Freire, C., M. Bars Closel, E. Hasui y F. Nunes Ramos. 2013. Reproductive phenology, seed dispersal and seed predation in *Syagrus romanzoffiana* in a highly fragmented landscape. *Finnish Zoological and Botanical Publishing Board* 50(4): 220–228.
- Cid Villamil, R.M. 2006. Biología del desarrollo de *Cladocolea loniceroides* (van Tiegh.) Kuijt (Loranthaceae). Tesis de doctorado en Ciencias (Biología). Posgrado en Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Cusser, S., J.L. Neff y S. Jha. 2016. Natural land cover drives pollinator abundance and richness, leading to reductions in pollen limitation in cotton agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 226: 33–42.
- Díaz-Limón, M.P. 2014. Evaluación de la infestación por muérdago dentro del Bosque de Tlalpan, Ciudad de México. Tesis de licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Fuente, J.R. 2005. Crece la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel de Ciudad Universitaria. *Gaceta UNAM* 3813: 19–21.
- Fussell, M. 1992. Diurnal patterns of bee activity, flowering, and nectar reward per flower in tetraploid red clover. *New Zealand Journal of Agricultural Research* 35: 151-156.
- Galdiano, M.S., E.S. Calixto y H.M. Torezan-Silingardi. 2017. Variation of *Struthanthus polyanthus* (Loranthaceae) flower visitors in three different hosts. *Behavioral Ecology and Conservation Symposium*: 706–716.
- Galván-González, L.G., R. Cerros-Tlatilpa, A. Espejo-Serna y A.R. López-Ferrari. 2017.

- Cladocolea spathiflora* (Loranthaceae) a new species from Guerrero, Mexico. *Phytotaxa* 308: 295–300.
- Geils, B.W. e I. Vázquez-Collazos. 2002. Loranthaceae and Viscaceae in North America. In: Geils, B.W., T.J. Cibrián y B. Moody. (coords). *Mistletoes of North American Conifers*. Gen. Tech. Rep. RMRS-GTR-98. Ogden, UT: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station, pp. 1-8.
- Gilpin, A.M., A.J. Denham y D.J. Ayre. 2017. The use of digital video recorders in pollination biology. *Ecological Entomology* 42(2): 1–6.
- Glatzel, G. y B.W. Geils. 2009. Mistletoe ecophysiology: Host-parasite interactions. *Botany* 87: 10–15.
- González-Medrano, F. 2004. Las comunidades vegetales de México. 2da ed. Secretaria de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Instituto Nacional de Ecología, pp. 84.
- Hennig E.I. y J. Ghazoul. 2012. Pollinating animals in the urban environment. *Urban Ecosystems* 15: 149–166.
- Henning, S.H.J. 2008. Parasitic Flowering Plants. 1ra ed. Brill, Boston, pp. 456.
- Herrera, C.H. 1990. Daily patterns of pollinator activity, differential pollinating effectiveness, and floral resource availability, in a summer- flowering Mediterranean shrub. *OIKOS* 58: 277-288.
- Huang, S.Q., L.L. Tang, J.F. Sun y Y. Lu. 2006. Pollinator response to female and male floral display in a monoecious species and its implications for the evolution of floral dimorphism. *New Phytologist* 171(2): 417–424.
- Hung, K.L.J., J.M. Kingston, M. Albrecht, D.A. Holway y J.R. Kohn. 2018. The worldwide importance of honey bees as pollinators in natural habitats. *Proceedings of the Royal Society B* 285: 20172140.
- Irving, L.J. y D.D. Cameron. 2009. You are what you eat: Interactions between root parasitic plants and their hosts. *Advances in Botanical Research* 50: 87–138.
- Irwin, M.T. 2008. Feeding ecology of *Propithecus diadema* in forest fragments and continuous forest. *International Journal of Primatology* 29: 95–115.
- Kelly, D., J.J. Ladley y A.W. Robertson. 2004. Is dispersal easier than pollination? Two tests in New Zealand Loranthaceae. *New Zealand Journal of Botany* 42 (1): 89–103.
- Kelly, D., J.J. Ladley, A.W. Robertson, J. Edwards y D.C. Smith. 1996. The birds an the bees. *Nature* 384(1): 615.
- Kelly, D., J.J. Ladley, A.W. Robertson y D.A. Norton. 2000. Limited forest fragmentation improves reproduction in th declining New Zealand mistletoe *Peraxilla tetrapetala* (Loranthaceae). *New Zealand Journal of Ecology* 30(2): 179–190.
- Klein, S., C. Pasquaretta, X.J. He, C. Perry, E. Søvik, J. Devaud, A.B. Barron y M. Lihoreau. 2019. Honey bees increase their foraging performance and frequency of pollen trips through experience. *Scientific Reports* 9: 6778.
- Kuijt, J. 1975. The genus *Cladocolea*. *Journal of Arnold Arboretum* 56: 265–335.
- Ladley, J.J., D. Kelly y A.W. Robertson. 1997. Explosive flowering, nectar production, breeding systems, and pollinators of New Zealand mistletoes (Loranthaceae). *New Zealand Journal of Botany* 35(3): 345–360.
- Larson, D.L. 1996. Seed dispersal by specialist versus generalist foragers: The plant's perspective. *OIKOS* 76(1): 113-120.

