



# El Colegio de la Frontera Sur

Análisis espacial retrospectivo de la polinización de  
dos especies de orquídeas miniatura: un modelo probabilístico

TESIS

presentada como requisito parcial para optar al grado de  
Maestro en Ciencias en Recursos Naturales y Desarrollo Rural

Por

Hermes Pérez Hernández

2009

## ÍNDICE GENERAL

<b>RESUMEN</b>	1
<b>I. INTRODUCCIÓN</b>	2
<b>II. MARCO TEÓRICO</b>	6
2.1 Las orquídeas en el Soconusco	6
2.2 Floración en orquídeas	7
2.3 Polinización en orquídeas	9
2.4 El olor y su relación con la visitación de polinizadores	11
2.5 El color y su relación con la visitación de los polinizadores	13
<b>III. JUSTIFICACIÓN</b>	15
<b>IV. OBJETIVOS</b>	16
4.1 General	16
4.2 Específicos	16
<b>V. HIPÓTESIS</b>	17
<b>VI. MATERIALES Y MÉTODOS</b>	18
6.1 Ubicación del sitio experimental	18
6.2 Especies	18
6.3 Diseño experimental	19
6.4 Método de muestreo	19
6.5 Análisis de datos	21
<b>VII. RESULTADOS</b>	22
7.1 Número total de plantas, flores y semillas: experimentos 2005-2006 y 2007-2008.	22
7.2 Presentación espacial de flores y cápsulas en el sitio experimental	24
7.3 Análisis de mapas	24
7.4. Análisis de regresión espacial múltiple	27

<b>VIII. DISCUSIÓN</b>	28
<b>IX. CONCLUSIÓN</b>	41
<b>X. LITERATURA CITADA</b>	42
<b>XI. ANEXOS</b>	53

## **AGRADECIMIENTOS**

Al Colegio de la Frontera Sur por haberme brindado la oportunidad de realizar los estudios de posgrado.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por haberme apoyado con la beca durante los dos años de la maestría.

A la Dra. Anne Ashby Damon Beale por su credibilidad, dedicación, paciencia y apoyo durante los estudios de maestría y trabajo de tesis.

Al M. en E. Javier Francisco Valle Mora por su valioso apoyo en los análisis estadísticos.

Al Dr. Daniel Sánchez Guillén por su colaboración, consejos y sugerencias que fueron importantes para concluir el trabajo de tesis.

Al Dr. Jaime Gómez Ruiz por colaborar en la revisión del documento de tesis.

Al M.C. Miguel Ángel Guzmán Díaz por las sugerencias para mejorar el documento de tesis.

A la Sra. Rosalba Morales, por su apoyo administrativo en todo momento.

A todos los compañeros de la comunidad Ecosur por su apoyo y amistad durante la estancia en el posgrado.

## **DEDICATORIAS**

A dios, quien me dio la fortaleza, salud y esperanza para terminar este trabajo.

A mi esposa Mónica Griselda por su cariño, amor y apoyo incondicional.

A mi hijo Hermes Hessed por ser el amuleto e inspiración para seguir adelante.

A mis padres y hermanos, de los cuales siempre recibí su apoyo.

## RESUMEN

Muchas investigaciones han centrado la atención en estudiar el éxito reproductivo en orquídeas relacionado con diversos aspectos, tales como: tamaño de la flor e inflorescencia, fenología de floración, recursos florales, polinias no sectiles, autoincompatibilidad, tamaño de la población, fragmentación de hábitat, eficiencia de los polinizadores y carencia de polinizadores. Sin embargo, gran parte de estos estudios centran su atención en especies que ofrecen recompensas sin tomar en cuenta y hacer comparaciones con las especies que no las ofrecen y además, la mayoría de las especies estudiadas han sido terrestres, que se desarrollan en un contexto muy diferente que las epífitas. En este trabajo, se llevó a cabo un análisis espacial retrospectivo de la polinización en las orquídeas epífitas de ramillete, miniaturas *Notylia barkeri*, que recompensa sus polinizadores con gotas de fragancias y *Erycina crista-galli* que engaña a sus polinizadores, en una parcela de café a 850 msnm, en el ejido Santo Domingo, municipio de Unión Juárez, Chiapas, México. Se determinó la relación de varios factores ecológicos (presentación espacial de las flores en relación al sitio experimental, presentación espacial de las flores en relación al cafeto, altura de las flores en relación al piso y visibilidad de las flores) en relación al éxito de polinización, medido por el amarre de frutos. El modelo probabilístico que se aplicó a los datos no encontró una relación positiva entre los factores ecológicos y la formación de cápsulas, pero se encontró una relación positiva entre la densidad floral y la formación de cápsulas para ambas especies de orquídeas. A pesar de tener diferentes estrategias de polinización, el porcentaje de amarre de frutos fueron similares, 4.9% y 4.4% para *N. barkeri* y *E. crista-galli*, respectivamente, pero con promedios diferentes para el número de semillas por cápsula a 52,215 y 12,430, respectivamente. El estudio de la polinización en orquídeas epífitas medido a través del amarre de frutos sigue produciendo resultados conflictivos y conclusiones especulativas, con la posibilidad de que eventualmente se llegaría a concluir que sean procesos verdaderamente aleatorios; y por ello no se ha podido identificar los factores que contribuyen al éxito. Aun así, Orchidaceae es la familia de plantas más diversa y desarrollada en el planeta y en este estudio, se comprueba que las estrategias de polinización de estas dos especies de orquídeas funcionan y el valor de cerca de 5% de amarre de frutos, es un resultado relativamente alto y bueno comparado con otras orquídeas epífitas con polinización cruzada; y las miles de semillas que se producen por cápsula, cumplen con el propósito del mantenimiento de sus poblaciones.

**Palabras clave:** *Notylia barkeri*, *Erycina crista-galli*, *Euglossa*, *Centris*, Análisis espacial retrospectivo, polinización.

## I. INTRODUCCIÓN

Las orquídeas (Orchidaceae) constituyen uno de los mayores y más diversos grupos de plantas dentro de las angiospermas (Dressler y Dodson, 1960). Se estima que existen entre 20,000 y 30,000 especies en todo el mundo (Hagsater et al., 2005), de las cuales el 80% se encuentra en las regiones tropicales y subtropicales del mundo (Pridgeon et al., 2001).

Sus flores presentan una diversidad increíble de tamaños, colores, formas y aromas, además de ser caracterizadas por la fusión de los órganos masculinos (estambres) y femeninos (estigmas) en un solo órgano, llamado columna. En el ápice de la columna, se encuentra el polen agrupado en 2 a 12 masas de polen, llamadas polinias, que de manera conjunta forman un “paquete”, denominado polinario. El polinario tiene discos pegajosos o ganchos para adherirse al agente polinizador, el cual se lleva el paquete entero. Es una situación de “todo o nada”, puesto que si el agente polinizador pierde el polinario o no lo coloca bien en el estigma de otra flor de la misma especie, se pierde la única oportunidad de polinización (Hagsater et al., 2005; Singer, 2004; Tremblay et al., 2005). Se supone que por ello las orquídeas han desarrollado estrategias complicadas y fascinantes para garantizar la lealtad de los polinizadores y así asegurar que se entregue el polinario al estigma de otra flor de la misma especie (Hagsater et al., 2005). En la literatura se enfatiza una alta especificidad entre los polinizadores y las orquídeas, ya que se piensa que el 60% de las especies de orquídeas tiene uno o un máximo de dos o tres polinizadores específicos (Tremblay, 1992). No obstante, existen casos, donde se discute esta relación específica, ya que a pesar de la evidente producción de cápsulas en algunas especies de orquídeas, nunca se ha podido observar a sus polinizadores (Tremblay y Ackerman, 2007; Damon y Valle-Mora, 2008). Estudios recientes indican que, en el caso de abejas de la tribu Euglossini, varias especies de *Euglossa*, *Eulaema* y *Eufriesa* funcionan como polinizadores generalistas, visitando las flores de un amplio rango de especies de orquídeas con características muy diversas, que podría considerarse como una respuesta a la perturbación y fragmentación de los ecosistemas (Damon y Valle-Mora, 2008).

La importancia de la biología reproductiva en la evolución de las orquídeas ha sido ampliamente discutido (Arditti, 1976; Nilsson, 1992; Tremblay, 1997; Tremblay et al., 2005; Yu y Goh, 2001), siendo el amarre de frutos el factor más usado para medir el éxito reproductivo (Proctor et al., 1996; Tremblay et al., 2005). El bajo amarre de frutos, es una de las

características de la familia Orchidaceae (Ackerman y Zimmerman, 1994), y algunos investigadores consideran a la limitación de la polinización como una de las causas más frecuentes de este fenómeno (Sun y Alexandersson, 2006; Tremblay et al., 2005), aunque también se menciona la nula producción de néctar (relacionado con aquellas orquídeas engañosas que no producen recursos) (Elliott y Ladd, 2002; Jersakova y Kindlmann, 2004; Johnson et al., 2003), el tamaño de la inflorescencia (número de flores por inflorescencia) (Firmage y Cole, 1988) y el tamaño floral (número de flores) como posibles factores responsables (Robertson y Macnair, 1995). Ackerman (1986), sugiere que la evolución en las estrategias de polinización en epífitas está fuertemente influida por su hábitat y su distribución espacial, con mucha distancia entre las pequeñas agrupaciones de plantas. En este sentido, Tremblay et al. (2005) comentan que la agrupación de las flores, es decir una mayor densidad de flores, puede resultar en un aumento en el índice de polinización, siempre y cuando los polinizadores logren distinguir entre agrupaciones de tamaños diferentes. No obstante, los pocos estudios referentes a la importancia de la densidad floral en orquídeas, han mostrado resultados contradictorios. Por ejemplo, Flores-Palacios y García-Franco (2003) estudiaron la densidad de plantas en floración de *Rhyncholaelia glauca* (Lindl.) Schltr. y la tasa de visitas de polillas nocturnas (Sphingidae), encontrando que la tasa de producción de frutos por planta no estaba relacionado con la distribución espacial y el número de flores presentes. Por su parte, Rodríguez-Robles et al. (1992) estudiaron a *Comparetia falcata* Poeppig y Endlicher, la cual es polinizada por el colibrí endémico *Cholrostilbon maugaeus* Audebert y Vieillot (Trochilidae), durante dos estaciones de floración (1989 y 1990), y mostraron que la remoción de polinarios y polinización natural se incrementaron con el tamaño de la inflorescencia (número de flores por inflorescencia); aunque la correlación positiva entre el tamaño de la inflorescencia y el éxito reproductivo únicamente ocurrió en una estación. Así mismo, Carmona-Díaz et al. (2001), que trabajaron con un sistema de mimetismo Batesiano entre *Oncidium cosymbephorum* Morren y *Malpighia glabra* L. (Malpighiaceae), enfatizaron la importancia del tamaño de la exhibición floral en la orquídea para atraer a los polinizadores. Por otra parte, Huda y Wilcock (2008) sugieren que el bajo éxito reproductivo en orquídeas epífitas se debe a las características del hábitat, tamaño de la población, tamaño de la inflorescencia, presencia de polinias no sectiles (i.e. polinias que no son divisibles en pequeños fragmentos) y auto-incompatibilidad.

