

Los muérdagos y el “misterio de misterios” de Darwin

Juan Francisco **Ornelas**

En 1836, el astrónomo y matemático inglés John Herschel le escribió a Charles Lyell elogiando su libro Principios de Geología y su valor en declarar que “[...] el misterio de misterios, ...es el reemplazo de especies extintas por otras”. Herschel después afirmó:

El Creador [...] opera a través de una serie de causas intermedias y, en consecuencia, el origen de especies nuevas podría siempre venir bajo nuestro conocimiento, se encontraría ser natural en contradicción a un proceso milagroso.

Esta parte innovadora de la carta de Herschel se hizo pública y trajo alivio a la comunidad científica inglesa. Darwin leyó el Discurso Preliminar de Herschel cuando era estudiante en Cambridge, y como escribió en su Autobiografía, instaló en él “un ardiente celo para sumar aun la contribución más humilde a la noble estructura de las ciencias naturales” y luego desarrollar su teoría sobre el origen de las especies.

La asesoría de Herschel incluyó el escribir un bosquejo de la teoría en una serie de etapas:

[...] primero dando por establecido hechos sobre la naturaleza, seguido por una analogía o extrapolación en teoría, y luego terminando con las razones de por qué

él pensó que su visión era correcta o al menos una hipótesis que valía la pena considerar.

Después de reunirse con Herschel en 1836, casi treinta años después, Darwin escribe en su primer párrafo del *Origen de las Especies* que espera “[...] lanzar un poco de luz sobre el misterio de misterios, como había sido llamado por uno de los grandes filósofos”. Y sobre sus observaciones en Suramérica:

Cuando estaba a bordo del H.M.S. “Beagle”, como naturalista, me impresionaron mucho ciertos hechos en la distribución de los habitantes de América del Sur y en las relaciones geológicas del presente con los habitantes del pasado de ese continente. Estos hechos me parecieron arrojar algo de luz sobre el origen de las especies, ese misterio de misterios, como lo ha llamado uno de nuestros más grandes filósofos. (Darwin, 1859)

Citando la carta que Herschel había escrito 30 años antes. En el capítulo 3 de la lucha por la subsistencia en *El origen de las especies* Darwin da cuenta de las coadaptaciones de los pájaros carpintero y de los muérdagos sin indicar cualquier relación entre ellos. Luego escribe cómo los muérdagos no necesariamente luchan con los árboles donde crecen por subsistir y hace una observación ecológica:

Pero varias plántulas de muérdagos, creciendo juntas en la misma rama, puede decirse que luchan más entre ellas para subsistir. Como los muérdagos son diseminados por las aves, su existencia depende de ellas, y metafóricamente luchan con otras plantas con frutos, en tentar a las aves para devorar y por ello dispersar sus semillas.

Cien años después de la publicación de *El origen de las especies* de Darwin nació –una trivía irrelevante, pero un buen pretexto para escribir este ensayo ya que 40 años después, viendo crecer a mis hijas, inicié un viaje interminable en compañía



Figura 1. Escena familiar idealizada. Ilustra un momento durante la infancia de mis hijas que pensaban que Frida Kahlo y Charles Darwin eran sus tíos. Ilustración: Ana Belén Ornelas Peresbarbosa.

de mis estudiantes para conocer y entender la biología de los muérdagos. En ese entonces, mis hijas me escuchaban en casa hablar con mucha pasión sobre mi trabajo de investigación, del arte y de la teoría de la evolución, tanto de la obra de Frida Kahlo como la de Darwin –tanto daño les habré hecho que por mucho tiempo pensaron que Frida y Darwin eran sus tíos (Figura 1).

