
INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL

**CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE INVESTIGACIÓN PARA EL
DESARROLLO INTEGRAL REGIONAL, UNIDAD OAXACA.**

**MAESTRÍA EN CIENCIAS EN CONSERVACIÓN Y APROVECHAMIENTO DE
RECURSOS NATURALES
(BIODIVERSIDAD DEL NEOTRÓPICO)**

**PATRÓN DE DISTRIBUCIÓN ESPACIAL Y DINÁMICA
POBLACIONAL DE *Oncidium crista galli*, UNA ESPECIE DE
ORQUIDEA EPÍFITA DE CHIAPAS.**

TESIS QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRO EN CIENCIAS
PRESENTA:

CITLALLI MALDONADO FLORES

Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca, marzo de 2005.



INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL
ORDINACION GENERAL DE POSGRADO E INVESTIGACION

CGPI-13

**ACTA DE REGISTRO DE TEMA DE TESIS
 Y DESIGNACION DE DIRECTOR DE TESIS**

México, D.F. a 19 de Octubre del 2004

El Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de CIIDIR-OAXACA en su sesión ordinaria No. 10 celebrada el día 18 del mes de Octubre conoció la solicitud presentada por el(la) alumno(a):

Maldonado Flores Citlalli
 Apellido paterno materno nombre

Con registro:

0	3	0	9	4	5
---	---	---	---	---	---

Aspirante al grado de: Maestro en ciencias

1.- Se designa al aspirante el tema de tesis titulado: PATRON DE DISTRIBUCIÓN ESPACIAL Y DINAMICA POBLACIONAL DE *Oncidium crista galli* UNA ESPECIE DE ORQUIDEA EPIFITA DE CHIAPAS.

De manera general el tema abarcará los siguientes aspectos:
Estudio de la distribución espacial de *Oncidium crista galli* a nivel de parcela y dentro del hospedero
Evaluación de los parámetros demográficos y el comportamiento poblacional de *O. crista galli*

2.- Se designa como Director de Tesis al C. Profesor: Dra. Demetria M. Mondragón Chaparro

3.- El trabajo de investigación base para el desarrollo de la tesis será elaborado por el alumno en: Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional Unidad Oaxaca que cuenta con los recursos e infraestructura necesarios.

4.- El interesado deberá asistir a los seminarios desarrollados en el área de adscripción del trabajo desde la fecha en que se suscribe la presente hasta la aceptación de la tesis por la Comisión Revisora correspondiente:



INSTITUTO POLITECNICO
 NACIONAL
 CIIDIR-UNIDAD OAXACA

El Director de Tesis

El Aspirante

El Presidente del Colegio



INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL
SECRETARIA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

SIP-14

ACTA DE REVISION DE TESIS

En la Ciudad de Oaxaca, Oax siendo las 10:00 horas del día 12 del mes de Diciembre del 2005

se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de Tesis designada

por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de 1 CITIDIR OAXACA para examinar la tesis de grado titulada: **"PATRÓN DE DISTRIBUCIÓN ESPACIAL Y DINÁMICA POBLACIONAL DE *Oncidium crista galli*, UNA ESPECIE DE ORQUÍDEA EPIFITA DE CHIAPAS"**

Presentada por el alumno:

MALDONADO
Apellido paterno

FLORES
materno

CITLALLI
nombre(s)

Con registro:

B	0	3	0	9	4	5
---	---	---	---	---	---	---

aspirante al grado de: **MAESTRÍA EN CIENCIAS EN CONSERVACION Y APROVECHAMIENTO DE RECURSOS NATURALES**

Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron **SU APROBACION DE LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

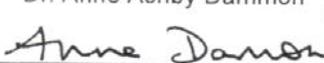
LA COMISION REVISORA

Director de tesis


Dra. Demetria Martha Mondragón Chaparro


Dr. Rafael Felipe Del Castillo Sánchez


M.C. Alejandro Flores Martínez


Dr. Anne Ashby Dammon

INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL
 CIDIR-UNIDAD-OAXACA


M.C. Mariana Hernández Apolinar

EL PRESIDENTE DEL COLEGIO


Dra. María del Rosario Arnaud Viñas



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de Oaxaca, Oax. el día 20 del mes de enero del año 2006, la que suscribe **CITLALLI MALDONADO FLORES** alumna del Programa de **MAESTRÍA EN CIENCIAS EN CONSERVACIÓN Y APROVECHAMIENTO DE RECURSOS NATURALES**, con número de registro B030945, adscrita al Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, manifiesta que es autora intelectual del presente trabajo de Tesis bajo la dirección de la Dra Demetria Martha Mogragón Chaparro y cede los derechos del trabajo intitulado **“PATRON DE DISTRIBUCIÓN E SPACIAL Y DINÁMICA POBLACIONAL DE *Oncidium crista galli*, UNA ESPECIE DE ORQUÍDEA EPÍFITA DE CHIAPAS”**, al Instituto Politécnico Nacional para su difusión, con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Este puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección: **Calle Hornos No 1003, Santa Cruz Xoxocotlan, Oaxaca** o e-mail ciidirox@ipn.mx o citlallimaldonado@yahoo.com.mx. Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.


CITLALLI MALDONADO FLORES

INDICE

RELACIÓN DE FIGURAS Y TABLAS	7
RESUMEN	8
ABSTRACT	9
INTRODUCCIÓN	10
Justificación	12
Objetivo general	12
Objetivos particulares	12
Bibliografía	13
CAPÍTULO I: Patrón de distribución espacial de una epífita de ramilla sobre árboles de café, el caso de <i>Erycina crista galli</i> .	
Introducción	15
Antecedentes	16
Métodos	17
Resultados	20
Discusión	22
Bibliografía	25
CAPITULO II: Dinámica poblacional de <i>Erycina crista galli</i> sobre árboles de café.	
Introducción	28
Antecedentes	29
Métodos	30
Resultados	35
Discusión	41
Bibliografía	46
CAPITULO III: Discusión y conclusión general.	48
Recomendaciones	51
Sugerencias para trabajo futuro	51
Bibliografía	51

RELACIÓN DE FIGURAS Y TABLAS

Figura 1.1. Abundancias de individuos de <i>E. crista galli</i> por categorías de ramas y alturas.	20
Figura 1.2. Estructura poblacional de <i>E. crista galli</i> por categoría de ramas.	22
Figura 2.1. Estructura poblacional de <i>E. crista galli</i> .	35
Figura 2.2. Diagrama del ciclo de vida de <i>E. crista galli</i> .	36
Figura 2.3. Supervivencia de la población de <i>E. crista galli</i> .	37
Figura 2.4. Estructuras poblacionales 2005 de <i>E. crista galli</i> .	38
Figura 2.5. Valor reproductivo de <i>E. crista galli</i> .	39
Figura 2.6. Suma de elasticidades de <i>E. crista galli</i> por estadios.	40
Figura 2.7. Suma de elasticidades de <i>E. crista galli</i> por procesos demográficos.	41
Tabla 2.1. Descripción de los estadios del ciclo de vida de <i>E. crista galli</i> .	31
Tabla 2.2. Matriz de transición de <i>E. crista galli</i> .	37
Tabla 2.3. Matriz de sensibilidad de <i>E. crista galli</i> .	39
Tabla 2.4. Matriz de elasticidad de <i>E. crista galli</i> .	40

RESUMEN

Oncidium crista galli, ahora *Erycina crista galli* (Rchb.f.) N.H. Williams & M.W. Chase (2001), vive en uno de los ambientes más extremos del epifitismo: “las ramas más delgadas de los árboles”. En este ambiente existe poca disponibilidad de agua y nutrientes así como una alta tasa de perturbaciones, esta combinación de condiciones ha impuesto severas restricciones para el establecimiento de las epífitas, quienes han tenido que desarrollar adaptaciones para poder sobrevivir en dicho ambiente. Desafortunadamente existen pocos estudios sobre este fascinante tipo de plantas denominadas epífitas de ramilla. En el presente trabajo se estudio el patrón de distribución y la dinámica poblacional de *E. crista galli* sobre árboles de café.

El estudio se realizó durante un año en una plantación de café de sombra, en el Ejido de Santo Domingo, ubicado en el municipio de Unión Juárez del estado de Chiapas. La distribución espacial de *Erycina crista galli* sobre árboles de café se determinó en función del diámetro y altura de las ramas sobre las cuales se encontraban los individuos de esta orquídea, en donde se encontró la mayor abundancia y la presencia de todos los estadios del ciclo de vida de esta especie sobre las ramas menores de dos centímetros de grosor. Tales resultados sugieren que el diámetro y la arquitectura del hospedero influyen fuertemente en el patrón de distribución espacial de *E. crista galli*.

Así mismo se estudió la dinámica poblacional de *Erycina crista galli*. Se utilizaron modelos matriciales de proyección tipo Lefkovitch para obtener la tasa intrínseca de crecimiento (λ). También se utilizaron análisis de elasticidad y sensibilidad para determinar la contribución de cada estadio y de cada proceso demográfico al valor de λ . Los resultados sugieren que la población decrece un 48 % por año ($\lambda = 0.521$). Los análisis de sensibilidad y elasticidad mostraron que el destino de los adultos con crecimiento vegetativo es el estadio que posee el mayor efecto sobre la tasa de crecimiento de la población, mientras que la permanencia de estos adultos es el proceso que modela la dinámica de la población.

ABSTRACT

Oncidium Crista galli, now *Erycina crista galli* (Rchb.f.) N. H. Williams & M. W. Chase (2001), is a twig epiphytic orchid. There are not studies available in the literature on the spatial distribution at this orchid on the host, neither about its demography. Here I describe the spatial distribution and demography of *Erycina crista galli* growing in coffee trees at the Ejido de Santo Domingo, Unión Juárez, Chiapas. Twentynine coffee trees were examined to determine the position of *E. crista galli* individuals on the host. This includes branch diameters and above-ground heights. The greatest number of *E. crista galli* individuals, from all stages of the life cycle, was observed on the smallest diameters branches, suggesting that the twig's diameter and host architecture have strong influence on the pattern of spatial distribution.

A follow-up study of population dynamics of these individuals was made a year later. Using Lefkovitch matrix, I estimated the intrinsic population growth rate (λ), the stable stage structure and the reproductive value. Elasticity and sensitivity matrices were developed to determine the contribution of each stage and demographic process to the value of λ . The results suggest that the population is decreasing over time at rate of 48 % per year ($\lambda = 0.5211$). Elasticity and sensitivity analysis show that changes in λ are most sensitive to the stage at adults with vegetative growing. This stage is the most influential on the dynamics of this population.

INTRODUCCION

Los bosques tropicales son los ecosistemas más biodiversos y complejos del planeta, debido al gran número de especies animales y vegetales que sostienen, y a la diversidad de interacciones que entre ellos se establecen (Gentry & Dodson 1987). Un componente importante de estos ecosistemas son las plantas epífitas, las cuales carecen de raíces en el suelo y que crecen sobre plantas hospederas, por lo general árboles, pero, a diferencia de las parásitas no toman nutrimentos directamente de ellos (Benzing 1990). Las epífitas contribuyen considerablemente a la riqueza de estos ecosistemas, pueden llegar a representar más de un tercio de las especies vegetales que los conforman (Gentry & Dodson 1987); además influyen fuertemente en su funcionamiento a través de su participación en los ciclos biogeoquímicos del ecosistema, así como en el sin fin de interacciones que establecen con otros organismos (Richardson 1999, Nadkarni 1984).

El ambiente donde se desarrollan las epífitas puede llegar a ser muy diferente del ámbito terrestre. En general, el hábitat epífita se caracteriza por la carencia de suelo, la baja disponibilidad de agua y nutrimentos, y una distribución espacial en parches (Bennett 1991, 1988; Benzing 1990, Madison 1977). Este ambiente, se encuentra representado por la copa de los árboles, el cual es muy dinámico y heterogéneo. Las epífitas pueden encontrar muchos sustratos diferentes, definidos por determinadas características morfológicas del hospedero que facilitan el su desarrollo y establecimiento, como son: el sistema de ramificación, el diámetro de las ramas y el ángulo de inclinación, la textura de la corteza, la edad y tamaño del hospedero, así como las diferentes condiciones de luz, humedad y temperatura (Cabral 2002, Rudolph *et al.* 1998, Zotz 1997, Chase 1987), en conjunto tales características determinan los patrones de distribución de las epífitas sobre el hospedero.

De todas las especies de plantas vasculares en el mundo, alrededor del 10% son epífitas (Nieder *et al.* 2001). Y aproximadamente el 70 % de las épifitas, son orquídeas (Bennett 1988, Madison 1977). La familia Orchidaceae esta compuesta aproximadamente por 20,000 a 25,000 especies, de las cuales el 70 % son epífitas (Atwood 1986), esta familia presenta una distribución cosmopolita excepto en los polos y desiertos extremos, encontrándose con

una gran abundancia y diversidad en las regiones tropicales (Ramírez 2002). En México, la flora orquideológica comprende 1106 especies, distribuidas en 159 géneros (Soto-Arenas, 1996) presentándose la mayor diversidad en los estados de Chiapas, Oaxaca, Guerrero, Veracruz y Tabasco (Wright 1958).

