



UNIVERSIDAD MICHOACANA DE SAN NICOLÁS DE HIDALGO

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES SOBRE LOS RECURSOS NATURALES

Interacciones nutricionales y el ciclo biogeoquímico entre *Psittacanthus calyculatus* (Loranthaceae) y *Quercus deserticola* (Fagaceae) en la Cuenca de Cuitzeo, Michoacán

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRA EN CIENCIAS EN ECOLOGÍA INTEGRATIVA

PRESENTA

QFB. Fanny Nallely Echánove Ramos

DIRECTOR DE TESIS: Leonel López Toledo

CO-DIRECTOR DE TESIS: Antonio González Rodríguez



Morelia, Michoacán

Mayo 2017

AGRADECIMIENTOS

Al posgrado en Ciencias en Ecología Integrativa de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca otorgada para los estudios de Maestría con el número 574124.

Dr. Leonel López Toledo por aceptarme como su alumna y aceptar el reto de la biogeoquímica, por el tiempo dedicado y la confianza depositada.

Dr. Antonio González Rodríguez por siempre dar plena libertad y apoyo a nuevas ideas para la realización de este proyecto.

Dr. Felipe García Oliva por el apoyo y confianza en el uso de su laboratorio, así como los comentarios y aportes en la realización de este proyecto.

Dr. Eduardo Mendoza y Dr. Eduardo Cuevas por el tiempo y comentarios en cada tutorial y al proyecto en general.

Al Laboratorio de Biogeoquímica de Suelos del Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, UNAM

A Rodrigo Velázquez Duran por el apoyo durante los análisis de laboratorio.

A Mtro. Alberto Valencia por su apoyo en lo referente a cómputo e internet.

Al M. en C. Jesús Llanderal Mendoza por el apoyo en las salidas de campo.

Al proyecto DGAPA-PAPIIT-UNAM IV201015 por el apoyo económico otorgado.

A mis padres Imelda y Gerardo, por siempre apoyarme incondicionalmente en cada una de las metas que me he propuesto. Sin ustedes no habría sido posible.

A mis hermanos Monse y Gerardo por siempre estar ahí.

A Curicanery por siempre apoyarme y estar conmigo en todo momento en las buenas y en las malas.

A mis amigos y compañeros de la MCEI Angy, Coral, Agustín, Puc, Chapis, Fer, Oscar, Lupita, Noé y Charly, por los buenos ratos compartidos estos dos años de aprendizaje.

A mis amigos y compañeros del Laboratorio de Biogeoquímica, Pam, Beto, Gaby, Brenda, Karla y Emily, gracias por el apoyo en el arduo trabajo de laboratorio, las pláticas y los buenos ratos compartidos.

*Porque cada día es un comienzo nuevo,
porque esta es la hora y el mejor momento.*

Mario Benedetti

Tabla de contenido

| | |
|---|----|
| Resumen | 5 |
| Abstract | 6 |
| 1. Introducción general | 7 |
| 2. Objetivo general..... | 9 |
| 2.1 Objetivos particulares | 10 |
| 2.2. Estructura de la tesis | 11 |
| 3. La reabsorción como estrategia para la conservación de nutrientes en plantas y el papel de las plantas parásita en el funcionamiento de los ecosistemas forestales | 12 |
| 4. Effect of the mistletoe <i>Psittacanthus calyculatus</i> (Loranthaceae) on the nutrient dynamics of a host <i>Quercus</i> species in a soil fertility gradient..... | 33 |
| 5. Discusión general..... | 65 |
| 6.Conclusiones..... | 68 |

Resumen

Debido a la forma de vida de los muérdagos, a su amplia distribución y gran número de hospederos, han sido catalogados como plagas. A pesar de que los muérdagos afectan directamente a los hospederos, en la última década se han empezado a considerar como recursos clave, debido a sus contribuciones indirectas al funcionamiento de las comunidades bióticas. Tales contribuciones incluyen el aporte de recursos alimenticios, el incremento en la tasa de visita de polinizadores y el aumento de la fertilidad del suelo. Específicamente para el caso de la fertilidad del suelo, se ha propuesto que el incremento de nutrientes se debe a la producción de hojarasca enriquecida por el muérdago, ya que se ha encontrado que estas plantas realizan baja o nula reabsorción de nutrientes, conservando altas concentraciones de N y P en las hojas senescentes. Así, en el presente trabajo, se presenta una revisión bibliográfica acerca de la reabsorción como una estrategia de las plantas para evitar la limitación de nutrientes y del papel de los muérdagos en la dinámica de nutrientes y en el ecosistema en general.

Además, en el segundo capítulo se determinó el efecto del muérdago *Psittacanthus calyculatus* sobre el hospedero *Quercus deserticola*, particularmente en los procesos de intercambio de gases tales como la tasa fotosintética, la conductancia estomática, la transpiración y la eficiencia del uso del agua, así como en el retorno al suelo del carbono, el nitrógeno y el fósforo en un gradiente de disponibilidad de nutrientes. Nuestras hipótesis sugerían que las concentraciones de nutrientes serían mayores en el muérdago, intermedias en los individuos de encino no- hospedero y menores en los encinos hospederos. Además, esperábamos menor tasa de fotosíntesis y eficiencia en el uso del agua, mayor transpiración y conductancia estomática en el muérdago, así como una baja reabsorción de nutrientes del muérdago. Por último, esperábamos que los efectos de la presencia del muérdago en el hospedero y en el retorno de nutrientes fuera más fuerte en el sitio con menor fertilidad del suelo.

Para poner a prueba las hipótesis se colectaron muestras foliares (hojas y hojarasca) de *P. calyculatus*, *Q. deserticola* con muérdago y sin muérdago, así como suelo y mantillo bajo árboles con muérdago y sin muérdago. Los resultados mostraron que indudablemente la fisiología de *P. calyculatus* es similar a la de otros muérdagos. Los nutrientes foliares fueron mayores en el muérdago, sin diferencias entre hospederos infectados y no infectados. Dependiendo del sitio, el suelo y el mantillo bajo árboles con muérdago se encuentran enriquecidos principalmente de P y nutrientes disponibles. En cuanto a la reabsorción, se obtuvo un resultado inesperado ya que *P. calyculatus* realiza una alta reabsorción. Además, se encontró que el efecto del muérdago es mayor en el sitio con suelo pobre en nutrientes, afectando negativamente la actividad fotosintética y reabsorción de nutrientes del árbol hospedero.

Finalmente se puede concluir que: a) el efecto del muérdago no es detectable en los nutrientes foliares, ya que sus concentraciones son similares en los hospederos infectados y no infectados; b) *Psittacanthus calyculatus* podría estar

enriqueciendo el mantillo y el suelo bajo los árboles infectados; c) el efecto del muérdago es más evidente en sitios pobres en nutrientes, afectando la tasa fotosintética y la reabsorción de nutrientes del árbol hospedero.

Palabras clave: muérdago, nutrientes, plantas parásitas, reabsorción.

Abstract

As a result of their parasitic way of life of mistletoes, their wide distribution and large number of hosts, these plants have been classified as plagues. Mistletoes directly affect hosts; however, in the last decade they have been considered as key resources due to their indirect contributions to biotic communities. Such contributions range from the provision of food resources, the increase of pollinator visits and the contribution to soil fertility. In the case of soil fertility, it has been proposed that it is due to the enriched litterfall produced by the mistletoe, since it has been found that these plants perform low or no nutrient resorption in senescent leaves. In the present work, a literature review is presented on resorption as a strategy of plants to avoid nutrient limitation and the role of mistletoes in nutrient dynamics and in the ecosystem in general.

Also, in the second chapter the effect of the mistletoe *Psittacanthus calyculatus* on the host *Quercus deserticola* was analyzed, particularly on physiological processes such as photosynthetic rate, stomatal conductance, transpiration and water use efficiency, as well as on the return of C, N and P. Our hypothesis suggested that nutrient concentrations would be higher in the mistletoe, intermediate in non-host oaks and lower in host oaks. Also, we expected lower photosynthetic rate and water use efficiency and higher transpiration rate and stomatal conductance in *P. calyculatus* than in its host, as has been described for other mistletoe species, as well as low resorption of nutrients in the mistletoe. Finally, we expected these effects of the mistletoe to be stronger at sites with lower soil fertility. To test these hypotheses, leaves and litterfall of *P. calyculatus*, *Q. deserticola* with mistletoe and without mistletoe, as well as soil and litter under trees with mistletoe and without mistletoe were collected.

The physiology of *P. calyculatus* is similar to other hemiparasites, while the photosynthetic rate of the host in a nutrient-poor site is affected. Foliar nutrients are higher in the mistletoe, particularly P, with no differences between infected and noninfected hosts. Depending on the site, soil and litter under trees with mistletoe are enriched principally in P and available nutrients. In the resorption analysis, an unexpected result was obtained since the mistletoe performs a high resorption, besides negatively affecting the resorption of the host tree.

We can conclude: a) the effect of the mistletoe is not detectable in that foliar nutrients since they are similar in infected and noninfected hosts; b) *Psittacanthus calyculatus* could be enriching soil and litter, promoting soil fertility; c) the effect of the mistletoe is more evident in the nutrient poor site, affecting the photosynthetic rate and nutrient resorption of the host tree.

1. Introducción general

Las plantas parásitas están ampliamente distribuidas con más de 3000 especies en el mundo, con distintas formas de vida como hierbas y arbustos (Quested 2008), además de ser componentes de todos los tipos de vegetación terrestre incluyendo selvas, sabanas, desiertos y tundras (Kuijt 1969, Heide-Jorgensen 2008; Watson 2009).

El parasitismo se da mediante conexiones haustoriales con el árbol hospedero (Wilson y Calvin 2006), las cuales llevan a cabo la función de raíz. De acuerdo con el nivel de dependencia del hospedero para la obtención de nutrientes, las plantas parásitas se pueden clasificar en dos grandes grupos, las holoparásitas y las hemiparásitas (Watson 2009). Las holoparásitas dependen totalmente de su árbol hospedero para su ciclo de vida ya que no contienen clorofila (Lamber et al. 2008), mientras que las hemiparásitas absorben agua y sales minerales de su hospedero (Marchal 2009), también obteniendo de estos hasta un 60% de carbohidratos (Hull y Leonard 1964, Lamont 1983b, Watson 2001), pero también son capaces de realizar fotosíntesis (Tennakoon and Pate 1996; Zuber 2004; Hosseini et al. 2007; Mutlu et al. 2016).

Entre los efectos negativos que pueden ocasionar las plantas hemiparásitas al hospedero se encuentran la reducción del crecimiento y la reproducción, así como el incremento en la susceptibilidad a patógenos (Ferrell 1974, Hawksworth 1983, Knutson 1983, van Ommeren y Whitham 2002); y en casos extremos ocasionan la muerte del hospedero (Aukema 2003, Press and Phoenix 2005). Sin embargo, promueven una mayor dispersión de semillas dado que una mayor

cantidad de dispersores son atraídos por los recursos adicionales de frutos del muérdago (Van Ommeren and Whitham 2002; Carlo and Aukema 2005, Watson 2009).

En la última década se ha propuesto que las plantas parásitas realizan un papel importante en el retorno de nutrientes, ya que aportan una parte significativa de los nutrientes totales que entran al sistema de descomposición (Ndagurwa et al. 2016). Por lo tanto, habrá mayor liberación de nutrientes en la materia orgánica. Asimismo, los muérdagos pueden alterar las interacciones competitivas entre las especies hospederas y las no hospederas, a favor de las no hospederas y alejando a las comunidades de las plantas de la mono dominancia (Press y Phoenix 2005). Las plantas parásitas pueden aumentar de heterogeneidad de la disponibilidad de nutrientes (Fisher et al. 2013; Watson 2016).

En México, las plantas parásitas ocupan el segundo lugar entre las plagas y enfermedades forestales, después de los escarabajos descortezadores (CONAFOR 2012). Entre las especies de muérdago de México destaca la hemiparásita generalista *Psittacanthus calyculatus*, la cual parasita diversos hospederos como especies de los géneros *Quercus*, *Proposis*, *Fraxinus*, *Eucalyptus*, *Olea*, *Acacia*, *Mimosa* (Geils et al. 2002). Aunque en general se conoce la biología reproductiva de *P. calyculatus*, ha sido poco investigada la relación fisiológica y nutricional entre este muérdago y uno de sus hospederos más importantes, el encino *Quercus deserticola*. Por lo que la pregunta de investigación central de este estudio es ¿Cuál es el efecto fisiológico y nutricional de *P. calyculatus* sobre el árbol hospedero *Quercus deserticola*?

2. Objetivo general

Investigar el efecto del parasitismo por el muérdago *Psittacanthus calyculatus* sobre las funciones fisiológicas de intercambio de gases y el retorno de nutrientes del encino blanco *Quercus deserticola* en un gradiente de disponibilidad de nutrientes.

2.1 Objetivos particulares

1. Comparar las relaciones fisiológicas de intercambio de gases (fotosíntesis, conductancia estomática, transpiración y eficiencia del uso del agua) en el muérdago, árbol hospedero y no-hospedero.
2. Determinar los efectos por parasitismo en la dinámica de nutrientes (N, P y C) en un gradiente de disponibilidad de nutrientes del suelo, analizando hojas, hojarasca, mantillo y suelo de árboles hospederos y no-hospederos.
3. Evaluar la reabsorción de nutrientes (N y P) en el muérdago, los árboles hospederos y no-hospederos.

2.2. Estructura de la tesis

El primer capítulo está dirigido a una revisión bibliográfica de las estrategias que presentan las plantas para la conservación de nutrientes, centrado principalmente en la reabsorción de nutrientes, asimismo se incluye la importancia de las plantas parásitas en el funcionamiento de los bosques forestales.

En el segundo capítulo se investigó la interacción entre *Psittacanthus calyculathus* y *Quercus deserticola*, centrándose en las relaciones fisiológicas y en el retorno de nutrientes. Dentro de la fisiología se analizaron procesos como la fotosíntesis, la conductancia estomática, la transpiración y la eficiencia de uso del agua, mientras en las interacciones nutricionales se analizaron principalmente los macronutrientes C, N y P.

De esta manera, la presente tesis aporta información relevante de la interacción fisiológica y nutricional del muérdago y uno de sus hospederos; poniendo en contexto su papel como planta parásita.