MUÉRDAGOS

Una planta parásita es aquella que deriva algunos o todos sus nutrientes de otra planta viva. El parasitismo en plantas ha evolucionado 12 veces de manera independiente, y se estima que el 1 % de las plantas con flores son parásitas; 4,750 especies en 292 géneros (Westwood y cols., 2010). Las plantas parásitas varían en sus historias de vida, tamaño, anatomía, fisiología y dependencia nutricional al hospedero. Por ejemplo, para derivar nutrientes de sus hospederos, algunas lo hacen indirectamente por medio de micorrizas y otras directamente a través de raíces modificadas. Los *muérdagos* son plantas parásitas que requieren de un árbol hospedero para completar su ciclo de vida (parásito obligado). Todos los muérdagos están en cinco familias del orden Santalales (87 géneros, 1,670 especies), donde el parasitismo evolucionó varias veces de manera independiente (Nickrent, 2011). Por lo tanto, la palabra *muérdago* es un nombre genérico usado

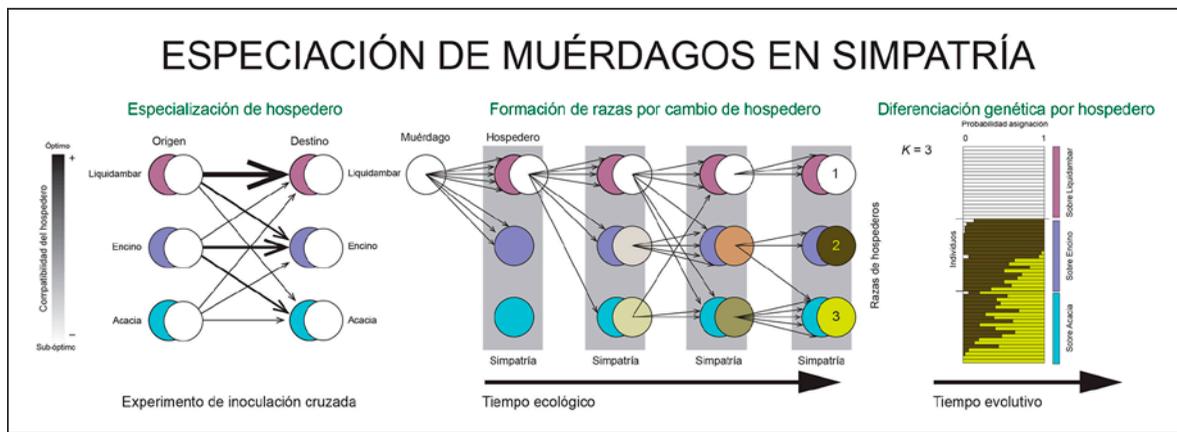


Figura 2. Diagrama de un experimento de inoculación cruzada en un gradiente de especificidad con sus hospederos ilustrando cómo podría ocurrir la diferenciación genética entre muérdagos de la misma especie creciendo entre especies de hospederos diferentes, lo cual termina en la formación de razas de hospederos (grupos de muérdagos divergentes creciendo entre especies de hospederos diferentes)

para referirse a un grupo funcional de plantas con la misma forma de crecimiento. La mayoría de las especies de muérdagos se encuentra en la familia Loranthaceae (76 géneros, 1,044 especies; Nickrent, 2011); las especies de tres géneros se adhieren a los árboles por las raíces (parásitas de raíz) y el resto a los tallos (parásitas de tallo) para sustraer agua y nutrientes a través de una raíz modificada. Aunque pueden realizar fotosíntesis (hemiparásitas), en algunas especies el parasitismo es completo, ya que hay ausencia de fotosíntesis (holoparásitas).

DISPERSIÓN Y ESPECIFICIDAD CON HOSPEDEROS

El género *Psittacanthus* (Loranthaceae), el más rico en especies en el continente americano (más de 120 especies), está distribuido desde el norte de México hasta Brasil (Kuijt, 2009). Estos muérdagos se distinguen por sus flores largas de colores cercanos al rojo, polinizadas generalmente por colibríes, y por sus frutos ricos en lípidos, cuya semilla es dispersada por aves frugívoras (Ornelas, 2019). Dado que la dispersión de sus semillas es mediada por aves, su rango de distribución está relacionado con la conducta de forrajeo de las aves y con la disponibilidad y susceptibilidad de árboles hospederos. Por ello, los patrones de distribución espacial de *Psittacanthus* son una consecuencia del comportamiento de los dispersores de semillas. Las aves consumen el fruto entero o solo el exocarpio exterior (donde se