En relación al tamaño de la población, se argumenta que las poblaciones más grandes de plantas usualmente tienen una alta producción de frutos, en comparación con poblaciones



pequeñas (Leimu y Syrjanen, 2002; Rathcke y Jules, 1993; Tremblay et al., 2005) y que se requiere un tamaño mínimo de población para atraer a los polinizadores y tener suficientes visitas, garantizando así buenos índices de producción de semillas y el mantenimiento de la población (Ackerman et al., 1996; Ågren, 1996; citados por Brys et al., 2008). Sin embargo, los pocos estudios que tratan de la relación entre el tamaño de la población y el éxito reproductivo de las orquídeas, han mostrado resultados tanto positivos como negativos. Por ejemplo, un incremento del tamaño de la población, puede resultar en un incremento en el éxito reproductivo (Ehlers et al., 2002; Jacquemyn et al., 2002; Jacquemyn et al., 2008; citados por Brys et al., 2008), o un decremento (Alexandersson y Ågren, 1996; Fritz y Nilsson, 1994; citados por Brys et al., 2008), o bien, no tener ningún efecto (Peakall, 1990; Steiner et al., 1994; citados por Brys et al., 2008). De igual forma, en relación a la densidad de plantas, son pocos los estudios que muestran una relación con el éxito reproductivo (Aragón y Ackerman, 2001; Meléndez-Ackerman y Ackerman, 2001; Peakall y James, 1989; Schemske, 1980; citados por Brys et al., 2008), a veces con una relación positiva (Firmage y Cole, 1988) y en otras con una relación negativa (Ferdy et al., 1999; Internicola et al., 2006). La mayoría de estos estudios ha centrado su atención en especies que ofrecen recompensas sin tomar en cuenta y hacer comparaciones con las muchas especies que no las ofrecen (Brys et al., 2008) y la mayoría de las especies estudiadas han sido terrestre, con un contexto muy diferente que las epífitas.

En un trabajo reciente que antecede a este estudio, Damon y Valle-Mora (2008) encontraron que poblaciones con casi el mismo número de plantas de *Notylia barkeri* Lindl, polinizada por abejas de la tribu Euglossini (Hymenoptera: Apidae) (Damon y Salas-Roblero, 2007) y *Erycina crista-galli* (Rchb.f.) N.H.Williams y M.W.Chase, polinizadas por abejas del género *Centris* (Hymenoptera: Anthophoridae), presentaron casi el mismo porcentaje de polinización en el sitio experimental. Sin embargo, el resultado neto fue que la población de *N. barkeri* en el sitio produjo 12 veces más de semillas que *E. crista-galli*, posiblemente por producir más flores individuales (aunque más pequeñas) y más semillas por cápsula.

En el presente trabajo se aplicó una metodología parecida a la de Damon y Valle-Mora (2008), pero ampliada y mejorada, para poder llevar a cabo un análisis espacial retrospectivo de la polinización y aplicar un modelo que demuestre el efecto de varios factores, nunca antes estudiado (presentación espacial de las flores en relación al sitio experimental, presentación espacial de las flores en relación al cafeto, altura de las flores en relación al piso y visibilidad

de las flores) en relación al éxito de polinización, y por ende con el amarre de frutos, usando la formación de cápsulas de semillas como indicación de la polinización, en lugar de la observación directa de la actividad y preferencias de los polinizadores. Esto surge de los problemas experimentados, y reportados ampliamente en la literatura (Johnson et al., 2003; Tremblay y Ackerman, 2007), de la baja tasa de polinización de las orquídeas, y la presencia efímera e imprevisible de los insectos. Además, comparamos nuestros resultados con los de Damon y Valle-Mora (2008) y discutimos los resultados.

## II. MARCO TEÓRICO

### 2.1 Las orquídeas en el Soconusco

En México se registran 144 géneros (Cabrera-Chacón, 1999) y 1,200 especies de orquídeas (Cabrera-Chacón, 1999; Espejo y López, 2001), de estas, poco más de 600 se encuentran en el estado de Chiapas (Cabrera-Chacón, 1999). Por su parte, en las altitudes bajas y medianas de la región del Soconusco se conocen por lo menos 124 especies, de las cuales sólo 28 se encuentran con frecuencia y podrían considerarse como especies que definen la flora epífita de la región. Estas plantas son lo suficientemente flexibles para poder persistir en ambientes perturbados como fragmentos de selva, bosques, cafetales y cacaotales y con altos niveles de contaminación y poco servicio de polinización. Las demás especies son escasas y a punto de desaparecer por la pérdida de su hábitat natural (Damon y Colin-Martínez, 2005). Recientes investigaciones en la parte alta de esta región sugieren que existen más de 280 especies en el Soconusco, constituyendo así una de las tres regiones de mayor riqueza en México (Damon, *com. pers.*).

Las orquídeas se han establecido en casi todos los ambientes de la tierra y algo que las caracteriza a diferencia de otras plantas es la complejidad de sus interacciones con otros seres vivos, tales como hongos micorrízicos, polinizadores, árboles hospederos y hormigas mutualistas. Además, son el grupo de plantas que han colonizado con mayor éxito las copas de los árboles (Hagsater et al., 2005), estimándose que el 70% de las especies, tienen una vida epífita (Gravendeel, 2004). Debido a sus requerimientos especializados de hábitat, las orquídeas epífitas son consideradas indicadores de la calidad ecológica y estado de conservación e integridad física del bosque (Barthlott et al., 2001; Hietz, 1998; Williams-Linera et al., 1995).

Aunque las orquídeas se encuentran en bosques tropicales caducifolios, subcaducifolios y perenifolios, se ha estimado que entre el 50% y 60% de la flora orquideológica mexicana habita en los bosques mesófilos. No obstante, desde el siglo pasado en dichos bosques mesófilos, se han desarrollado las principales zonas cafetaleras, por lo que no es extraño que la diversidad de orquídeas en estos cultivos sea elevado (Espejo et al., 2004). Incluso, se sugiere que las plantaciones de café representan un espacio idóneo para la conservación de orquídeas epífitas, no solo en la región del Soconusco, sino también en otras partes de

México (Damon y Valle-Mora, 2008; Solís-Montero et al., 2005). Así mismo, estos cafetales, ofrecen refugio para otras poblaciones de flora y fauna desplazada por cambios en el uso de suelo (Hietz, 2005; Ibarra et al., 1995; Lachaud y Ballinas, 1999; Moguel y Toledo, 1999; Nestel y Dickschen, 1990; Perfecto et al., 2003; Perfecto y Vandermeer, 2002).

## 2.2 Floración en orquídeas

Las flores son, sin duda, la parte más conspicua y atractiva de la mayoría de las especies de orquídeas. Suelen estar agregadas en racimos o panículas, aunque en ocasiones son producidas de manera individual. Las inflorescencias pueden originarse casi a cualquier altura en el tallo o en el seudobulbo, aunque en la mayor parte de los géneros aparecen ya sea en la base o en el ápice (Ver Figura, 1) (Hagsater et al., 2005).



Figura 1. Formas, colores y tamaños en algunas especies de orquídeas de la región Soconusco, Chiapas. México. (A) *Epidendrum stamfordianum*, (B) *Guarianthe aurantiaca*, (C) *Encyclia cordigera*, (D) *Maxillaria friedrichsthalli*, (E) *Mormolyca ringens*, (F) *Brassavola nodosa*, (G) *Erycina crista-galli*, (H) *Notylia barkeri* (I) *Polystachya foliosa*.

La estructura sexual de las flores de las orquídeas posee características que las distinguen de otras plantas con flores:

- a) Tienen simetría bilateral, es posible imaginar un plano que divide a la flor en dos partes iguales. La simetría se ve alterada por la torsión o flexión de la columna, el labelo o ambos (Hagsater et al., 2005; Tremblay et al., 2005).
- b) Presentan una fusión entre los filamentos de los estambres y el estilo para construir una estructura única que incluye los órganos sexuales masculinos y femeninos, llamada columna o ginostemio (Hagsater et al., 2005; Singer, 2004; Tremblay et al., 2005).
- c) Las flores experimentan una supresión de estambres en un lado de la flor, incluso, la mayoría de las flores poseen un solo estambre fértil (Hagsater et al., 2005).
- d) Uno de los pétalos, el opuesto al o a los estambres, es diferente a los otros dos, tanto en tamaño, forma y coloración; además, presenta engrosamientos (callos) o áreas que producen néctar, compuestos aromáticos, aceites o pseudopolen. Este pétalo modificado, llamado labio o labelo, es la parte más vistosa de la flor en la mayoría de las especies, y tiene la función de atraer, guiar o servir como plataforma de aterrizaje de los polinizadores (Hagsater et al., 2005; Singer, 2004; van der Pijl y Dodson, 1966).
- e) Durante el desarrollo de la flor el labelo está ubicado en el lado superior, mientras que en flores maduras se encuentran en el lado inferior. A esta condición se le conoce como “resupinación” (Arditti, 2003; Hagsater et al., 2005; Singer, 2004).
- f) Las orquídeas apostasiodes, además de algunas Cyripedioideae y Vanilloideae, presentan granos de polen individuales (“mónadas”) (Hagsater et al., 2005). El resto de las especies, el polen presenta un grado de agregación que se unen para constituir cuerpos sólidos llamados polinias. Usualmente se encuentran 2 a 4 polinias, pero en algunas especies llegan a formarse hasta 12. Las polinias a su vez, se agrupan en una sola estructura llamada polinario (Hagsater et al., 2005; Pacini y Hesse, 2002).
- g) La columna, que se localiza en el centro de la flor (Tremblay et al., 2005), presenta un “rostelo”, el cual es una parte no receptiva derivada del lóbulo medio del estigma que funciona para aislar la superficie fértil del estigma (Dressler, 1993). El rostelo por lo general produce una porción adhesiva que permite fijar el polinario al polinizador. La parte adhesiva puede estar pegada al polinario, constituyendo un “viscidio”, o producir una sustancia viscosa que solo entra en contacto con los polinios mediante la intervención del polinizador, siendo entonces llamado “viscario” (Hagsater et al., 2005).

Las flores por lo general son hermafroditas. No obstante, dentro de esta condición los sexos pueden estar separados en el tiempo o en espacio. Para lograr la separación temporal, las flores pueden ser protándricas, es decir, en un principio se maduran las anteras y

funcionan como “machos” o donadores de polinios, momento el cual no pueden ser polinizadas, o las flores pueden ser protóginas, donde el órgano femenino es el primero en madurar, siendo así capaces de recibir polen (Hagsater et al., 2005). En el segundo caso, existe una separación espacial entre las anteras y el estigma (hercogamia), es decir, los estigmas se localizan por arriba de las anteras o viceversa, evitando así la autopolinización.