3. La reabsorción como estrategia para la conservación de nutrientes en plantas y el papel de las plantas parásita en el funcionamiento de los ecosistemas forestales

Autores: Echánove Ramos Fanny, González Rodríguez Antonio, López Toledo Leonel, García Oliva Felipe

Resumen

La adquisición de nutrientes por las plantas no solo se centra en la absorción de nutrientes a partir del suelo, sino que depende de otras estrategias y adaptaciones para sobrellevar limitaciones que pueden presentarse en el hábitat en el que se encuentran. Este trabajo, es una revisión breve que sintetiza los aspectos principales del proceso de reabsorción, el cual permite reutilizar los nutrientes antes de la abscisión de las hojas y es una de las más importantes estrategias que muestran algunas plantas para optimizar la utilización de nutrientes primordiales, por lo que se considera el principal regulador de la cantidad de nitrógeno y fósforo que contienen las plantas. Asimismo, se discute el papel de las plantas parásitas en los ecosistemas, ya que han surgido nuevas investigaciones que las colocan como actores clave en el mantenimiento y retorno de nutrientes de los ecosistemas forestales.

Abstract

The acquisition of nutrients in plants, not only focuses on the absorption of nutrients from the soil, but depends on other strategies and adaptations, to tolerate limitations that may arise in the habitat in which they occur. This work is a brief review that synthesizes the main aspects of the reabsorption process, which allows to reuse the nutrients before the abscission of the leaves, and is one of the most important strategies that some plants use to optimize the use of very important nutrients, besides being considered the main regulator of the quantify of nitrogen and phosphorus within the plant biomass. It also discusses the role of parasitic plants in ecosystems, as new research has emerged that places them as key actors in the maintenance and return of nutrients in forest ecosystems.

Introducción

Reabsorción de nutrientes

Las plantas, como organismos sésiles, deben hacer frente a los cambios permanentes en la disponibilidad de nutrientes en el suelo, tanto en el tiempo como en el espacio. Por lo tanto, han evolucionado estrategias de adquisición y uso, no solo de macronutrientes, sino también de los micronutrientes, para enfrentar tales limitaciones. Sin embargo, el nitrógeno y el fósforo por lo general son los nutrientes principales que limitan el crecimiento vegetal en ambientes naturales (Koerselman y Meuleman, 1996; Chapin 1980; Aerst y Chapin, 2000; Jiang et al., 2012).

Una de estas estrategias es la reabsorción de nutrientes, la cual se asocia con la senescencia foliar y es uno de los mecanismos más eficientes de conservación de dichos elementos (Chapin, 1980; Chabot y Hicks, 1982; Aerts, 1990; Aerts, 1996) (Fig. 1). Del Arco et al. (1991) se refieren a la reabsorción como el uso repetido de las mismas unidades de algún nutriente por parte de la planta, maximizando su uso cuando en el suelo existe baja disponibilidad y así evitar su pérdida. De esta forma, la reabsorción permite que las plantas sean menos dependientes de la disponibilidad de nutrientes que proporciona el medio donde se encuentran (Aerts y Chapin, 2000; Lü et al., 2011; Jiang et al., 2012).

La reabsorción es el resultado de procesos tales como la descomposición enzimática de compuestos que contengan N y P en las hojas y la formación de una capa de abscisión que corta la trayectoria de transporte y que causa que la

hoja caiga (Lambers et al., 2008). Por lo tanto, existe una correlación positiva entre la pérdida de masa foliar durante la senescencia y la exportación hacia el floema de los nutrientes (Chapin y Kedrowski, 1983).

El proceso de reabsorción se lleva a cabo de acuerdo con patrones estacionales, según los cuales las plantas deciduas en las latitudes templadas reabsorben los nutrientes durante el otoño y los almacenan en invierno, para utilizarlos en primavera y sostener el crecimiento de las hojas (Millard y Grelet, 2010; Maillard et al., 2015). Sin embargo, investigaciones más recientes proponen que una alta reabsorción de nutrientes es una característica de la mayoría de las especies de plantas (Chapin y Kedrowski, 1983). La reabsorción se puede medir de dos maneras: determinando la eficiencia de reabsorción o la capacidad de reabsorción (Killingbeck, 1996; Bedirkurum-Çakir et al., 2010; Chávez-Vergara y García-Oliva, 2013). La primera es la proporción en que ha disminuido un nutriente antes de la abscisión, con base en el contenido de nutrientes dividido entre la masa por área foliar. En cambio, la capacidad de reabsorción es el contenido absoluto del nutriente en la hoja senescente, con base en el área foliar (Chávez-Vergara y García-Oliva, 2013).

Sin embargo, existen factores que reducen la eficiencia de reabsorción de nutrientes, tales como el estrés hídrico (Pugnaire y Chapin, 1992; Aerst y Chapin, 2000), el viento y la herbivoría, que puede desalojar una hoja antes de que pueda realizar la reabsorción completa (Chapin et al., 2011). Se ha reportado que la sequía disminuye la eficiencia de reabsorción del N y P en algunas plantas (Hocking, 1982; Killingbeck et al., 1990; Marchin et al., 2010).

Por otra parte, los nutrientes que no son reabsorbidos, se consideran de gran importancia para la calidad de la materia orgánica en el piso forestal (Yuan y Chen, 2009). Es fundamental tener presente que la reabsorción de nutrientes determina la calidad de la hojarasca y por lo tanto tiene un efecto considerable sobre su descomposición y sobre la liberación de nutrientes al suelo. En general, entre menor sea la eficiencia de reabsorción, mayor será la calidad de la hojarasca y más rápida su descomposición, lo que a su vez producirá una retroalimentación positiva para la disponibilidad de nutrientes en el suelo, incrementando la productividad de los ecosistemas y la velocidad de los ciclos biogeoquímicos (Redd et al., 2012; Vergutz et al., 2005; Mao et al., 2015).

Se sabe que, en promedio, alrededor del 50% del N y el P foliar se reciclan dentro de la planta a través de la reabsorción (Aerts, 1996; Marchin, 2010). Si bien, la reabsorción de otros nutrientes es menos eficiente, se puede considerar importante en los presupuestos de nutrientes de los ecosistemas forestales (Duchesne et al., 2001; Marchin et al., 2010).

Por otro lado, las hojas que cambian su coloración durante la senescencia, presentan una baja reabsorción, mientras que las hojas que se encuentran cerca de sumideros, los cuales capturan y almacenan CO₂ (CONAFOR 2013), como, por ejemplo, cerca de hojas nuevas, tienen una alta reabsorción. Por lo tanto, se sugiere que existe una interacción entre el sumidero de nutrientes y el transporte del floema (Nambiar y Fife, 1987; Chapin y Moilanen, 1991; Lambers et al., 2008).

Se ha encontrado que las especies con hojas de vida larga tienden a tener una baja concentración de nutrientes. Por lo que, en la senescencia, suelen tener mayor eficiencia de reabsorción a diferencia de las plantas con hojas de vida

corta, con el fin de reducir la pérdida de nutrientes (Aerts y Chapin, 2000). Asimismo, se ha demostrado que la alta reabsorción de nutrientes de las hojas senescentes es característica de la mayoría de las especies (Aerts, 1996). Cabe destacar que la longevidad foliar es más importante como mecanismo de conservación de nutrientes que un alto rendimiento de reabsorción (Escudero et al., 1992^a; Aerts, 1996). Por lo tanto, se espera que hojas de vida larga presenten menor calidad en el mantillo, con descomposición lenta (mayor dureza en hojarasca, mayor concentración de carbohidratos estructurales como celulosa, hemicelulosa y lignina, pobre en nitrógeno, poca movilidad de nutrientes en la biomasa microbiana) (Berendse, 1994; Grime et al., 1996; Berg et al., 1996; Aerts y Caluwe, 1997).

En resumen, se han identificado varias causas que determinan la reabsorción de nutrientes. En un trabajo realizado por Killingbeck (2004, ver en Estiarte et al., 2015), se propone que pueden incluirse: la fisiología de la planta, tomando en cuenta la energía disponible, la concentración de nutrientes, la actividad enzimática, la existencia de sumideros demandantes de nutrientes, así como las perturbaciones o el estrés que pueda presentarse durante la senescencia y, por último, el tiempo en el que se da la senescencia foliar.

Senescencia foliar

La senescencia consiste en la degradación de las células de la hoja, lo que llevará a la muerte celular, y posteriormente a la caída de las hojas. La degradación foliar es un antecedente para la reabsorción de los nutrientes y la última etapa en la vida

de las hojas (Woo et al., 2013). Este proceso se puede identificar de manera visual a través del cambio de coloración, donde las hojas pasan de un color verde a uno amarillo o rojo (Estiarte y Peñuelas, 2015).

El comienzo de la senescencia se da por una transformación desde el anabolismo al catabolismo. Esta transformación inicia con una disminución de la regulación de la fotosíntesis por parte de los genes asociados, y al mismo tiempo una regulación de los genes asociados a la senescencia (Guo y Gan, 2006; Zhang y Gan, 2012; Hickman et al., 2013; Woo et al., 2013). Posteriormente, se da la desintegración del cloroplasto, manteniéndose funcionales las mitocondrias y el núcleo (Keech et al., 2007). La coloración amarilla de las hojas, es provocada por la degradación de la clorofila al inicio del proceso, ocurriendo al inicio para evitar la formación de radicales libres de oxígeno que podrían afectar la actividad enzimática (Hortensteiner, 2006). La razón por la cual las mitocondrias permanecen íntegras, es para seguir suministrando energía en forma de ATP y carbono necesario para realizar la reabsorción de nutrientes (Keech et al., 2007).

Como ya se mencionó, entre los principales macronutrientes reabsorbidos durante la senescencia se encuentran el N, P, K y S (Aert, 1996; Killingberck, 1996; Lambers et al., 2008) los cuales se mueven a través del floema. Otros menos móviles como Ca y Mg son obtenidos al final del proceso (Vergutz et al., 2012). El Ca y Mg no suelen limitar el crecimiento de las plantas, por lo que resulta de bajo impacto su falta de reabsorción, exceptuando cuando se presenta lluvia ácida, lo cual reduce considerablemente su disponibilidad (Aber et al., 1998; Driscoll et al., 2001; Chapin et al., 2011), ya que aumenta la lixiviación de estos cationes.

Para la obtención de los minerales, es necesario degradar las macromoléculas que las contienen y transformarlas en las moléculas adecuadas para ser transportadas a través del floema de las hojas. Para esto se requiere una gran cantidad de hidrolasas tales como proteasas, ribonucleasas y lipasas (Mostowska, 2005), además de enzimas específicas para metabolizar el N y liberar amoníaco, siendo necesarias las enzimas para la síntesis de glutamina y asparagina. Estos dos son los aminoácidos preferenciales para el transporte del N en el floema. En cuanto al P, generalmente se transporta en forma inorgánica, aunque también se puede trasladar de manera orgánica, tanto por el floema como en el xilema (Peng y Li, 2005).

El caso de las plantas parásitas

Nutrición y efectos negativos sobre los hospederos

Los muérdagos constituyen un grupo heterogéneo de angiospermas que parasitan a otras plantas, comúnmente árboles o arbustos (Tesitel et al., 2010). Se estima que existen aproximadamente 4500 especies de plantas parásitas (Rubiales y Jorguensen, 2011; Lim et al., 2016), las cuales se encuentran distribuidas en todas las regiones terrestres del planeta y en todos los tipos de ecosistemas, incluyendo bosques tropicales, áridos y boreales (Norton y Carpenter, 1998; Waston, 2001, Show et al., 2004; Hosseini et al., 2008). Estas plantas no adquieren el agua y los nutrientes a partir del suelo, sino directamente de sus hospederos. Los muérdagos se clasifican en hemiparásitos y holoparásitos. Los primeros realizan fotosíntesis,

ya que contienen clorofila en sus hojas, mientras que los segundos viven totalmente a expensas de su árbol hospedero (Watson, 2009).

Los muérdagos hemiparásitos se caracterizan por tener haustorios, que son estructuras especializadas que cumplen la función de raíz. El haustorio penetra la corteza de las ramas de los hospederos hasta establecer contacto con los vasos conductores, de los cuales puede tomar más del 60% de los carbohidratos que requiere, así como el agua, minerales, aminoácidos e inclusive alcaloides (Seel y Jeschke, 1999; Jiang et al., 2004; Lehtonen et al., 2005; Cameron y Seel, 2007; Ameloot et al., 2008; Cuevas-Reyes et al., 2017). Por lo tanto, se consideran de manera general como perjudiciales para el árbol hospedero (Coleman, 1949; Hawksworth, 1983; Heather y Griffin, 1978; Reid et al., 1994; Watson, 2001; Cuevas-Reyes et al., 2011). Sus efectos son principalmente la deformación, la reducción del crecimiento, la disminución de la fotosíntesis, el aumento de la susceptibilidad a otros agentes patógenos o insectos, y la reducción de la longevidad del árbol hospedero (Pennings y Callaway, 2002; Press y Phoenix, 2005). Se tienen reportes de plantas parásitas en Suiza, donde la infección por *Viscum album* ssp. *austriacum* (muérdago de pino) causa la muerte del 10% de *Pinus sylvestris* en el valle Ródano (Dobbertin et al., 2005). En México, las plantas parásitas han alcanzado el segundo lugar entre las plagas y enfermedades forestales tratadas, después de los escarabajos descortezadores (CONAFOR, 2012). Como resultado, se estiman pérdidas anuales por más de dos millones de metros cúbicos de madera, sin considerar la muerte de los árboles y la predisposición a plagas y enfermedades forestales (Vázquez et al., 2006).

Estos efectos sobre los hospederos también pueden tener consecuencias a nivel de la productividad y la estructura de las comunidades, al afectar el equilibrio competitivo entre las especies que son hospederos y los que no los son (Press y Phoenix, 2005)

Efectos positivos

A pesar de lo anterior, en la actualidad se propone que los muérdagos pueden funcionar como un recurso clave en bosques y selvas, teniendo un efecto considerable en la composición y estructura de la fauna, debido a que proporcionan alimento y sitios de anidación a numerosas especies de aves, mamíferos e insectos, recursos que son especialmente importantes durante sequías y otros periodos de escasez (Watson, 2009).

Por otra parte, se ha propuesto que los costos de la infección de los árboles hospederos pueden ser compensados por los beneficios indirectos, incluyendo una mayor dispersión de semillas dado que una mayor cantidad de dispersores son atraídos por los recursos adicionales de frutos del muérdago (Van Ommeren y Whitham, 2002; Carlo y Aukema, 2005; Watson, 2009). Por lo tanto, a nivel comunitario, los muérdagos se pueden considerar como benefactores que redistribuyen los recursos para el bien común (Watson, 2009). De hecho, Watson (2001) propuso de manera formal que los muérdagos, y las plantas parásitas en general (Phoenix y Press, 2005), propician el aumento de la riqueza de especies a escala local y regional y tienen una influencia desproporcionada en la composición de la comunidad y procesos del ecosistema.