encuentran los lípidos y otros nutrientes), e ingieren la semilla con restos de viscina (sustancia pegajosa que envuelve a la semilla). Una vez que el ave ha removido e ingerido el exocarpio, se regurgita la semilla con restos de viscina y la deja caer o la frota con el pico sobre la rama donde está percheda para deshacerse de la semilla, lo que permite adherirse a la rama del hospedero. Si se ingiere, transita por el tracto digestivo para luego caer como excreta potencialmente en una rama adecuada. Aunque germinan fácilmente en casi todas las situaciones, las semillas deben liberarse del exocarpio y las aves depositarlas en ramas delgadas de rápido crecimiento de árboles hospederos susceptibles para que su establecimiento sea más exitoso. Asimismo, la susceptibilidad a la infección puede variar entre árboles hospederos y, por lo tanto, mayor especificidad en ciertos árboles, lo que podría cambiar el flujo genético entre muérdagos, adaptación del muérdago al hospedero local y la eventual formación de razas de muérdago por hospedero (Norton y Carpenter, 1998; Figura 2).

El otro componente de la eficacia de la dispersión de semillas, es su capacidad para germinar después del paso por el tracto digestivo de las aves. Hasta donde se ha estudiado, los efectos del paso por el tracto digestivo parecen ser positivos. En experimentos de inoculación cruzada (Figura 2), hemos analizado los efectos de la procedencia de

la semilla del muérdago (hospedero donde crece la planta madre), el tránsito intestinal (ave que regurgita o defeca la semilla) y el destino de la semilla (hospedero donde se deposita la semilla) en la germinación de la semilla y en el establecimiento y supervivencia de la plántula (Ramírez y Ornelas, 2012). Encontramos que las semillas germinan más en la especie de hospedero con mayor prevalencia a nivel local, cuando son consumidas y retenidas menos tiempo en el tracto digestivo, y cuando son depositadas en ramas de la misma especie hospedera de donde provenían las semillas. Estos resultados apoyan la hipótesis de que la formación de razas de muérdagos a nivel local depende de la especificidad y susceptibilidad del hospedero con mayor prevalencia (Figura 2).

Después de adherirse a una rama, las semillas germinan y empieza la conexión y penetración de la corteza a través del haustorio, una raíz modificada de tejido conductivo especializada en su mayor parte de parénquima, con la cual sustraen agua y nutrientes. Aunque realizan fotosíntesis, las alteraciones anatómicas y las modificaciones de los tejidos del haustorio permiten el tránsito de agua hacia el muérdago y posiblemente el intercambio de señales moleculares y sustancias como hormonas que, dependiendo de su concentración, modifican los elementos del tamiz y tejidos vasculares del hospedero y del muérdago en el haustorio. En un mes, aproximadamente, las plántulas con una o dos hojas ya están adheridas al tronco y se establecen definitivamente logrando su madurez sexual en uno o dos años. Las condiciones ambientales que el hospedero ofrece y su calidad representan el ambiente al que las plántulas se enfrentan a nivel local, por lo que los muérdagos se establecen y sobreviven en hospederos más frecuentes y de mayor compatibilidad por la estructura de su madera, y por el ambiente y recursos que ofrecen (Ornelas y Ramírez-Barahona, 2020).

Aunque la interacción muérdago-hospedero se ha estudiado desde diversas perspectivas, el grado de dependencia y el rango de hospederos

(número de especies infectadas por una de muérdago) varían geográficamente entre especies de *Psittacanthus*. Por ejemplo, las especies cercanamente emparentadas *P. schiedeanus* y *P. calyculatus* son generalistas, infectan más de 20 especies de hospederos a lo largo de su distribución, aunque localmente la prevalencia e infección son mayores en una o dos especies de hospederos. En otras especies la especificidad es mayor, parasitando especies de una familia o de un género. Por ejemplo, *P. mayanus* parasita leguminosas, *P. auriculatus* ocurre en *Acacia*, *P. angustifolius* en *Pinus*, *P. ramiflorus* en *Quercus*, y *P. sonora*, *P. palmeri* y *P. rhynchanthus* en *Bursera* (Kuijt, 2009). Aunque en México la distribución de algunas especies se traslapa, en general su distribución geográfica es disyunta y hay poco traslape en el uso de hospederos (Ornelas, 2019).