Las orquídeas han sido unas de las plantas más admiradas y apreciadas desde hace muchos siglos por diferentes civilizaciones debido a su alto valor comercial y hortícola. Estas cualidades han favorecido la extracción masiva de individuos de las poblaciones silvestres que, junto con la destrucción de sus hábitats naturales, así como ciertas características ecológicas que presentan las orquídeas, como sus bajas tasas de crecimiento, ciclos de vida relativamente largos y el escaso reclutamiento de nuevos individuos en condiciones naturales (Avila-Díaz y Oyama 2002), ha favorecido que muchas especies de orquídeas se encuentren amenazadas o en peligro de extinción.

Actualmente todas las especies de la familia Orchidaceae se encuentran listadas en los Apéndices I ó II de las CITES con el fin de regular su comercio (Anónimo 1997); así mismo, 180 especies de orquídeas se han incluido en la Norma Oficial Mexicana vigente NOM-059-ECOL-2001 en alguna categoría de riesgo (Avila-Díaz y Oyama 2002, Soto-Arenas 1996). El hecho de que muchas especies de orquídeas se encuentren en alguna categoría de riesgo, ha sido motivo de preocupación por recuperar, proteger y conservar sus poblaciones silvestres mediante la planeación de propuestas para un aprovechamiento y manejo adecuado, además de realizar estudios para incrementar los conocimientos sobre la ecología y biología de estas especies.

Una de las herramientas más útiles para el desarrollo de planes de manejo y conservación de especies han sido los estudios demográficos, enfocado a los cambios numéricos de las poblaciones a través del tiempo (Silvertown & Lovett-Doust 1993). Este tipo de estudios nos permite conocer características acerca de la biología básica de una especie por medio de la descripción de su ciclo de vida, el cual constituye la unidad fundamental de descripción de un organismo (Caswell 2001), así mismo es posible conocer el estatus de la

población y cuáles son los factores que están regulando su tamaño (Solbrig 1981, Harper 1977), lo que permite responder a dos de las preguntas básicas para el desarrollo planes de planes de manejo y conservación de especies que son: ¿Cuál es la tasa de crecimiento de la población? y ¿Cuál o cuáles son los estadios más vulnerables en el ciclo de vida de la especie? (Schemske *et al.* 1994).

Justificación

Las epífitas de ramilla son uno de los grupos más interesantes en el ámbito epífita. Pues aún, dentro de éste, habitan en los ambientes más difíciles debido a la alta incidencia de luz, grandes fluctuaciones en la disponibilidad del agua y nutrimentos y una elevada tasa de perturbaciones (Chase 1987). Sin embargo, poco se sabe sobre la biología y la ecología de este tipo de plantas, es por ello que en el presente trabajo se presenta uno de los primeros estudios sobre el patrón de distribución y la dinámica poblacional de *Erycina crista galli* (Rchb.f.) N.H.Williams & M.W.Chase, una especie de orquídea epífita en la región del Soconusco, Chiapas.

Objetivo General

Describir el patrón de distribución espacial y la dinámica poblacional de *Erycina crista galli* en parcelas de café en el ejido de Santo Domingo, Chiapas.

Objetivos Particulares:

1. Describir el patrón espacial de distribución y la estructura poblacional de *E. crista galli* sobre los árboles de café.
2. Describir el ciclo de vida de *E. crista galli*.
3. Estimar las tasas de crecimiento, fecundidad y supervivencia de la población de *E. crista galli*.
4. Describir el comportamiento demográfico de la población.

5. Determinar los estadios y procesos demográficos que regulan la población.

Bibliografía

- Anónimo. 1997. Anteproyecto para la conservación, manejo y aprovechamiento sustentable de las orquídeas (Orchidaceae) en México. Programa de conservación de la vida silvestre y diversificación productiva del sector rural 1997-2000. SEMARNAT-INE.
- Ávila-Díaz, I. y K. Oyama. 2002. Manejo sustentable de *Laelia speciosa* (Orchidaceae). http://www.conabio.gob.mx/institucion/conabio_español/doctos/laelia.html
- Atwood, J. T. 1986. The size of the Orchidaceae and systematic distribution of epiphytic orchids. *Selbyana* 9:171-186.
- Bennett, B. C. 1988. A comparison of life history traits in selected epiphytic and saxicolous *Tillandsia* (Bromeliaceae) from Florida and Peru. Ph. D. Dissertation. University of North Carolina at Chapel Hill. U. S. A.
- Bennett, B. C. 1991. Comparative biology of neotropical epiphytic and saxicolous *Tillandsia* species: population structure. *Journal of Tropical Ecology* 7:361-371.
- Benzing, D. H. 1990. Vascular epiphytes. Cambridge University Press. Cambridge.
- Cabral, E. L. 2002. Las epífitas del macrosistema del Iberá. <http://www.unne.edu.ar/cyt/2002/06-Biologicas/B-005-pdf>
- Caswell, H. 2001. Matrix population models: construction, analysis and interpretation. Sinauer Associates, Inc. Massachusetts, U.S.A.
- Chase, M. W. 1987. Obligate twig epiphytism in the Oncidiinae and other neotropical orchids. *Selbyana* 10:24-30
- Gentry, A. H., y C. Dodson. 1987. Diversity and biogeography on neotropical vascular epiphytes. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 74:205-233.
- Harper, J. L. 1977. Population biology of plants. Academy Press. London.
- Madison, M. 1977. Vascular epiphytes: their systematic occurrence and salient features. *Selbyana* 2:1-3.
- Nadkarni, N. M. 1984. Epiphytes biomass and nutrient capital of a neotropical Elfin forest. *Biotropica* 16:249-256.

- Nieder, J., J. Prosper'ý, y G. Michaloud. 2001. Epiphytes end their contribution to canopy diversity. *Plant Ecology* 153:51-63.
- Ramírez, J. 2002. Orquídeas de México.
http://www.conabio.gob.mx/institucion/conabio_español/doctos/orquidea.html
- Richardson, B. A. 1999. The bromeliad microcosm and the assessment of faunal diversity in a neotropical forest. *Biotropica* 31:321-336.
- Rudolph, D., G. Rauer, J. Nieder, y W. Barthlott. 1998. Distributional patterns of epiphytes in the canopy and phorophyte characteristics in a Western Andean rain forest in Ecuador. *Selbyana* 19:27-33.
- Schemske, D. W., B. C. Husband, M. H. Ruckelshaus, C. Gooswillie, I. M. Parker y J. G. Bishop. 1994. Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants. *Ecology* 75: 584-606.
- Silvertown J.W. y J. Lovett-Doust. 1993. Introduction to plant population biology. Blackwell Science. Oxford. 203 pp.
- Solbrig, O. 1981. Demography and evolution in plant population. *Botanical Monograph*. Vol. 15
- Soto-Arenas, M. A. 1996. México (Regional account), pp. 53-58. En IUCN/SSC Orchids Specialist Group. *Orchids. Status Survey and Conservation Action Plan*, IUCN.
- Wright, N. P. 1958. Orquídeas de México. Editorial Fournier, S. A. México. 14 pp.
- Zotz, G. 1997. Substrate use of three epiphytic bromeliads. *Ecogeography* 20:264-270.

CAPITULO I

Patrón de distribución espacial de una epífita de ramilla sobre árboles de café, el caso de *Erycina crista galli*.

Introducción

Diferentes factores intervienen para definir el patrón de distribución espacial de una especie. En el caso de las epífitas, dicho patrón está fuertemente influenciado por la arquitectura y ciertas características de su hospedero, como son: el sistema de ramificación, el diámetro y ángulo de inclinación de las ramas, la textura y el pH de la corteza, la transparencia de la copa (cantidad de luz que llega a la parte interna de la copa en función de la cantidad de follaje), tamaño y la edad de las ramas (Isaza *et al.* 2004, Zotz *et al.* 1999, Rudolph *et al.* 1998, ter Steege & Cornelissen 1989). Estas características en conjunto con las condiciones microambientales de luz, humedad y temperatura de las diferentes partes del hospedero y los requerimientos ecofisiológicos de las epífitas (Graham & Andrade 2004, Jácome *et al.* 2004, Zotz *et al.* 1999, Zotz 1997, Bennett 1988), determinan el patrón de distribución vertical de las epífitas sobre el hospedero.

En general los patrones de distribución vertical de las epífitas son descritos con base en la división zonal propuesta por Johansson (1974) quien subdividió a los árboles hospederos en cinco zonas: zona I (parte basal de tronco), muy húmeda, con sombra intensa y alto depósito de humus; Zona II (tronco), húmeda, ligeramente sombreada, menor depósito de humus; y tres zonas de igual longitud en la copa ligeramente secas e iluminadas, con escaso depósito de humus (base de la copa, y, e i: Zona III; parte media: Zona IV; y, parte exterior, muy seca, muy expuesta a la luz y sin depósito de humus: zona V) (Bøgh 1992, Johanson 1974). Sin embargo, se ha visto que dicha zonificación varía en función del tipo de vegetación evaluada y la arquitectura del hospedero, las cuales alteran las condiciones microambientales a lo largo del hospedero (Zotz & Vollrath 2003, Benzing 1995, Bøgh 1992).

Antecedentes

La distribución espacial de las epífitas se ha abordado desde el punto de vista de la ecología de comunidades. Los estudios se han enfocado principalmente a la composición y abundancia de especies en las diferentes zonas de los hospederos, propuestas por Johansson (1974) (Merwin *et al.* 2003, Zotz & Vollrath 2003, de Souza & do Espírito-Santo 2002, Zotz *et al.* 1999, Rudolph *et al.* 1998, Benzing 1995, Johansson 1974); y a la distribución de especies epífitas en el dosel de un ecosistema particular (Rudolph *et al.* 1998, García-Franco 1996, Olmsted & Gómez 1996, Hietz & Hietz-Seifert 1995, Bøgh 1992, ter Steege & Cornelissen 1989).

Sin embargo, se ha dado poca atención al estudio del patrón de distribución espacial de una sola especie; de los pocos trabajos que existen, la mayoría se han enfocado al estudio de la distribución espacial de la especie en un ecosistema particular (Isaza *et al.* 2004, García-Suárez *et al.* 2003, García-Franco y Peters 1987). Y más escasos aún son los que se refieren a la distribución espacial de una especie a nivel de hospedero (Jácome *et al.* 2004, Mondragón *et al.* 2004, Castaño-Meneses *et al.* 2003, Tremblay *et al.* 1998).

Dentro de las epífitas, existe un pequeño grupo que está restringido a las ramas más pequeñas y delgadas de los hospederos, éstas ramas reciben altas dosis de radiación solar y la humedad atmosférica alrededor de ellas es baja (Benzing 1995, Johansson 1974). Este tipo de epífitas conocidas como “epífitas de ramilla”, al parecer presentan adaptaciones anatómicas y fisiológicas (cortos ciclos de vida, hojas caducifolias, semillas con extensión de la testa, células modificadas del velamen de la raíz, entre otros) que les permiten sobrevivir en este ambiente pero que al mismo tiempo, pudieran restringir su distribución a otras partes del árbol (Benzing 1995, Chase 1987).

Aunque los estudios demuestran una mayor presencia de este tipo de especies epífitas en la zona cinco (i.e. ramillas o parte exterior de la copa; Benzing 1995, Chase 1987) que representa un área colonizable disponible (Rudolph *et al.* 1998, Tremblay *et al.* 1998, Yeaton & Gladstone 1982), no existen estudios que documenten su distribución espacial a

lo largo de todo el hospedero y menos aún aquellos que evalúen el cambio en la composición de estructura poblacional. Por tales motivos, en el presente trabajo se analiza el patrón de distribución espacial de *Erycina crista galli* orquídea de ramilla *sensu* Chase (1987). El objetivo principal del presente estudio es describir el patrón espacial de distribución y estructura poblacional de *E. crista galli* sobre árboles de café, con la finalidad de evaluar la variación de la abundancia y estructura poblacional en el hospedero (*Coffea arabica*).

Métodos

Sitio de estudio: Santo Domingo se encuentra ubicado en el municipio de Unión Juárez del estado de Chiapas, entre los 92°06'21" longitud Oeste, y los 15°01' 48' latitud Norte; teniendo una altitud de 850 msnm. El clima es semicálido-húmedo AC (m), con una temperatura media anual de 27.8°C; con lluvias periódicas en los meses de mayo a octubre y una precipitación media anual de 2,478 mm. La vegetación del ejido es un mosaico de parcelas de selva alta perennifolia perturbada combinada con plantaciones de café de sombra y potreros (INEGI 2000). De acuerdo con la clasificación propuesta por Moguel y Toledo (1999) para los sistemas de producción de café en México, las plantaciones de la zona de estudio se clasificarían como un sistema de producción "moderno" de monocultivo con sombra donde los árboles de sombra utilizados son especies del género *Inga* (Fabaceae); sin embargo existen parcelas en donde además hay otras especies de árboles como *Manikara zapota* (L.) P. Royen (Sapotaceae), *Musa paradisiaca* L. (Musaceae), entre otros, lo que las clasificaría como policultivo comercial.