Por ejemplo, March y Watson (2010) plantean que la baja concentración de nutrientes en los árboles hospederos, especialmente en las ramas infectadas, podría verse compensada por la mayor concentración de nutrientes en la hojarasca del muérdago. Este es el caso en los bosques de eucalipto en Australia; en donde se encontró que los muérdagos pueden aumentar significativamente el retorno de nutrientes debido al volumen y calidad de la hojarasca que producen, la cual contiene el doble de N y cuatro veces más P que la hojarasca del hospedero (March y Watson 2010) (Fig. 2). Resultados similares fueron encontrados por Muvengwi et al. (2015), en hábitat de sabana semiárida. Asimismo, algunas especies de muérdagos presentan tasas más altas de senescencia y producción de hojas que sus hospederos, por lo que el aumento de volumen de hojarasca también puede ser contribuyente de mayor cantidad de nutrientes en este sistema; afectando su dinámica en términos de cantidad, periodicidad y estructura (March y Watson, 2007)

Lo anterior contribuye a confirmar el estatus del muérdago como un actor clave, pues se sugiere que el enriquecimiento de nutrientes a través de la caída de sus hojas puede ser un mecanismo de promoción de riqueza de especies, ya que puede conducir a una mayor heterogeneidad a pequeña escala en la productividad y la disponibilidad de alimentos para otras especies. Esta explicación se aplica a otras plantas parásitas con alto recambio de hojas enriquecidas, y la influencia a escala comunitaria de estas plantas es más evidente en los sistemas de baja productividad (Watson, 2009).

Además de aumentar la heterogeneidad a pequeña escala y la promoción de una mayor coexistencia de especies, las plantas parásitas pueden alterar la dinámica de sucesión (Shaw, Watson y Mathiasen, 2004; Ameloot et al., 2008; Watson y Herring, 2012) y controlar la propagación de especies exóticas (Yu et al., 2009; Watson, 2009), lo que sugiere que podrían ser utilizados más ampliamente para mejorar la recuperación de sus respectivas comunidades.

Interacciones bióticas de las plantas parásitas

Como se ha mencionado anteriormente, las plantas parásitas juegan un papel importante en el mantenimiento de la diversidad y se consideran especies clave, ya que proporcionan recursos a diferentes organismos, incluyendo la disponibilidad de frutos en temporadas donde hay fuentes insuficientes de otros alimentos (Matula et al., 2015).

La mayoría de las plantas parásitas son polinizadas por animales, y la mayor parte se basa en vectores animales para transportar sus semillas a nuevos hospederos. Mamíferos como los canguros, con frecuencia descansan a la sombra proporcionada por el denso follaje de las hojas semi-suculentas de *Exocarpus strictus* (Santalaceae), en contraparte con los bosques de eucaliptos que tienen escaso follaje (McGregor, 2007; Watson, 2009). Se ha reportado que algunas especies de varanos (*Varanus* spp) usan matas de muérdago (Loranthaceae) para dar emboscada a las aves (Rose, 1962; Watson, 2009).

Algunos muérdagos son utilizados por las aves como sitios preferentes de anidación (Cooney, Watson y Young, 2006; Watson, 2009). De igual forma, se tienen datos de varios estudios que demuestran las altas tasas de visita de aves y mamíferos a árboles infectados por plantas parásitas (Bennetts et al., 1996; Watson, 2009). Muchos mamíferos pequeños y de tamaño medio, en los bosques de coníferas de Norteamérica, usan los árboles infectados por muérdago enano como áreas de descanso; varios los utilizan para pasar el invierno (Parks, Bull y Tinnin, 1999; Watson, 2009).

Efectos de las plantas parásitas a nivel del ecosistema

Existen pocos estudios del rol que juegan las plantas parásitas en el funcionamiento del ecosistema. Se han descrito redes alimentarias donde se incluyen a las plantas parásitas, siendo consideradas como las principales reguladoras del flujo de energía y de la dinámica trófica (Lafferty, Dobson y Kuris, 2006; Watson, 2009). Los muérdagos causan efectos directos a través de la hojarasca, así como efectos indirectos mediados a través de los animales que los visitan (polinizadores, aves frugívoras, forrajeros entre otros) (Watson 2016). Por otro lado, contribuyen a aumentar la heterogeneidad espacial de la disponibilidad de nutrientes ya que la distribución es irregular (Ndagurwa et al., 2015). Esto a su vez, puede aumentar la biodiversidad de las especies a escala de ecosistema, ya que la diferencia en el suministro de recursos permitirá la coexistencia de diferentes especies (Press y Phoenix, 2005).

Por lo tanto, los muérdagos son potencialmente alteradores de la productividad del sotobosque, la estructura y composición de la comunidad de plantas, y del crecimiento y de la dinámica de competencia entre plantas, dando como resultado cambios de estructura y función del ecosistema (Muvengwi et al., 2015).

Conclusiones

Las diversas asociaciones y estrategias de las plantas son fundamentales para la obtención y conservación de los nutrientes. En particular, la reabsorción foliar de nutrientes es una estrategia de conservación de nutrientes que resulta fundamental para las plantas, pero que no necesariamente ha recibido la misma atención que otros aspectos de la nutrición vegetal. Por otro lado, destaca la estrategia de las plantas parásitas las cuales obtienen sus nutrientes no a partir del suelo, sino de otras plantas. El papel de las plantas parásitas en el ecosistema ha pasado de considerarse como enteramente negativo a positivo, pues se han hecho evidentes las múltiples vías ecológicas a través de las cuales pueden tener incidencia en la comunidad vegetal y en el ecosistema. Sin embargo, son necesarias más investigaciones que contribuyan a entender a los muérdagos no como plantas que viven a expensas de sus hospederos, sino como interactuantes simbióticos que proporciona beneficios que se reflejan a nivel ecosistema.

Referencias

- Aerts R. 1996. Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: are there general patterns? *Journal of Ecology*. 84:597-608
- Aerts R, Caluwe H. 1997. Nutritional and plant -mediated controls on leaf litter decomposition of *Carex* species. *Ecology*. 78:244-260
- Aerts R, Chapin III F. 2000. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Advances In Ecological Research* 30:1-67
- Ameloot E, Verlinden G, Boechx P, Verheyen K, Hermy M. 2008. Impact of hemiparasitic *Rhinanthus angustifolius* and *T. minor* on nitrogen availability in grasslands. *Plant Soil*. 311:255-268 doi: 10.1007/s11104-008-9640-2
- Arruda RL, Carvalho L, Del Claro K. 2006. Host specificity of a Brazilian mistletoe, *Struthanthus* aff. *polyanthus* (Loranthaceae), in cerrado tropical savanna. *Flora*. 201: 127-134.
- Butterfield BJ, Callaway RM. 2013. Mechanisms of plant competition a functional comparative approach to facilitation and its context dependence. *Functional Ecology*. 27:907-917 doi:10.1111/1365-2435.12019
- Callaway RM. 2007. Positive interactions and interdependence in plant communities. Dordrecht, the Netherlands: Springer.
- Chapin F, Kedrowski R. 1983. Seasonal changes in nitrogen and phosphorus fraction and autumn retranslocation in evergreen and deciduous taiga trees. *Ecology*. 2: 376-391

- Chapin III F, Matson P, Vitousek P. 2011. Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology. Segunda edición. Springer.
- Chávez Vergara B, García Oliva F. 2013. Consecuencias funcionales de la diferenciación taxonómica entre secciones del género *Quercus*: el caso de la reabsorción de nutrientes. *Biológicas*. 1: 1-7
- CONAFOR. 2013. Bosques, cambio climático y REDD+ en México. Guía básica. Segunda edición. pp 82.
- Del Arco JM, Escudero A, Garrido MV. 1991. Effects of site characteristics on nitrogen retranslocation from senescing leaves. *Ecology*. 72: 701-708
- Dobbertin, M. 2005. Forest growth as indicator of tree vitality and tree reaction to environmental stress: a review. *European Journal of Forest Research* 124: 319–333.
- Estiarte M, Peñuelas J. 2015. Alteration of the phenology of leaf senescence and fall in Winter deciduous species by climate change: effects of nutrient proficiency. *Global Change Biology*. 21:1005-1017
- Fisher J, Phoenix G, Childs D, Press M, Smith S, Pilkington M, Cameron D. 2013. Parasitic plant litter input: a novel indirect mechanism influencing plant community structure. *New Phytologist*. 198:222-231
- Hörtensteiner S. 2006. Chlorophyll degradation during senescence. *Annu. Rev. Plant Biology*. 57:55-77
- Hosseini S, Kartoolinejad, Mirnia SK, Tabibzadeh Z, Akbarinia M, Shayanmehr. 2008. The European mistletoe effects on leaves and nutritional elements of two host species in hyrcanian forests. *Silva Lusitana*. 16:229-237.

- Jiang C, Yu G, Li Y, Cao G, Yang Z, Sheng W, Yu W. 2012. Nutrient resorption of coexistence species in alpine meadow of the Qinghai-Tibetan plateau explains plant adaptation to nutrient-poor environment. *Ecological Engineering*. 44:1-9
- Keech O, Pesquet E, Ahad A, Askne A, Nordvall D, Vodnala S, Touminen H, Hurry V, Dizengremel P, Gardeström P. 2007. The different fates of mitochondria and chloroplasts during dark-induced senescence in Arabidopsis leaves. *Plant, Cell and Environment*. 30: 1523-1534
- Lambers H, Chapin III S, Pons T. 2008. Plant Physiological Ecology. Segunda edición. Springer.
- Lim Y, Rajabalaya R, Lee S, Tennakoon K, Le QV, Idris A, Zulkipli I, Keasberry N, David S. 2016. Parasitic mistletoes of the genera *Scurrula* and *Viscum*: From bench to bedside. *Molecules*. 21: 1048
doi:10.3390/molecules21081048
- Marchin R, Zeng H, Hoffmann W. 2010. Drought-deciduous behavior reduces nutrient losses from temperate deciduous trees under severe drought. *Oecologia* 163:845-854
- Tesitel J, Plavcova L, Cameron D. 2010. Interactions between hemiparasitic plants and their hosts. *Plant Signaling & Behavior*. 5:9,1072-1076.
- Maillard A, Diquélou S, Billard V, Laine P, Garnica M, Prudent M, Garcia J, Yvin J, Ourry A. 2015. Leaf mineral nutrient remobilization during leaf senescence and modulation by nutrient deficiency. *Frontiers in plant science*. 6-317

- Mao R, Zeng D, Zhang X, Song C. 2015. Responses of plant nutrient resorption to phosphorus addition in freshwater marsh of Northeast China. *Scientific Reports*. 5:8097
- March W, Watson D. 2010. The contribution of mistletoes to nutrient returns: Evidence for a critical role in nutrient cycling. *Austral Ecology*. 35:713-721
- Marchin R, Zeng H, Hoffmann W. 2010. Drought deciduous behavior reduces nutrient losses from temperate deciduous trees under severe drought. *Oecologia*. 163:845-854
- Matula R, Svátek M, Pálkova M, Volanik D, Vrska T. 2015. Mistletoe infection in an oak forest is influenced by competition and host size. *Plos One*. 10(5):e0127055.
- Mostowska A. 2005. Leaf senescence and photosynthesis. In: Handbook of Photosynthesis (ed. Pessarakli M), pp. 691–716. CRC Press, Taylor & Francis Group, Boca
- Muvengwi J, Ndagurwa H, Nyenda T. 2015. Enhanced soil nutrient concentrations beneath-canopy of savanna trees infected by mistletoes in a southern African savanna. *Journal of Arid Environments*. 116:25-28.
- Ndagurwa H, Dube J, Mlambo D. 2015. Decomposition and nutrient release patterns of mistletoe litters in a semi-arid savanna, southwest Zimbabwe. *Austral Ecology*. 40: 178-185
- Peng Z, Li C. 2005. Transport and partitioning of phosphorus in wheat as affected by P withdrawal during flag-leaf expansion. *Plant and Soil*. 268:1-11
- Press M, Phoenix G. 2005. Impacts of parasitic plants on natural communities. *New phytologist*. 166:737-751

- Vázquez I, Villa A, Madrigal S. 2006. Los muérdagos (Loranthaceae) en Michoacán. Libro Técnico núm. 2, Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias.
- Verguzt L, Manzoni S, Porporato A, Ferreira R, Jackson R. 2012. Global resorption efficiencies and concentrations of carbon and nutrients in leaves of terrestrial plants. *Ecological Monographs*. 82(2) 205-220
- Watson D. 2016. Fleshing out facilitation- reframing interaction networks beyond top-down versus bottom-up. *New Phytologist*. 211:803-808 doi: 10.1111/nph.14052
- Watson D, Herring M. 2012. Mistletoe as a keystone resource: an experimental test. *Pro. R. Soc. B*. 279,3853-3860
- Watson D. 2009. Parasitic plants as facilitators: more Dryad than Dracula? *Journal of Ecology*. 97:1151-1159.
- Watson D. 2001. Mistletoe—a keystone resource in forests and woodlands worldwide. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 32:219–49
- Watson M. 2009. Special feature facilitation in plant communities parasitic plants as facilitators: more Dryan than Dracula? *Journal of Ecology*. 97:1151-1159
- Watson M, Herring M. 2012 Mistletoe as a keystone resource: an experimental test. *Proceedings of the Royal Society*. 279:3853-3860.
- Woo H, Kim H, Nam H, Lim P. 2013. plant leaf senescence and death regulation by multiple layers of control and implications for aging in general. *Journal of Cell Science*. 126:4823-4833

Yuan Z, Chen Y. 2009. Global-scale patterns of nutrient resorption associated with latitude, temperature and precipitation. *Global Ecology and Biogeography*. 18:11-18



Figura 1. Esquema representativo de la senescencia foliar, donde: 1) rompimiento de la clorofila; 2) cambio de coloración de las hojas; 3) reciclamiento y almacén de nutrientes en ramas (reabsorción); 4) caída de hojarasca; 5) pérdida de hojas; 6) formación de nuevas hojas.