MODELOS DE ESPECIACIÓN

La especificidad de hospedero ha sido sugerida en *Psittacanthus* utilizando experimentos de dispersión e inoculación cruzada (Figura 2), pero en otros grupos de muérdagos se ha documentado diferenciación genética entre muérdagos de la misma especie creciendo entre especies de hospederos diferentes, lo cual sugiere la existencia de razas de hospederos. Sin embargo, en los casos estudiados las distintas razas de hospederos estaban geográficamente aisladas. Aunque se piensa que la especiación vía formación de razas es el resultado de la especialización de los muérdagos a sus hospederos (Norton y Carpenter, 1998), hay otros factores que podrían explicar la estructuración genética observada, como la distribución geográfica de los hospederos, particularmente cuando las razas de hospederos están distribuidas alopátricamente. Si una especie de muérdago utiliza dos o más especies de hospederos, el *pool* genético de esa especie de muérdago puede empezar a diferenciarse en “razas de hospederos”, las que eventualmente podrían divergir en especies diferentes (Ornelas, 2019). Este escenario tiene que ver con el “misterio de misterios” de Darwin:

[...] estas formas aún pueden ser solamente [...] variedades; pero tenemos que suponer que las etapas de modificación deben ser más numerosas o mayores en cantidad, para convertir estas formas en especies [...] por ello las especies son multiplicadas [...] (Darwin, 1859, p. 120).

Para abordar la pregunta de cómo las especies nuevas se originan a partir de especies existentes, podemos recurrir al patrón observado por Darwin en el que especies cercanamente emparentadas de plantas, en algunos casos de linajes altamente especiosos, frecuentemente difieren en rasgos florales asociados a la atracción y recompensa de sus polinizadores en situaciones de simpatria, es decir, cuando las poblaciones no están geográficamente aisladas. El problema aquí es, ¿cómo las poblaciones que viven en la misma área, e intercambiando genes divergen entre sí? La especiación por simpatria (modo de especiación que ocurre en el mismo lugar y por aislamiento reproductivo) es una idea muy controvertida y muchos biólogos piensan que probarla es extremadamente difícil. Sin embargo, hay algunos ejemplos convincentes en que las poblaciones en diferentes hábitats están sujetas a patrones contrastantes de selección natural (selección divergente) y superan el flujo de genes para divergir en diferentes especies. Esto podría ocurrir si los muérdagos se adaptaran a vivir en diferentes hospederos dentro de la misma región geográfica (Figura 2). La especiación simpátrica para muérdagos no es fácil de visualizar cuando la especie es generalista en sus interacciones con los hospederos, polinizadores y dispersores. Sin embargo, el modelo de especiación de muérdagos por formación de razas de hospederos podría ser favorecido cuando hay apareamiento selectivo entre plantas que parasitan el mismo hospedero en una región dada a partir de un patrón selectivo en el movimiento de polen. Este escenario sería factible si las conductas de forrajeo de los polinizadores se modifican incrementando el tamaño de las recompensas (volumen de néctar), mismas que serían reforzadas por el aprendizaje de los polinizadores de la divergencia de ese rasgo (Ornelas, 2019).

Seguidos de la divergencia inicial de rasgos asociados a la polinización, los movimientos de las semillas por los dispersores que generan re-infecciones del hospedero, pueden contribuir a la especiación a través de selección en contra de fenotipos intermedios en simpatria; los movimientos y preferencias de perchas de los dispersores podrían generar patrones de infección y re-infección de hospederos más compatibles. Por ello, las diferencias en la utilización local de hospederos y los posibles efectos indirectos de las interacciones con sus vectores pueden promover condiciones ecológicas para formar especies nuevas en simpatria por formación de “razas” de hospederos (Figura 2). Aunque es posible que la variación en rasgos de los muérdagos promueva diferencias en la dispersión de semillas entre hospederos mediada por vectores, y esto promover el aislamiento reproductivo, la formación de razas de hospederos es poco probable en especies de *Psittacanthus* con una amplia distribución geográfica y generalistas en sus interacciones (rango amplio de especies de hospederos, polinizadores y dispersores de semillas).