Especie de estudio: *Erycina crista galli* (Rchb.f.) N.H. Williams & M.W. Chase (2001) es una orquídea de menos de diez cm de alto a la edad madura, con pseudobulbos menores a cuatro cm de alto, de hojas planas, fasciculadas; flores amarillas, con sépalos agudos, pétalos obtusos, labelo lobulado provisto de manchas rojizas en el centro, cápsulas pequeñas menores de tres cm de largo (Hágsater & Salazar 1990, Conzatti 1982).

Hospedero de *E. crista galli*: *Coffea arabica* L. es una planta arbustiva originaria de África e introducida en América. Su altura es menor a 2.5 m de altura; de hojas cortas pecioladas, oblongo-ovales a lanceoladas-elípticas, largas; flores blancas, aglomeradas en los ejes de las hojas; frutos globosos, de 10 a 16 mm de largo, rojos, con dos semillas semielipsoides y sulcadas (Standley 1926). El sistema de ramificación de los árboles de café es variable, comenzando generalmente en la base del tronco, poco antes de los 30 cm de altura desde la base de éste, posteriormente pueden observarse más ramificaciones –secundarias, terciarias, etc.- a lo largo de las ramas primarias, notándose que se pueden encontrar toda clase de ramas, principalmente, ramas delgadas distribuidas tanto en la periferia y en la parte interna del árbol como en las partes más altas y bajas de éste (obs. pers.).

Distribución espacial: En febrero de 2004 se eligieron aleatoriamente 29 cafetos (*Coffea arabica*), sobre los cuales se marcaron todos los individuos de *E. crista galli*. De cada individuo se midió el diámetro y la altura de la rama sobre la cual se encontraban posados, justamente debajo de la epífita. Cabe mencionar, que las alturas fueron medidas del suelo al punto de la rama en que se encontraba cada individuo.

Dos parámetros de los árboles de café fueron utilizados para analizar el patrón de distribución de *E. crista galli*: el diámetro de las ramas y la altura. Para lo cual primeramente se determinó si existía alguna relación entre ambas variables mediante una regresión simple (Zar 1984). Una vez hecho esto se clasificaron las categorías de ramas de los cafetales de acuerdo al diámetro de las ramas y a la altura, cada clasificación se realizó de manera independiente.

Se crearon tres categorías dentro de cada cafeto mediante un arreglo ordenado de sus diámetros o regla de Sturges (Zar 1984): D1: ramillas o ramas delgadas, 0.22-1.79 cm de diámetro; D2: ramas medianas, de 1.8-3.36 cm de diámetro, y D3: ramas gruesas y tronco, con diámetros mayores de 3.37 cm; se utilizó el mismo procedimiento para las categorías de las alturas (A1: zona baja del árbol, de 0 a 101 cm de altura; A2: zona media de 101.1 a 202 cm de altura, y A3: nivel alto, mayor de 202.1 cm de altura). Posteriormente se

determinó la abundancia de individuos de *E. crista galli* en cada una de las categorías de diámetro y altura asignadas a cada árbol de café.

Dado que diferentes autores mencionan que la abundancia de individuos epífitos está influenciada por la disponibilidad de área colonizable (Rudolph *et al.* 1998, Tremblay *et al.* 1998, Yeaton & Gladstone 1982), se procedió a calcular el área disponible para cada categoría de diámetro, con la finalidad de evaluar si la densidad de individuos de *E. crista galli* estaba dada por el tamaño del área colonizable para cada categoría de rama. Para lo cual, se midió el diámetro y la longitud de las ramas y troncos de cinco árboles de café. El área de las ramas se calculó mediante la fórmula del cilindro: $A = 2\pi dh$. En donde d es el diámetro y h la longitud de las ramas. Con las cinco áreas calculadas para cada categoría de ramas en cada hospedero, se realizó un análisis de varianza de una sola vía (ANOVA) para evaluar las posibles diferencias entre las categorías de ramas con respecto al área disponible.

Con el fin de determinar cuál de las variables (diámetro o altura) estaba determinando la abundancia de individuos de *E. crista galli*, y por tanto su patrón de distribución se realizó un análisis de correlación entre las categorías de ramas y sus abundancias de individuos de *E. crista galli*, dicho análisis se realizó de manera independiente para zonas con base en el diámetro y zonas con base en la altura.

Posteriormente se procedió a comparar la abundancia de individuos de *E. crista galli* en cada una de las categorías diámetros de las ramas de los cafetos, para determinar cual de las éstas favorecía más la presencia de individuos de *E. crista galli*. Con el fin de evaluar si dichas diferencias eran estadísticamente significativas se procedió a realizar un ANOVA de una sola vía. En este caso, se transformaron los datos aplicando logaritmos naturales para normalizar los datos y de esta manera evitar los ceros. También se llevó a cabo una comparación pareada de medias (LSD) para determinar qué categorías de diámetros diferían entre sí (Zar 1984).

Así mismo, dado que la permanencia de una población en cierto lugar no depende sólo de la presencia de individuos, si no que éstos puedan completar su ciclo de vida en dicho lugar (Harper 1977), se decidió evaluar la estructura poblacional de *E. crista galli* en cada una de las categorías de diámetros asignadas a los árboles de café, como una medida indirecta de la capacidad que las ramas a partir de su diámetro, presentan para que *E. crista galli* pueda completar su ciclo de vida. Para ello se clasificó a los individuos de *E. crista galli* de acuerdo a su tamaño, número de pseudobulbos, así como de la presencia/ausencia de estructuras reproductivas. Cada individuo fue asignado a uno de los siguientes estadios: plántulas (un pseudobulbo ≥ 0.01 -0.19 cm de altura), juveniles (un pseudobulbo de 0.2-0.39 cm de altura), adultos1 (un pseudobulbo ≥ 0.4 cm de altura) y adultos2 (individuos con 2 ó más pseudobulbos). La estructura poblacional (proporción de individuos pertenecientes a cada estadio) de *E. crista galli* para cada zona, fue comparada mediante pruebas de G para determinar si diferían significativamente (Zar 1984).

Resultados

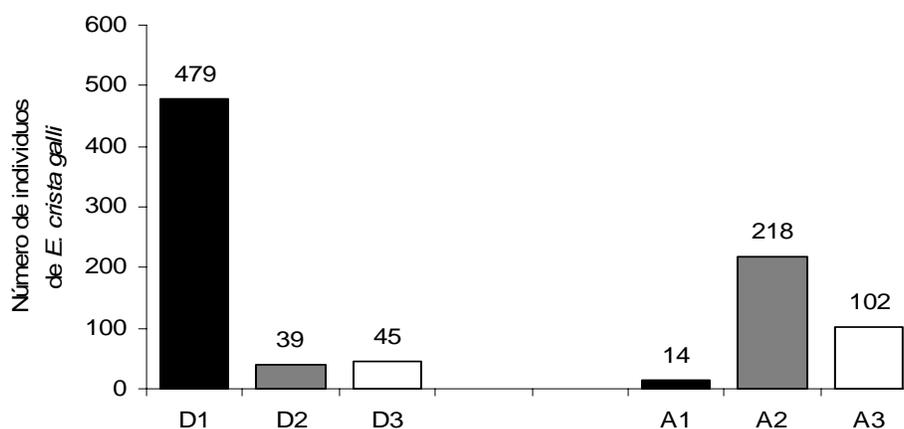


Figura 1.1 Abundancia de individuos de *E. crista galli*, encontrados en 29 árboles de café en Febrero de 2004. Las columnas de la izquierda corresponden a las categorías de ramas: D1: ramillas o ramas delgadas en color negro, 0.22-1.79 cm de diámetro; D2: ramas medianas, de 1.8-3.36 cm de diámetro en gris, y D3: ramas gruesas y tronco, con diámetros mayores de 3.37 cm en color blanco. Las columnas de la derecha corresponden a las categorías de alturas de ramas: A1: zona baja del árbol, de 0 a 101 cm de altura en color negro; A2: zona media de 101.1 a 202 cm de altura en gris, y A3: nivel alto, mayor de 202.1 cm de altura en blanco.

Se puede observar en la figura uno, que el patrón de distribución de los individuos de *E. crista galli* es diferente cuando se toma en cuenta el diámetro de las ramas o la altura de éstas; esto suena razonable si se considera el bajo grado de asociación entre dichas variables ($r^2=0.071$ $P<0.05$). Cuando se analiza el patrón de distribución de *E. crista galli* con base en el diámetro de las ramas se observa que la gran mayoría de los individuos se encuentran localizados en las ramas más delgadas de los cafetos (D1), mientras que si se ve desde el punto de vista de alturas los individuos de *E. crista galli* se concentran en la parte media y superior de los árboles de café.

Al realizar la prueba de correlación entre el número de individuos y la altura de ramas sobre la cual se encontraban posados, se observó que existe un bajo grado de asociación entre ambas variables ($r=0.42$) y por tanto se determinó que la altura no es un buen estimador de la abundancia de *E. crista galli* a pesar de que el valor de correlación sea estadísticamente significativo ($p<0.05$). Dado estos resultados, se decidió excluir a la altura de ramas del resto del estudio.

Contrariamente a la altura, los análisis de correlación entre la abundancia de *E. crista galli* y el diámetro de las ramas muestra que existe un alto grado de asociación entre ambas variables ($r=-0.86$, $p<0.05$), mostrando una relación inversamente proporcional entre el grosor de la rama y la abundancia de individuos. Dado que no se encontraron diferencias significativas entre la disponibilidad de área colonizable y las diferentes zonas de acuerdo al diámetro de las ramas de los cafetos ($F=0.008$, $p=0.991$), se puede suponer que la abundancia de los individuos de *E. crista galli* está fuertemente correlacionada a dicha variable; lo anterior se ve reforzado por la mayor abundancia de individuos en las ramillas del café (479 en D1, 39 en D2 y 45 en D3 $F= 48.578$, $p\leq 0.001$). Los resultados de la comparación pareada LSD indican que la abundancia de individuos en D1 difiere significativamente de la abundancia de individuos en D2 y D3 ($p\leq 0.001$), al igual que D2 de D3 ($p\leq 0.001$)

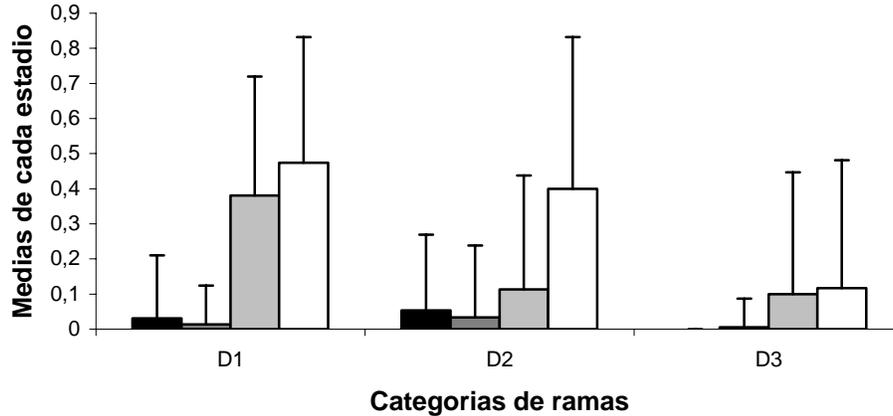


Figura 1.2. Estructura poblacional de *E. crista galli* por categoría de ramas en árboles de café. Plántulas columna negra, juveniles columna gris oscuro, adultos 1 columna gris claro, y adultos 2 columna blanca. X + 1 EE. Feb. 2004.

En cuanto a las estructuras poblacionales en D1 y D2, se observa que son semejantes ($G_{D1-D2} = 0.214$, $p < 0.99$) (figura 1). Para ambas zonas, resalta la presencia tanto de plántulas y juveniles así como de individuos adultos, siendo estos últimos los más representativos. Sin embargo, D1 y D2 ($G_{D1-D3} = 207.22$, $p < 0.000$; $G_{D2-D3} = 205.103$, $p < 0.000$, respectivamente) mostraron diferencias significativas con respecto a la estructura poblacional de D3. Ya que en D3 no se observan plántulas, y la proporción de juveniles en relación con las otras dos categorías es mínima, y muestra una alta proporción de individuos adultos en particular de adultos1.