- López de Buen, L. y Ornelas, J.F. 2001. Seed dispersal of the mistletoe *Psittacanthus schiedeanus* by birds in Central Veracruz, Mexico. *Biotropica* 33(3): 487–494.
- López De Buen, L., J.F. Ornelas y J.G. García-Franco. 2002. Mistletoe infection of trees located at fragmented forest edges in the cloud forests of Central Veracruz, Mexico. *Forest Ecology and Management* 164: 293–302.
- Lot, A. y P. Camarena. 2009. El pedregal de San Ángel de la ciudad México: Reserva ecológica urbana de la Universidad Nacional. En: Lot, A. y Cano-Santana, Z. (eds.). *Biodiversidad del ecosistema del Pedregal de San Ángel*. Universidad Nacional Autónoma de México, México, pp. 19-25.
- Maffei, H.M., G.M. Filip, N.E. Grulke, B.W. Oblinger, E.Q. Margolis y K.L. Chadwick. 2016. Pruning high-value Douglas-fir can reduce dwarf mistletoe severity and increase longevity in Central Oregon. *Forest Ecology and Management* 379: 11–19.
- Mann, W.F. y L.J. Musselman. 1981. Autotrophic growth of southern root parasites. *The American Midland Naturalist* 106: 203–205.
- March, W.A. y D.M. Watson. 2007. Parasites boost productivity: Effects of mistletoe on litterfall dynamics in a temperate Australian forest. *Oecologia* 154: 339–347.
- Mathiasen, R.L., D.C. Shaw, D.L. Nickrent y D.M. Watson. 2008. Mistletoes. Pathology, systematics, ecology, and management. *Plant Disease* 92(7): 988–1006.
- Matthies, D. 1997. Parasite - Host interactions in *Castilleja* and *Orthocarpus*. *Canadian Journal of Botany* 75: 1252–1260.
- Montague-Drake, R.M., D.B. Lindenmayer y R.B. Cunningham. 2009. Factors affecting site occupancy by woodland bird species of conservation concern. *Biological Conservation* 142: 2896–2903.
- Montgomery, B.R., D. Kelly, A.W. Robertson y J.J. Ladley. 2003. Pollinator behaviour, not increased resources, boosts seed set on forest edges in a New Zealand Lorantheaceous mistletoe. *New Zealand Journal of Botany* 41(2): 277–286.
- Morales, C.L. y M.A. Aizen. 2002. Does invasion of exotic plants promote invasion of exotic flower visitors? A case study from the temperate forests of the southern Andes. *Biological Invasions* 4: 87–100.
- Nickrent, D.L., V. Malécot, R. Vidal-Russell y J.P. Der. 2010. A revised classification of Santalales. *Taxon* 59(2): 538–558.
- Nickrent, D.L. 2020. Parasitic angiosperms: how often and how many?. *Taxon*, 69(1): 5-27.
- Norton, D.A. y P.J. De Lange. 1999. Host specificity in parasitic mistletoes (Loranthaceae) in New Zealand. *Functional Ecology* 13(4): 552–559.
- Pérez-Olvera, C.D.L.P., J. Ceja-Romero y G. Vela-Ramírez. 2006. Árboles y muérdagos: una relación que mata. *ContactoS* 59: 28–34.
- Press, M.C. y G.K. Phoenix. 2005. Impacts of parasitic plants on natural communities. *New Phytologist* 166: 737–751.
- Reid, N. 1990. Mutualistic interdependence between mistletoes (*Amyema quandang*), and spiny-cheeked honeyeaters and mistletoebirds in an arid woodland. *Australian Journal of Botany* 15: 175–190.
- REPSA, Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel. 2005. Portal. Disponible en línea en: <<http://www.repsa.unam.mx>>, última consulta: 20 marzo 2021.