El mayor debate entre biólogos de la especiación es el contexto geográfico en el cual ocurre. Ernst Mayr defendió su visión de que la especiación es más probable cuando poblaciones se aíslan geográficamente entre ellas, de tal forma que la evolución dentro de las poblaciones aisladas lleva hacia la acumulación de diferencias, el desenlace eventualmente será la especiación: “La [...] evolución de los mecanismos de aislamiento como subproducto de la divergencia genética constante es inevitable” (Mayr, 1963, p. 581). Estos cambios pueden ocurrir por selección natural o por azar (deriva génica), y en ambos casos resulta en aislamiento reproductivo. Esta visión de especiación de poblaciones geográficamente aisladas (especiación alopátrica), ha jugado un papel central en la evolución de la biodiversidad y se ha mantenido entre los biólogos de la especiación como el modo de especiación más importante. La especiación alopátrica en muérdagos puede resultar por la reducción en el flujo de genes

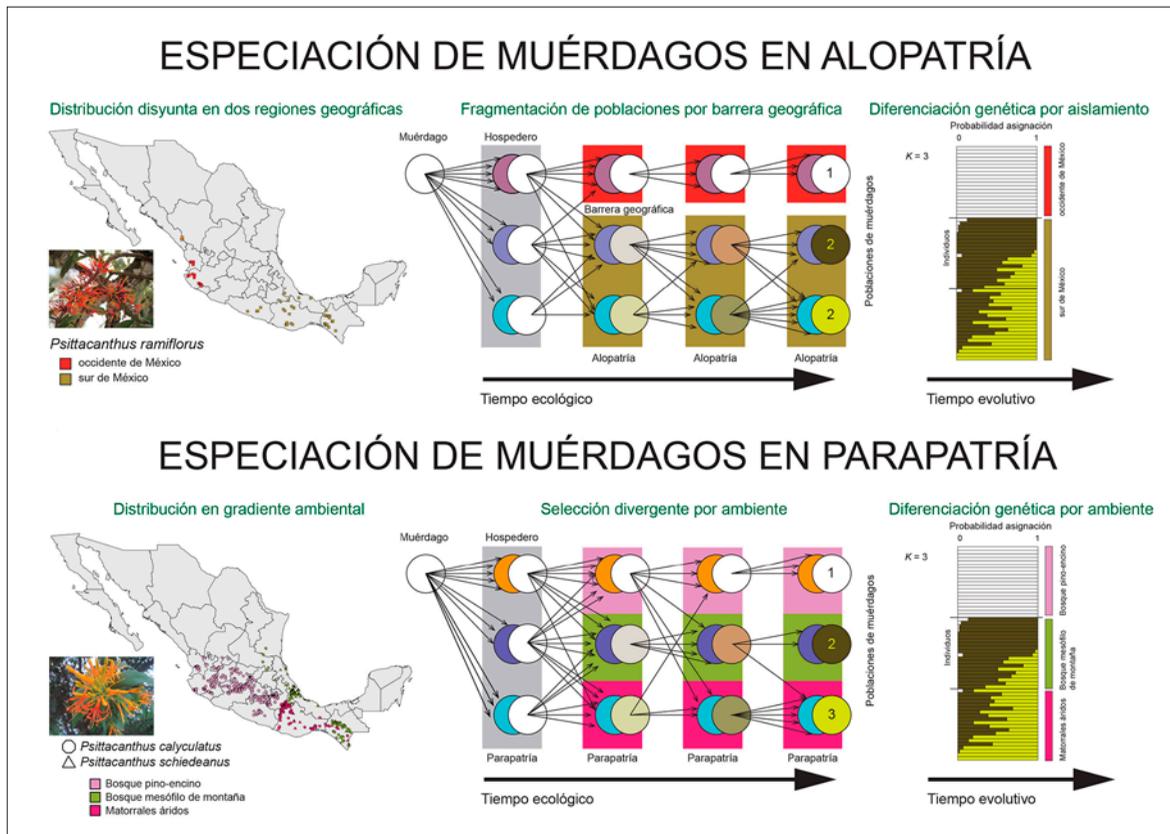


Figura 3. Especiación por alopatria y parapatría en muérdagos. El diagrama muestra cómo podría ocurrir la diferenciación genética entre poblaciones de muérdagos de la misma especie aisladas por una barrera geográfica (alopatría) o cuando una especie de muérdago interactúa con diferentes especies de hospederos, polinizadores y/o dispersores de sus semillas a lo largo de su rango de distribución, pero en poblaciones parapátricas interactúa con una especie diferente de hospedero y/o un gremio diferente de polinizadores o dispersores de tal forma que se reduce el flujo genético con poblaciones en el resto de su distribución geográfica (parapatría). Si el flujo genético cesa entre las poblaciones, divergiendo así en especies separadas debido a los cambios adaptativos que ocurrieron a través de la selección natural, el proceso por el cual las barreras al flujo de genes evolucionan entre poblaciones como resultado de una selección divergente