Discusión

En varios estudios realizados para conocer la abundancia de las epífitas sobre sus hospederos, diversos autores sugieren que mientras más grande o viejo sea el hospedero, éstos proveen de mayor área y mayor tiempo para colonización (Mondragón *et al.* 2004, Merwin *et al.* 2003, Zotz & Vollrath 2003, Zotz *et al.* 1999, Rudolph *et al.* 1998), dando como resultado una mayor abundancia de individuos epífitos en las ramas o troncos más grandes y viejos (Isaza *et al.* 2004, Zotz *et al.* 1999, Yeaton & Gladstone 1982). Con base en lo anterior se esperaría encontrar la mayor abundancia de individuos de *E. crista galli*

principalmente sobre los troncos y ramas gruesas, ya que éstas, en comparación con las ramillas tienen mayor superficie de contacto y han estado expuestas durante más tiempo a la colonización. Los resultados de éste trabajo, muestran que *E. crista galli* presenta un patrón de distribución espacial diferente sobre los árboles de café, lo que sugiere que son otros los factores que están determinando la abundancia de *E. crista galli*, ya que en este caso las ramillas son las que presentan la menor superficie de área colonizable y las que menos tiempo han estado expuestas a lo colonización, y sin embargo son las que contienen la mayor cantidad de individuos epífitos de *E. crista galli*. Esto concuerda con lo reportado por Chase (1987), quien menciona que para las epífitas de ramilla, es el diámetro (menor a 2.5 cm) de las ramas el factor que determina el patrón de distribución vertical de este tipo de especies.

Cuando se utiliza el sistema de zonificación de los arboles propuesto por Johanson (1974) para explicar el patrón de distribución y abundancia de especies epífitas, se observa que la mayor abundancia de epífitas se encuentra en las zonas intermedias y/o altas (Isaza *et al.* 2004, Mondragón *et al.* 2004, Castaño-Meneses *et al.* 2003, de Souza & do Espírito-Santo 2002, Yeaton & Gladstone 1982), que corresponden a las zonas III y IV. Esta abundancia en las zonas medias la relacionan con una mayor disponibilidad de ramas colonizables y una mayor diversidad de microclimas y tipos de sustratos (Benzing 1995, Bøgh 1992, Johansson 1974). Sin embargo, como hace notar de Souza & do Espírito-Santo (2002) y Bøgh (1992), las zonas propuestas por Johansson (1974) pueden cambiar o fusionarse dependiendo de la arquitectura de los hospederos y las condiciones microclimáticas dentro de los mismos. La arquitectura arbustiva de los árboles de café, la cual es mantenida mediante las labores de poda que los cafecultores realizan anualmente con el fin de favorecer el crecimiento de nuevas ramas y una mayor penetración de la luz (cafecultor com. pers.), propicia la presencia de “ramillas” a todo lo alto y ancho del hospedero y favorece condiciones micro-climáticas más homogéneas dentro de los cafetos.

Para que una especie pueda mantenerse en un sitio, en este caso las ramillas, es necesario que, además de la presencia de los individuos, éstos puedan completar su ciclo de vida

(Harper 1977). En el caso de *E. crista galli*, esto sólo se puede llevar a cabo en las ramas medianas y ramillas (D2 y D1), en quienes se observaron individuos de todos los estadios de su ciclo de vida. La ausencia de plántulas, la presencia de sólo algunos juveniles y el marcado predominio de individuos adultos en las ramas gruesas y tronco (D3) sugieren condiciones poco propicias para el establecimiento de nuevos individuos en esta parte de los hospederos, y que posiblemente los individuos juveniles y adultos localizados en dicha zona se hayan establecido cuando el tronco y ramas gruesas eran de menor diámetro, y en ese entonces las condiciones eran propicias para el establecimiento de plántulas.

Son escasos los trabajos publicados que explican de manera muy general la distribución vertical de la estructura poblacional de las epífitas sobre los hospederos, tales son los casos de los trabajos de Zotz y Vollrath (2003), y Rudolph *et al.* (1998). Hasta ahora, solamente el trabajo de Mondragón *et al.* (2004) trata el patrón de distribución vertical de los individuos de una especie epífita sobre un hospedero específico. A diferencia de lo reportado por estos autores quienes encontraron la mayor proporción de individuos adultos de *Tillandsia brachycaulos* en la parte media del árbol (en donde las ramas pudieran ser clasificadas de acuerdo a nuestro sistema en D2 y D3) en *E. crista galli* los individuos adultos se encontraron distribuidos en todas las zonas, Mondragón y colaboradores (2004) sugieren que la abundancia de adultos en la zona media está determinada por el aumento del peso de los mismos, el cual solo puede ser soportado por ramas gruesas o el tronco, en el caso de *E. crista galli* cuyo bulbos miden escasos 2.7 cm comparado con los 15 cm de los bulbos de *T. brachycaulos*, el aumento de peso de los individuos adultos parece no ser un factor determinante en su patrón de distribución.

Similar a lo reportado por Mondragón *et al.* (2004), la mayoría de las plántulas de *E. crista galli* se localizan en las ramillas (D1), así mismo la estructura poblacional de *E. crista galli* en el tronco es muy similar a la encontrada para *T. brachycaulos*, ya que básicamente carece de plántulas y la mayoría son individuos adultos, en particular los adultos clonales, y para el caso de *E. crista galli*, son los adultos uno (Mondragón *et al.* 2004).

Los resultados muestran que el patrón de distribución vertical de *E. crista galli* está fuertemente influenciado por el diámetro de las ramas sobre las cuales se encuentran posados, por lo que la arquitectura del hospedero juega un papel clave en la distribución espacial de esta especie.

Bibliografía

- Bennett, B. C. 1988. A comparison of life history traits in selected epiphytic and saxicolous *Tillandsia* (Bromeliaceae) from Florida and Peru. Ph. D. Dissertation. University of North Carolina at Chapel Hill. U. S. A.
- Benzing, D. H. 1995. The physical mosaic and plant variety in forest canopies. *Selbyana* 16:159-168.
- Bøgh, A. 1992. Composition and distribution of the vascular epiphyte flora of an ecuadorian montane rain forest. *Selbyana* 13:25-34.
- Castaño-Meneses, G., J. G. García-Franco, and J. G. Palacios-Vargas. 2003. Sapatial distribution patterns of *Tillandsia violacea* (Bromeliaceae) and support trees in an altitudinal gradient from a temperate forest in Central Mexico. *Selbyana* 24:71-77.
- Chase, M. W. 1987. Obligate twig epiphytism in the Oncidiinae and other neotropical orchids. *Selbyana* 10:24-30.
- Conzatti, C. 1982. Flora taxonómica mexicana. Tomo II. Instituto Politécnico Nacional. México, D. F.
- de Souza, M., and M. M. do Espirito-Santo. 2002. Species Diversity and Abundance of vascular epiphytes on *Vellozia piresiana* in Brazil. *Biotropica* 34:51-57.
- García-Franco, J. G. 1996. Distribución de epífitas vasculares en matorrales costeros de Veracruz, México. *Acta Botánica Mexicana* 37:1-9.
- García-Franco, J. G. y C. M. Peters. 1987. Patrón espacial y abundancia de *Tillandsia spp.* a través de un gradiente altitudinal en los altos de Chiapas, México. *Brenesia* 27:35-45.
- García-Suárez, M. D., V. Rico-Gray, and H. Serrano. 2003. Distribution and abundance of *Tillandsia spp.* (Bomeliaceae) in the Zapotitlan Valley, Puebla Mexico. *Plant Ecology* 166:207-215.

- Graham, E. A., and J. L. Andrade. 2004. Drought tolerance associated with vertical stratification of two co-occurring epiphytic bromeliads in a tropical dry forest. *American Journal of Botany* 91: 699-106.
- Hágsater, E., and G. A. Salazar. 1990. *Icones Orchidacearum. Fascicle I. Orchids of Mexico Part I.* Asociación Mexicana de Orquideología, A. C.
- Harper, J. L. 1977. *Population biology of plants.* Academy Press. London.
- INEGI. 2000. *Anuario estadístico. Chiapas.* Instituto Nacional de Geografía e Informática. México.
- Hietz, P. and U. Hietz-Seifert. 1995. Structure and ecology of epiphyte communities of a cloud forest in central Veracruz, Mexico. *Journal Vegetation Science* 6:719-728.
- Isaza, C., J. Betancur, and J. V. Estévez-Varón. 2004. Vertical distribution of bromeliads in a montane forest in the eastern cordillera of the Colombian Andes. *Selbyana* 25:126-137.
- Jácome, J., G. Galeano, M. Amaya, and M. Mora. 2004. Vertical distribution of epiphytic and hemiepiphytic Araceae in a tropical rain forest in Chocó, Colombia. *Selbyana* 25:118-125.
- Johansson, D. 1974. Ecology of vascular epiphytes in West African rain forest. *Acta Phytogeogr. Suec.* 59:1-136.
- Merwin, M. C., S. A. Rentmeester, and N. M. Nadkarni. 2003. The influence of host tree species on the distribution of epiphytic bromeliads in experimental monospecific plantations, La Selva, Costa Rica. *Biotropica* 35: 37-47.
- Moguel, P., and V. M. Toledo, 1999. Biodiversity conservation in a traditional coffee system of Mexico. *Conservation Biology* 13:11-21.
- Mondragón, D., L. Calvo-Irabien, y D. H. Benzing. 2004. The basis for obligate epiphytism in *Tillandsia brachycaulos* (Bromeliaceae) in a Mexican tropical dry forest. *Journal of Tropical Ecology* 20:97-104.
- Olmsted, I. and M. Gómez. 1996. Distribution and conservation of epiphytes on the Yucatán Peninsula. *Selbyana* 17:58-70.

- Rudolph, D., G. Rauer, J. Nieder, y W. Barthlott. 1998. Distributional patterns of epiphytes in the canopy and phorophyte characteristics in a Western Andean rain forest in Ecuador. *Selbyana* 19:27-33.
- Standley, P. C. 1926. Trees and shrubs of Mexico. Smithsonian Institution on The United States National Museum Vol. 23 Part 5, 1387 pp.
- ter Steege, H., y J. H. C. Cornelissen. 1989. Distribution and ecology of vascular epiphytes in lowland rain forest of Guyana. *Biotropica* 21:331-339.
- Tremblay, R. L., J. K. Z, L. Lebrón, P. Bayman, I. Sastre, F. Axelrod, and J. Alers-García. 1998. Host specificity and low reproductive success in the rare endemic Puerto Rican orchid *Lepanthes caritensis*. *Biological Conservation* 85:297-304.
- Yeaton, R. I., and D. E. Gladstone. 1982. The pattern of colonization of epiphytes on calabash trees (*Crescentia alata* HBK) in Guanacaste Province, Costa Rica. *Biotropica* 14: 137-140.
- Zar, J. H. 1984. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall. Englewood Cliffs. 697 pp.
- Zotz, G. 1997. Substrate use of three epiphytic bromeliads. *Ecogeography* 20:264-270.
- Zotz, G., P. Bermejo, and H. Dietz. 1999. The epiphyte vegetation of *Annona glabra* on Barro Colorado Island, Panama. *Journal of Biogeography* 26:761-776.
- Zotz, G., and B. Vollrath. 2003. The epiphyte vegetation of the palm *Socratea exorrhiza*-correlations with tree size, tree age and bryophyte cover. *Journal of Tropical Ecology* 19: 81-90.

CAPITULO II

Dinámica poblacional de *Erycina crista galli* sobre árboles de café.

Introducción

Los estudios demográficos están enfocados al análisis del tamaño de las poblaciones y sus fluctuaciones en el tiempo, resultado de las tasas de natalidad, crecimiento mortalidad y migración (Begon & Mortimer 1981). El estudio de la demografía en plantas se inició a principios de la década de los 70's con el trabajo de Harper, desde entonces se ha incrementado considerablemente el número de este tipo de estudios, dirigidos principalmente a ciertas formas de vida como son: hierbas, arbustos, árboles y palmas (Silvertown *et al.* 1993, Franco & Silvertown 1990), dejando de lado a otras formas de vida como son las especies epífitas (Mondragón 2000, Hernández-Apolinar 1992 Martínez-Ramos & Alvarez-Buylla 1995).

Los estudios demográficos de epífitas se han realizado principalmente en especies de orquídeas o bromelias, en los que la mayoría de los casos sólo abarcan una fase del ciclo de vida, enfocándose a aspectos reproductivos, crecimiento o estructura poblacional, solo unos pocos contemplan el ciclo de vida completo y menos aún los que utilizan modelos matriciales para modelar la dinámica de la población (García-Soriano 2003, Zotz 1998, Tremblay 1997, Hernández-Apolinar 1992, Larson 1992, Gregg 1991).

Los análisis matriciales han sido una herramienta muy importante para modelar la dinámica de poblaciones en especies de plantas y animales, ya que a través de ellos es posible estimar la tasa finita de la población (λ), la estructura estable por edades y el valor reproductivo de los diferentes estadios del ciclo de vida de la especie en estudio (Mondragón 2000, Olmsted y Álvarez-Buylla 1995, van Groenendael *et al.* 1988). Estos modelos integran toda la información demográfica y permiten hacer proyecciones sobre el comportamiento futuro de una población, haciendo posible evaluar el efecto de fluctuaciones en los parámetros demográficos sobre el crecimiento poblacional (Caswell 2001).