### **2.3 Polinización en orquídeas**

La polinización suele definirse como la transferencia de gametos sexuales masculinas (polen) desde los órganos masculinos (anteras) de una flor hasta la superficie receptora femenina (estigma) de una segunda flor (Hagsater et al., 2005). Aunque algunas plantas con flores liberan su polen en las corrientes de aire y entonces efectivamente son polinizadas por el viento, la inmensa mayoría de las especies son polinizadas por animales y en gran parte, los principales polinizadores son los insectos. En el caso de las orquídeas que no se autopolinizan, la mayoría es polinizada por abejas, avispas, algunas clases de moscas y mariposas diurnas y nocturnas, además de aves como los colibríes (Hagsater et al., 2005).

El estudio de la polinización en orquídeas es complejo y las especies epífitas son particularmente olvidadas, presumiblemente debido a la dificultad y costos de acceso a estas plantas (Damon y Valle-Mora, 2008). Dressler (1981) lamentaba el hecho de que las orquídeas no habían recibido la atención necesaria en investigación, que hasta la fecha según las bases de datos, sigue siendo cierto (Peakal, 2007). Sin embargo, el caso de orquídeas tropicales que son visitadas por abejas de la tribu Euglossini ha sido particularmente bien documentada (Ackerman, 1983; Roubik y Ackerman, 1987; Williams y Whitten, 1983).

Los mecanismos de polinización en orquídeas se han estudiado ampliamente (Van der Cingel, 2001; van der Pijl y Dodson, 1966), mostrando que pueden involucrar la oferta de una recompensa, ya sea real o ficticia. En este sentido, el polinizador recibe “un pago” por sus servicios por parte de la planta. Sin embargo, en muchos casos la polinización se lleva a cabo mediante diversos engaños, que involucran un parecido general en la forma de las flores con las de otras especies que si otorgan una recompensa (Dafni, 1983; Hagsater et al., 2005; Jersakova et al., 2006). Se estima que una tercera parte de las orquídeas, entre 6,000 y 8,000 especies engañan a los insectos polinizadores; es decir, no ofrecen ninguna recompensa (Ackerman, 1986; Dafni, 1983; Nilsson, 1992). Los mecanismos de engaño en orquídeas

incluyen: engaños alimenticios, imitación de sitios de oviposición (o anidación), refugios y sitios de apareamiento, pseudoantagonismo y engaño sexual (Ackerman, 1986; Jersakova et al., 2006; Johnson, 1994; Nilsson, 1992). Cada uno de estos mecanismos se menciona brevemente a continuación.

*Engaños alimenticios.* Muchas orquídeas explotan el comportamiento innato de los polinizadores en la búsqueda de comida (Dafni, 1983). La mayoría de las orquídeas que engañan por comida y que no ofrecen recompensas, se benefician de especies nectaríferas vecinas que concurren en su floración y de esta manera se incrementa la abundancia del polinizador en el hábitat local de las orquídeas (Johnson et al., 2003).

*Imitación de sitios de oviposición.* Este tipo de plantas emplea el engaño para atraer a los insectos que buscan un lugar apropiado para poner sus huevecillos. En este caso, las flores sirven para imitar los sitios de oviposición. Los insectos involucrados en este tipo de engaño en su mayor parte son dípteros y coleópteros. En las orquídeas, este mecanismo de engaño es principalmente limitado a áreas tropicales y subtropicales (Jersakova et al., 2006). Muchas orquídeas son polinizadas por moscas, atraídos por flores de colores marrón o rojo pálido y olores a podredumbres. Por ejemplo, en algunas especies del género *Dracula* y *Corybas*, las parte del labelo, simulan el parecido de un hongo y emiten olores a pescado o podrido (Vogel, 1978). Asimismo, el género *Cyripedium* presenta modificaciones en sus flores que cuelgan cerca de la tierra, en la cual la entrada hacia la bolsa del labio tiene una apariencia de un hongo pequeño (Proctor et al., 1996).

*Imitación de refugios.* Algunas flores ofrecen a los insectos un tubo o hueco floral en el cual descansan o duermen, como un escondite contra el viento, lluvia o como termorreguladores (Gumprecht, 1977). En las orquídeas, este mecanismo parece estar confinado al género *Serapias* cuyas flores, que son extremadamente oscuras, y efectivamente imitan la entrada de nidos de las abejas (Dafni et al., 1981; citado por Jersakova et al., 2006). Pero la calificación de este sistema como “engaño” está abierto a debate (Jersakova et al., 2006).

*Sitios de apareamiento.* Algunas orquídeas aprovechan el comportamiento de las abejas macho durante los vuelos de búsqueda por la pareja. Este mecanismo ha sido reportado en *Ceratandra grandiflora* Lindl, donde sus flores amarillas que se aglomeran en inflorescencias

proporcionan una gran plataforma de aterrizaje para los escarabajos, siendo interpretado como un sitio de apareamiento, ya que los escarabajos se aparean sobre las flores (Steiner, 1998).

*Pseudoantagonismo.* Las orquídeas con este mecanismo explotan el comportamiento territorial de algunos Himenópteros. Presumiblemente, se ha determinado que el movimiento de las flores por el viento captura la atención de las abejas, las cuales en repetidas ocasiones atacan a las flores y las polinizan en este proceso. Por ejemplo, el comportamiento defensivo de abejas territoriales del género *Centris* sp. puede ser explotado por algunas especies de *Oncidium* y *Tolumnia* (Dodson y Frymire, 1961; Neirenberg, 1972; citados por Jersakova et al., 2006). Se sugiere que esta interacción puede ser mutualista, ya que las abejas se benefician de la práctica del golpe y se convierten en mejores defensoras territoriales (Ackerman, 1986), sin embargo no hay evidencia que soporte estas hipótesis (Jersakova et al., 2006).

*Engaño sexual.* Estas orquídeas usan el mimetismo sexual para llevar a cabo la polinización (Nilsson, 1992). En este caso, los insectos machos son atraídos hacia la flor mediante un aroma que imita la señal olfativa o feromona sexual producida por la hembra (Peakall, 2007; Wong et al., 2004). La polinización se produce al momento que el macho intenta copular (llamado pseudocopulación), con la flor (Peakall, 2007). Normalmente, la polinización por engaño sexual es muy específica e involucra solo una especie de insecto (Schiestl y Peakall, 2002). Por ejemplo, el género *Chiloglottis* es polinizada a través del engaño sexual por avispas, del género *Neozeloboria* (Mant et al., 2002), y en el caso de *Chiloglottis trapeziformis* Fitzg, las flores de esta especie atraen a las avispas macho *Neozeleboria cryptoides* (Smith) (Schiestl et al., 2003) También, *Mormolyca ringens* (Lindl.) Schltr, atrae a las abejas macho de *Scaptotrigona postica* Latreille. (Flach et al., 2006).

#### **2.4 El olor y su relación con la visitación de polinizadores**

Los compuestos volátiles juegan un papel importante en la comunicación entre plantas y animales (Reis et al., 2004). Son moléculas pequeñas y móviles que están implicadas en estrategias de sobrevivencia, especiación, comunicación intra e inter específica, atracción de polinizadores, reclutamiento y repulsión de depredadores (Reis et al., 2004). En algunas especies de orquídeas, el olor podría ser la señal más importante para atraer a los polinizadores (Dodson et al., 1969; Schiestl et al., 2000) y podría considerarse como el



modulador del comportamiento de estos mismos (Ashman et al., 2005). Aunque en numerosos estudios se han identificado los compuestos de los olores en las flores, se sabe poco acerca de los compuestos activos o combinaciones de estos que un polinizador puede detectar (Schiestl y Marion-Poll, 2002). De lo poco que se conoce, por ejemplo, para la región del Soconusco, Chiapas, se han identificado las fragancias de algunas orquídeas, tales como *Notylia barkeri* Lindley, *Mormodes lineata* Bateman ex Lindl. y *Gongora galeata* (Lindley) Rchb. f., flores masculinas de *Cycnoches ventricosum* Batem. y tanto flores masculinas como femeninas de *Catasetum integerrimum* Hook. que están implicadas en la atracción de abejas de la tribu Euglossini (Hymenoptera: Apidae) (Del Mazo-Cancino y Damon, 2007). Además, se han identificado las fragancias en cuatro especies de *Prosthechea* y tres especies de *Encyclia* (Del Mazo y Damon, 2006). Así también, en *Oncidium sphacelatum* Lindl. y *Trichocentrum oerstedii* Rchb.f., encontrándose que el tiempo de producción de las fragancias, no está relacionado con la actividad de los polinizadores, sugiriendo que la fragancia no es un factor importante en el proceso de polinización para estas orquídeas (Damon y Cruz-López, 2006). Por otro lado, se identificaron las fragancias de *Anathalis racemiflora* Pridgeon y M. W. Chase, siendo el  $\alpha$ -pineno, longifoleno y limoneno los compuestos principales, así mismo, se encontró que el  $\alpha$ -pineno se produjo en grandes concentraciones durante el día (Damon et al., 2002), aunque es casi cierto que este compuesto no es importante para la atracción de los polinizadores de esta especie de orquídea.

Una de las relaciones planta-polinizador más evolucionadas en el Neotrópico es la que involucra las flores de ciertas especies de la familia Orchidaceae con los machos de las abejas de la tribu Euglossini quienes son conocidas por coleccionar compuestos químicos, aromáticos, volátiles, mediante el síndrome conocido como androeglossinofilia (Abdala, 2003; Williams, 1982). Para el caso de las abejas hembra, estas son conocidas por tener rutas específicas de forrajeo (“traplining”); es decir, visitan a las mismas plantas en floración, con cierta frecuencia, en el mismo horario, por varios días consecutivos (Derrault et al., 2007). Muchas veces las rutas de forrajeo son largas y esto posibilita la polinización de plantas que co-ocurren en floración (Lopes y Machado, 1996). Los machos a su vez, han sido considerados “trapliners ocasionales” de acuerdo con la disponibilidad y distribución de recursos (Parra-H y Nates-Parra, 2007). Cuando las fuentes de néctar y aromas son previsibles en tiempo y espacio estas pueden trazar rutas fijas de forrajeo (comportamiento de

“traplining”) (Ackerman et al., 1982). Pero actualmente poco se ha reportado en la literatura que compruebe la existencia de este comportamiento.

Aunque la recolección de fragancias ha sido ampliamente documentada, no se sabe con certeza el uso que le dan las abejas (Dodson et al., 1969; Eltz et al., 1999; Eltz et al., 2005; Williams y Whitten, 1983). En este sentido, existen hipótesis referentes al uso de los olores colectados por abejas Euglossini. Se ha sugerido que los olores son colectados y acumulados en la cavidad posterior de la tibia, ya sea para atraer a las hembras (Eltz et al., 2005), para atraer a machos con-específicos (Eltz et al., 2006), para ser utilizados como precursores de feromonas sexuales (Williams y Whitten, 1983), y por ser tóxicas es posible que se utilicen como defensas ante los depredadores (Roubik, 1989).

## **2.5 El color y su relación con la visitación de los polinizadores**

Una de las características asociadas con la atracción del polinizador, es el color floral (Menzel y Shmida, 1993; Tremblay y Ackerman, 2007), y el color mismo de la corola es el factor primordial para el reconocimiento de las flores para algunos polinizadores (Gumbert y Kunze, 2001; Menzel y Shmida, 1993) y crucial para el proceso de aprendizaje de estos insectos (Heinrich et al., 1977).