entre ambientes basada en la ecología. Este proceso se conoce como *especiación ecológica*, donde pares de poblaciones ecológicamente divergentes deberían exhibir un mayor aislamiento reproductivo que pares de poblaciones ecológicamente similares, los rasgos involucrados en la adaptación divergente causará aislamiento reproductivo, y los niveles de flujo genético disminuirán a medida que aumenten las diferencias ecológicas entre las poblaciones. Fotos: Eduardo Ruiz Sánchez y Etelvina Gándara.

entre poblaciones aisladas, adaptación ecológica a diferentes condiciones ambientales (hábitats diferentes) y por la selección divergente generada en cada población por sus interacciones con especies diferentes de hospederos, polinizadores o dispersores diferentes entre poblaciones alopátricas (Figura 3).

Otro escenario de especiación frente al flujo de genes es la "especiación parapátrica". Este modo de especiación se refiere a poblaciones que están situadas en proximidad geográfica, generalmente con rangos contiguos, pero no superpuestos. Aquí, una pequeña proporción de cada población está en contacto real entre sí y, por lo tanto, se considera en simpatria, mientras que la mayoría de los

individuos residen separados por lo que los encuentros entre ellos son infrecuentes (Figura 3). La divergencia parapátrica podría ocurrir cuando una especie de muérdago interactúa con diferentes especies de hospederos, polinizadores y/o dispersores a lo largo de su rango de distribución, pero en poblaciones parapátricas interactúa con una especie diferente de hospedero y/o un gremio diferente de polinizadores o dispersores de su rango de distribución. Tales patrones de interacción pueden generar adaptación local a hospederos en las áreas de traslape, y la especiación entre poblaciones dependerá de la fuerza de la selección *versus* los niveles de flujo genético en fronteras de parapatría.

Para todos los modos de especiación hay que pensar en la selección natural como el mecanismo