Antecedentes

En orquídeas, los modelos de proyección han sido utilizados para estimar tasas de crecimiento poblacional y la relación de factores ambientales que afectan la sobrevivencia, como en *Encyclia tampensis* (Larson 1992) y en *Dimerandra emarginata* (Zotz 1998); también se han utilizado tanto para conocer la tendencia o el estado de crecimiento actual de la población, como para obtener más información sobre el ciclo de vida de las especies, como en los casos de *Artorima erubescens* (García-Soriano 2003), *Lepanthes caritensis* (Tremblay 1997) y *Laelia speciosa* (Hernández-Apolinar 1992).

Desafortunadamente en México los estudios de ecología de poblaciones de orquídeas, son muy escasos. Entre estos destacan los realizados por García-Soriano (2003) quien evaluó los patrones demográficos de una población de *Artorima erubescens*, una orquídea endémica del Sur de México, encontrando que la población presentaba una tasa de crecimiento poblacional estable, y que para propósitos de conservación se debe asegurar la permanencia de los individuos juveniles 2 y de los adultos. El trabajo realizado por Hernández-Apolinar (1992), quien estudio la demografía comparativa entre poblaciones intactas y explotadas de *Laelia speciosa*, detectó áreas donde el reclutamiento de nuevos individuos ha sido nulo o extremadamente bajo en los últimos años, y concluye que si el tráfico ilegal continúa, muchas poblaciones estarán extintas en pocos años.

A pesar de que en los último años se ha incrementado el interés en el estudio de la dinámica de poblaciones, estos se han enfocado principalmente a aquellas especies consideradas con un uso comercial establecido o con potencial hortícola, esto con el fin de evaluar los efectos de extracción de individuos, así como para diseñar planes de manejo y conservación de dichas especies (Anónimo 1997).

Dentro de las orquídeas uno de los grupos menos estudiados desde el punto de vista demográfico han sido las epífitas de ramilla, quienes como su nombre lo indica viven en las ramas más delgadas, y por tanto más susceptibles de ruptura, de los árboles. Esta fragilidad de hábitat exige que sus habitantes lleguen rápidamente a la edad reproductiva a fin de

producir propágulos que colonicen nuevas ramas y así poder continuar en ese ambiente tan dinámico. Esta presión de selección al parecer ha favorecido que las epífitas de ramilla desarrollen respuestas demográficas diferentes al resto de las epífitas, las cuales se caracterizan por bajas tasas de crecimiento y una elevada sobrevivencia de individuos adultos (Mondragon *et al.* 2004b, Hietz 1997, Zozt 1995, Benzing 1981), sin embargo no existen estudios demográficos sobre orquídeas de ramillas que permitan hacer comparaciones más profundas sobre el comportamiento demográfico dentro del ámbito epífita.

En el presente estudio se ha planteado el desarrollo de un estudio demográfico de una especie de orquídea de ramilla *E. crista galli* sobre árboles de café, en la región del Soconusco Chiapas. Dicho estudio tendrá los siguientes objetivos específicos: 1) describir el ciclo de vida de esta especie; 2) estimar sus tasas de crecimiento, fecundidad y supervivencia; 3) describir el comportamiento demográfico de la población, y 4) determinar los estadios y procesos que regulan la población. Con este estudio se pretende contribuir al estudio de la dinámica poblacional de uno de los grupos menos estudiados desde el punto de vista demográfico: “las epífitas de ramilla”, aportando conocimiento sobre su comportamiento demográfico así como del estado de conservación de esta especie en la zona de Sto. Domingo Chiapas. Dicho conocimiento podrá ser utilizado para el diseño de posibles programas de restauración de poblaciones y aprovechamiento sustentable de orquídeas epífitas nativas del Soconusco, o para alguna otra epífita.

Métodos

Muestreo y marcaje: La dinámica poblacional de *E. crista galli* se estudió en el Ejido de Santo Domingo, Municipio de Unión Juárez, Chiapas. En este sitio, el principal árbol hospedero es *Coffea arabica*, por lo que se eligieron aleatoriamente 29 árboles de éstos. En febrero de 2004 se hizo un censo, y en dichos hospederos se marcaron y midieron (altura y número de pseudobulbos) de todos los individuos presentes de *E. crista galli*, también se reportó si presentaban cápsulas y cuantas de ellas tenían. El marcaje consistió en colocar etiquetas Dymo alrededor de uno de los pseudobulbos de cada individuo de *E. crista galli*

encontrado sobre los hospederos seleccionados, o alrededor de la rama cuando los individuos eran muy pequeños. En febrero de 2005, se censó nuevamente la población, se registró la pérdida de individuos marcados y se evaluaron las variables anteriormente señaladas. Lo anterior, con la finalidad de abarcar un ciclo anual del comportamiento demográfico de esta especie.

Clasificación de individuos: Con el fin de establecer las categorías de la estructura poblacional de *E. crista galli* se crearon estadios basados en el tamaño y número de pseudobulbos de cada planta, y en el tamaño mínimo bajo el cual se observaron estructuras reproductivas (Tabla 2.1).

Tabla 2.1. Descripción de los estadios del ciclo de vida de *Erycina crista galli* de acuerdo a sus características de tamaño del pseudobulbo y estructuras reproductivas.

Estadio	Características morfológicas y reproductivas
plántulas (p)	Un pseudobulbo $\geq 0.01-0.19$ cm de altura de color verde intenso; sin hojas.
juveniles (j)	Un pseudobulbo de 0.2-0.39 cm de altura; sin hojas; sin estructuras reproductivas.
adultos1 (a1)	Un pseudobulbo ≥ 0.4 cm de altura; con o sin estructuras reproductivas; con dos o hasta seis hojas lineares muy desarrolladas de color verde intenso durante la época lluviosa; o bien, sin hojas o evidencia de éstas durante la época seca.
adultos2 (a2)	Individuos con 2 ó más pseudobulbos; con o sin estructuras reproductivas; con dos o hasta seis hojas lineares muy desarrolladas por bulbo, de color verde intenso durante la época lluviosa; o bien, sin hojas o evidencia de éstas durante la época seca.

Cálculo de parámetros demográficos: Con los datos de campo se construyó una base de datos, la cual incluye a todos los individuos, así como los datos de las variables medidas durante los dos muestreos. Posteriormente, con el programa SPSS 10.0 se clasificó a los individuos en los diferentes estadios del ciclo de vida, a partir de ello y con el mismo programa se construyó una tabla de frecuencias indicando el número de individuos que se encontraron para cada estadio en el muestreo inicial y el final. A partir de esta tabla se calcularon los parámetros demográficos entre los diferentes estadios: la probabilidad de

permanencia se calculó con base en el número de individuos que permanecieron vivos y no transitan en un año de un estadio a otro. La probabilidad de transición se calculó a partir del número de individuos que pasan a los estadios siguientes con relación al número de individuos en el tiempo inicial. La probabilidad de retroceso se calculó con el número de individuos que retrocedieron a los estadios anteriores respecto al inicial y con relación al número de individuos en el tiempo inicial. La intensidad de la mortalidad para cada estadio se calculó a partir del número de individuos muertos con relación al número de individuos del tiempo inicial. La fecundidad se calculó como el número de plántulas producidas en promedio por cada individuo de las categorías adultos, para lo cual se dividió el número de plántulas encontradas en febrero de 2005 entre el número de cápsulas promedio de cada estadio.

Modelo matricial: Con los valores de permanencia, crecimiento y fecundidad se construyó una matriz de transición tipo Lefkovitch, (Caswell 2001, van Groenendael *et al.* 1988). Esta matriz es utilizada cuando existe una baja correlación entre el destino de los individuos y sus edades, como es el caso en la mayoría de las plantas. Además, permite incorporar el decrecimiento de los individuos, así como diferentes formas de fecundidad. La matriz tipo Lefkovitch (Figura 2.1) se caracteriza por ser una matriz cuadrada; es decir, que tiene el mismo número de renglones que de columnas, y sus componentes principales son (Caswell 2001) (Ecuación 2.1):

1. El primer renglón define los valores de fecundidad para cada estadio (F_{ij}).
2. La diagonal principal define las probabilidades de permanencia (P_{ij}), donde los individuos de la categoría i no pasan a otra categoría después de una unidad de tiempo, generalmente un año.
3. Las subdiagonales definen las probabilidades de crecimiento (G_{ij}), donde los individuos de la categoría i transitan a la categoría j .
4. Las supradiagonales definen las probabilidades de regresión (R_{ij}), en las cuales los individuos de una categoría j regresa a la categoría i .

$$\begin{pmatrix} P_{ii} & F_{ji} & F_{ki} \dots F_{li} \\ G_{ij} & P_{jj} & R_{kj} \dots R_{lj} \\ G_{ik} & G_{jk} & P_{kk} \dots R_{lk} \\ \cdot & \cdot & \cdot \quad \cdot \\ \cdot & \cdot & \cdot \quad \cdot \end{pmatrix} \mathbf{X} \begin{pmatrix} n_i \\ n_j \\ n_k \\ \cdot \\ \cdot \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} n_i \\ n_j \\ n_k \\ \cdot \\ \cdot \end{pmatrix}$$

$\mathbf{A} \qquad \mathbf{n}_t \qquad = \qquad \mathbf{n}_{t+1}$

Ecuación 2.1. Ejemplo de una matriz hipotética, la cual ejemplifica los posibles procesos demográficos, donde F representa la fecundidad, G el crecimiento, P la permanencia y R el retrogresión, mientras que las letras subíndices representan el estadio destino y el estadio de origen respectivamente. A representa la matriz, n_t representa el vector inicial y n_{t+1} representa el vector en el tiempo $t + 1$.

Según Pinard y Putz (1992) este modelo presenta los siguientes supuestos:

1. Las categorías establecidas describen apropiadamente a la población.
2. Los parámetros de la historia de vida no cambian en el tiempo.
3. Los parámetros de la historia de vida son independientes de la densidad de la población.
4. Todos los individuos dentro de una categoría experimentan probabilidades idénticas de reproducción, crecimiento y sobrevivencia.

A partir de la iteración de la matriz tipo Lefkovitch mediante la utilización del programa MATLAB 5.3, se calculo la tasa intrínseca de crecimiento poblacional (λ), conocida como autovalor principal, quien al obtener valores superiores a uno indica que la población esta creciendo, si obtiene valores de uno la población esta estable y si son inferiores a uno indica que la población esta decreciendo. Así mismo, mediante este procedimiento se estimo la estructura estable de estadios (w), conocido como el autovector derecho, que representa la proporción de individuos dentro de cada estadio cuando la estructura de la población no varía de una generación a otra. Por último, con el proceso iterativo se calculó valor reproductivo (v), denominado autovector izquierdo, quien representa el potencial de aportar nuevos individuos a las futuras generaciones de cada uno de los estadios (Caswell 2001).

Análisis de elasticidad y sensibilidad: Los análisis de elasticidad y sensibilidad son una herramienta adicional en los análisis matriciales para evaluar cambios en λ como respuesta a cambios en alguna de las entradas de la matriz de transición (Caswell 2001, de Kroon *et al.* 1986). La elasticidad representa la importancia de los procesos demográficos (crecimiento, fecundidad y permanencia) y/o estadios del ciclo de vida sobre el comportamiento de la tasa intrínseca de crecimiento de la población (λ) (Silvertown *et al.* 1993). La sensibilidad refleja el potencial demográfico en el que la selección puede actuar sobre un carácter que afecta una transición particular (Horvitz & Schemske 1995). En términos numéricos, la diferencia entre el análisis de sensibilidad (Ecuación 2.2) y el análisis de elasticidad (Ecuación 2.3) radica en que el primero evalúa el cambio absoluto del valor de las entradas de la matriz sobre el valor de λ , y el segundo evalúa el cambio proporcional de dichas entradas sobre λ de tal modo que la suma de todas las entradas de la matriz de elasticidad sumen uno (Caswell 2001, de Kroon *et al.* 1986).

Matemáticamente la sensibilidad se calcula mediante la siguiente ecuación:

$$s_{ij} = (\delta\lambda / \delta a_{ij})$$

Ecuación 2.2. Fórmula para calcular la sensibilidad de cada entrada de la matriz de proyección (a_{ij}).

Mientras que la elasticidad se calcula mediante la ecuación:

$$e_{ij} = (\delta\lambda / \delta a_{ij}) * (a_{ij} / \lambda)$$

Ecuación 2.3. Fórmula para calcular la elasticidad de cada entrada de la matriz de proyección (a_{ij}).

Las elasticidades se calcularon con el programa MATLAB 5.3, mientras que las sensibilidades se calcularon de forma manual a partir de las elasticidades mediante el uso de la hoja de cálculo EXCEL dividiendo los valores de cada una de las entradas de la matriz de elasticidad entre su respectiva entrada de la matriz de transición multiplicada por λ (derivación de la ecuación 2.3).