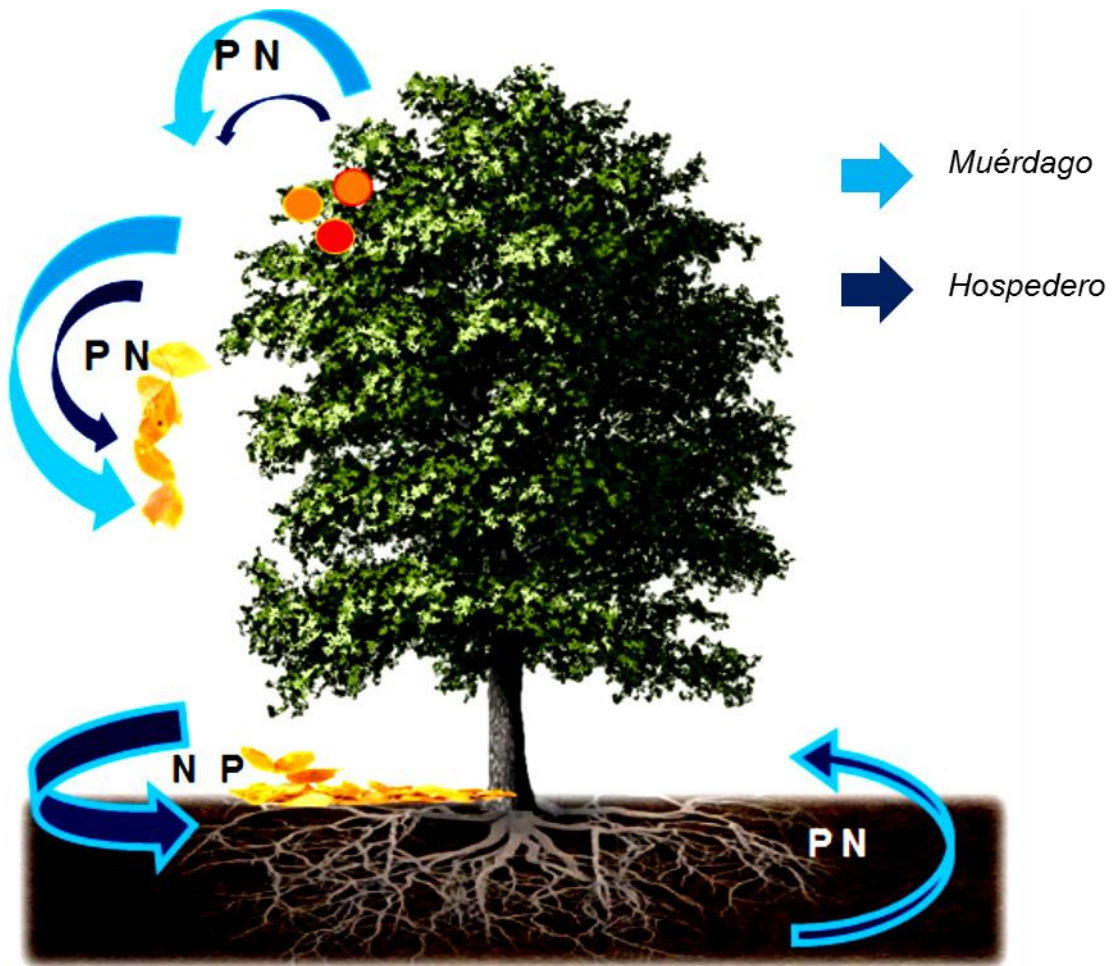


Figura 2. Esquema representativo del aporte de nutrientes del muérdago y su hospedero al retorno de nutrientes.

4. Effect of the mistletoe *Psittacanthus calyculatus* (Loranthaceae) on the nutrient dynamics of a host *Quercus* species in a soil fertility gradient.

Autores: Echánove Ramos Fanny, García Oliva Felipe, González Rodríguez Antonio, López Toledo Leonel.

Abstract

Mistletoe parasitism has been extensively studied in Mexico, focusing on its reproductive biology; however, the role of mistletoe in the return of nutrients, as well as its physiology has been little understood. In this research the physiological and nutritional interactions of the mistletoe *Psittacanthus calyculatus* parasitizing *Quercus deserticola*, in the Cuitzeo Basin, Michoacán, were analyzed. Particularly we are interested in the return of nutrients such as C, N and P, and in the photosynthetic rates, stomatal conductance, transpiration and water use efficiency. We found that our site presents a gradient of soil fertility. We found evidence of parasitism is higher in nutrient-poor sites, also affecting the photosynthetic rate and the reabsorption efficiency (N and P) of the host. The mistletoe presented high concentrations of C, N and P foliar, influencing the enrichment of the litter and the soil fertility under host trees. The physiological results were similar to previous contributions, where photosynthetic rates and water use efficiency are low, in contrast to high transpiration and stomatal conductance. In addition, our results support the "P-parasitism hypothesis". We conclude that the mistletoe has a greater impact on nutrient poor sites, besides playing an important role within the community, promoting the heterogeneity of resources and soil fertility, modifying the competitiveness of plants.

1. Introduction.

Hemiparasitic mistletoes can have a series of direct negative effects on their host trees, including deformation, higher susceptibility to pathogens (Ferrell 1974; Hawksworth 1983; Knutson 1983; van Ommeren et al. 2002), reduced growth rate and longevity (Press et al. 1987), diminished flower and fruit production, and eventually host death (Gutiérrez 1986; López de Buen et al. 2002; Tapia et al. 2011). As a consequence, these effects may alter competitive interactions between host and non-host species, potentially modifying community structure and composition (Penning and Callaway 2002). However, some authors have proposed that the costs of mistletoe infection on host trees may be compensated by indirect benefits, such as a higher seed dispersal resulting from a larger number of animal seed dispersers being attracted by the additional resources represented by mistletoe fruits (Van Ommeren and Whitham 2002; Carlo and Aukema 2005, Watson 2009).

Another less studied potential effect of mistletoe infection is the modification of nutrient dynamics (Press 1998, Queded et al. 2002, Queded et al. 2003). In general, there is a differential nutrient accumulation between the mistletoe and the host, with the higher concentrations usually being observed in the mistletoe tissues (Queded et al. 2003). These are attained through the specialized vascular structures of the mistletoe, called haustoria (Watson 2001), which are able to absorb water, minerals, aminoacids, sugars and even alkaloids from their host trees (Seel and Jeschke 1999; Jiang et al. 2004; Lehtonen et al. 2005; Cameron and Seel 2007; Ameloot et al. 2008). This capacity is associated to a higher

transpiration rate in the mistletoe than in the host (Schulze et al. 1984; Bannister et al. 2002), what results in hydrostatic pressure causing the flow of water with nutrients always being from the host to the parasite and not in the opposite direction (Ehleringer and Marshall 1995; Jorgensen 2004; Press and Phoenix 2005; Hosseini et al. 2008).

Mistletoes accumulate higher concentrations of N, P and K in their tissues than their hosts (Pate 1995; Llugany et al. 2009). Therefore, the production of nutrient-enriched litter by mistletoes is expected, since senescent leaves of these plants have also been reported to have low nutrient resorption (Lamont 1983; Pate 1995; Quested et al. 2002, 2003a, 2005; Fisher et al. 2013). This nutrient enrichment could then be reflected in the soil as a result of rapid litter decomposition (Watson and Herring 2012), favoring nutrient release and their acquisition by nearby plants (Quested et al. 2003). Since mistletoes are usually long-lived, these effects could occur for extended periods (Press 1998; Quested 2008; Spasojevic and Suding 2011), what could considerably influence biogeochemical cycles at a local scale (Press and Phoenix 2005). This scenario is particularly significant in the case of parasitic plants with a high turnover of nutrient-enriched leaves, and the influence of these plants at the community level is more evident in ecosystems with low productivity (Watson 2009).

Therefore, mistletoe infection has harmful effects at the level of individual host plants, but at the community level the presence of mistletoes can be considered favorable since it has positive effects on diversity through the redistribution of resources for the “common good” (Watson 2009). Therefore, it has even been suggested to redefine the mistletoe-host interaction as a mutualistic

relationship (Van Ommeren and Whitham 2002; Quested et al. 2003). Also, mistletoes can be considered keystone species or ecosystem engineers, since they modulate resource availability and induce biotic and abiotic changes (Jone et al. 1994; Press and Phoenix 2005).

In Mexico, infection by mistletoes is considered as the second most important group of forest plagues and diseases (CONAFOR 2012), after bark beetles. The Loranthaceae family is particularly notorious, including many species of hemiparasitic mistletoes that invade the host's phloem directly or indirectly (Condon and Kuijt, 1994; Strong and Bannister 2002). The main host tree genera of loranth mistletoes include *Quercus*, *Prosopis*, *Fraxinus*, *Eucalyptus*, *Olea*, *Acacia* and *Mimosa*, among many others (Geils et al. 2002). Mistletoes in this family are very colorful plants and are in general considered sublethal for their hosts, that is, depending on the intensity of the infection they can produce the premature death of their hosts, but this is infrequent in non perturbed systems (Smith 2000; Pennings and Callaway 2002; Cameron et al. 2005; Press and Phoenix 2005).

In this study, we investigated the effect of parasitism by the mistletoe *Psittacanthus calyculatus* (Loranthaceae) on the physiological functions of gas exchange (photosynthesis, transpiration and stomatal conductance) and on nutrient cycling of the white oak *Quercus deserticola* (Fagaceae) along a soil fertility gradient in Central México. The main goals were: 1) to compare gas exchange physiological functions between parasitized and nonparasitized oak individuals and the mistletoe; 2) to determine the effects of the parasitism on nutrient dynamics (N, P and C) along a gradient of soil nutrient availability, by

analyzing leaves, litterfall, litter and soil in parasitized and nonparasitized oaks; 3) to evaluate nutrient resorption efficiency (N, P and C) in the mistletoe and parasitized and nonparasitized oaks.

We hypothesized that nutrient concentrations would be higher in the mistletoe, intermediate in nonparasitized oaks and lower in parasitized oaks, with concomitant differences in the litterfall, litter and soil of the two oak conditions. Also, we expected lower photosynthetic rate and water use efficiency and higher transpiration rate and stomatal conductance in *P. calyculatus* than in its host, as has been described for other mistletoe species. Finally, we expected the effects of the mistletoe presence on the host and on nutrient return to be stronger at sites with lower soil fertility.

2. Methods

2.1. Study site and study system.

The study was conducted in oak forest fragments within the Cuitzeo Basin, located in the Trans-Mexican Volcanic Belt (TMVB) (19°30' – 20°05' N and 100° 35' - 101° 30' W). At this site, the average annual air temperature ranges between 14° and 20°C and the annual precipitation varies between 950 and 1200 mm. The dominant soil types are Vertisols, Luvisols, Andosols and Acrisols (Mendoza et al. 2006), developed on basaltic to dacitic lavas, volcanic conglomerates, ignimbrites or andesitic or rhyolitic breccias (COREMI 1995). The dominant natural vegetation type is oak forest, but mixed oak-pine forest is present at the higher and more humid areas and tropical scrubland in the dry sites (López et al. 2006).

The host tree species studied was *Quercus deserticola* Trel. (section *Quercus*) and the mistletoe species studied was *Psittacanthus calyculatus* (DC.) Don. (Loranthaceae). This mistletoe has fleshy leaves and large bright orange to red flowers that are mainly pollinated by hummingbirds (Azpeitia & Lara, 2006; Ramírez & Ornelas, 2010) and produces lipid-rich, one-seed fruits that are dispersed by several bird species (López de Buen & Ornelas, 1999, 2001; Lara et al., 2009; Ramírez & Ornelas, 2009, 2012). According to Kuijt (2009), this mistletoe species commonly parasitizes *Quercus* hosts along the TMVB and a broad host range (c. 50 host tree species of diverse Angiosperm genera) including non-native tree species in agricultural landscapes or near cities (Pérez-Crespo et al., 2016 and references therein). In this study, we focused on the host *Q. deserticola*, a Mexican endemic white oak inhabiting along the TMBV at altitudes between 2000 to 3000 m.a.s.l. in subtropical scrublands and oak forests. This oak grows as a small tree 2.5 to 10 m in height with oblanceolate leaves 3-16 cm long and 1.2 to 5 cm wide; the adaxial surface is dark green and the abaxial surface is pubescent and light green (Arizaga et al. 2009). This species is deciduous, with leaf flush beginning in the early rainy season (May), approximately 30% of the canopy is senescent by January, and all leaves are dropped in March (Chávez-Vergara et al. 2015).

Three oak forest fragments were selected within the Cuitzeo basin based on previous studies (Cuevas-Reyes et al. 2017) and personal observations of the presence of *P. calyculatus* on *Q. deserticola* trees: Atécuaro (19°58' N, 101°18' W), El Tigre (19°37' N, 101°52' W) and Capula (19°43' N, 101°26' W).

2.2.1. Leaf, litterfall, litter and soil sampling.

At each of the three sites we randomly selected ten parasitized (*Qd+Pc*) and ten nonparasitized (*Qd-Pc*) individuals, maintaining a minimum distance of 20 m between trees. In each of the ten plants selected for each plant condition 10-15 mature and undamaged sun leaves were collected randomly in November 2015. At the same time, a similar number of leaves were collected from one mistletoe (*Pc*) individual growing on each of the parasitized trees. The fresh green leaves were placed in plastic bags on ice and transported to the laboratory, where they were immediately scanned. Leaf area was determined on the digital images with the ImageJ Software. For litterfall collection, on April 2016 (when *Q. deserticola* starts dropping leaves; Chávez-Vergara et al. 2015), one litterfall tramp (70 x 100 cm) was placed under the 10 *Qd+Pc* and 10 *Qd-Pc* trees. The litterfall samples were collected, and transported to the laboratory in plastic bags. Before chemical analyses, green leaves and litterfall samples were dried to constant weight at 60°C for 72 h, and then grounded in a Thomas Scientific mill to pass through a 0.425 mm-mesh screen.

In November 2015, litter and soil samples were collected under the ten *Qd+Pc* and *Qd-Pc* trees. For litter collection, a polyvinyl chloride (PVC) ring of 160 mm was used as reference. Samples were taken 1 m apart from the trunk of each tree in a random direction. After sampling the litter, a sample of the uppermost 15 cm of mineral soil was extracted with a Dutch auger in the same position. The samples were transported to the laboratory in plastic bags and they were fresh weighted. The samples were divided in two parts: fresh samples were kept at 5°C

before laboratory analyses and the second part was dried at 60°C for 72 h, then weighed for water content estimation. The litter samples were grounded as described for green leaves, while the soil samples were grounded with a pestle and agate mortar before chemical analyses.

2.3. Laboratory Analyses.

All the Carbon (C) analyses were done using a total carbon analyzer UIC model CM5012 (Chicago, USA), while nitrogen (N) and phosphorus (P) forms were determined with a Braun-Luebbe Auto Analyzer 3 (Norderstedt, Germany). The pH of the fresh soil and litter was measured in 50 mL of distilled water in a relationship of 1:10 and 1:100, respectively, using a pH meter (Corning).