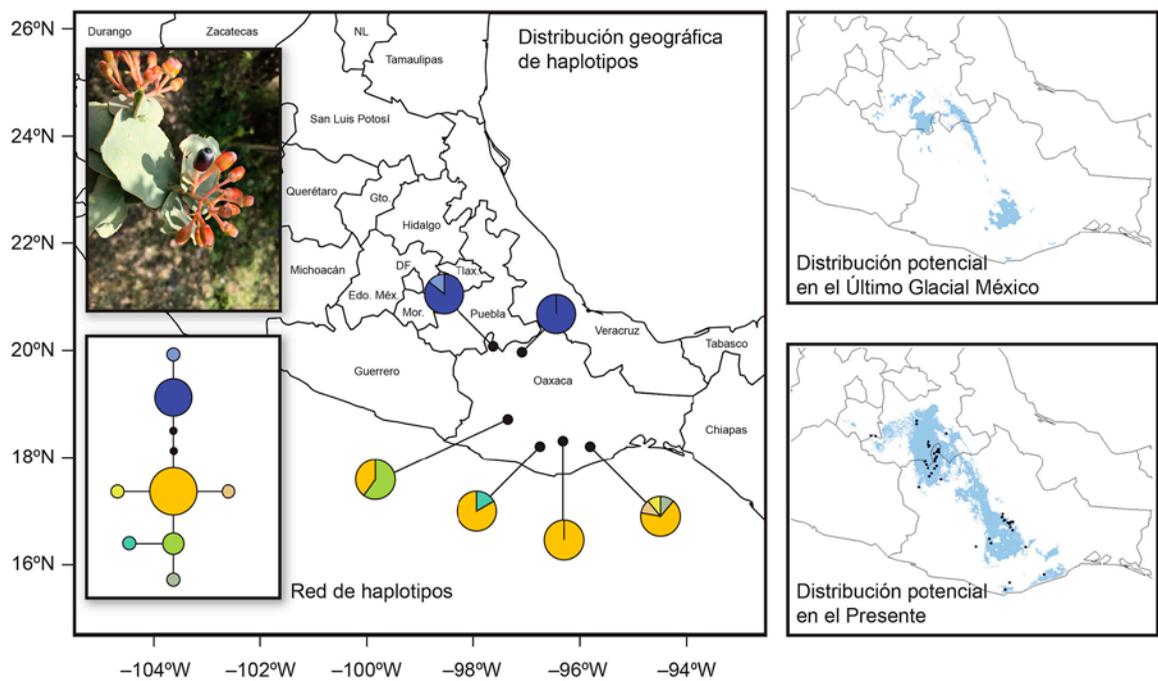


Figura 4. Distribución de la variación genética de poblaciones de *Psittacanthus auriculatus* y fragmentación de su rango de distribución durante el Último Glacial Máximo (hace 20,000 años; modificado de Ornelas y cols., 2018). Foto: Juan Francisco Ornelas.

central de cambio evolutivo dentro de las especies. Por lo tanto, la selección natural juega un papel importante en la generación de diversidad genética y fenotípica observada en la naturaleza y es responsable de la formación de nuevas especies (especiación). Sin embargo, en los últimos años se ha cuestionado si la diversidad fenotípica y la de especies surgen a través de los mismos procesos propuestos por Darwin. Por ejemplo, se ha cuestionado si poblaciones que viven en diferentes contextos ecológicos (hábitats desérticos *versus* bosques) sufren cambios evolutivos divergentes y adaptativos a través de la selección natural divergente, o si la adaptación a diferentes entornos puede causar diferencias entre las poblaciones en la forma en que los individuos se reconocen, de tal forma que los de diferentes poblaciones eviten el apareamiento entre sí, o que los híbridos exhiban una aptitud reducida si se produce el apareamiento.

Así, las poblaciones cesan el intercambio de genes, divergiendo en especies separadas por los cambios adaptativos ocurridos a través de la selección natural. Esta es una descripción simple de la "hipótesis ecológica de la especiación". Específicamente, la especiación ecológica se define como

el proceso por el cual las barreras al flujo de genes evolucionan entre poblaciones como resultado de una selección divergente entre ambientes. Bajo este proceso, las poblaciones ecológicamente divergentes deberían exhibir mayor aislamiento reproductivo que poblaciones ecológicamente similares, los rasgos involucrados en la adaptación divergente causarían aislamiento reproductivo, y el flujo genético disminuirá a medida que aumenten las diferencias ecológicas entre las poblaciones (Rundle y Nosil, 2005).

Dada su distribución actual en México, la formación de especies en *Psittacanthus* parece haber sido por alopatria. Mediante el análisis de secuencias de ADN y modelación de nicho ecológico hemos examinado la filogeografía de varias especies de *Psittacanthus* en México. Específicamente exploramos los efectos de factores históricos, climáticos y ecológicos sobre la distribución de la variación genética en la geografía. Pensamos que la diversidad y estructuración geográfica de la variación genética estaría relacionada con los cambios en su distribución geográfica creados por los movimientos

de expansión/contracción, fragmentación y colonización de las especies de hospederos durante o en tiempos que precedieron las glaciaciones del Pleistoceno. En especies de amplia distribución observamos que la diferenciación genética entre poblaciones aisladas geográficamente ocurrió durante el Pleistoceno. Por ejemplo, las poblaciones de *P. rhynchanthus* de la península de Yucatán y las poblaciones en las vertientes del Golfo de México y el Pacífico divergieron hace un millón de años, mientras que las poblaciones continentales y las de la península de Baja California de *P. sonora* divergieron durante el Último Glacial Máximo, hace cerca de 20,000 años.