- Restrepo, C. 1987. Aspectos ecológicos de la diseminación de cinco especies de muérdagos por aves. *Humboldtia* 1: 65–117.
- Reyes Contreras, M.A. 1992. Contribución al conocimiento de los muérdagos verdaderos (Loranthaceae), presentes en el municipio y área de influencia de Valle de Bravo, Estado de México. Tesis de licenciatura en Ingeniería agrícola. Facultad de Estudios Superiores Cuatitlán, Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Riba, R. 1963. Notas sobre la familia Loranthaceae y el parasitismo secundario. *Botanical Sciences* 28: 1-9.
- Richardson, D.M., N. Allsopp, C.M. D'Antonio, S.J. Milton y M. Rejmanek. Plant invasions – the role of mutualisms. *Biological Reviews*. 75: 65–93.
- Ricketts, T.H. 2004. Tropical forest fragments enhance pollinator activity in nearby coffee crops. *Conservation Biology* 18: 1262–1271.
- Robertson, A.W., D. Kelly, J.J. Ladley y A.D. Sparrow. 1999. Effects of pollinator loss on endemic New Zealand mistletoes (Loranthaceae). *Conservation Biology* 13: 499–508.
- Roetzer, T. y M. Wittenzeller. 2000. Phenology in central Europe – differences and trends of spring phenophases in urban and rural areas. *International Journal of Biometeorology* 44: 60–66.
- Těšitel, J., L. Plavcová y D.D. Cameron. 2010. Interactions between hemiparasitic plants and their hosts: The importance of organic carbon transfer. *Plant Signaling and Behavior* 5(9): 1072–1076.
- Theodorou, P., R. Radzevičiūtė, G. Lentendu, B. Kahnt, M. Husemann, C. Bleidorn, J. Settele, O.R. Schweiger, I. Grosse, T. Wubet, T.E. Murray y R.J. Paxton. 2020. Urban areas as hotspots for bees and pollination but not a panacea for all insects. *Nature Communications* 11:576.
- Theoharides, K.A. y Dukes J.S., 2007. Plant invasion across space and time: factors affecting nonindigenous species success during four stages of invasion. *New Phytologist* 176: 256–273.
- Tucker Lima, J.M., N.M. Caruso, J. Clugston y K.A. Kainer. 2018. Landscape change alters reproductive phenology and sex expression in *Attalea* palms (Arecaceae) of southwestern Amazonia. *Plant Ecology* 219: 1225–1245.
- Vaknin, Y., Y. Yom Tov y D. Eisikowitch. 1996. Flowering seasonality and flower characteristics of *Loranthus acaciae* Zucc. (Loranthaceae): Implications for advertisement and bird-pollination. *Sexual Plant Reproduction* 9: 279–285.
- van Doorn, W.G. 1997. Effects of pollination on floral attraction and longevity. *Journal of Experimental Botany* 48(314): 1615–1622.
- Varga, I., J. Taller, T. Baltazár, J. Hyvönen y P. Poczai. 2012. Leaf-spot disease on European mistletoe (*Viscum album*) caused by *Phaeobotryosphaeria visci*: A potential candidate for biological control. *Biotechnology Letters* 34: 1059–1065.
- Vidal-Russell, R. y D.L. Nickrent. 2008. Evolutionary relationships in the showy mistletoe family (Loranthaceae). *American Journal of Botany* 95: 1015–1029.
- Villanueva-Almanza, L. 2021. Rendición de cuentas: la deuda con nuestros árboles. Artículo de opinión. Este País. Disponible en internet: <https://estepais.com/ambiente/rendicion-de-cuentas-la-deuda-con-nuestros-arboles>. Fecha de acceso 21 marzo 2021.

- Wang, L., B. Kgope, P. D'Odorico y S. A. Macko. 2008. Carbon and nitrogen parasitism by a xylem-tapping mistletoe (*Tapinanthus oleifolius*) along the Kalahari Transect: A stable isotope study. *African Journal of Ecology* 46: 540–546.
- Wang, X., W. Zhou, J. Lu, H. Wang, C. Xiao, J. Xia y G. Liu. 2012. Effects of population size on synchronous display of female and male flowers and reproductive output in two monoecious *Sagittaria* species. *PLoS ONE* 7(10): 1–8.
- Watson, D.M. 2001. Mistletoe, a keystone resource in forest and woodlands worldwide. *Annual Review of Ecology and Systematics* 32: 219–249.
- Watson, D.M. 2015. Disproportionate declines in ground-foraging insectivorous birds after mistletoe removal. *PLoS ONE* 10(12): 1–12.
- Watson, D.M. y M. Herring. 2012. Mistletoe as a keystone resource: An experimental test. *Proceedings of Royal Society B* 279: 3853–3860.
- Wickham, H. 2016. *ggplot2: Elegant graphics for data analysis*. Springer-Verlag New York. ISBN 978-3-319-24277-4. <https://ggplot2.tidyverse.org>.
- Woyke J. 1992. Diurnal flight activity of African bees *Apis mellifera adansonii* in different seasons and zones of Ghana. *Apidologie* 23: 107 – 117.
- Wray, J.C. y E. Elle. 2014. Flowering phenology and nesting resources influence pollinator community composition in a fragmented ecosystem. *Landscape Ecology* 30(2): 261–272.
- Yakimowski, S.B., M. Glaetli y S.C.H. Barrett. 2011. Floral dimorphism in plant populations with combined versus separate sexes. *Annals of Botany* 108: 765–776.
- Yoshida, S., S. Cui, Y. Ichihashi y K. Shirasu. 2016. The haustorium, a specialized invasive organ in parasitic plants. *Annual Review of Plant Biology* 67: 643–667.
- Zambrano L., Z. Cano-Santana, A. Wegier, D. Arroyo-Lambaer, J.J. Zúñiga-Vega, A. Suárez, C.R. Bouchain, F. Gual Sill, J. Campo, P. Ortega-Larrocea, A. Fonseca, A.G. Ramos, H. Coronel-Arellano, M. Bonilla-Rodríguez, A. Castillo, M. Negrete-González, G.A. Ramírez-Cruz, J. Pérez-López y B. González-Calderón. 2019. Evaluating socio-ecological interactions for the management of protected urban green spaces. *Frontiers in Environmental Science*. 7:144.