2.3.1. Total Nutrients.

With the dried samples, total C was determined by coulometric detection (Huffman 1977). Total N and P were determined by acid digestion with a mixture of concentrated H₂SO₄ and CuSO₄, then N was determined by the micro-Kjeldahl method (Bremmer 1996) and P was determined by the molybdate colorimetric method following ascorbic acid reduction (Murphy and Riley 1962).

2.3.2. Available nutrients

Using the fresh samples of litter and soil, NH₄⁺ and NO₃⁻ were extracted with 2 M KCl, filtered through Whatman No. 1 paper and determined colorimetrically by the phenol-hypochlorite method (Technicon 1977). Available P was extracted by NaHCO₃ 0.5 M, filtered through Whatman No. 42 paper and determined

colorimetrically by the Olsen method (Tiessen and Moir 1993). All data were expressed on a dry-weight basis.

2.3.3. Nutrient resorption efficiency.

Specific leaf area (SLA, expressed as mg cm^{-2}) was calculated with the leaf dry weight per leaf area. Then N and P concentrations of green leaves and litterfall were multiplied by SLA to obtain foliar nutrient content. Nitrogen resorption efficiency (NRE) and phosphorus resorption efficiency (PRE) were calculated by dividing mature green nutrient content (N or P) by litterfall nutrient content (N or P; Killingbeck 1996, Yuan et al. 2009).

2.4. Gas exchange parameters.

At each site, three *Qd+Pc* and three *Qd-Pc* *Q. deserticola* individuals were randomly selected for gas exchange measurements. At the same time, one *Pc* individual growing on each of the parasitized oaks was also measured. In each individual plant, three leaves exposed to the sun were chosen for measurements of photosynthesis rate, leaf conductance and transpiration using an IRGA LI-COR 6400 XT. For these measurements the temperature in the chamber was adjusted at 20 °C and the light intensity was set at $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

2.4. Statistical Analyses.

The nutrient concentrations were analyzed by nested ANOVA, condition ($Qd+Pc$, $Qd-Pc$ and Pc) was the main effect, and sites were the nested random effects within each condition. The condition factor had three levels for fresh leaves and litterfall, while the condition factor had two levels for litter and soil samples ($Qd+Pc$ and $Qd-Pc$). For litterfall, the site factor had only two levels (Capula and Atécuaro) because litterfall traps were lost at the El Tigre site. When ANOVA indicated significant factor effects ($p < 0.05$), mean comparisons were performed with the Tukey's HSD multiple comparison test (Sokal and Rohlf 1995). Data were log or arcsin transformed to meet ANOVA assumptions when required (Sokal and Rohlf 1995), but the data are reported in their original scale of measurement. All the analyses were performed with Rstudio (ver 3.3.1.) software. A canonical discriminant analysis was performed to assess multivariate differences in soil and litter variables among sites. This analysis was performed with the JMP 8 software (SAS Institute). Finally, correlations among the concentration of nutrients the soil, leaves and litter in $Pc+Qd$ and $Pc-Qd$.

3. Results

3.1. Soil nutrients

Total C and N concentrations were not affected by any factor analyzed, but total P concentration was lower in Atecuaro than in the other two sites (Table 1). In the same way, the C/N and N/P ratios were respectively lower and higher under

Qd+Pc in Atecuaro than under the same species condition in Capula. The Atecuaro site had the lowest available NH_4 and HPO_4 concentrations, while the Capula site had the lowest available NO_3 concentration, but the NH_4/NO_3 ratio was not different among sites (Table 1). These results suggest that the Atecuaro is a nutrient limited site, mainly by soil P.

3.3. Green leaves and litterfall nutrients.

The interaction condition-site affected green leaf nutrients and their ratios (Table 2). The C concentration in *Pc* leaves was lower than in the *Quercus* leaves in the Capula and El Tigre sites, but these differences disappears in the nutrient-poor site (Atecuaro). In contrast, the *Qc-Pc* leaves had lower N concentrations than the *Pc* leaves only in the Atecuaro site, while *Pc* leaves had higher P concentrations than both *Qd+Pc* and *Qd-Pc* individuals, except in the poor site (Atecuaro). Only in this site, the *Pc* leaves had significantly lower C/N and C/P ratios.

Condition did not affect nutrient concentrations and their ratios in the litterfall samples, with the exception of the P and C/P ratio, which was higher in the Atecuaro site than in the other two sites (El Tigre and Capula; Table 3). *Pc* had higher N leaf resorption than *Qc+Pc*, while *Qc-Pc* had no differences with *Pc* and *Qc+Pc* (82 %, 61% and 72% for *Pc*, *Qc+Pc* and *Qc-Pc*; respectively). The *Pc* had higher P leaf resorption (75.2%) than the *Qc+Pc* (54%) only in the Atecuaro site (Table 4).

3.3. Litter nutrients.

The C concentrations were not affected by any of the factors analyzed, while *Qc+Pc* had higher N concentration than *Qc-Pc* in the Atecuaro site. Similarly, *Qc+Pc* had higher P litter concentration than *Qc-P* independently of the site (4.7 and 4.3 mg g⁻¹ for *Qc+Pc* and *Qc-Pc*, respectively). Therefore, C/N and C/P ratios were lower and higher in the *Qc+Pc* litter than in the *Qc-Pc* litter but only in the Capula site (Table 6). The available NH⁴⁺ concentration was higher in the *Qc+Pc* litter than in the *Qc-Pc* litter independently of the site (70 and 35 μg g⁻¹, respectively). In contrast, there was no difference between the two conditions in the litter concentration of available NO³⁻ and HPO⁴⁻ (Table 5).

3.4 Plant physiology

The conditions had no differences in photosynthetic rate at all sites, but *Qd+Pc* in the nutrient poor site (Atecuaro) had lower values than in the other two sites (Capula and El Tigre; Table 6). Similarly, stomatal conductance and transpiration rate values were similar among plant conditions only in the poor site (Atecuaro), while the *Pc* had higher values than the other two conditions in the other two sites. Therefore, *Pc* had lower water use efficiency than the two conditions of *Quercus* individuals independently of the site (WUE: 5.3, 12.6 and 13.4 μmol CO₂ μmol⁻¹ H₂O for *Pc*, *Qd+Pc* and *Qd-Pc*, respectively).

Canonical discriminant analysis

In the soil, the concentration of NH_4^+ and P were the variables that contributed the most to discriminate among sites (Figure 1a), while in the litter these variables were the concentration of NO_3^- and the concentration of C (Figura 1b).

Correlations among soil, leaves and litter.

In the case of $Qd+Pc$, we found that the concentration of HPO_4^- in the soil is positively correlated with the P concentration in the leaves of the oak and also with the P concentration in the leaves of the mistletoe (Fig. 2a). There was also a positive correlation in the P concentration between the green leaves of the oak and the green leaves of the mistletoe. There was no correlation in the concentrations of N, P or C between the green leaves and the litterfall in the oak, but there was a positive correlation in the concentration of P between the green leaves and the litterfall of the mistletoe, and also between the litterfall of the oak and the litterfall of the mistletoe. In the oak, the concentration of C was negatively correlated, and the concentration of P positively correlated, between litterfall and litter but no correlations were observed between the litterfall of the mistletoe and the litter. Finally, the concentration of NO_3^- was positively correlated between the litter and the soil (Fig. 2b). In contrast, in the $Qd-Pc$ individuals the only correlation observed was in the concentration of N in the litterfall with NO_3^- and NH_4^+ in the litter.

Discussion

Our findings indicate that in our study site there is a gradient of soil fertility, mainly related with P concentration. We found that the effects of the mistletoe are related with this gradient, since the poorer site shows the strongest consequences of mistletoe infection on the host. This suggests that under suboptimal conditions, host trees are more susceptible to the negative effects of mistletoes. Similar results to the ones here presented were obtained for the mistletoe *Loranthus europaeus* and its *Quercus* spp. hosts. In that case, unfavorable environmental conditions for the host can be reflected in the proliferation of the mistletoe, causing an array of additional negative effects (Mayer 1982, Glatzel and Geils 2009). According to our results, *P. calyculatus* mainly affects the photosynthetic activity and resorption efficiency of *Q. deserticola*.

In contrast with the proposal of Schulze et al. (1984) who considered that the higher transpiration rates of mistletoes are a nitrogen-gathering mechanism (N-parasitism hypothesis), our results suggest that P is the limiting nutrient for *P. calyculatus*, as has also been proposed for other mistletoes (March and Watson 2010, Scalon et al. 2016), thus supporting the “P-parasitism” hypothesis (Scalon et al. 2016).

Nutrient return

Similarly, to other recent studies of the role of mistletoes on nutrient return (March and Watson 2007, Ndagurwa et al. 2013, 2014, 2015, 2016; Muvengwi et al. 2015; Mellado et al. 2016, Mutlu et al. 2016) *P. calyculatus* has high concentrations of

foliar nutrients and high litterfall quality, what promotes soil heterogeneity and productivity. In general, our results are comparable to those found in Belgium prairies (Ameloot et al. 2008) and African savannas (Ndagurwa et al. 2013, 2014a, 2015, 2016), where high concentrations of N and P have been found in relation to the mistletoe. However, sometimes mistletoes do not show a higher nutrient concentration than its host, as is the case of *Plicosepalus acaciae* which has a lower N concentration than its host *Acacia raddiana* (Bowie and Ward 2004).

Also, we found an enrichment of available nutrients (NO_3^- , NH_4^+ y HPO_4^-) in the soil under the *Qd+Pc* condition. Our results are similar to those of Ndagurwa et al. (2013) and Mellado et al. (2016) who found high mineralization and nitrification rates and high NH_4^+ and HPO_4^- concentrations under trees infected with mistletoes, promoting the creation of fertility islands.

High nutrient concentrations in the leaves of *P. calyculatus* are similar to those found in other mistletoes (Bannister et al. 2002; Mutlu et al. 2016). Our study shows that the leaves of *P. calyculatus* are enriched mainly in P. However, on other hosts such as *Fraxinus uhdei*, *Prosopis laevigata*, *Salix taxifolia* and *Ulmus divaricata*, it has been found that *P. calyculatus* does not accumulate P in the leaves (Raya et al. 2014). It has been proposed that the nutritional concentration in mistletoe leaves can vary according to the host (Madibela et al. 2004; Umucalilar et al. 2007; Ndagurwa et al. 2014). High P concentrations can be explained by the lack of connection of the haustorium with the host's phloem and by the high transpiration rates (Smith and Stewart 1990; Glatzel and Geils 2009; Türe et al. 2010).

In opposition to the view that mistletoes perform low nutrient resorption before leaf abscission (Pate et al. 1992; Quested et al. 2002, Ndagurwa et al. 2013), we found evidence of high nutrient resorption in *P. calyculatus* (N: 82% and P:79%). A high resorption could indicate that the cost of obtaining nutrients from the xylem of the host is higher than resorption (Scalon et al. 2016). This in turn suggests that *P. calyculatus* is nutrient-limited when it parasitizes *Q. deserticola* at the studied sites. Interestingly, our results suggest that parasitism by *P. calyculatus* disrupts the resorption capacity of the oak, since our results indicate that on average *Qd-Pc* trees perform about 20% higher resorption than *Qd+Pc* at the site with lower nutrient availability.

The nutritional enrichment of the litter under *Qd+Pc* trees that we observed here coincide with previous reports for several mistletoe species (March and Watson 2010; Fisher et al. 2013; Ndagurwa et al. 2014). Our findings indicate a high concentration of available nutrients (NO_3^- , NH_4^+ y HPO_4^-), comparable to the high mineralization observed in African savannas under the host trees of the mistletoe *Erianthemum ngamicum* (Ndagurwa et al. 2013). It has been suggested that this increased mineralization can be a result of the more intense light passing through the less dense crowns of parasitized and, eventually, death trees (Mellado et al. 2016). Therefore, the multiple effects of mistletoes can promote heterogeneity and produce changes in the community structure (Fisher et al. 2013). Therefore, our second hypothesis is partially supported, because nutrient enrichment showed a site effect and not all nutrients showed a high concentration.

Gas exchange functions in P. calyculatus and Q. deserticola

Psittacanthus calyculatus showed elevated conductance and transpiration rates, low photosynthetic capacity and, therefore, low water use efficiency (WUE), as has been commonly found in mistletoes (Schulze et al. 1984; Strong et al. 2000; Glatzel and Geils 2009, Le et al. 2016). The generally low WUE of the mistletoes imposes a severe stress on their hosts (Ziegler et al. 2009; Sangüesa-Barreda et al 2012, 2013; Mutlu et al. 2016). Interestingly, *Qd+Pc* trees, at the site with low nutrients, showed a lower photosynthetic rate, suggesting possible negative effects of the parasitism on the physiology of the host.

In conclusion, the results of this study indicate that the mistletoe *P. calyculatus* is associated to high P concentrations through the whole nutrient cycle, increasing the quality of the organic matter and soil fertility. Therefore, mistletoes are able to alter the structure and composition of the plant communities through multiple effects, including the increase of resource heterogeneity and the modification of plant competition dynamics (Ndagurwa et al. 2015)

Acknowledgements

Rodrigo Velázquez-Duran for the help in the laboratory analyses, and Alberto Valencia for the help in the computational support. Jesús Llanderal Mendoza for physiological measurements in the field.