Para las orquídeas engañosas, la co-ocurrencia con especies que ofrecen recompensas con un color floral similar, puede ser una llave ecológica para incrementar las visitas de los polinizadores al imitador (Gigord et al., 2002; Gumbert y Kunze, 2001). Pansarin et al. (2008) estudió a *Cyrtopodium polyphyllum* (Vell.) Pabst ex F. Barros., una orquídea que crece en las rocas y no ofrece ninguna recompensa a sus polinizadores, pero mimetiza el color amarillo de flores vecinas productoras de aceite como *Stigmaphyllon arenicola* C.E. Anderson (Malpighiaceae) y *Crotalaria vitellina* Ker Gawl. (Fabaceae) que ofrecen néctar. Los resultados demostraron que *C. polyphyllum* actúa por engaño involucrando señales ópticas y aprovecha la expectativa de recibir una recompensa o regalo de otras especies de flores amarillas dentro del mismo hábitat para atraer a sus polinizadores. Un modelo similar a *C. polyphyllum* ya ha sido reportado entre *Oncidium lucayanum* Nash ex Britton y Millsp. y flores de varias especies de la familia Malpighiaceae en las Bahamas, en el cual engaña a hembras de *Centris*, colectoras de aceite (Nieremberg, 1972). Algo similar ocurre en otras especies de *Oncidium*

que imitan a las flores de las especies malpigiáceas. Miembros de ambos grupos florecen simultáneamente y tienen inflorescencias similares, consecuentemente atraen y participan como polinizadores, principalmente abejas colectoras de aceite (Whitten, 2006; Williams et al., 2001). Por ejemplo, se ha observado a la abeja *Tetrapedia diversipes* Klug. colectando aceites de flores de *Oncidium cornigerum*, *O. pubes* Lindl. y de flores de Malpigiaceae (Singer, 2003). En la región del Soconusco en Chiapas, Damon y Cruz-López (2006) observaron que la abeja *Centris mexicana* Smith visitaba a *Oncidium sphacelatum* Lindl., además encontraron un polinario de esta orquídea en la frente. Así mismo (Gumbert y Kunze, 2001) observaron que polinizadores de la orquídea *Orchis boryi* Rchb.f. reaccionan a la diversidad de flores en las inmediaciones de la orquídea y sugieren que la similitud de las plantas modelo pueden tener un efecto positivo sobre el éxito reproductivo de la orquídea.

En un estudio reciente que antecede al nuestro, Damon y Valle-Mora (2008) argumentan que no hay evidencias para demostrar que *E. crista-galli* recompense a sus polinizadores y que el color amarillo de sus flores, que sirve de atracción, represente una inversión importante por parte de la planta. En este sentido, se supone que estas orquídeas emplean el engaño para asegurar las visitas de los polinizadores y posteriormente la polinización y la planta vecina que sirve de modelo es *Byrsonima crassifolia* (L.) Kunth (Malpigiaceae), la cual es común en el área de estudio.

### III. JUSTIFICACIÓN

Muchas especies de orquídeas en la región del Soconusco en Chiapas están desapareciendo rápidamente por la alteración de los paisajes, por la contaminación o pérdida total de su hábitat, y por la incontrolable explotación comercial. Así mismo, insectos que se consideran polinizadores especialistas, poco comunes y dependientes del hábitat, también son afectados por las actividades humanas. Para poder actuar a favor de la restauración y conservación de estas poblaciones se requiere información y se sabe muy poco sobre los factores que hacen posible la persistencia y reproducción de las orquídeas epífitas en la naturaleza.

Las orquídeas *N. barkeri* y *E. crista-galli* así como otras especies de orquídeas, se desarrollan en las zonas cafetaleras, las cuales, en muchos casos, representan un espacio idóneo para la conservación de orquídeas epífitas en la región del Soconusco, pero se sabe muy poco sobre su forma de vivir. Usando estas dos especies como modelo, se trató de conocer cuáles de los factores ecológicos siguientes, como la presentación espacial de las flores en relación al sitio experimental, presentación espacial de las flores en relación al cafeto, altura de las flores en relación al piso y visibilidad de las flores, se encuentran relacionados con la visitas de los insectos, medido a través del amarre de frutos como indicador de una polinización efectiva en ambas especies de orquídeas. El método de muestreo aplicado en el estudio se considera novedoso, así también los análisis estadísticos, y podrían servir como ejemplo a seguir para el estudio de la reproducción sexual de otras poblaciones de orquídeas tanto *in situ* como *ex situ*, como elemento fundamental para el diseño de estrategias de conservación. De esta manera, se espera contribuir en la conservación de la riqueza orquideológica de la región del Soconusco, aprovechando las plantaciones rústicas de café que hoy en día, además de que constituyen una fuente de materia prima de importancia económica, también se podrían aprovechar para la producción y conservación de orquídeas.

## IV. OBJETIVOS

### 4.1 Objetivo general

Determinar los factores ecológicos que influyen en el éxito del proceso de polinización de las orquídeas *Notylia barkeri* y *Erycina crista-galli*.

### 4.2 Objetivos particulares

- Estudiar el efecto de los factores ecológicos (presentación espacial de las flores en relación al sitio experimental, presentación espacial de las flores en relación al cafeto, altura de las flores en relación al piso y visibilidad de las flores) sobre el porcentaje de amarre de frutos.
- Emplear un modelo que explique cualquier relación positiva encontrada entre la densidad de flores, presentación espacial de las flores en relación al cafeto, altura de las flores con respecto al piso y visibilidad de las flores, con la producción de frutos en ambas especies de orquídeas.
- Determinar la densidad óptima de flores para una atracción exitosa de los polinizadores y así asegurar un alto porcentaje de amarre de cápsulas.

## V. HIPÓTESIS

- Para una o ambas especies de orquídeas, la presencia de cápsulas de semillas amarradas está relacionado con la densidad, presentación espacial (en relación al sitio y al cafeto), altura y visibilidad de las flores.

## VI. MATERIALES Y MÉTODOS

### 6.1 Ubicación del sitio experimental

El experimento se condujo en el centro de una parcela de café de 1 hectárea localizada en el Ejido Santo Domingo (92° 06' 21'' LN y 15° 01' 48'' LW; altitud: 850 msnm) en el municipio de Unión Juárez, Chiapas. Es importante mencionar, que en esta parcela se han realizado estudios previos sobre la polinización de *N. barkeri* y *E. crista-galli*, especies de interés en este trabajo (Damon y Valle-Mora, 2008). La parcela recibe un mantenimiento mínimo, que consiste de la limpia de malezas cada 3 ó 4 meses además de la cosecha del café. Para evitar disturbios en el experimento, se pagó la renta al dueño de la parcela con la condición que no realizará ningún otro trabajo, de poda, deshije o eliminación de musgos y epífitas de los troncos y ramas de los cafetos.

### 6.2 Especies

*Erycina crista-galli* (Rchb.f.) N.H. Williams y M.W. Chase es catalogada como epífita de ramillete y muy raras veces ha sido observada en ramas gruesas o troncos de árboles y palmas. Esta especie produce pocas flores por inflorescencias (produce de 1 a 3, ocasionalmente 13 flores por inflorescencia). Éstas son relativamente grandes, de color amarillo brillante, no producen olor y al parecer no ofrecen ninguna recompensa a los polinizadores, pero se sabe que las flores de especies relacionadas sí ofrecen resinas. Es polinizada por especies de abejas *Centris* con el comportamiento de "traplining" (Ackerman, 1982; Feinsinger, 1983). Debido a su distribución restringida, *E. crista-galli* es incluida en la NOM-059-ECOL-2002 bajo la categoría de Protección Especial. Es probable que *E. crista-galli* engañe a sus polinizadores imitando otras especies de plantas que ofrecen recursos, una estrategia que es más efectiva con insectos sin experiencia (Ackerman, 1986; van der Cingel, 2001); el hecho de que las especies en el entorno presenten flores muy parecidas a *E. crista-galli*, se considera un factor importante para la sobrevivencia de esta orquídea (Johnson et al., 2003). La polinización de *E. crista-galli* no ha sido observada directamente en la región del Soconusco y no existen reportes en la literatura (Damon y Valle-Mora, 2008).

*Notylia barkeri* Lindl es una especie relativamente común, con preferencia por ramas ramilletes o ramitas pequeñas, pero también crece en ramas gruesas y troncos de arbustos y

árboles, y en varios hábitats. Esta especie produce muchas flores pequeñas por inflorescencia de color blanco y verde (produce entre 4 a 127 flores por inflorescencia) y atrae a los machos de las abejas Euglossini, por sus fragancia (Damon y Valle-Mora, 2008). La fragancia de *N. barkeri* tiene aproximadamente 20 compuestos mayores, de los cuales el 40.61% es  $\beta$ -bisaboleno y el 29.35% es 1,8-cineole (o eucalyptol), siendo el atrayente más potente y universal de las abejas Euglossini; además, contiene pequeñas cantidades de *e*-cinamato de metilo (0.67%), el cual es atractivo a los polinizadores, entre los cuales se encuentra *E. viridissima* (Damon y Salas-Roblero, 2007; Del Mazo-Cancino y Damon, 2007). Las flores de *N. barkeri* pueden ser observadas todo el año, en alguna parte del Soconusco dependiendo del clima, pero en el sitio de estudio se presentan durante los meses de noviembre a febrero (Damon y Valle-Mora, 2008).

### **6.3 Diseño experimental**

El trabajo experimental se llevó a cabo en el interior de la parcela de café, en un área de 63m x 63m y contempló un margen de la misma vegetación en toda la circunferencia para evitar el “efecto orilla”. Se dividió en 9 cuadrantes (cada cuadrante de 21m x 21m) en un arreglo cuadrado de 3 x 3. A su vez, cada cuadrante se subdividió en 49 bloques (3m x 3m) dando un total de 441 bloques (Figura 2). Se identificó cada cuadrante con un color y se identificó cada uno de los cafetos con un número único.

### **6.4 Método de muestreo**

Se siguió el mismo método de muestreo que Damon y Valle-Mora (2008) pero con una ampliación tanto de los parámetros estudiados como de la frecuencia de muestreo y de los métodos de análisis. Cada 8 días se tomaron datos de la presentación de flores y amarre de frutos en todo el sitio experimental, anotando el número único del cafeto, el número de flores y el número de cápsulas de semillas. Se tomaron los datos durante todo el periodo de floración de ambas especies. Los periodos de floración cambian según el clima, altitud y otros aspectos ambientales. Los muestreos para *E. crista-galli* se realizaron en los meses de septiembre-noviembre de 2007. Para *N. barkeri* los muestreos se realizaron en los meses de diciembre de 2007 a febrero de 2008.