Resultados

De 563 individuos de *E. crista galli* marcados durante un ciclo anual (febrero 2004-enero 2005), se observó que la población se encuentra conformada principalmente por individuos adultos (Figura 2.1). Siendo los individuos a1 los que ocupan la mayor proporción, seguidos de los a2 (44% y 40% respectivamente); mientras que la menor proporción de individuos se concentra en las p y j (7% y 9% respectivamente).

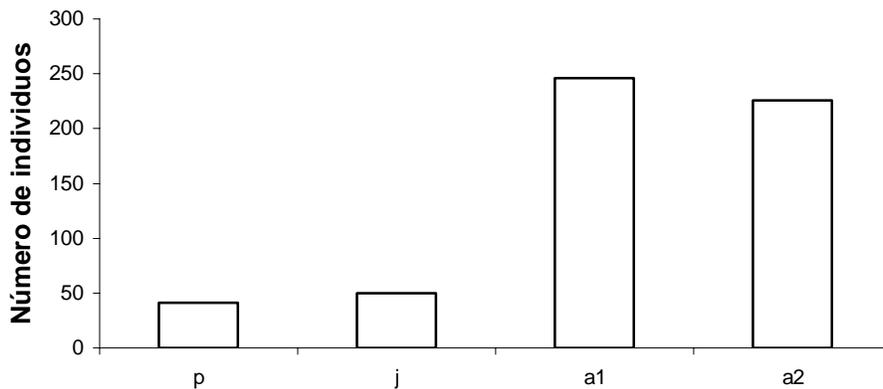


Figura 2.1. Estructura poblacional de *Erycina crista galli* en Sto. Domingo, Unión Juárez. Los valores sobre las barras indican el número de individuos por categoría (p=plántula, j=juvenil, a1=adultos1 y a2=adultos2).

Los distintos eventos en el ciclo de vida de *E. crista galli* (Figura 2.2) se ejemplifican mediante un diagrama, el cual representa la estructura poblacional de la planta y las transiciones demográficas observadas a lo largo del año, representadas por los diferentes tipos de flechas. Los valores de cada flecha muestran las probabilidades de ocurrencia de los diferentes procesos demográficos, los cuales se calcularon a partir de la tabla de frecuencias.

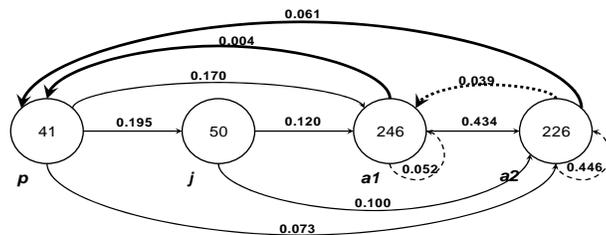


Figura 2.2. Diagrama del ciclo de vida de *E. crista galli*. Los números dentro de cada círculo indican el número de individuos de cada estadio. Las itálicas por debajo de cada círculo indican el estadio al que representan: plántulas (p), juveniles (j), adultos1 (a1) y adultos2 (a2). Los valores sobre las flechas indican las probabilidades de: transición (G) con líneas sólidas delgadas; fecundidad (F) con líneas sólidas gruesas; la permanencia (P) con líneas punteadas; y las regresiones (R) con líneas gruesas punteadas.

A partir del diagrama del ciclo de vida de *E. crista galli* se creó la matriz de transición (Tabla 2.2). En la matriz de transición se muestra que los individuos adultos fueron los únicos estadios que permanecieron en la misma categoría durante el periodo 2004-2005, siendo los adultos2 los que presentan la mayor probabilidad de permanencia (0.446). Si bien, los individuos de *E. crista galli* presentan elevadas tasas de crecimiento, tal como lo muestra el hecho de que la mayoría de los individuos transitaron al menos a la siguiente categoría en el transcurso de un año, es importante hacer notar que hubo individuos que transitaron a más de una categoría durante el periodo de estudio, como por ejemplo las plántulas y juveniles que transitaron hasta la categoría de adultos2 (Tabla 2.2). Asimismo, se observó que las probabilidades de crecimiento son mayores en el transito de la categoría inmediata. Es decir, las mayores probabilidades de transición ocurrieron en el paso de adultos1 a adultos2, seguido de los valores de transición de plántulas a juveniles y de plántulas a adultos1. Por otra parte, solamente se observó decrecimiento en adultos2, debido a la pérdida de un bulbo. En cuanto a los valores de fecundidad, se observó un incremento conforme al crecimiento de los individuos, siendo los adultos2 los que poseen el valor de fecundidad más alto (0.061).

Tabla 2.2. Matriz de transición de *E. crista galli* para el periodo 2004-2005. El primer renglón muestra los valores de fecundidad vía plántula. La diagonal principal comprende los valores de probabilidad de permanencia en donde los valores de las celdas por debajo de la diagonal representan los valores de crecimiento. Los valores de las celdas por encima de la diagonal principal muestran los valores de decrecimiento. N corresponde al número de individuos en cada categoría. Q_x representa la tasa de mortalidad para cada categoría. (p=plántula, j=juvenil, a1=adultos1 y a2=adultos2)

	p	j	a1	a2
p	0	0	0.004	0.061
j	0.195	0	0	0
a1	0.170	0.120	0.052	0.039
a2	0.073	0.100	0.434	0.446
N	41	50	246	226
Q_x	0.560	0.780	0.51	0.513

Los valores de supervivencia de los diferentes estadios a lo largo del ciclo anual son bajos, los cuales oscilan entre 0.487 y 0.220 en donde los juveniles, son quienes muestran la tasa menor de supervivencia (Figura 2.3).

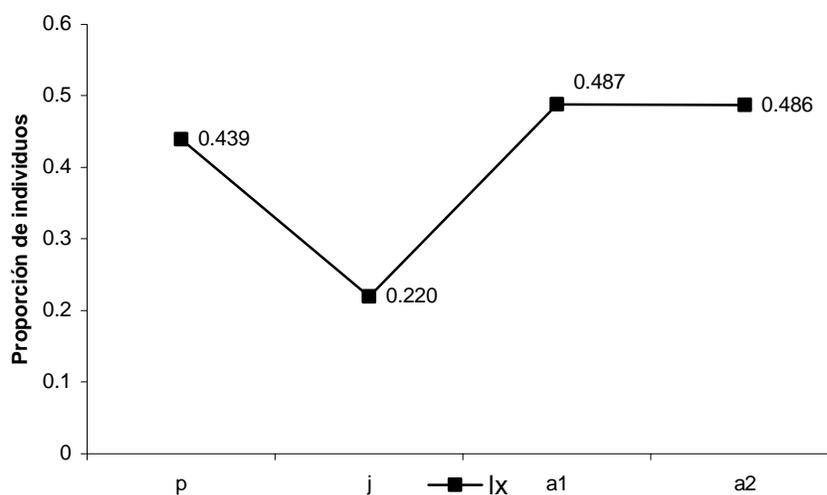


Figura 2.3. Supervivencia de la población de *Erycina crista galli*. La supervivencia (l_x) se representa por una línea sólida. (p=plántula, j=juvenil, a1=adultos1 y a2=adultos2).

Al iterar la matriz se obtuvo que la tasa de crecimiento poblacional (λ) durante el periodo 2004-2005 fue de 0.521; la estructura estable de la población de *E. crista galli* está constituida básicamente por individuos de a2, y proporciones relativamente similares de p, j y a1 (Figura 2.4), aunque pareciera que la estructura estable (w) predicha por el modelo difiere de la estructura observada en febrero de 2005, la prueba de X^2 indicó que estas diferencias no son estadísticamente significativas ($X^2= 1.665$, g.l.=3, $p=0.05$); finalmente el valor reproductivo (v) más alto lo presentaron los a2 (0.340), seguido por los a1 (0.317) (Figura 2.5).

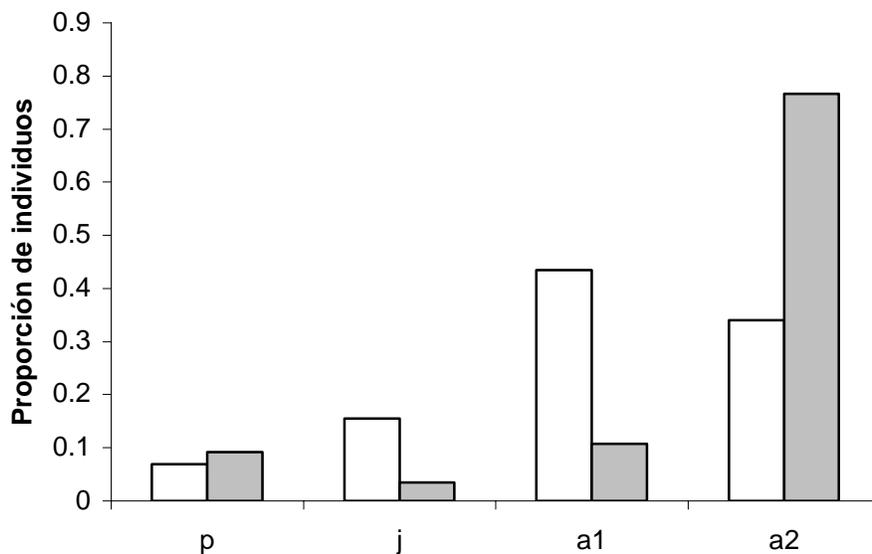


Figura 2. 4. Estructuras poblacionales de *Erycina crista galli*. Las columnas blancas representan la estructura observada, las columnas grises representan la estructura estable predicha por el modelo o esperada (w_{Esp}). (p=plántula, j=juvenil, a1=adultos1 y a2=adultos2).

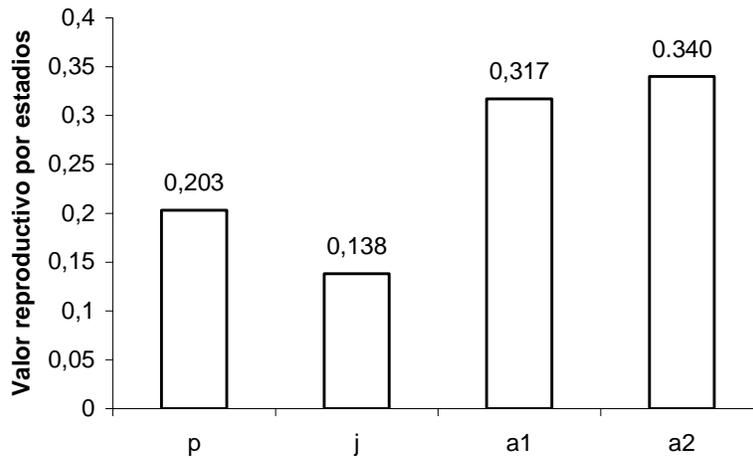


Figura 2. 5. Valor reproductivo (v) resultado de la matriz de transición.

Los valores de sensibilidad más altos se presentaron en la permanencia ($a2-a2=0.819$) y el decrecimiento ($a2-a1=0.764$) de los $a2$ (Tabla 2.3) y los más bajos en la transición de juveniles a las categorías adultas ($j-a1=0.034$ y $j-a2=0.036$), en cuanto a valores de elasticidad (Tabla 2.4) se observa que si bien el valor más alto corresponde, al igual que en la sensibilidad, a la permanencia de los $a2$ (0.702), es el crecimiento de los $a1$ es quien posee el segundo valor más alto, mientras que los valores más bajos

Tabla 2.3. Matriz de sensibilidad de *E. crista galli* en Sto. Domingo, Unión Juárez. Los valores de sensibilidad más altos se indican con negritas. (p=plántula, j=juvenil, a1=adultos1 y a2=adultos2).

	p	J	a1	a2	
p	0	0	0.065	0.489	
j	0.040	0	0	0	
a1	0.091	0.034	0.107	0.764	
a2	0.098	0.036	0.114	0.819	

Tabla 2.4. Matriz de elasticidad de *E. crista galli* en Sto. Domingo, Unión Juárez. Los valores de elasticidad más altos se indican con negritas. (p=plántula, j=juvenil, a1=adultos1 y a2=adultos2).

	p	J	a1	a2
p		0	0	0.0005
j	0.015		0	0
a1	0.030	0.007		0.010
a2	0.013	0.007	0.095	0.702

Al analizar la elasticidad por estadios y por procesos demográficos se observó que es el estadio a2 quien presenta el valor de elasticidad más alto y el estadio de juveniles el que posee el valor más bajo de elasticidad (Figura 2.6). Por su parte el proceso demográfico que mayor influencia tiene en el comportamiento de lambda es la permanencia (0.713) y los que menos afectan a la población son el decrecimiento (0.058) y la fecundidad (0.058) Figura 2.7.