References

- Ameloot E, Verlinden G, Boeckx P, Verheyen K, Hermy M (2008) Impact of hemiparasitic *Rhinanthus angustifolius* and *R. minor* on nitrogen availability in grasslands. *Plant Soil* 311:255-268. doi: 10.1007/s11104-008-9640-2
- Arizaga S, Martínez J, Salcedo M, Bello M (2009) Manual de la biodiversidad de encinos michoacanos. 1ra edición. pp 47-48
- Bannister P, Strong G, Andrew I (2002) Differential accumulation of nutrient elements in some New Zealand mistletoes and their hosts. *Functional Plant Biology* 29:1309-1318
- Bowie M, Ward D (2004) Water and nutrient status 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
- Bremmer J (1996) Nitrogen- Total in: Spark G, Summer M, Tabatabai M, Helmke P. *Methods of soil analyses Part 3: Chemical Analyses*. Soil Science Society of America. Madison, WI. pp1085-1121
- Chávez Vergara B.M, González Rodríguez A, Etchevers J, Oyama K, García Oliva F (2015) Foliar nutrient resorption constrains soil nutrient transformations under two native oak species in a temperate deciduous forest in Mexico. *European Journal of Forest Research*. doi:10.1007/s10342,015-089-1
- COREMI (1995) *Monografía Geologico- Minera del Estado de Michoacán*. Consejo de Recursos Minerales. ISBN 968-7710-44-2. México, 176pp
- Cuevas Reyes P, Pérez López G, Maldonado López Y, González Rodríguez A (2017) Effects of herbivory and mistletoe infection by *Psittacanthus*

calyculatus on nutritional quality and chemical defecse of *Quercus deserticola* along Mexican forest fragments. Plant Ecology. doi:10.1007/s11258,017,0721-2

Fisher J, Phoenix G, Childs D, Press M, Smith S, Pilkington M, Cameron D (2013) Parasitic plant litter input: a novel indirect mechanism influencing plant community structure. New Phytologist 198:222-231. doi: 10.1111/nph.12144

Geils B, Cibrián J, Moody B (2002) Mistletoes of North American Conifers. USDA Forest Service General Technical Report RMRS-GTR-98, pp 11-14

Glatzel G, Geils B.W (2009) Mistletoe ecophysiology: host-parasite interactions. Botany 87:10-15. doi:10.1139/B08-096

Hosseini S, Kartolinejad D, Mirnia S, Tabibzadeh Z, Akbarinia M, Shayanmehr F (2008) The European mistletoe effects on leaves and nutritional elements of two host species in Hyrcanian Forests. Silva Lusitana 16(2): 229-237

Kuij J (2009) Monograph of *Psittacanthus* (Loranthaceae) Systematic Botany Monographs 66:1-361

Le Q-V, Tennakoon KU, Metali F, Lim LB. L, Bolin JF (2016) Host specific variation in photosynthesis of an obligate xylem-tapping mistletoe *Dendrophthoe curvata* in a Bornean heath forest. Nordic Journal of Botany 34: 235-243. doi: 10.1111/njb.00628.

Llugany M, Lombini A, Dinelli E, Poschenrieder C, Barcelo J (2009) Transfer of selected mineral nutrients and trace elements in the host- hemiparasite association, *Cistus Odontites lutea*, growing on and off metal-polluted sites. Plant Biology 1435-8603. doi:10.1111/j.1438-8677.2008.00094.x

- López E, G. Bocco M, Mendoza A, Velázquez, Aguirre-Rivera J.R (2006) Peasant migration and land-use change at the watershed level: a GIS-based approach in Central Mexico. *Agricultural Systems* 90: 62-78
- March W, Watson D (2007) Parasites boost productivity: effects of mistletoe on litterfall dynamics in a temperate Australian forest. *Oecologia* 154:339-347. doi: 10.1007/s00442-007-0835-7
- March W, Watson D (2010) The contribution of mistletoe to nutrient returns: Evidence for a critical role in nutrient cycling. *Austral Ecology* 35:713-721. doi:10.1111/j.1442-9993.2009.02056.x
- Mellado A, Morillas L, Gallardo A, Zamora R (2016) Temporal dynamic of parasite-mediated linkages between the forest canopy and soil processes and the microbial community. *New Phytologist* 211: 1382-1392. doi 10.1111/nph.13984
- Mendoza M.E, Bocco G, Bravo M, López-Granados E, Osterkamp W.R. (2006) Predicting water-surface fluctuation of continental lakes: ARS and GIS based approach in central Mexico. *Water Resources Management* 20:291-311
- Mutlu S, Osma E, Ilhan V, Turkoglu HI, Atici O (2016) Mistletoe (*Viscum álbium*) reduces the growth of the Scots pine by accumulating essential nutrient elements in its structure as a trap. *Trees* 30:815-824. doi 10.1007/s00468-015-1323-z

- Muvengwi J, Ndagurwa H, Nyenda T (2015) Enhanced soil nutrient concentrations beneath-canopy of savanna trees infected by mistletoes in a southern African savanna. *Journal of Arid Environments* 116:25-28 doi:10.1111/aec.12191
- Murphy J, Riley JP (1962) A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Analytica Chimica Acta* 27:31-36
- Ndagurwa H, Dube J, Mlambo D (2013) The influence of mistletoes on nitrogen cycling in a semi-arid savanna, south-west Zimbabwe. *Journal of Tropical Ecology* 29:147-159. doi: 10.1017/SO266467413000096
- Ndagurwa H, Dube J, Mlambo D (2014) The influence of mistletoes on nutrient cycling in a semi-arid savanna, southwest Zimbabwe. *Plant Ecology* 215:15-26. doi:10.1007/s11258-013-0275-x
- Ndagurwa H, Dube J, Mlambo D (2015) Decomposition and nutrient release patterns of mistletoe litters in a semi-arid savanna, southwest Zimbabwe. *Austral Ecology* 40:178-185. doi: 10.1111/aec.12191
- Ndagurwa H, Ndarevani P, Muvengwi J, Maponga T (2016) Mistletoe via input of nutrient-rich increases nutrient supply and enhance plant species composition and growth in a semi-arid savanna, southwest Zimbabwe. *Plant Ecology* 217:1095-1104. doi: 10.1007/s11258-016-0635-4
- Penning S, Callaway R (2002) Parasitic plants: parallels and contrast with herbivores. *Oecologia* 131:479-489. doi: 10.1007/s00442-002-0923-7
- Pérez Crespo M.J, Lara C, Ornelas J.F (2016) Uncorrelated mistletoe infection patterns and mating success with local host specialization in *Psittacanthus calyculatus* (Loranthaceae) *Evolutionary Ecology* 30:1061-1080. doi: 10.1007/s10682-016-9866-z

- Press M, Phoenix G (2005) Impacts of parasitic plants on natural communities. *New Phytologist* 166:737-751. doi:10.1111/j.1469-8137.2005.01358.x
- Press M, Tuohy J, Stewart G (1987) Gas Exchange characteristics of the *Sorghum Striga* host-parasite association. *Plant Physiologist* 84:814-819.
- Quested H, Press M, Callaghan T (2003) Litter of the hemiparasite *Bartsia alpina* enhances plant growth: evidence for a functional role in nutrient cycling. *Oecologia* 135:606-614. doi:10.1007/s00442-003-1225-4
- Ramírez M. M, Ornelas J.F (2012) Cross-infection experiments of *Psittacanthus schiedeanus* (Loranthaceae): effects of host provenance, gut passage and host fate on mistletoe seedling survival. *Plant Disease* 96:780-787.
- Ramírez M.M, Ornelas J.F (2010) Pollination and nectar production of *Psittacanthus schiedeanus* (Loranthaceae) in central Veracruz, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 87:61-67
- Raya J, Ramírez G, Covarrubias J, Acevedo B, Aguirre C (2014) Contenido mineral y de clorofila de la hemiparásita *Psittacanthus calyculatus* (DC) G. Don y de cuatro de sus árboles hospederos. *Revista Chapingo serie ciencias forestales y del ambiente* 109-117. doi: 10.5154/r.rchscfa.2013.06.017
- Scalon M, Wright I, Franco A (2016) To recycle or steal? Nutrient resorption in Australian and Brazilian mistletoes from three low-phosphorus site. *Oikos* 000:001-0082016

- Schulze E.D, Turner N.C, Glatzel G (1984) Carbon, water and nutrient relations of two mistletoes and their host: a hypothesis. *Plant, Cell & Environment* 7:293-299
- Sokal RR, Rohlf FJ (1995) *Biometry*. Freeman and Company, San Francisco, pp 832
- Spasojevic M, Suding K (2011) Contrasting effects of hemiparasites on ecosystem processes: can positive effects offset the negative of parasitism? *Oecologia* 165:193-200. doi: 10.1007/s00442-010-1726-x
- Strong G, Bannister P (2002) Water relations of temperate mistletoes on various host. *Functional Plant Biology* 29:89-96.
- Strong G, Bannister P, Burritt D (2000) Are mistletoes shade plants? CO₂ assimilation and chlorophyll fluorescence of temperate mistletoe and their hosts. *Annals of Botany* 85:511-519. doi:10.1006/anbo.1999.1098
- Tapia R, Torre B, Alfonso C, Valdez J, González G, Bretado J, Campos J (2011) Análisis de la abundancia e infección por muérdago en Sierra Fría Aguascalientes, México. *Madera y Bosques* 17:19-33
- Tiessen H, Moir JO (1993) Characterization of available P by sequential extraction. En: Carter MR (ed) *Soil Sampling and Methods of Analysis*. Lewis Publishers, Boca Raton, pp 75-85
- Türe C, Böcük H, Asan Z (2010) Nutritional relationships between hemi-parasitic mistletoe and some of its deciduous host in different habitats. *Biologia* 65/5:859-867. doi: 10.2478/s11756-010-0088-5

- Van Ommeren R, Whitham T (2002) Changes in interactions between juniper and mistletoe mediated by shared avian frugivores: parasitism to potential mutualism. *Oecologia* 130:281-288. doi: 10.1007/s004420100792
- Watson D (2001) Mistletoe- a keystone resource in forests and woodlands worldwide. *Annual Review of Ecology and Systematics* 32:219-49
- Watson D (2009) Special feature facilitation in plant communities parasitic plants as facilitators: more Dryad than Dracula? *Journal of Ecology* 97:1151-1159. doi:10.1111/j.1365-2745.2009-01576.x
- Watson D, Herring M (2012) Mistletoe as a keystone resource: an experimental test. *Proceedings of the Royal Society B* 279:3853-3860. doi:10.1098/rspb.2012.0856
- Yuan Z, Chen Y (2009) Global – scale patterns of nutrient resorption associated with latitude, temperatura and precipitation. *Global Ecology and Biogeography*. 18:11-18. doi: 10.1111/j.1466-8238.2008.00425.x

Table 1. Means and standard errors (in parenthesis) for the concentrations of total nutrients and their ratios (C/P, C/N and N/P) and the concentrations of available nutrients in the soil under parasitized (Qd+Pc) and nonparasitized (Qd-Pc) *Q. deserticola* trees at three different sites, and results of a nested ANOVA. F values, and significance level ($p < 0.05^*$, $p < 0.01^{**}$, $p < 0.001^{***}$) are presented. Capital letters indicate differences between conditions within the same site and lowercase letters indicate differences among sites for the same condition. n.s. = nonsignificant.

| Site | Atécuaro | | Capula | | El Tigre | | Condition | S*C |
|--|--------------------------|--------------------------|-------------------------|-------------------------|-------------------------|--------------------------|---------------------|---------------------|
| Condition | Qd+Pc | Qd-Pc | Qd+Pc | Qd-Pc | Qd+Pc | Qd-Pc | F(p) | F(p) |
| Total nutrient concentration (mg g ⁻¹) | | | | | | | | |
| C | 46(11.4) | 46(9.3) | 63.5(9.3) | 52.9(8.1) | 46(10.2) | 63(7.6) | ns | ns |
| N | 4.7(0.7) | 3.6(0.6) | 4(0.6) | 4.8(0.5) | 4.3(0.6) | 4.2(0.4) | ns | ns |
| P | 0.5(0.1) ^{Ab} | 0.4(0.1) ^{Ab} | 1(0.1) ^{Aa} | 0.9(0.1) ^{Aa} | 0.8(0.1) ^{Aab} | 0.9(0.1) ^{Aa} | ns | 8.7 ^{***} |
| Total nutrient ratios | | | | | | | | |
| C/N | 11.5(1.1) ^{Ab} | 12.2(0.9) ^{Aa} | 15.3(0.9) ^{Aa} | 14(0.8) ^{Aa} | 13(1) ^{Aab} | 14.4(0.7) ^{Aa} | ns | 3.55 [*] |
| C/P | 86.7(19.3) | 93.9(15.7) | 72.2(15.7) | 56.5(13.6) | 67.8(17.2) | 78.5(12.8) | ns | ns |
| N/P | 8.4(1.3) ^{Aa} | 7.7(1) ^{Aa} | 4.4(1) ^{Ab} | 4.9(0.9) ^{Aa} | 7.7(1.2) ^{Aab} | 5.3(0.8) ^{Aa} | ns | 3.79 ^{**} |
| Available nutrient concentration (µg g ⁻¹) | | | | | | | | |
| NH ₄ ⁺ | 2.6(0.09) ^{Ab} | 2.4(0.07) ^{Ab} | 2.9(0.06) ^{Aa} | 2.7(0.06) ^{Aa} | 2.8(0.07) ^{Aa} | 2.6(0.06) ^{Aab} | 11.79 ^{**} | 6.65 ^{**} |
| NO ₃ ⁻ | 36.8(8.3) ^{Aab} | 30.9(6.7) ^{Aa} | 23.4(6.2) ^{Ab} | 13.4(5.8) ^{Ab} | 45.0(6.7) ^{Aa} | 38.2(5.5) ^{Aa} | ns | 6.95 ^{***} |
| NH ₄ ⁺ /NO ₃ ⁻ | 0.06(0.008) | 0.07(0.008) | 0.07(0.01) | 0.12(0.01) | 0.07(0.008) | 0.06(0.008) | ns | ns |
| HPO ₄ ⁻ | 61.9(40.1) ^{Ab} | 62.5(33.9) ^{Ab} | 297.1(33) ^{Aa} | 154(31) ^{Bab} | 135.4(36) ^{Aa} | 171.2(37) ^{Aa} | ns | 9.7 ^{***} |

Table 2. Means and standard errors (in parenthesis) for the concentration of total nutrients and their ratios (C/N, C/P y N/P) for green leaves of three plant conditions (*Pc*, *Qd+Pc* and *Qd-Pc*) at three different sites, and results of a nested ANOVA. F values and significance level ($p < 0.05^*$, $p < 0.01^{**}$, $p < 0.001^{***}$) are presented. Capital letters indicate differences between conditions within the same site and lowercase letters indicate differences among sites for the same condition. n.s. = nonsignificant.