Durante la toma de datos de número de flores y cápsulas, se contempló la distribución espacial de las mismas (i.e. ubicación de las flores en la planta de café: abajo, entre el follaje y al exterior del follaje). También, se consideró la altura de las flores con respecto al piso y el índice de visibilidad (i.e. avistamiento de las flores desde los cuatro puntos cardinales y por la parte de arriba de la flor, a 1 m de distancia, suponiendo que el insecto lo ve de la misma manera) con las categorías: visible desde todos los puntos y desde arriba, desde arriba y un lado, desde un lado nada más y desde tres lados (Cuadro 1).

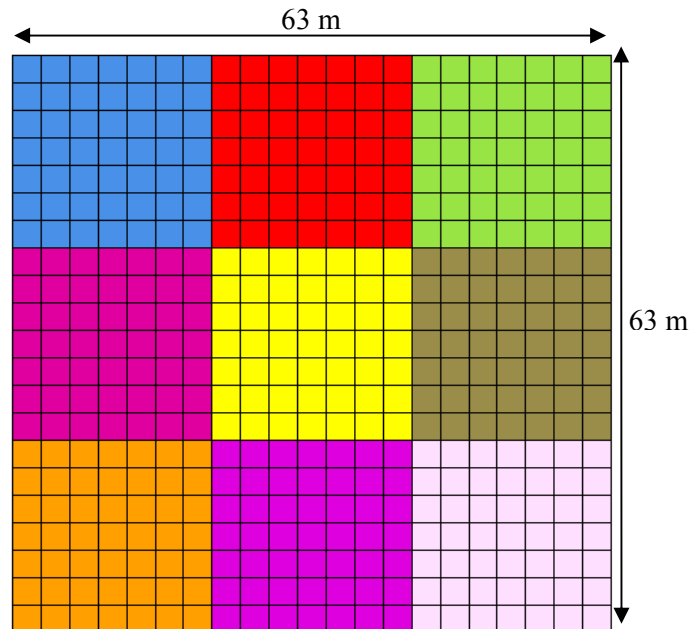


Figura 2. Área experimental de 3969 m<sup>2</sup>, se dividió en 9 cuerdas (cada cuerda de 21m x 21m). A su vez, cada cuerda subdividida en 49 bloques (3m x 3m) dando un total de 441 bloques.

Cuadro 1. Parámetros con niveles, considerados en el experimento

PARÁMETROS	NIVELES
<b>Densidad floral</b>	- Número de flores
<b>Distribución espacial respecto a la planta de café</b>	- Flores al exterior del follaje de café - Flores entre el follaje de café - Flores en la base del tallo del café
<b>Visibilidad de las flores</b>	- Visible desde un punto cardinal - Visible desde dos puntos cardinales - Visible desde tres puntos cardinales - Visible desde cuatro puntos cardinales - Visible desde arriba y un punto cardinal - Visible desde arriba y dos puntos cardinales - Visible desde arriba y tres puntos cardinales - Visible desde arriba y cuatro puntos cardinales
<b>Altura de la flor con respecto al piso</b>	- Altura de las flores (cm)

## 6.5 Análisis de datos

*Número total de plantas, flores y semillas: experimentos 2005-2006 y 2007-2008.* La comparación del número total de plantas, flores y semillas para los experimentos 2005-2006 y 2007-2008, fueron analizados utilizando la prueba Z de proporciones.

*Distribución espacial de flores y cápsulas en el sitio experimental.* Se aplicó la prueba de  $\chi^2$  al 5% de significancia, lo cual fue realizado en el paquete Microsoft® EXCEL (Ver. 2007) a los datos correspondientes a la distribución de cápsulas en todo el sitio experimental (3969 m<sup>2</sup>), en el cual las flores para cada especie de orquídeas estuvieron presentes. Así como Damon y Valle-Mora (2008) realizaron el análisis para determinar la distribución de las cápsulas, en este estudio, de igual manera, los datos fueron ajustados a tres tipos de distribuciones (Neyman, Thomas y binomial negativa). La distribución de Neyman y Thomas es ampliamente utilizada y provee una medida de la densidad de las agrupaciones, así como el número de semillas por agrupaciones. Por otro lado, la distribución binomial negativa es utilizada para modelar poblaciones que tienen altas agregaciones y esta presupone que la distribución de las agregaciones es aleatoria y se ajusta a la distribución Poisson. En esta distribución el parámetro  $k$  es interpretado como una medida de la calidad de agregación y es una expresión de la dispersión de la distribución (Damon y Valle-Mora, 2008).

*Análisis de mapas.* Se realizó un análisis espacial descriptivo de los datos de flores y cápsulas. Los mapas que se obtuvieron, demuestran la distribución espacial de las flores y cápsulas en el área de estudio. Para este propósito se utilizó el Software R 2.7.2 (R Development Core Team, 2008).

*Análisis de regresión espacial múltiple.* Para evaluar la relación entre la densidad floral, presentación espacial de las flores con respecto al sitio, presentación espacial respecto a la planta de café, altura y visibilidad de las flores, sobre el número de cápsulas, usamos un análisis de regresión espacial, lo cual fue realizado con el Software Geoda 0.9.5-i5. Este análisis trata de modelar la relación de la variable dependiente en función de las variables regresoras, incluyendo dentro de este modelo una matriz de pesos que considera la estructura espacial de cada uno de los puntos de muestreo (Anselin, 2005).

## VII. RESULTADOS

### **7.1 Número total de plantas, flores y semillas: experimentos 2005-2006 y 2007-2008**

Los cuadros 2 y 3 muestran los resultados del número de plantas, flores y cápsulas obtenidos del trabajo de Damon y Valle-Mora (2008), y los datos obtenidos en el presente trabajo. Al comparar el número de flores y el número de cápsulas producidas para la orquídea *N. barkeri*, se encontró una diferencia altamente significativa entre los dos experimentos ( $Z = -15.24$ ,  $P < 0.001$ ); así mismo, en la relación número de cápsulas producidas y número de semillas por cápsula ( $Z = 177.73$ ,  $P < 0.001$ , Cuadro 2). En relación a *E. crista-galli*, hubo diferencia altamente significativa en la relación número de flores y el número de cápsulas ( $Z = -5.54$ ,  $P < 0.001$ ), al igual que en la relación número de cápsulas y número de semillas por cápsula ( $Z = 88.90$ ,  $P < 0.001$ , Cuadro 3).

En el experimento realizado en 2005-2006, para la orquídea *E. crista-galli*, hubo 4.7, 1.4 y 1.6 veces más producción de flores, semillas por cápsulas y cápsulas, respectivamente, en comparación con el experimento 2007-2008. (Cuadro 3). En *N. barkeri* hubo 1.5 y 1.3 veces más producción de flores y semillas por cápsula en el primer experimento, sin embargo resultó mayor la producción de capsulas con 2.7 veces más en 2007-2008 (Cuadro 2).

Respecto al porcentaje de amarre de frutos, en el primer experimento se encontró valores de 1.23 y 1.48% de amarre de fruto en *N. barkeri* y *E. crista-galli*, respectivamente, mientras que para el segundo experimento, se encontraron valores más altos con 4.9 y 4.4% de amarre de frutos en *N. barkeri* y *E. crista-galli*, respectivamente. En ambos experimentos, el porcentaje de amarre de frutos fue similar.

Cuadro 2. Número de flores y semillas producidas en *Notylia barkeri* en dos periodos, 2005-2006 y 2007-2008, en una plantación de café en Santo Domingo, Chiapas, México.

	<i>Notylia barkeri</i>	
	<b>Años de experimento</b>	
	<b>2005-2006*</b>	<b>2007-2008</b>
Número total de plantas con flores en el sitio experimental (63 x 63m).	519	215
<b>Número de plantas con flores por hectárea.</b>	<b>1,308</b>	<b>541</b>
Número de flores totales en el sitio experimental durante el periodo completo de floración	14,107	9,310
<b>Número de flores por hectárea</b>	<b>35,543</b>	<b>23,457</b>
Número de flores por planta	27	43
Número de cápsulas totales.	173	460
<b>Porcentaje total de amarre de frutos en el sitio experimental</b>	<b>1.23%</b>	<b>4.9%</b>
Promedio de número de semillas por cápsula (n=3)	68,643	52,215
Número total estimado de semillas producidas en el sitio experimental	11,875,239	24,018,900
<b>Número estimado de semillas por hectárea</b>	<b>29,919,977</b>	<b>60,516,250</b>

\* Datos de Damon y Valle-Mora (2008).

Cuadro 3. Número de flores y semillas producidas en *Erycina crista-galli* en dos experimentos, 2005-2006 y 2007-2008, en una plantación de café en Santo Domingo, Chiapas, México.

	<i>Erycina crista-galli</i>	
	<b>Años de experimento</b>	
	<b>2005-2006*</b>	<b>2007-2008</b>
Número total de plantas con flores en el sitio experimental (63 x 63m).	575	385
<b>Número de plantas con flores por hectárea.</b>	<b>1,449</b>	<b>970</b>
Número de flores totales en el sitio experimental durante el periodo completo de floración	3859	818
<b>Número de flores por hectárea</b>	<b>9,723</b>	<b>2061</b>
Número de flores por planta	7	2
Número de cápsulas totales.	57	36
<b>Porcentaje total de amarre de frutos en el sitio experimental</b>	<b>1.48%</b>	<b>4.4%</b>
Promedio de número de semillas por cápsula (n=3)	17,709	12,430
Número total estimado de semillas producidas en el sitio experimental	1,009,414	447,480
<b>Número estimado de semillas por hectárea</b>	<b>2,547,105</b>	<b>1,127,437</b>

\* Datos de Damon y Valle-Mora (2008).

## **7.2 Presentación espacial de flores y cápsulas en el sitio experimental**

### *Notylia barkeri*

La prueba  $\chi^2$ , aplicada a la distribución binomial negativa, demostró evidencia significativa que los datos no se ajustan a esta distribución ( $\chi^2 = 19.2$ , gl. = 5,  $P = 0.002$ ). El parámetro  $k$  se estimó usando el método de Newton–Rhapson, obteniendo un valor de  $k = 0.317827$ . Aunque, los datos no se ajustaron a la distribución. El valor  $k$ , al ser pequeño, indica un alto grado de agregación de cápsulas dentro de la agrupación de las flores. Sin embargo, las cápsulas, aunque se encontraron en forma agrupada en algunos de los grupos de flores disponibles, se distribuyeron al azar en toda el área experimental, conforme a la distribución de Poisson. Por otra parte, en muchas agrupaciones de flores, no se produjeron cápsulas. Cuando los datos se aplicaron a Neyman y Thomas, se encontró evidencia de que los valores no se ajustan a estas distribuciones.

### *Erycina crista-galli*

La prueba  $\chi^2$ , no demostró evidencia significativa de que los datos se ajustaron a la distribución de Neyman ( $\chi^2 = 4.17$ , gl. = 2,  $P = 0.1242$ ) y Thomas ( $\chi^2 = 0.015.2$ , gl. = 2,  $P = 0.9920$ ). Por lo tanto, estos datos indican que la distribución de cápsulas dentro de la agrupación de flores fue menos agrupada con distribuciones al azar. Cuando los datos se aplicaron a la distribución binomial negativa, se encontró que estos no se ajustan a esta distribución.