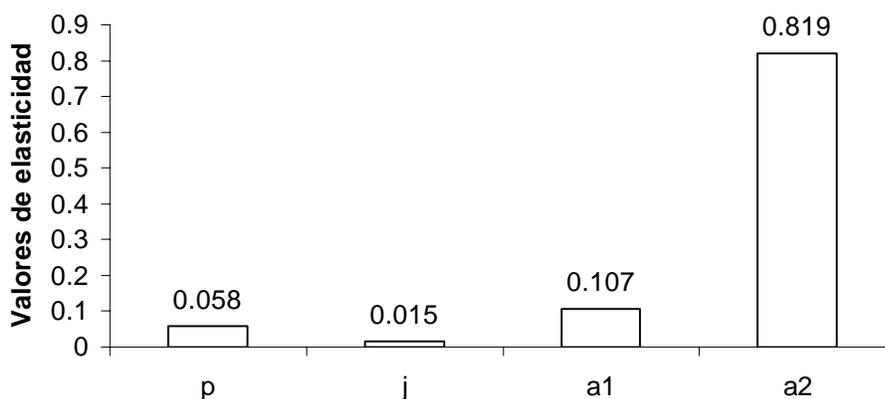


Figura 2.6. Suma de elasticidades por estadios del ciclo de vida de *E. crista galli* en Sto. Domingo, Unión Juárez. (p=plántula, j=juvenil, a1=adultos1 y a2=adultos2)

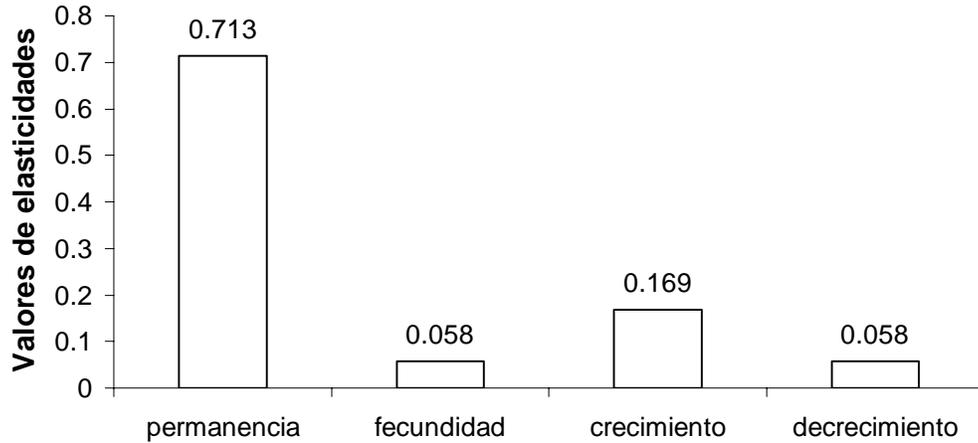


Figura 2.7. Suma de elasticidades por procesos demográficos de *E. crista galli* en Sto. Domingo, Unión Juárez. (p=plántula, j=juvenil, a1=adultos1 y a2=adultos2).

Discusión

Una de las características de las orquídeas es la producción masiva de semillas muy pequeñas tipo polvo. Este tipo de semillas carecen de endospermo que pueda alimentar al embrión (Dressler 1990), por lo que necesitan establecer una asociación micorrízica con un hongo, el cual proveerá de alimentos al embrión (Tremblay 1997, Dressler 1990). Para que se lleve a cabo esta asociación es necesaria la presencia de esporas de un hongo específico y la presencia de condiciones microambientales propicias, tanto para que se lleve a cabo la micorrización como para la germinación y establecimiento de las plántulas de las orquídeas (Dressler 1990), debido a esto no es de sorprenderse que, en general las orquídeas presenten bajas tasas de reclutamiento (García-Soriano 2003, Winkler & Hietz 2001, Zotz 1998, Larson 1992).

En *E. crista galli* el reclutamiento de nuevos individuos también es muy bajo, en promedio un individuo adulto produce 0.033 plántulas/año. Es posible que éste bajo reclutamiento se relacione con lo descrito en el párrafo anterior, además puede ser que las bajas frecuencias de plántulas que se observaron en el campo estén relacionadas con las altas tasas de

crecimiento de esta especie, lo que permite que tanto las plántulas como los individuos juveniles transiten a las categorías siguientes en menos de una año.

Al observar que las plántulas de *E. crista galli* pueden transitar a alguno de los estadios adultos en el lapso de un año, sugiere que ésta orquídea epífita posea elevadas tasas de crecimiento llegando a la etapa reproductiva rápidamente (al menos en un año) a diferencia de otras orquídeas epífitas con tasas de crecimiento más lentas. Tal es el caso de *Dimerandra emarginata*, quien puede alcanzar la etapa reproductiva entre los seis y diez años de edad (Zotz 1998); *Artorima erubescens* quien alcanza esta etapa a partir de los 12 años (García-Soriano 2003); o a los 15 años, como *Laelia speciosa* (Hernández-Apolinar 1992) y *Encyclia tampensis* (Larson 1992). Sin embargo, algunos autores reportan que en algunos estadios del ciclo de vida se presenta elevadas tasas de crecimiento, como por ejemplo García-Soriano (2003) atribuye el bajo número de individuos juveniles en la población de *Artorima erubescens*, a la rapidez con la que los infantiles transitan hasta juveniles² en conjunto con el alto valor de mortalidad en ese estadio.

En general en todas las plantas y específicamente en las epífitas los individuos más jóvenes son los que más se mueren. Distintos autores coinciden en que las bajas tasas de supervivencia observadas en los individuos de estadios iniciales están en función de la susceptibilidad de éstos al estrés hídrico durante la época seca (García-Soriano 2003, Mondragón 2000, Zotz 1998, Tremblay 1997, Hietz 1997, Hernández-Apolinar 1992, Larson 1992, Benzing 1981). (Mondragón *et al.* 2004a, Hietz 1997). En el caso de *Erycina crista galli* efectivamente la supervivencia más baja se presentó en individuos juveniles ($j=0.22$), lo que concuerda con lo reportado para otras especies de orquídeas epífitas, por ejemplo García-Soriano (2003) reporta supervivencias del 45% en los individuos juveniles¹ de *Artorima erubescens*, mientras que Zotz (1998) reporta una sobrevivencia del 50% en los individuos infantiles de *Dimerandra emarginata*. En los individuos infantiles de otras orquídeas como *Laelia speciosa* (Hernández-Apolinar 1992) y *Encyclia tampensis* (Larson 1992) también se registran bajas tasas de supervivencia.

Dadas las bajas tasas de establecimiento y las elevadas tasas de crecimiento de los estadios iniciales, junto con la elevada supervivencia de los estadios adultos, la estructura poblacional de *E. crista galli* está representada principalmente por la presencia de individuos adultos, quienes ocupan la mayor proporción de la población. Estos resultados son semejantes a los reportados para otras orquídeas, en las cuales los estadios maduros también presentan abundancias mayores con respecto a las iniciales (García-Soriano 2003, Winkler & Hietz 2001, Larson 1992). Además, todos los individuos adultos de *E. crista galli* representan la mayor contribución reproductiva a la población ($a_1=0.317$ y $a_2=0.340$), seguido de las plántulas (0.203). Siendo los individuos juveniles los que expresan el valor reproductivo más bajo (0.138), lo cual puede estar relacionado con sus bajas tasas de supervivencia, y el hecho de que las plántulas posean un valor reproductivo relativamente, puede estar relacionado con su rápida transición a la etapa adulta, o bien, puede ser semejante al de los adultos tratarse de una población vieja.

La tasa intrínseca de crecimiento poblacional ($\lambda=0.521$) calculada para *E. crista galli* muestra una tendencia de decrecimiento anual de la población del 47.89%. Este valor es opuesto a lo reportado para otras especies de orquídeas epífitas en donde los valores de lambda sugieren poblaciones en crecimiento o cercanas al equilibrio. Por ejemplo: García-Soriano (2003) determinó que la población de *Artorima erubescens* se encuentra estable, ya que obtuvo un valor de lambda igual a 1.02. Para dos poblaciones de *Lepanthes caritensis*, Tremblay (1997) reporta valores de 0.995 y 0.999, muy cercanos a la unidad, por lo que también determina que ambas poblaciones se mantienen estables; mientras que Hernández-Apolinar (1992) calcula una lambda de 1.17 para una población de *Laelia speciosa*, valor que indica que tal población está creciendo.

La tasa de decrecimiento poblacional observada para *E. crista galli* está fuertemente relacionada con la muerte del 54% de los individuos, la cual estuvo asociada principalmente a la pérdida de ramas (de manera natural o por labores culturales), así como por la caída de todo el árbol de café. La caída de un cafeto puede representar la pérdida de un gran número de individuos de *E. crista galli* si se considera que algunas de las matas de

café que se censaron y que se cayeron tenían más de 100 individuos. La caída de cafetos en el Soconusco está fuertemente relacionada con las lluvias torrenciales y los vientos fuertes que caracterizan esta región.

En la mayoría de los estudios de dinámica poblacional para otras especies de epífitas, no se reportan mortalidades de individuos relacionadas con la caída de los hospederos (García-Soriano 2003, Tremblay 1997, Hernández-Apolinar 1992, Larson 1992, Benzing 1981). Sin embargo, Zozt (1998) menciona que una de las causas más frecuentes de mortalidad de epífitas en bosques tropicales, se debe a la durabilidad del sustrato, más que cualquier otro factor biótico o abiótico (e.g. la sequía). Por lo tanto la durabilidad de los hospederos y de las ramas puede ser un factor muy importante de mortalidad de este tipo de epífitas, pues este fenómeno afecta a individuos de cualquier estadio del ciclo de vida. Otras causas muy importantes que ocasionan la muerte de individuos de todos los estadios, y que pudieran estar determinando el bajo valor de λ , son las labores culturales de manejo de los cafetales (principales hospederos). Estas actividades consisten en una poda anual para favorecer las densidades de producción de frutos de café, la limpieza de las ramas principales y troncos principalmente para eliminar plantas nocivas, y la recolección de café, durante la cual se arrancan tanto frutos como hojas, y todo lo que se encuentre cerca de ellos como epífitas pequeñas.

Si se tomara en cuenta únicamente el valor λ y el tamaño muestral de la población, se diría que aproximadamente en ocho años, ya no habría individuos de *E. crista galli* en Sto. Domingo. Lo cual seguramente no es cierto si se toma en cuenta que: a) el modelo que se utilizó es determinístico y refleja el comportamiento de la población bajo las condiciones que prevalecieron durante el periodo de estudio; b) para este estudio, solamente se consideró un ciclo anual, por lo que no se tienen más elementos que permitan evaluar la variabilidad temporal en el comportamiento de la población de *E. crista galli*; c) si se toma en cuenta como población a todos los individuos de *E. crista galli*, creciendo en todos árboles de café de Sto. Domingo, nuestro tiempo de extinción se decrecería considerablemente que si solo consideramos los 563 individuos creciendo en los 29 árboles

que se muestrearon; d) también es importante considerar que en la zona de Sto. Domingo es común observar a individuos de *E. crista galli* creciendo sobre otras especies de árboles, las cuales son utilizadas como árboles de sombra o como cercas vivientes para delimitar parcelas. La presencia de *E. crista galli* en otros árboles puede tener dos implicaciones importantes para la permanencia de esta especie en la región. Primero que este tipo de árboles puedan ser considerados como un “refugio” de individuos de *E. crista galli*, ya que generalmente a éstos no se les poda y sus períodos de vida son más largos (más de 20 años) comparados con los de los árboles de café (ocho años, porque los quitan para plantar nuevos). Y segundo, las semillas producidas por los individuos adultos de *E. crista galli* que crecen en esos árboles “refugio”, al dispersarse podrían estar colonizando nuevos cafetales. e) Bajo el tenor de la colonización, únicamente se evaluó el establecimiento de nuevos individuos de *E. crista galli* sobre los árboles de café que se seleccionaron al inicio del estudio, cuando es probable que se hayan colonizado hospederos cercanos con plántulas provenientes de individuos de *E. crista galli* marcados.

La dinámica cultural y natural de los cafetales, que favorece la presencia continua de nuevos árboles de café (resiembra), así como la pérdida de los mismos ya sea porque los cortan o porque se caen, y la presencia de individuos de *E. crista galli* que se observó durante los recorridos, refleja una situación contraria a lo que se esperaría dado el bajo valor de λ , lo que sugiere que, para lograr un mejor entendimiento del comportamiento de la dinámica poblacional de *E. crista galli* en Sto. Domingo, ésta debe ser abordada desde un punto de vista metapoblacional, en el que se considere a cada árbol de café como una subpoblación. Donde los procesos de colonización estarían dados por el establecimiento de individuos de *E. crista galli* sobre árboles de café que no hayan sido hospederos de individuos de ésta orquídea; y la caída o eliminación de los mismos, como un proceso de extinción.

Este trabajo es pionero en el estudio de la dinámica poblacional de epífitas de ramillas y brinda información útil e importante para el entendimiento del comportamiento demográfico de estas especies, quedando como una referencia para estudios futuros.