| Site | Atécuaro | | | Capula | | | El Tigre | | | Condition | S*C |
|--|---------------------------|---------------------------|---------------------------|----------------------------|----------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|
| Condition | <i>Pc</i> | <i>Qd+Pc</i> | <i>Qd-Pc</i> | <i>Pc</i> | <i>Qd+Pc</i> | <i>Qd-Pc</i> | <i>Pc</i> | <i>Qd+Pc</i> | <i>Qd-Pc</i> | F(p) | F(p) |
| Total nutrient concentration (mg g ⁻¹) | | | | | | | | | | | |
| C (mg g ⁻¹) | 406.8(9.7) ^{Aa} | 445.6(9.7) ^{Aa} | 442.7(10.3) ^{Aa} | 419.4(9.7) ^{Ba} | 467.7(9.7) ^{Aa} | 456.5(9.7) ^{Aa} | 409(9.7) ^{Ba} | 476.4(9.7) ^{Aa} | 483.4(9.7) ^{Aa} | 26.4 ^{***} | 2.6 [*] |
| N (mg g ⁻¹) | 17(1.2) ^{Aa} | 13.3(1.2) ^{ABa} | 10(1.2) ^{Bb} | 14.7(1.2) ^{Aa} | 14.8(1.2) ^{Aa} | 16.7(1.2) ^{Aa} | 17.9(1.2) ^{Aa} | 13.8(1.2) ^{Aa} | 14.7(1.2) ^{Aab} | 4.2 [*] | 3.1 ^{**} |
| P (mg g ⁻¹) | 3.5(0.1) ^{Aa} | 2.2(0.1) ^{Aa} | 1.5(0.1) ^{Aa} | 2.6(0.1) ^{Aa} | 2.2(0.1) ^{Ba} | 2.4(0.1) ^{ABa} | 2.2(0.1) ^{Aa} | 1.6(0.1) ^{Ba} | 1.5(0.1) ^{Ba} | 26.2 ^{***} | 8.9 ^{***} |
| Total nutrient ratios | | | | | | | | | | | |
| C/N | 26.3(2.9) ^{Ba} | 34.4(2.9) ^{ABa} | 44.9(3.3) ^{Aa} | 31.2(2.9) ^{Aa} | 32.9(2.9) ^{Aa} | 28.1(2.9) ^{Ab} | 24.6(2.9) ^{Aa} | 35.4(2.9) ^{Aa} | 33.7(2.9) ^{Aab} | 8.12(2,79) ^{***} | 2.38(6,79) [*] |
| C/P | 119.7(16.9) ^{Cb} | 213.1(16.9) ^{Ba} | 305(18.9) ^{Aa} | 163.9(16.9) ^{Bab} | 216.7(16.9) ^{Aab} | 197.6(16.9) ^{Ab} | 204.5(16.9) ^{Aa} | 290.7(16.9) ^{Bb} | 312.1(16.9) ^{Aa} | 35.9(2,81) ^{***} | 9.13(6,81) ^{***} |
| N/P | 4.8(0.6) ^{Ab} | 6.3(0.6) ^{Aa} | 6.8(0.6) ^{Aa} | 5.4(0.6) ^{Ab} | 6.7(0.6) ^{Aa} | 7.3(0.6) ^{Aa} | 8.3(0.6) ^{Aa} | 8.3(0.6) ^{Aa} | 9.4(0.6) ^{Aa} | 5.27(2,80) ^{**} | 5.25(6,80) ^{***} |

Table 3. Means and standard error (in parenthesis) for the concentration of total nutrients and their ratios (C/N, C/P and N/P) for litterfall of three plant conditions (*Pc*, *Qd+Pc* and *Qd-Pc*) at two different sites, and results of a nested ANOVA. F values and significance level ($p < 0.05^*$, $p < 0.01^{**}$, $p < 0.001^{***}$) are presented. Capital letters indicate differences between conditions within the same site and lowercase letters indicate differences among sites for the same condition. n.s. = nonsignificant.

| Site | Atécuaro | | | Capula | | | Condition | S°C |
|--|-------------------------|-------------------------|-------------------------|-------------------------|-------------------------|-------------------------|-----------|----------|
| | Condition | <i>Pc</i> | <i>Qd+Pc</i> | <i>Qd-Pc</i> | <i>Pc</i> | <i>Qd+Pc</i> | | |
| Total nutrient concentration (mg g ⁻¹) | | | | | | | | |
| C (mg g ⁻¹) | 432(16) | 458(16) | 461(21) | 431(19) | 449(19) | 456(19) | ns | ns |
| N (mg g ⁻¹) | 11.8(1.1) ^{Aa} | 10.3(1.1) ^{Aa} | 7.5(1.5) ^{Aa} | 6.8(1.3) ^{Ab} | 8.9(1.3) ^{Aa} | 7.8(1.3) ^{Aa} | ns | 3.6* |
| P (mg g ⁻¹) | 3.1(0.2) ^{Aa} | 3.2(0.2) ^{Aa} | 2(0.3) ^{Aa} | 1.7(0.3) ^{Aa} | 1.3(0.3) ^{Ab} | 1.4(0.3) ^{Aa} | 3.9* | 8.5*** |
| Total nutrient ratios | | | | | | | | |
| C/N | 40.6(5.9) ^{Ab} | 49.1(5.9) ^{Aa} | 65.3(7.9) ^{Aa} | 71.1(7.3) ^{Aa} | 52.7(7.3) ^{Aa} | 60.6(7.3) ^{Aa} | ns | 3.41* |
| C/P | 146(40) ^{Ba} | 143(40) ^{Bb} | 399(54) ^{Aa} | 263(49) ^{Aa} | 388(49) ^{Aa} | 322(49) ^{Aa} | 6.21** | 10.22*** |
| N/P | 3.9(0.7) ^{Aa} | 3.1(0.7) ^{Ab} | 5.8(0.9) ^{Aa} | 4.1(0.8) ^{Aa} | 7.6(0.8) ^{Aa} | 5.5(0.8) ^{Aa} | ns | 4.57** |

Table 4. N and P foliar resorption efficiency for three plant conditions (*Pc*, *Qd+Pc* and *Qd-Pc*) in two different sites, and results of a nested ANOVA. F values and significance level ($p < 0.05^*$, $p < 0.001^{***}$) are presented. Capital letters indicate differences between conditions within the same site and lowercase letters indicate differences among sites for the same condition. n.s. = nonsignificant.

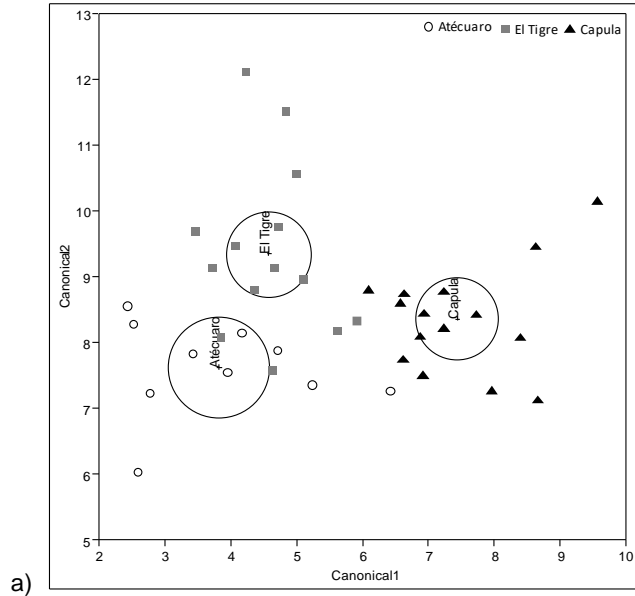
| Site | Atécuaro | | | Capula | | | Condition | S*C |
|-----------|-------------------------|-------------------------|--------------------------|-------------------------|-------------------------|--------------------------|---------------------|------------------|
| Condition | <i>Pc</i> | <i>Qd+Pc</i> | <i>Qd-Pc</i> | <i>Pc</i> | <i>Qd+Pc</i> | <i>Qd-Pc</i> | F(p) | F(p) |
| N (%) | 77.8(4.5) ^{Aa} | 54.1(4.5) ^{Ba} | 71.3(6.1) ^{ABa} | 87.3(5.6) ^{Aa} | 67.4(5.6) ^{Ba} | 73.6(5.6) ^{ABa} | 12.3 ^{***} | ns |
| P (%) | 75.2(3.3) ^{Aa} | 53.8(3.3) ^{Bb} | 73.5(4.4) ^{Aa} | 83.1(4) ^{Aa} | 72.1(4) ^{Aa} | 70.3(4) ^{Aa} | 9.7 ^{***} | 4.2 [*] |

Table 5. Means and standard error (in parenthesis) for the concentration of total nutrients and their ratios (C/N, C/P and N/P) and available nutrients in litter of two plant conditions (*Qd+Pc* and *Qd-Pc*) at three different sites, and results of a nested ANOVA. F values and significance level ($p < 0.05^*$, $p < 0.01^{**}$, $p < 0.001^{***}$) are presented. Capital letters indicate differences between conditions within the same site and lowercase letters indicate differences among sites for the same condition. n.s. = nonsignificant.

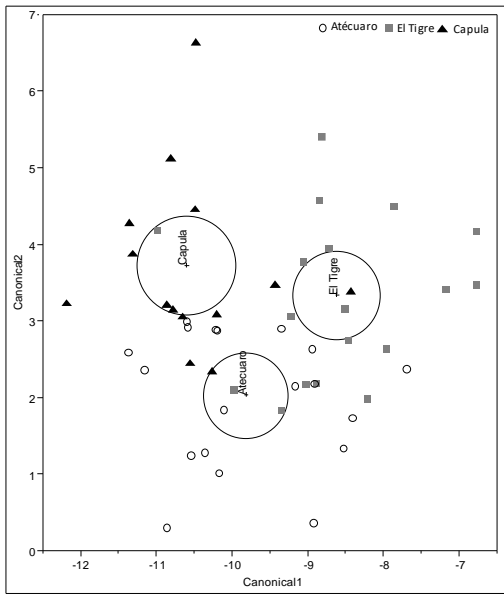
| Site | Atécuaro | | Capula | | El Tigre | | Condition | S*C |
|--|---------------------------|---------------------------|---------------------------|--------------------------|--------------------------|---------------------------|----------------------|--------------------|
| Condition | <i>Qd+Pc</i> | <i>Qd-Pc</i> | <i>Qd+Pc</i> | <i>Qd-Pc</i> | <i>Qd+Pc</i> | <i>Qd-Pc</i> | F(p) | F(p) |
| Total nutrient concentration (mg g ⁻¹) | | | | | | | | |
| C (mg g ⁻¹) | 369.8(16.3) | 345.6(16.3) | 399.5(16.3) | 370.9(16.3) | 309.4(16.3) | 337.8(16.3) | ns | Ns |
| N (mg g ⁻¹) | 57.7(3.8) ^{Aa} | 39.5(3.8) ^{Ba} | 43.9(3.8) ^{Aab} | 28.2(3.8) ^{Aa} | 35.5(3.8) ^{Aa} | 34.4(3.8) ^{Aa} | 13.6 ^{***} | 5.2 ^{**} |
| P (mg g ⁻¹) | 5.1(0.2) | 4.4(0.2) | 4.7(2.2) | 4.5(0.2) | 4.4(0.2) | 4(0.2) | 5.1 [*] | Ns |
| Total nutrient ratios | | | | | | | | |
| C/N | 6.7(1) ^{Aa} | 9.7(1) ^{Ab} | 9.6 (1.1) ^{Ba} | 13.9(1.3) ^{Aa} | 9.5 (1) ^{Aa} | 10.4 (1) ^{Aab} | 13.31 ^{***} | 5.01 ^{**} |
| C/P | 72.7(6.1) | 77.7(6.5) | 86.2(6.9) | 83.2(7.9) | 69.7(6.1) | 90.2(6.1) | ns | Ns |
| N/P | 11.2(0.7) ^{Aa} | 8.5 (0.8) ^{Aa} | 9.3(0.8) ^{Aab} | 6.5(1) ^{Ba} | 7.7 (0.7) ^{Ab} | 8.7(0.7) ^{Aa} | 5.64 [*] | 4.45 ^{**} |
| Inorganic dissolved nutrient concentration (µg g ⁻¹) | | | | | | | | |
| NO ₃ ⁻ (µg g ⁻¹) | 17.8(15.9) ^{Aa} | 46.6(16.8) ^{Ab} | 8.8(17.8) ^{Aa} | 2.1(20.6) ^{Aa} | 50(15.9) ^{Aa} | 39.1(15.9) ^{Ab} | ns | 4.49 ^{**} |
| NH ₄ ⁺ (µg g ⁻¹) | 90.9(19.5) ^{Aa} | 41.9 (20.6) ^{Ba} | 34.1(21.8) ^{Aa} | 20.1(25.2) ^{Ba} | 85.1(19.5) ^{Aa} | 45 (19.5) ^{Ba} | 5.39 [*] | ns |
| HPO ₄ ⁻ (µg g ⁻¹) | 203.5(54.7) ^{Ab} | 139.6(57.6) ^{Ab} | 418.5(61.1) ^{Aa} | 254(70.6) ^{Aab} | 353(54.7) ^{Aab} | 345.4(54.7) ^{Aa} | ns | 5.13 ^{**} |

Table 6. Means and standard error (in parenthesis) photosynthesis, stomatal conductance, transpiration and water use efficiency (WUE) for three plant conditions (*Pc*, *Qd+Pc* and *Qd-Pc*) at three different sites and results of a nested ANOVA. F values and significance level ($p < 0.01^{**}$, $p < 0.001^{***}$) are presented. Capital letters indicate differences between conditions within the same site and lowercase letters indicate differences among sites for the same condition. n.s. = nonsignificant.

| Physiological process | Atécuaro | | | Capula | | | El Tigre | | | Condition F(p) | S* C F(p) |
|---|----------------------------|----------------------------|----------------------------|----------------------------|----------------------------|----------------------------|----------------------------|----------------------------|----------------------------|---------------------|-----------|
| | <i>Pc</i> | <i>Qd+Pc</i> | <i>Qd-Pc</i> | <i>Pc</i> | <i>Qd+Pc</i> | <i>Qd-Pc</i> | <i>Pc</i> | <i>Qd+Pc</i> | <i>Qd-Pc</i> | | |
| Photosynthesis ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) | 4.3(1) ^{Aa} | 3.6(1.2) ^{Ab} | 6.1(1) ^{Aa} | 6(0.7) ^{Aa} | 7.6(0.7) ^{Aa} | 9(0.8) ^{Aa} | 5.8(0.9) ^{Aa} | 8.9(0.9) ^{Aa} | 7.8(0.8) ^{Aa} | 5.6 ^{**} | 3.9* * |
| Stomatal conductance (cm s^{-1}) | 0.015(0.004) ^{Aa} | 0.011(0.005) ^{Aa} | 0.012(0.004) ^{Aa} | 0.047(0.003) ^{Aa} | 0.016(0.003) ^{Ba} | 0.018(0.003) ^{Ba} | 0.044(0.004) ^{Aa} | 0.026(0.004) ^{AB} | 0.017(0.003) ^{Ba} | 15.8 ^{***} | 4.4* * |
| Transpiration ($\mu\text{g cm}^{-2} \text{ s}^{-1}$) | 0.59(0.1) ^{Aa} | 0.58(0.1) ^{Aa} | 0.48(0.1) ^{Aa} | 1.5(0.08) ^{Ab} | 0.6(0.08) ^{Ba} | 0.6(0.09) ^{Ba} | 1.3(0.1) ^{Aab} | 0.6(0.1) ^{Ba} | 0.5(0.09) ^{Ba} | 18.9 ^{***} | 4.5* * |
| WUE ($\mu\text{mol CO}_2 \mu\text{mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$) | 7.8(2.1) | 11.3(2.6) | 12.9(2.1) | 3.9(1.5) | 12(1.5) | 13.5(1.6) | 4.2(1.8) | 14.4(1.8) | 13.9(1.6) | 21.5 ^{***} | ns |



a)



b)