## **7.3 Análisis de mapas**

Las agrupaciones de flores en *N. barkeri* se encontraron principalmente en el noroeste y suroeste del sitio experimental (figura 3). La formación de cápsulas se encuentra mayormente en donde hubo agrupación de flores, aunque en las agrupaciones de flores aisladas también se produjeron frutos. Respecto a *E. crista-galli*, las agrupaciones de flores se ubicaron en el norte este y oeste y en el suroeste del sitio experimental (figura 4).

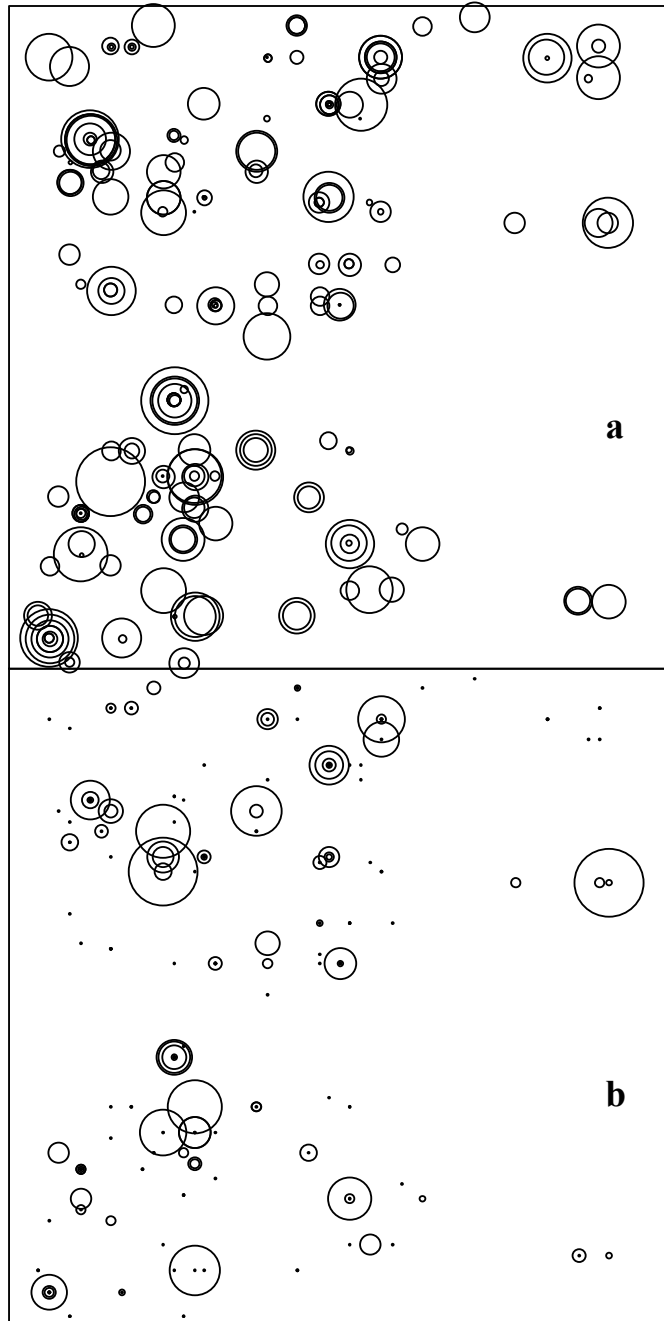


Figura 3. Agrupación de flores (a) y cápsulas (b) de *Notylia barkeri* en el sitio experimental. El tamaño de los círculos no representa el mismo valor numérico para ambos mapas; es decir, el tamaño depende del valor más alto y mínimo de cada variable (flores o cápsulas).

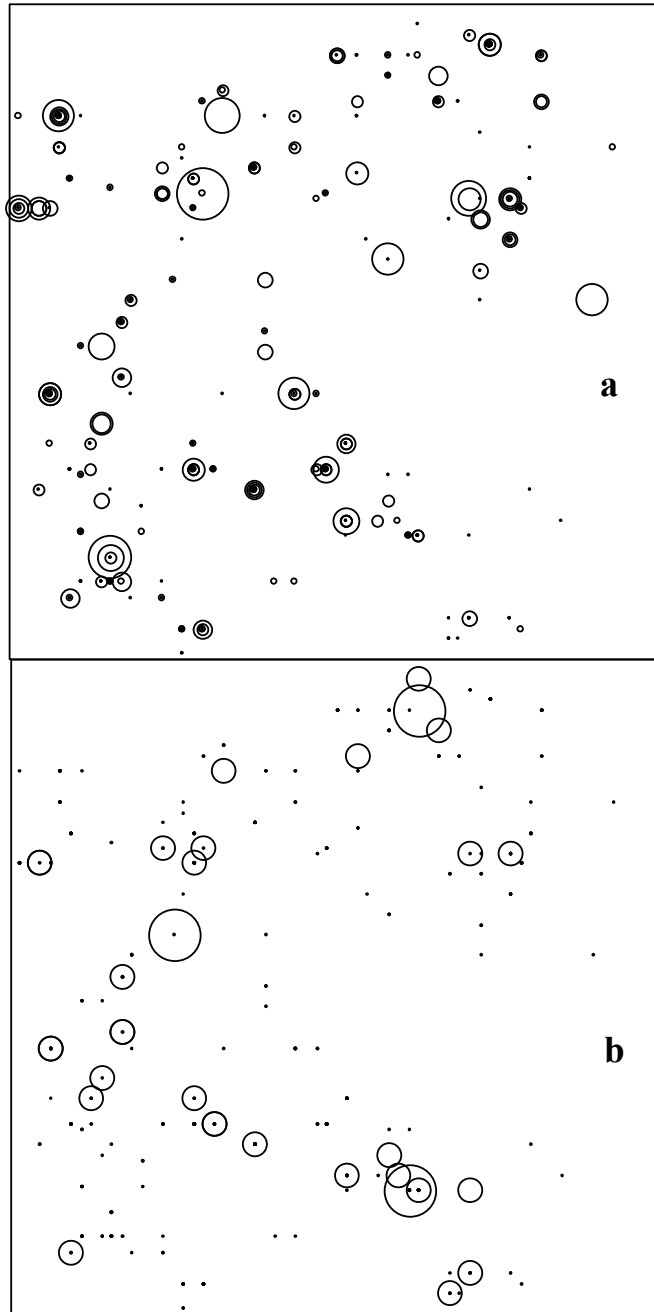


Figura 4. Agrupación de flores (a) y cápsulas (b) de *Erycina crista-galli* en el sitio experimental. El tamaño de los círculos no representa el mismo valor numérico para ambos mapas; es decir, el tamaño depende del valor más alto y mínimo de cada variable (flores o cápsulas).

#### 7.4 Análisis de regresión espacial múltiple

El modelo de regresión espacial múltiple no explica una dependencia espacial entre las variables incluidas en el modelo y la variable respuesta, que corresponde al número de cápsulas en ambas especies de orquídeas. Una interpretación a este resultado es que las variables regresoras incluidas en el modelo explican muy pobremente la respuesta dependiente. La única variable que se relaciona con la variable respuesta corresponde al número de flores, que explica una relación del 12% y 5%, para *N. barkeri* y *E. crista-galli*, respectivamente; (Cuadros 4 y 5).

Cuadro 4. Prueba de regresión espacial múltiple para la orquídea *Notylia barkeri*.

Variable	Coefficiente	Error estándar	Valor de p
Constante	-0.4193805	0.9263738	0.6512323
X	-0.01018441	0.01941866	0.6005197
Y	0.01944027	0.01313473	0.1403835
Número de flores	0.04673578	0.00935815	<b>0.000013</b>
Flores al exterior del follaje de cafeto	0.4702992	0.8307322	0.5719226
Flores entre el follaje de cafeto	1.059192	0.7774276	0.1745489
Altura de la flor	-0.000554531	0.00584959	0.9245606
Visibilidad de las flores desde tres puntos cardinales	-0.2267164	0.6402776	0.7236344
R <sup>2</sup>	0.12		
R <sup>2</sup> -ajustado	0.09		
N	214		
Probabilidad I de Moran	N/A		

Cuadro 5. Prueba de regresión espacial múltiple para la orquídea *Erycina crista-galli*.

Variable	Coefficiente	Error estándar	Valor de p
Constante	-0.00882000	0.06231222	0.8875047
X	0.000844692	0.00109403	0.4405438
Y	-0.00016926	0.00090698	0.8520370
Número de flores	0.03018229	0.00940034	<b>0.0014368</b>
Flores al exterior del follaje de cafeto	0.04943658	0.04560216	0.2790144
Flores entre el follaje de cafeto	0.03568323	0.04828688	0.4603773
Altura de la flor	0.000310502	0.00033535	0.3550877
Visibilidad de las flores desde todos los puntos cardinales y arriba	-0.08371618	0.0684575	0.2221292
Visibilidad de las flores desde tres puntos cardinales	-0.04171381	0.04151719	0.3156632
R <sup>2</sup>	0.05		
R <sup>2</sup> -ajustado	0.04		
N	388		
Probabilidad I de Moran	N/A		



## VIII. DISCUSIÓN

Los polinizadores asocian los regalos de las orquídeas con una variedad de señales florales tales como, olor, color, forma y tamaño (Gumbert, 2000; Hagsater et al., 2005; Levin y Brack, 1995). Las orquídeas en el presente estudio atraen a sus polinizadores por color, en el caso de *E. crista-galli* y por olor en *N. barkeri* (Damon y Valle-Mora, 2008). Independientemente de la señal que muestra la orquídea para atraer al polinizador, se pensaba que la densidad de las flores, presentación espacial de las flores en relación al cafeto, altura de las flores en relación al piso y visibilidad de las flores, podían influir en el porcentaje de amarre de frutos. En este estudio, el modelo no explica una relación positiva entre estos factores y la producción de cápsulas. Sin embargo, en la relación densidad de flores y formación de cápsulas se demuestran resultados positivos para ambas especies de orquídeas. Además, en el antecedente del trabajo actual, Damon y Valle-Mora (2008) encontraron una ligera relación entre el amarre de frutos resultado de polinización por las abejas *Centris* y la densidad de las flores de *E. crista-galli*. Así mismo, en otros trabajos se han encontrado resultados positivos, por ejemplo, en *Listeria ovata* (L.) R Br. una orquídea terrestre, donde plantas con grandes despliegues florales provocaron altas proporciones de polinia removida (éxito masculino) y amarre de frutos (éxito femenino) (Brys et al., 2008), también en *Comporettia falcata* Poeppig y Endlicher, aunque únicamente se observó el efecto en uno de los dos años de estudio (Rodríguez-Robles et al., 1992). Keaser (2000) trabajó con flores artificiales y encontró que agrupaciones de flores sin recurso fueron más atractivas para los abejorros, que flores dispersas. También, Maad (2000) encontró que el tamaño del despliegue floral fue altamente significativo en relación al éxito reproductivo masculino y femenino en *Platanthera bifolia* (L.) Rich. en tres años consecutivos. En contraste, en otros estudios, se encontró que las visitas de los insectos no se relacionaron con la distribución espacial de las flores en *Rhyncholelia glauca* (Lindl.) Schltr. y mas bien las palomillas Sphingidae realizaron visitas de manera aleatoria (Flores-Palacios y García-Franco, 2003). Los resultados demuestran que la densidad floral sigue provocando resultados conflictivos, sugiriendo que la relación de este factor con el amarre de frutos, no se puede generalizar para todas las especies de orquídeas, mucho menos al comparar especies de orquídeas terrestres y epífitas, y en el caso de estas últimas, existen muy pocos estudios referentes a la densidad de flores y su relación con el porcentaje de amarre de frutos. Sin embargo, se argumenta que una alta densidad de flores puede ser suficiente para atraer a los polinizadores y asegurar una suficiente tasa de visitas y por lo consiguiente el mantenimiento de la producción de semillas. Por debajo de la densidad

umbral, el éxito reproductivo entre la población puede disminuir debido a la falta de visitas de polinizadores y a su vez, la población tiende hacia la extinción (Ferdy et al., 1999; Roy y Widmer, 1999).