Bibliografía

- Anónimo. 1997. Anteproyecto para la conservación, manejo y aprovechamiento sustentable de las orquídeas (Orchidaceae) en México. Programa de conservación de la vida silvestre y diversificación productiva del sector rural 1997-2000. SEMARNAT-INE.
- Benzing, D. H. 1981. The population dynamics of *Tillandsia circinnata* (Bromeliaceae): cypress crown colonies in southern Florida. *Selbyana* 5: 256-263.
- Begon, M. y M. Mortimer. 1981. Population Ecology. A unified study of animal and plants. Blackwell Scientific Publications, U.S.A.
- Caswell, H. 2001. Matrix population models: construction, analysis and interpretation. Sinauer Associates, Inc. Massachusetts, U.S.A.
- Dressler, R. L. 1990. The orchids: Natural history and classification. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- de Kroon, H., A. Plaisier, J. van Groenendael & H. Caswell. 1986. Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology* 67: 1427-1431.
- Franco, M. & J. Silvertown. 1990. Plant demography: what do we know? *Evolutionary Trends in Plants* 4: 75-76.
- García-Soriano, R. 2003. Demografía, manejo y conservación de *Artorima erubescens* en Oaxaca, orquídea endémica del Sur de México. Tesis de Maestría. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, Universidad Autónoma de Yucatán.
- Hernández-Apolinar, M. 1992. Dinámica poblacional de *Laelia speciosa* (H.B.K.) Schltr. (Orchidaceae). Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. México.
- Hietz, P. 1997. Population dynamics of epiphytes in a Mexican humid montane forest. *J. Ecol.* 85: 767-775.
- Horvitz, C. C. & D. W. Schemske. 1995. Spatiotemporal variation in demographic transitions of a tropical understory herb: projection matrix analysis. *Ecol. Monog.* 65: 155-192.
- Larson, R. J. 1992. Population dynamics of *Encyclia tampensis* in Florida. *Selbyana* 13: 50-56.

- Martínez-Ramos, M. & R.E. Alvarez-Buylla. 1995. Ecología de poblaciones de plantas en una selva húmeda de México. Bol. Soc. Bot. México. 56: 121-153.
- Mondragón, D. 2000. Dinámica poblacional de *Tillandsia brachycaulos* Schltdl. en el Parque Nacional de Dzibilchaltún, Yucatán. Tesis doctoral. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A. C.
- Mondragón, D. L. Calvo-Irabién, y D. H. Benzing. 2004 a. The basis for obligate epiphytism in *Tillandsia brachycaulos* (Bromeliaceae) in a Mexican tropical dry forest. Journal of Tropical Ecology 20: 97-104.
- Mondragón, D., R. Durán, I. Ramírez y Valverde T. 2004 b. Temporal variation in the demography of the clonal epiphyte *Tillandsia brachycaulos* (Bromeliaceae) in the Yucatan Peninsula, Mexico. Journal of Tropical Ecology 20: 189-200.
- Olmsted, I. y R. E. Alvarez-Buylla. 1995. Sustainable harvesting of tropical trees: demography and matrix models of two palm species in Mexico. Ecological Applications, 5: 484-500.
- Pinard, M. A. y E. Putz. 1992. Population matrix models and palm resource management. Bull. Inst. fr. études andines, 21(2): 637-649.
- Silvertown, J., M. Franco, I. Pisanty y A. Mendoza. 1993. Comparative plant demography- relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennial. J. Ecol. 81: 465-467.
- Tremblay, R. L. 1997. *Lepanthes caritensis*, an endangered orchid: No sex, no future? Selbyana 18: 160-166.
- van Groenendael, J., H. de Kroon y H. Caswell. 1988. Projection matrices in population biology. TREE 3: 264-269.
- Winkler, E. y P. Hietz. 2001. Population of three epiphytic orchids (*Lycaste aromatica*, *Jacquinilla leucomelana*, and *J. teretifolia*) in a Mexican humid montane forest. Selbyana 22: 27-33.
- Zotz, G. 1998. Demography of the epiphytic orchid, *Dimerandra emarginata*. J. Trop. Ecol. 14: 725-741.
- Zotz, G. 1995. How fast does an epiphyte grow?. Selbyana 16: 150-154.

Capítulo III

Discusión y conclusión general

Patrón de distribución espacial de *E. crista galli* sobre árboles de café

Actualmente no se conocen estudios acerca de los patrones de distribución espacial de las epífitas de ramillas dentro de un solo tipo de hospedero. Por lo que se considera que una de las principales aportaciones del presente trabajo es la información sobre la distribución de *Erycina crista galli* sobre árboles de café, donde se muestra que la mayoría de los individuos de esta especie de orquídea se localizan en las ramas más delgadas de su hospedero, sugiriendo una marcada preferencia por este tipo de sustrato: las ramillas. Aunado con el hecho de que *E. crista galli*, crece y alcanza la madurez en un lapso no mayor de un año, cubriendo todos los estadios de su ciclo de vida, refuerza lo propuesto por Chase (1987), quien dice que las epífitas de ramillas crecen principalmente en ramas con diámetros menores a 2.5 cm y alcanzan la etapa reproductiva aproximadamente en un año.

Dinámica poblacional de *E. crista galli* sobre árboles de café

Erycina crista galli presenta elevadas tasas de crecimiento, que le permiten alcanzar la edad reproductiva en aproximadamente un año, esto contrasta fuertemente a los reportado en otras especies orquídeas en donde la edad reproductiva se alcanza después de los seis años (García-Soriano 2003, Zozt 1998, Hernández-Apolinar 1992). Esta diferencia de edades reproductivas podría ser atribuida al tamaño mínimo requerido para la primera reproducción, en el caso de *E. crista galli* sólo se necesitan 0.4 cm de longitud, comparado con los 3.5 cm de *Lycaste aromatica* (Winkler & Hietz 2001) 4 cm de los pseudobulbos de *Artorima erubescens* (García-Soriano 2003), o los 5 cm de *Dimerandra emearginata* (Zotz 1998).

Es difícil explicar como viven estas orquídeas en uno de los hábitats más extremos del epífitismo, en donde la disponibilidad de agua y nutrimentos es muy escasa, *E. crista galli* pueda crecer tan rápido. Benzing (1990) menciona que la reducción de órganos y fusión de

funciones (raíces fotosintéticas, tricomas foliares con capacidad de absorción) favorecen la optimización de recursos dentro del epífitismo (Benzing 1990), si se toma en cuenta que el tamaño máximo de los pseudobulbos de *E. crista galli* es de 2.7 cm, comparado con *Catleya aurantiaca* o *C. skinnerii*, orquídeas nativas de la región, que tienen pseudobulbos de hasta 50 cm, se puede considerar que los pseudobulbos de *E. crista galli* son pequeños. Otro factor que pudiese estar favoreciendo estas elevadas tasas de crecimiento es el hecho que *E. crista galli* es caducifolia, por lo cual no tiene que invertir grandes cantidades de energía y recursos para producir hojas resistentes a la sequía, y de esta manera destinar más recursos al crecimiento. Tomando en cuenta que en el Soconusco el período de lluvias dura aproximadamente de cinco a seis meses (de mayo a octubre), se puede suponer que *E. crista galli*, presenta elevadas tasas de crecimiento durante tal período (probablemente alcanzando en ese lapso la etapa reproductiva) y el resto del tiempo se mantiene o disminuye sus tasas de crecimiento, utilizando los recursos que durante la época de bonanza almacenó en sus pseudobulbos.

A diferencia de lo reportado para otras especies epífitas en las que la mortalidad disminuye una vez superados los estadios infantiles (Mondragón *et al.* 2004, García-Soriano 2003, Hietz 1997), en el caso de *E. crista galli* la mortalidad es más azarosa, es decir, si no se tomaran en cuenta la ruptura o caída de las ramas, seguramente las mayores tasas de mortalidad se encontrarían en las etapas iniciales de *E. crista galli*, sin embargo, precisamente debido a esos factores se observó que la tasa de mortalidad de las plántulas fueron muy similares a las tasas de los adultos ($p=0.561$, $a_1=0.512$ y $a_2=0.513$), lo cual está muy relacionado con la caída de los árboles que contenían el mayor número de plántulas de ésta orquídea.

Es evidente que la dinámica poblacional de *E. crista galli* está fuertemente influenciada por las labores culturales que se aplican a los árboles de café en la zona del Soconusco. Estas labores, que si bien favorecen la proliferación de ramillas propicias para el establecimiento y crecimiento de la orquídea, también representan una de las principales causas de mortalidad para los individuos de esta especie epífita.

Presiones futuras

Aunque actualmente la caída de los hospederos es la presión más fuerte en la población de *E. crista galli*, la pérdida de individuos epífitos durante la recolección de los frutos del café representa otro fuerte factor para el decrecimiento poblacional, ya que a los recolectores no les importa si rompen ramas, o desprenden a las epífitas durante ésta labor. Un factor más que contribuye a la disminución de la tasa de crecimiento poblacional de *E. crista galli*: es la extracción de individuos adultos con flores debido a que son muy llamativas y que generalmente, los lugareños cortan para decorar sus hogares. Este evento llega a suceder de manera muy esporádica, ya que la planta como tal no representa importancia comercial alguna para ellos. Aunque la extracción de *E. crista galli* no es precisamente para su comercialización, su caso puede ser comparado con lo reportado para *Laelia speciosa* (Hernández-Apolinar 1992) y *Artorima erubescens* (García-Soriano 2003), en donde la pérdida por extracción de individuos adultos tiene un fuerte impacto sobre la tasa de crecimiento poblacional, puesto que se observaron elevados valores de elasticidad de dichos estadios.

Recomendaciones

A partir de las aportaciones que ha dejado el estudio de *Erycina crista galli*, es urgente diseñar y promover programas de manejo de cafetales que permitan conservar y proteger tanto a ésta especie de orquídea como a otras epífitas. Así como el diseño de programas educativos que muestren la importancia ecológica de las epífitas, cómo se pueden diferenciar a las plantas parásitas de las epífitas, por qué no son nocivas, qué función cumplen dentro del ecosistema, y cómo pueden conservarlas y protegerlas.

Además, es sumamente necesario ahondar aún más sobre la biología de una especie de epífita de ramilla, puesto es muy escasa la información que existe referente a este tipo de plantas y en particular de ésta especie. Por lo que es necesario e importante dirigir la atención de investigadores y conservacionistas a su estudio.

Sugerencias para trabajo futuro

1. Considerar continuar el presente estudio por más tiempo con el fin de incorporar la variabilidad temporal en el comportamiento de las poblaciones.
2. Realizar un estudio de dinámica de ramas y hospederos a fin de comprender aún mejor el supuesto del decremento de la población por ruptura o caída de ramas y hospederos.
3. Considerar un muestreo de posibles hospederos de *Erycina crista galli*, como fuentes potenciales de refugio de individuos de *E. crista galli*.
4. Contemplar estudios de fisiología, morfología, anatomía e histología vegetal para *E. crista galli*, a fin de conocer y entender la relación entre sus requerimientos ecofisiológicos y su patrón de distribución espacial.
5. Considerar a esta especie, como fuente para estudios metapoblacionales, los cuales pueden aportar más información para el entendimiento su dinámica poblacional. Ya que se pueden contemplar análisis de las tasas de colonización y extinción locales, es decir sobre cada hospedero, puesto que cada individuo hospedero se puede delimitar como una subpoblación.

Bibliografía

- Benzing, D. H. 1990. Vascular epiphytes. The Cambridge University Press. Cambridg.
- Chase, M. W. 1987. Obligate twig epiphytism in the Oncidiinae and other neotropical orchids. *Selbyana* 10:24-30.
- García-Soriano, R. 2003. Demografía, manejo y conservación de *Artorima erubescens* en Oaxaca, orquídea endémica del Sur de México. Tesis de Maestría. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, Universidad Autónoma de Yucatán.
- Hernández-Apolinar, M. 1992. Dinámica poblacional de *Laelia speciosa* (H.B.K.) Schltr. (Orchidaceae). Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. México.
- Hietz, P. 1997. Population dynamics of epiphytes in a Mexican humid montane forest. *J. Ecol.* 85: 767-775.

- Mondragón, D. L. Calvo-Irabien, y D. H. Benzing. 2004 a. The basis for obligate epiphytism in *Tillandsia brachycaulos* (Bromeliaceae) in a Mexican tropical dry forest. *Journal of Tropical Ecology* 20: 97-104.
- Winkler, E. y P. Hietz. 2001. Population of three epiphytic orchids (*Lycaste aromatica*, *Jacquinilla leucomelana*, and *J. teretifolia*) in a Mexican humid montane forest. *Selbyana* 22: 27-33.
- Zotz, G. 1998. Demography of the epiphytic orchid, *Dimerandra emarginata*. *J. Trop. Ecol.* 14: 725-741.