Figure 1. Canonical discriminant analysis for a) soil (Wilks lambda 0.15, $P < 0.0001$) and b) litter (Wilks lambda=0.3, $P < 0.0001$) for the three study sites (Atécuario, El Tigre y Capula)

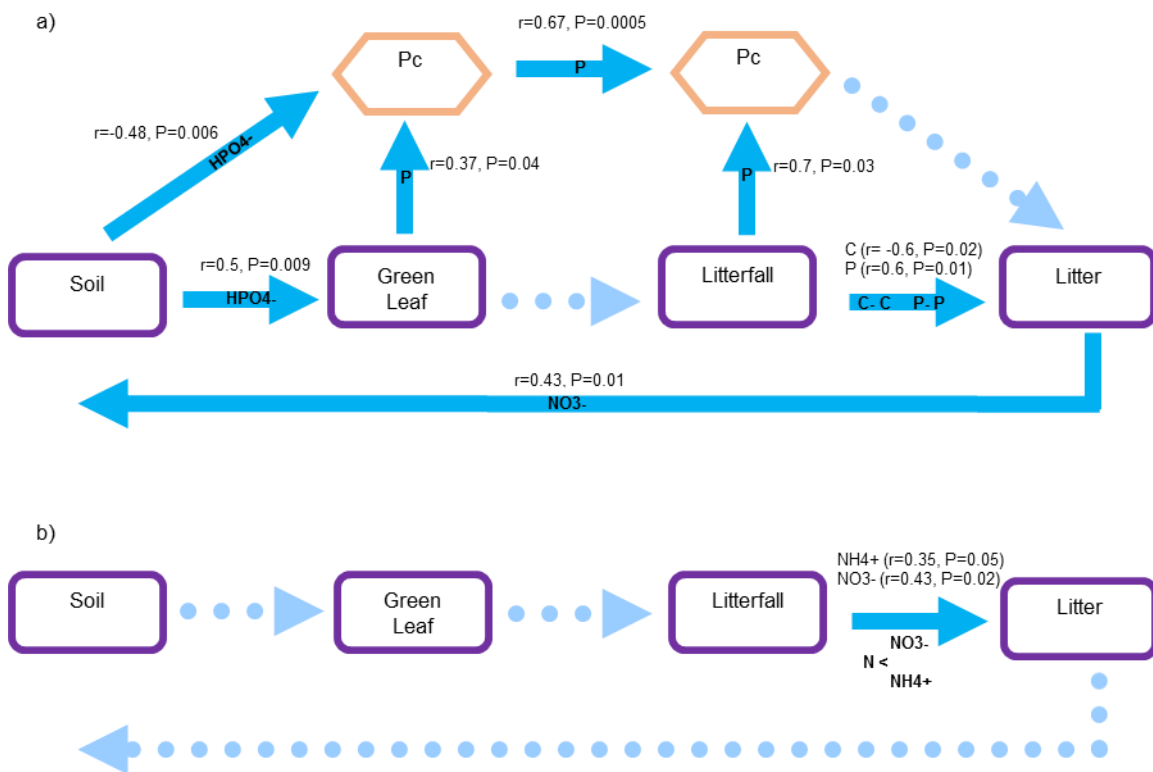


Figure. 2. Schemes indicating nutrient dynamics in the $Qd+Pc$ (a) and $Qd-Pc$ (b) systems. Continuous arrows indicate significant correlations ($P < 0.05$) among concentrations of nutrients. Correlation coefficients and significance levels are indicated.

5. Discusión general

Hoy en día permanece el debate sobre los factores que regulan la fisiología de los muérdagos. Por un lado, se dice que su fisiología está regulada por la relación con sus hospederos, pero también se ha apoyado la idea de que la fisiología está controlada por factores ambientales (Le et al. 2016). En este aspecto los resultados encontrados muestran que *P. calyculatus* presenta características fisiológicas similares a otros muérdagos, donde generalmente se reportan altas tasas de transpiración y conductancia estomática pero baja actividad fotosintética y eficiencia del uso del agua (Chen et al. 2013), las cuales se asocian a la conexión con el xilema del hospedero. Hallamos además que la actividad fotosintética de *Qd+Pc* se ve afectada en sitios bajos en nutrientes; sin embargo, se ha demostrado que la relación entre la condición del hospedero y el comportamiento del muérdago puede variar según la condición y el tiempo de parasitado (Glatzel y Geils 2009).

De acuerdo con los resultados obtenidos en el retorno de nutrientes, *P. calyculatus*, al igual que otros muérdagos (March y Watson 2007, Türe et al. 2010, Soler et al. 2015, Muvengwi et al. 2015, Ndagurwa et al. 2013, 2014, 2015, 2016, Mutlu et al. 2016, Mellado et al. 2016), presenta altas concentraciones de nutrientes foliares, particularmente de P. Esto permite efectos directos a través de la hojarasca e indirectos a través de los visitantes animales (Watson 2016). La alta concentración de nutrientes foliares promueve el enriquecimiento de nutrientes en el mantillo, ya que contribuye indirectamente en el secuestro de carbono en el suelo, la descomposición y la liberación de nutrientes (Pankhurs et al. 1997,

Mellado et al. 2016). De la misma manera, es importante para la salud y la función del suelo, así como para otros organismos de la comunidad forestal (Mellado et al. 2016). Por lo tanto, las plantas parásitas concentran recursos, reasignan nutrientes en tiempos relativamente largos, aumentando la heterogeneidad de la disponibilidad de nutrientes (Fisher et al. 2013, Watson 2016) promoviendo la coexistencia local.

La mayoría de la evidencia sugiere que, en sistemas de productividad baja, el papel de las parásitas resultaría más obvio (Press 1998, Penning y Callaway 1996, Watson 2009). Tal es el caso del sitio Atécuaro, el cual presenta menor enriquecimiento de nutrientes en suelo y mantillo en contraste con las altas concentraciones foliares por parte del muérdago, además de afectar la reabsorción de nutrientes de su hospedero. Asimismo, es un rasgo común de los muérdagos tener mayor incidencia en sitios con suelos pobres en nutrientes (Sterba et al. 1993, March y Watson 2007), y en áreas menos productivas o donde la vegetación es escasa (Sterba et al. 1993, Ward 2005, March y Watson 2007). Sugiriendo una implicación de este vínculo entre los muérdagos y su medio ambiente, así como su efecto sobre la dinámica de los nutrientes es que pueden estar aumentando la productividad de las áreas menos fértiles (March y Watson 2007).

La alta eficiencia de reabsorción por parte del muérdago también podría aumentar positivamente la diversidad de plantas, ya que se ha informado que los procesos ecosistémicos generales como la producción de biomasa y la retención de nutrientes pueden estar relacionados (Naeem et al. 1994, 1996, Tilman et al.

1997, Hector et al. 1999, Joshi et al. 2000). Aunque se ha pronosticado una alta reabsorción de nutrientes en suelos de baja fertilidad, esta relación no ha tenido apoyo universal (Aerts 1996, Eckstein et al. 1999, Diehl et al. 2003, Vergutz et al. 2012). Por lo que los resultados sugieren que la baja reabsorción de $Qd+Pc$ podría ser parte de los efectos perjudiciales ocasionados por el parasitismo de *P. calyculatus*.

La presente comparación de parámetros fisiológicos y retorno de nutrientes entre una sola especie de muérdago y uno de sus hospederos, proporciona nuevas perspectivas del papel de los muérdagos en estas asociaciones. Sin embargo, es necesario explorar el papel de la calidad de los nutrientes que proporciona el muérdago, así como evaluar la asociación que tiene con otros hospederos. Por lo que nuestro estudio es evidencia de la importancia del muérdago en la fertilidad del suelo, y el fuerte efecto al hospedero en sitios pobres en nutrientes.

6. Conclusiones

- Los procesos fisiológicos de *Psittacanthus calyculatus* son similares a otros muérdagos que extraen agua y nutrientes a través del xilema del hospedero.
- Aunque en general el efecto del parasitismo no fue detectable en el contenido de nutrientes foliares de los hospederos, pero en sitios pobres en nutrientes la tasa fotosintética y la eficiencia de reabsorción de nutrientes del hospedero se ve afectada negativamente.
- *Psittacanthus calyculatus* suministra fósforo a través de todo el retorno de nutrientes. [esta conclusión y la que sigue se pueden unir en una sola]
- El muérdago proporciona al suelo y mantillo de árboles hospederos enriquecimiento de nutrientes, principalmente de fósforo, y nutrientes disponibles como NH_4^+ , NO_3^- y HPO_4^- . Mejorando así su calidad y aumentando la variedad de recursos en el suelo para la biota, promoviendo la fertilidad del suelo.
- El muérdago *P. calyculatus* presenta alta reabsorción de nutrientes (N y P), por lo que los nutrientes obtenidos de su hospedero podrían no satisfacer sus necesidades, además de que podría estar invirtiendo en evitar la cavitación ocasionada por las altas tasas de transpiración.

Referencias

- Chen L, Huang L, Li X, You S, Yang S, Zhang Y, Wang W (2013) Water and nutrient relationships between a mistletoe and its host under saline condition. *Functional Plant Biology* 40:475-483
- Geils B, Cibrián J, Moody B (2002) Mistletoes of North American Conifers. USDA Forest Service General Technical Report RMRS-GTR-98, pp 11-14
- Glatzel G, Geils B.W (2009) Mistletoe ecophysiology: host:parasite interactions. *Botany* 87:10-15 doi:10.1139/B08-096
- Joshi J, Matthies D, Schmid B (2000) Root hemiparasites and plant diversity in experimental grassland communities. *Journal of Ecology* 88:634-644
- Lamberts H, Chapin III F, Pons T (2008) *Plants physiological Ecology*. Springer. Segunda edición. pp 491-492
- Le Q, Tennakoon K, Metali F, Lim L, Bolin J (2016) Host specific variation in photosynthesis of an obligate xylem-tapping mistletoe *dendrophthoe curvata* in a Bornean heath forest. *Nordic Journal of Botany* 34:235:243 doi:10.1111/njb.00628, ISSN 1756-1051
- March W, Watson D (2007) Parasites boost productivity: effects of mistletoe on litterfall dynamics in a temperate Australian forest. *Oecologia* 154:339-347 doi: 10.1007/s00442-007-0835-7
- Marchal D (2009) El muérdago en la ciudad de México. *ArbolAMA* no. 2

- Mattihs D (1995) Parasitic and competitive interactions between the hemiparasites *Rhinanthus serotinus* and *Odontites rubra* and their host *Medicago sativa*. *Journal of Ecology* 83:245-251
- Mellado A, Morillas L, Gallardo A, Zamora R (2016) Temporal dynamic of parasite-mediated linkages between the forest canopy and soil processes and the microbial community. *New Phytologist* 211:1382-1392 doi:10.1111/nph.13984
- Mutlu S, Osma E, Ilhan V, Turkoglu H, Atici O (2016) Mistletoe (*Viscum album*) reduces the growth of the Scots pine by accumulating essential nutrient elements in its structure as a trap. *Trees* 30:815-1323. Doi: 10.1007/s00468-015-1323-z
- Muvengwi J, Ndagurwa H, Nyenda T (2015) Enhanced soil nutrient concentrations beneath-canopy of savanna trees infected by mistletoes in a southern African savanna. *Journal of Arid Environments* 116: 25-28
- Ndagurwa H, Dube J (2014) The influence of mistletoes on nutrient cycling in a semi-arid savanna, southwest Zimbabwe. *Plan Ecol* 215:15-26 doi:10.1007/s11258,013-0275-x
- Ndagurwa H, Dube J, Mlambo D (2013) The influence of mistletoes on nitrogen cycling in a semi-arid savanna, south-west Zimbabwe. *Journal of Tropical Ecology* 29:147-159 doi: 10.1017/S0266467413000096

- Ndagurwa H, Dube J, Mlambo D (2015) Decomposition and nutrient release patterns of mistletoe litters in a semi-arid savanna, southwest Zimbabwe. *Austral Ecology* 40: 178-185.
- Ndagurwa H, Ndarevani P, Muvengwi J, Maponga T (2016) Mistletoes via input of nutrient-rich litter increases nutrient supply and enhance plant species composition and growth in a semi-arid savanna, southwest Zimbabwe. *Plant Ecol* 217:1095-1104 doi: 10.1007/s11258-016-0635-4
- Press M, Phoenix G (2005) Impacts of parasitic plants on natural communities. *New Phytologist* 166:737-751 doi: 10.1111/j.1469-8137.2005.01358.x
- Quested H (2008) Parasitic plants- impacts on nutrient cycling. *Plant Soil* 311:269-272. Doi: 10.1007/s1104-008-9646-9
- Soler R, Martínez G, Lencinas M, Peri P (2015) Mistletoes and epiphytic lichens contribute to litter input in *Nothofagus antarctica* forest. *Acta Oecologica* 68: 11-17
- Türe C, Böcük, Asan Z (2010) Nutritional relationships between hemi-parasitic mistletoe and some of its deciduous host in different habitat. *Biologia* 65/5: 859-867 doi:10.2478/s11756010-0088-5
- van Ommeren, Whitham T (2002) Changes in interactions between juniper and mistletoe mediated by shared avian frugivores: parasitism to potential mutualism. *Oecologia* 130:281-288 doi: 10.1007/s004420100792

- Vergutz L, Manzoni S, Porporato A, Ferrerira R, Jackson R (2012) Global resorption efficiencies and concentrations of carbón and nutrientes in leaves of terretrial plants. *Ecological Monographs* 82: 205-220.
- Watson D (2001) Mistletoe- a keystone resourde in forests and woodlands worldwide. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 32:219-49
- Watson D (2009) Special feature facilitation in plant communities parasitic plants as facilitators: more Dryad tan Dracula? *Journal of Ecology* 97:1151-1159.
Doi:10.1111/j.1365-2745.2009.01576.x
- Watson D (2016) Fleshing out facilitation-reframing interaction networks beyond top-down versus bottom-up. *New Phytologist* 2011:803-808 doi: 10.1111/nph.14052
- Wilson C, Calvin C (2006) An origin of aerial branch parasitism in the mistletoe family, Loranthaceae. *American Journal of Botany* 93(5): 787-796