Respecto al factor presentación espacial de las flores a nivel planta de cafeto (es decir, flores al exterior del follaje de cafeto, flores entre el follaje de cafeto y flores en la base del tallo del cafeto), relacionado con el porcentaje de amarre de frutos, no hubo ninguna relación entre estos factores y el amarre de frutos en ambas especies de orquídeas. Esto, en parte demuestra que para fines de conservación el incrementar las poblaciones de orquídeas, al menos en el caso de las especies *N. barkeri* y *E. crista-galli*, no influye plantar estas orquídeas epífita de ramillete ya sea en la base, al interior o exterior de la planta de cafeto para obtener un mayor amarre de frutos y por lo consiguiente, el éxito reproductivo. En este sentido, se piensa que las abejas *Euglossa* y *Centris* tienen la capacidad de polinizar flores ya sea muy abajo en el sotobosque, al interior y exterior de la planta de cafeto, sin demostrar preferencia alguna. En la literatura, no hay reportes de esta relación. De igual manera, para la relación altura de las flores y por ciento de amarre de frutos, los resultados no demuestran efectos positivos. Sin embargo, se encontraron tres trabajos que relacionan la altura de las flores y el éxito reproductivo en orquídeas. Por ejemplo, Handel y Peakall (1993) demostraron que las avispas *Thynnine* prefieren flores de *Chiloglottis reflexa* Druce que están cerca del suelo (15 cm) comparadas con flores que se encontraban por arriba de la cubierta vegetal (55 y 105 cm). O'Connell y Johnston (1998) encontraron que el largo del tallo (en flores altas) fue significativamente correlacionado con el éxito reproductivo masculino y femenino en *Cypripedium acaule* P.M.Br. Aragón y Ackerman (2004) detectaron un efecto positivo de la altura por arriba del suelo y el largo de la inflorescencia sobre el éxito reproductivo de *Psychilis monensis* Saulea. Sin embargo, estos ejemplos corresponden a orquídeas terrestres y difícilmente se podría relacionar con la situación de las epífitas.

En el caso del factor visibilidad (i.e. la flor sea visible para los polinizadores: desde todos los puntos cardinales y arriba, desde arriba y un punto cardinal, desde un punto cardinal, desde tres puntos cardinales) y su relación con el porcentaje de amarre de frutos, no se observaron efectos positivos en ambas especies de orquídeas. Para esta relación también, no hay reportes en la literatura. Se esperaba encontrar que la visibilidad fuera más importante para atraer los polinizadores y lograr el amarre de frutos de *E. crista-galli*, que para *N. barkeri*, pero los resultados no demostraron semejantes diferencias. Entonces, en el caso de las

abejas *Centris*, que buscan recursos volando en alto, un poco arriba de los cafetos usando “traplining”, se podría sugerir que primero detectan por lo menos una flor que si es ampliamente visible dentro de una mancha de *Erycina* y de allí buscan más minuciosamente dentro del parche permitiendo así superar la parcial o no visibilidad de otras flores. *E. crista galli* es una especie engañosa, y después de visitar unas cuantas flores sin recibir nada a cambio la abeja dejaría el parche, probablemente dejando polinizada la primera flor que encontró por su visibilidad y unas más que se detectaron una vez adentro del parche con variables niveles de visibilidad. El disgusto y subsiguiente abandono del parche facilita el extracruzamiento entre poblaciones de esta especie. Las flores de *N. barkeri* se promueven por las plumas de gradientes de concentración de las fragancias, y las abejas *Euglossa* no requieren de un señal visual y en algunos de los casos, hubo producción de frutos en donde se encontraban flores de esta orquídea escondidas adentro de la masa de follaje.

Los resultados indican que ambas especies de orquídeas alcanzaron casi el mismo porcentaje de amarre de frutos (4.9% para *N. barkeri* y 4.4% en *E. crista-galli*), aun cuando *N. barkeri* ofrece un recurso a sus polinizadores, mientras que *E. crista-galli* engaña y no recompensa a los suyos. Es posible que existan pocos polinizadores en el sitio de estudio, y que por ello se obtiene una tasa baja de amarre de frutos, como lo argumenta Benítez-Vieyra et al. (2006), sin embargo no se han hecho estudios poblacionales de las abejas *Euglossa* y *Centris*, para determinar cuales podrían ser densidades poblacionales normales en los diferentes periodos del año. Muchos autores como Cropper y Calder (1990), Charlesworth y Charlesworth (1979) y Tremblay et al. (2005), mencionan a la escasez de polinizadores como factor causante de las bajas tasas de polinización, pero sin contar con datos para soportar esa teoría y sin tomar en cuenta que la mayoría de las especies de orquídeas están adaptadas precisamente a esta situación. Se citan casos particulares en los cuales la limitación del polinizador puede ser crítico especialmente en el caso de grandes despliegues florales, como en el caso de la orquídea *Cyclopogon elatus* (Sw) Schlechter, ya que el polinizador *Augochlora nausicaa* Schrottky. (Hymenoptera: Halictidae) visita pocas flores por planta (dos flores en promedio). En el estudio de Damon y Valle-Mora (2008), se encontró efectivamente que ambas especies de orquídeas presentan un bajo porcentaje de amarre de frutos (1.23 y 1.48%), pero Montalvo y Ackerman (1987) argumentan que con un solo evento de polinización es suficiente para producir miles de óvulos dentro del ovario y suficientes semillas para reponer la población.

En nuestro caso, en el segundo periodo de estudio, se incrementó el porcentaje de amarre de frutos para ambas especies aunque a su vez se produjeron menos semillas por cápsula, posiblemente resultado del deterioro de las condiciones ambientales y una disminución de nutrimentos disponibles, o simplemente por un proceso de compensación o equilibrio fisiológico. La producción neta de semillas demuestra tendencias contrarias, *N. barkeri* produjo 2 veces más semillas por hectárea en el periodo 2007-2008, mientras que *E. crista-galli* produjo 2.2 veces más en 2005-2006, a pesar de que las poblaciones de ambas especies tenían menos individuos y produjeron menos flores en el segundo periodo (cuadros 2 y 3). Con estas observaciones, se supone que las orquídeas están respondiendo a diferentes estímulos; o, que responden de manera diferente al(os) mismo(s) estímulo(s). Ciertos factores ambientales pueden influir durante diferentes periodos en la visitación de los polinizadores a las flores, y en nuestro caso, vientos fuertes podrían interferir con el desarrollo de plumas y gradientes coherentes de fragancias en el espacio de *Notylia barkeri*, hasta hacer inoperante la señal olfatorio (Damon y Valle-Mora, 2008).

Otro factor que consideramos importante, es la sincronización de la floración con la emergencia del polinizador para una producción efectiva (Roubik y Ackerman, 1987). En relación a esto, Damon y Salas-Roblero (2007) observaron que para la misma región de estudio, la presencia en el medio de las abejas *Euglossa viridissima*, *E. tridentata*, *E. atroventa* y *Eulaema cingulata* coincide con floración de *N. barkeri*. Sin embargo, estas observaciones se realizaron en años distintos y en realidad no se sabe cuáles son los factores que influyen en las fluctuaciones anuales de abundancia de estas especies, los cuales podrían ser factores ambientales, tales como temperatura, humedad y velocidad del viento, contaminación y perturbación.

De acuerdo con nuestras observaciones, la orquídea *E. crista-galli* produce un promedio de 2 flores por inflorescencia y sus flores mantienen una longevidad entre 10 y 12 días. Por lo consiguiente, se cree que la exposición de las flores durante periodos largos (una semana hasta un mes), en primer lugar es vista como una respuesta a una carencia de polinizadores, o en el caso de orquídeas engañosas, a lo incierto de atraer y mantener el interés de los polinizadores, dando tiempo para equilibrar la remoción y recepción de polen entre las flores de una población (Ashman, 2004). En segundo lugar, refleja la necesidad de aprovechar al máximo los recursos invertidos en la producción de flores en un ambiente carente tanto de recursos de nutrimentos y agua como de polinizadores (Ashman y Shoen, 1997; Stpiczynska,

2003). Entonces, nuestras observaciones sugieren que parte del sistema de polinización en la orquídea *E. crista-galli*, puede estar en función de la longevidad de las flores y aunque existan pequeños despliegues florales es la longevidad que incrementa la posibilidad de la visita del polinizador efectivo (*Centris* sp.) como sugiere Rodríguez-Robles et al. (1992). Por otra parte, como la orquídea no ofrece ningún recurso a su polinizador, es probable que sea una especie que imita a otras flores creciendo en el mismo hábitat, que sí ofrecen recompensas (el modelo). Ejemplos de casos parecidos se pueden encontrar en la orquídea *Oncidium cosymbephorum* C. Morren donde su parecido a las flores productoras de aceite *Malpighia glabra* L. (Malpighiaceae), atrae al mismo polinizador *Centris ruthannae* Snelling (Carmona-Díaz et al., 2001) y *Cyrtopodium polyphyllum* (Vell.) donde Pansarin et al. (2008) argumentan que el parecido en tamaño y color y la co-ocurrencia con las flores amarillas de *Stigmaphyllon arenicola* C. E. Anderson. (Malpighiaceae) y *Crotalaria vitellina* var. minor Benth. (Fabaceae,) indica mimetismo, atrayendo la atención de las abejas *Centris tarsata* Smith y *Centris labrosa* Friese., que son polinizadores del modelo. En el sitio experimental, no se observaron plantas con parecido similar a flores de *E. crista galli*, pero fuera del área a 300 metros aproximadamente, existieron árboles de Guachipilín, *Diphysa robinoides* Benth. (Leguminoseae) que concurren en floración, y al igual que *E. crista-galli*, sus flores son amarillas de 1.5 cm de largo por 1 cm de ancho. Por otra parte, Damon y Valle-Mora (2008), también sugieren que la planta *Byrsonima crassifolia* (L.) Kunth (Malpighiaceae) (Nance) es un posible candidato que es imitada por esta especie de orquídea, cuya especie ofrece aceites a sus polinizadores. Para nuestro estudio, no podemos probar si estas flores podrían considerarse como plantas modelo, y para probar esto, habría que diseñar experimentos que impliquen la manipulación tanto de la especie de orquídea como de la planta modelo.