## APÉNDICES

**Apéndice I.** Formato de caracterización de individuos de *Cladocolea loniceroides* (Loranthaceae) de los pedregales de Ciudad Universitaria, CDMX, México, seleccionados para ser videograbados en este estudio.

clave planta		
especie		
hembra/macho		
dimensiones planta (cm) (alto, ancho, profundidad)		
tamaño zona focal		
fenología área focal	#UFs botón	
	#UFs flor abierta	
	#UFs flor caduca	
	#UFs fruto	
Muérdagos vecinos dimensiones por individuo y sexo (F=hembra; M=masculina)	1 m	
	2 m	
	5 m	
	10 m	
hospedero		
fenología hospedero: estimado de % botones, flores abiertas, flores caducas, fruto		
árboles vecinos		
hábitat		
latitud		
longitud		
Notas		

**Apéndice II.** Resultados de las pruebas de Shapiro-Wilk y Levene utilizadas para evaluar los supuestos de normalidad y homocedasticidad respectivamente, para las variables incluidas en este estudio. Los análisis fueron realizados en R (versión 4.0.0; R Core Team, 2020).

Variable	Normalidad	Homocedasticidad	p-value	Prueba estadística
Fenología floral e inversión en reproducción				
Número total de botones femeninos	no	si	0.4344	Kruskal-Wallis
Número total de botones masculinos	no	si	0.0004	Kruskal-Wallis
Número total de flores femeninas en antesis	no	si	0.0974	Kruskal-Wallis
Número total de flores masculinas en antesis	no	no	0.4085	Kruskal-Wallis
Estimado de duración de la antesis de una flor femenina	no	si	0.3950	Kruskal-Wallis
Estimado de duración de la antesis de una flor masculina	si	si	0.0290	ANOVA
Número de días con flores femeninas en antesis	si	no	0.0038	Kruskal-Wallis
Número de días con flores masculinas en antesis	no	no	0.0004	Kruskal-Wallis
Visitación floral				
Porcentaje de tiempo de visitación, por ambiente	si	si	0.0023	ANOVA
Tamaño de los individuos, por ambiente	si	si	0.0229	ANOVA
Tiempo de visitación en flores femeninas, por ambiente	si	si	0.0608	ANOVA
Tiempo de visitación en flores masculinas, por ambiente	si	si	0.0186	ANOVA
Duración de una visita en inflorescencias femeninas, por ambiente	no	no	<0.0001	Kruskal-Wallis
Duración de una visita en inflorescencias masculinas, por ambiente	no	no	<0.0001	Kruskal-Wallis
Número de visitas en individuos femeninos, por ambiente	no	si	0.0040	Kruskal-Wallis
Número de visitas en individuos masculinos, por ambiente	si	si	<0.0001	ANOVA
Tasa de visitación en individuos femeninos, por ambiente	no	si	0.0664	Kruskal-Wallis
Tasa de visitación en individuos masculinos, por ambiente	si	si	0.0046	ANOVA
Porcentaje de tiempo visita por horario de observación	no	no	<0.0001	Kruskal-Wallis
Duración de una visita en inflorescencias femeninas, por horario de obs.	no	no	0.2710	Kruskal-Wallis
Duración de una visita en inflorescencias masculinas, por horario de obs.	no	no	<0.0001	Kruskal-Wallis
Número de visitas en individuos femeninos, por horario de observación	no	si	0.0004	Kruskal-Wallis
Número de visitas en individuos masculinos, por horario de observación	no	no	0.0007	Kruskal-Wallis
Tasa de visitación en individuos femeninos, por horario de observación	no	no	0.0004	Kruskal-Wallis
Tasa de visitación en individuos masculinos, por horario de observación	no	no	0.0007	Kruskal-Wallis