En otros casos, la diferenciación genética es menor, pero aparentemente vinculada a la fragmentación o contracción de hábitats durante los ciclos glaciares del Pleistoceno (Figura 4) y, en algunos casos, a la invasión de nuevos ambientes (Ornelas y cols., 2016). Aunque cientos de secuencias fueron analizadas, no tienen la resolución que los genomas tendrían para entender el papel de factores bióticos sobre la estructuración geográfica de la variación genética. Por ello incursionamos en la era genómica, para entender el proceso de especiación como un continuo que refleje de una manera más realista la dinámica del proceso de la especiación, usando una aproximación filogeográfica, identificando regiones del genoma que promueven la divergencia de los linajes, entendiendo si el modo de especiación ha ocurrido con flujo genético y para saber si la diferenciación de las regiones genómicas está ligada a los rasgos que median sus interacciones. A raíz de la revolución genómica, el estudio de la especiación está en su infancia, donde apenas aprendemos cómo la selección genómica localizada puede causar heterogeneidad en paisajes de introgresión e hibridación por flujo genético. Particularmente, los recursos genómicos en desarrollo nos facilitarán el entendimiento molecular del parasitismo de plantas que conduzcan a la identificación de genes vitales en su desarrollo, parasitismo, y de la transición morfológica y fenológica de los haustorios en

la especialización y cambios de hospederos. Para ello, describiremos la variación genómica entre individuos de varias especies de *Psittacanthus* creciendo en distintos hospederos y compararemos dicha variación genómica con énfasis en los genes candidatos asociados a la formación del haustorio, y a las respuestas adaptativas de estos muérdagos a cambios entre ambientes contrastantes y cambios de hospedero. ¿Será que este camino nos ayude a desenredar el “misterio de misterios”?

R E F E R E N C I A S

- Darwin C (1859). *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. London, UK: John Murray.
- Kuijt J (2009). Monograph of *Psittacanthus* (Loranthaceae). *Syst Bot Monogr* 86:1-361.
- Mayr E (1963). *Animal species and evolution*. Harvard, MA: Harvard University Press.
- Nickrent DL (2011). *Santalales (including mistletoes)*. In: Encyclopedia of Life Sciences (ELS). Chichester, UK: John Wiley & Sons, Ltd.
- Norton DA and Carpenter MA (1998). Mistletoes as parasites: host specificity and speciation. *Trends Ecol & Evol* 13:101-105.
- Ornelas JF (2019). Los muérdagos *Psittacanthus* en México: ecología, evolución, manejo y conservación. *Biodiversitas* 146:12-16.
- Ornelas JF y Ramírez-Barahona S (2020). Transmisión y especificidad de muérdagos. Portal Comunicación Veracruzana. Recuperado de: <https://elportal.mx/?p=125970>.
- Ornelas JF, Licona-Vera Y and Vásquez-Aguilar AA (2018). Genetic differentiation and fragmentation in response to climate change of the narrow endemic *Psittacanthus auriculatus*. *Trop Conserv Sci* 11:1-15.
- Ornelas JF, Gándara E, Vásquez-Aguilar AA, Ramírez-Barahona S, Ortiz-Rodríguez AE, González C, Mejía Saules MT and Ruiz-Sánchez E (2016). A mistletoe tale: postglacial invasion of *Psittacanthus schiedeana* (Loranthaceae) to Mesoamerican cloud forests revealed by molecular data and species distribution modeling. *BMC Evol Biol* 16:78.
- Ramírez MM and Ornelas JF (2012). Cross-infection experiments of *Psittacanthus schiedeana* (Loranthaceae): effects of host provenance, gut passage and host fate on mistletoe seedling survival. *Plant Disease* 96:780-787.
- Rundle HD and Nosil P (2005). Ecological speciation. *Ecol Lett* 8:336-352.
- Westwood JH, Yoder JI, Timko MP and de Pamphilis CW (2010). The evolution of parasitism in plants. *Trends Plant Sci* 15:227-235.

Juan Francisco Ornelas
Departamento de Biología Evolutiva
Instituto de Ecología, A.C. (INECOL)
francisco.ornelas@inecol.mx