Respecto a *N. barkeri*, esta orquídea produce flores pequeñas y de acuerdo con nuestras observaciones, se produjeron 4 flores como mínimo y 127 como máximo, con un promedio de 45 flores por inflorescencia. Las flores abren simultáneamente con una longevidad de 8 a 10 días por inflorescencia. *N. barkeri* atrae a los polinizadores por gradientes de fragancia, pero aunado a ello, la sugerencia es que las flores de la inflorescencia, al ser pequeñas y al permanecer por varios días consecutivos, sean vistas por los polinizadores como una sola flor, y una vez que la localiza, estos tienden a visitar a otras flores del mismo ramillete. Entonces, podría pensarse que parte del sistema de polinización en *N. barkeri* está basado en la presentación de la inflorescencia como un conjunto de flores pequeñas y por lo consiguiente logra atraer a los insectos polinizadores y de esta manera

asegurar al menos una o más cápsulas por inflorescencia, como lo comenta Rodríguez-Robles et al. (1992). Lo anterior pudiera suceder debido a que el polen no siempre es depositado como una polinia indivisible; es decir, las polinias pueden ser sectiles, y lo suficientemente suaves para romperse en pedazos durante el depósito del polen (Dressler, 1981; Pacini y Hesse, 2002). Por ejemplo, en trabajos recientes se ha encontrado que en algunas abejas euglossas, que condujeron de 3 a 4 polinarios adheridos en su cuerpo, pertenecían a *N. barkeri*, pero en lugar de encontrar las dos polinias que conforman el polinario para esta especie de orquídea, únicamente se encontraba una de ellas (Nieto, 2009; sin publicar), lo cual muestra evidencia de que las abejas euglossas entregan las polinias por separado y como resultado de esto se pueden producir hasta dos cápsulas por inflorescencia, de tal manera que si hay más de 3 cápsulas por inflorescencia, puede ser trabajo de otra abeja (Figura 5). Además, Hernández-Ramírez y Damon (2009, en preparación) encontraron que para un solo día entre las 10:55-12:50 horas del mes de junio, se encontraron hasta 21 abejas Euglossini (*E. viridissima*, *E. variabilis* y *E. tridentata*) que transportaban polinarios de *N. barkeri* en su cuerpo.

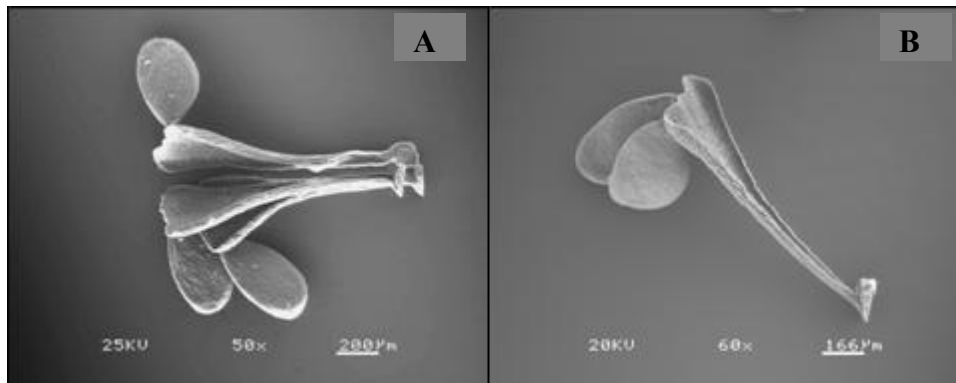


Figura 5. En algunas abejas, se han encontrado de 1, 3 hasta 4 polinarios adheridos en su cuerpo, con sus polinias completas o incompletas, como en el caso de las abejas *Euglossa viridissima* y *Euglossa tridentata* que transportaban 2 polinarios con el complemento completo y con una sola polinia de *Notylia barkeri* (A). En otras abejas se ha observado que transportan un solo polinario con sus dos polinias de *N. barkeri* (B).

Damon y Valle-Mora (2008), argumentan que la situación es complicada para algunas especies de abejas con comportamiento traplining que polinizan a las orquídeas. Las abejas viven relativamente largo tiempo, cubren grandes territorios y optimizan su forrajeo diario por seleccionar rutas provechosas, determinadas por previas experiencias. También, estos autores consideran que las abejas Euglossini, como aquellas que polinizan a *N. barkeri*, han cambiado su comportamiento de forrajeo sistemático por uno más oportunista, como

respuesta a la degradación de los ecosistemas, y esto les permite aprovechar una variedad más amplia de fuentes de alimento incluso en ambientes perturbados y agroecosistemas como el de café donde aun ofrecen una gran cantidad de recursos. Damon y Salas-Roblero (2007) corroboraron estos argumentos al observar que *Euglossa tridentata* Moure, *E. variabilis* Friese y *E. viridissima* Friese visitaron las flores de varias especies de orquídeas y otras plantas. Por su parte, Arriaga y Hernández (1998) en un estudio con duración de un año encontraron que las hembras de una sola especie de *Euglossa* utilizaron 74 especies de plantas pertenecientes a 42 familias diferentes para conseguir el polen de aprovisionamiento de los nidos. También Ramírez et al. (2002), como resultado de un estudio de un año, reportaron que de un total de 282 especies de plantas aromáticas utilizadas por machos euglossinos, el 84% correspondió a especies de orquídeas, el 6% a aráceas (familia Araceae) y el 10% restante correspondió a especies de 9 familias diferentes. Por lo tanto, para nuestras observaciones, el ofrecimiento de fragancias por parte de *N. barkeri* podría ser un recurso de mayor importancia para sus polinizadores, pero siendo oportunistas la competencia con otros recursos en el medio sería feroz. En el caso de las abejas *Centris* que polinizan a *E. cristagalli*, Damon y Valle-Mora (2008) argumentan que las abejas cubren su territorio de forrajeo de una manera más sistemática y esto podría ocasionar que las flores tengan más posibilidades de ser visitadas por las abejas. Con estos resultados, podemos argumentar que la poca cantidad de flores, pero con una longevidad de 12 días en promedio, son suficientes para atraer un mínimo de insectos polinizadores mismo que se garantiza por su comportamiento sistemático, y aunque la producción de frutos en total de la población podría ser limitada (como en este estudio, 36 frutos), se generan miles de semillas y de esta manera se garantiza la regeneración de las poblaciones de orquídeas epífitas tropicales, como sugiere Calvo (1993).

Eltz et al. (2005) argumentan que las fragancias colectadas por las abejas Euglossini, son utilizadas para la atracción de las abejas hembra y posteriormente llevar a cabo el cortejo. Sin embargo, no sabemos qué tan importante son estos recursos para las abejas. No es un alimento y en todo caso, se puede pensar que no es una necesidad fundamental, aunque sí debe de ser muy importante. Poco se sabe de los tiempos que reparten los insectos en la búsqueda de alimentos o de fragancias o si primordialmente buscan los alimentos y se desvían por ratos para encontrar las fragancias y posteriormente regresan a la búsqueda de alimento. Se supone que como las abejas vuelan por varios kilómetros, la temperatura corporal incrementa y por lo tanto, necesitan de altas cantidades de néctar como fuente de

energía, y tendrán que buscar fuentes energéticas. Una vez satisfecha esta necesidad, es probable que regresen a la recolección de fragancias y allí, ocurra el proceso de polinización en *N. barkeri*. Por otro lado, las visitas de las abejas *Centris* hacia las flores de *E. crista-galli* ocurren por engaño y se da en abejas recién emergidas y por ello ingenuas (Ackerman, 1986; van der Cingel, 2001), lo que indica que el engaño será efectivo hasta el momento en que la abeja se dé cuenta que no hay recursos, evitando en los siguientes vuelos la visita a flores de *E. crista-galli* y posiblemente puede que eso sea parte del bajo porcentaje de amarre de frutos. Por otro lado, podemos argumentar que como los polinizadores son muy veloces y cubren grandes territorios, nuestro sitio experimental constituye apenas una parte del área total que abarcan las abejas, y que esta superficie atrae una pequeña proporción de la atención de cada individuo (abejas euglossini y *Centris*) y por lo tanto se ve reflejado en la baja cantidad de frutos producidos.

El grado de fragmentación del hábitat determina la reducción de las poblaciones locales de diferentes organismos y un mayor aislamiento entre ellas (Galetto et al., 2007; Saunders et al., 1991; Koopowitz, 2001) que a su vez afecta el éxito reproductivo de estas poblaciones (Donaldson et al., 2002, citado por Tremblay et al., 2005). Así mismo, se menciona que insectos especialistas, poco comunes y dependientes del hábitat, pueden verse particularmente afectados por las actividades humanas (Aizen et al., 2002; Johnson y Bond, 1992; Knight et al., 2005). Esto agrava aún más la situación, ya que aquellas especies de orquídeas que dependen de uno o unos pocos insectos polinizadores están más propensas a extinguirse, debido a que se crean cambios en su abundancia y en su comportamiento, y a su vez puede tener efectos en la calidad y cantidad del servicio de polinización, repercutiendo en la aptitud de la planta en general (Aizen y Feinsinger, 1994; Aguilar y Galetto, 2004; Ashworth et al., 2004). Por ejemplo, la orquídea epífita *Catasetum viridiflavum*, Hook, es polinizada por una sola especie de abeja euglossini, *Eulaema cingulata* Fabricius., y por tres años de estudio se comprobó que esta relación se ve afectada por la fragmentación del hábitat, en términos del éxito reproductivo de la orquídea (Murren, 2002). Incluso, durante el trabajo de campo no se observaron a las abejas Euglossini y *Centris* visitando a las flores y en todo caso sugerimos que como estos insectos podrían ser raros, y pueden estar siendo afectados por los disturbios ocasionados al ambiente, afectando tanto su abundancia como el comportamiento.



En parte, los resultados de este estudio contradicen a otros investigadores quienes argumentan que las orquídeas que ofrecen recompensas a sus polinizadores tienen relativamente mayor amarre de frutos comparado con especies engañosas con bajo amarre de frutos (Neiland y Wilcock, 1998; Rodríguez-Robles et al., 1992; Zimmerman y Aide, 1989). En este estudio, la orquídea *N. barkeri*, una especie que ofrece una recompensa al insecto polinizador tenía casi el mismo porcentaje de amarre de frutos en ambos periodos de estudio que *E. crista-galli*, una orquídea engañosa que no ofrece recompensa alguna.

Los disturbios provocados por los humanos, indirectamente están causando mayor inestabilidad en el clima y más eventos extremos, como los huracanes. Se ha comprobado que el impacto de este fenómeno natural, causa perturbaciones fuertes a ecosistemas tropicales, afectando a muchas comunidades de epífitas, principalmente orquídeas (Goode y Allen, 2008; Robertson y Platt, 2001; Rodríguez-Robles et al., 1990; Tremblay, 2008). Previo al inicio del experimento (2 de junio 2007), parte de la región Soconusco y Sierra del estado de Chiapas, fue afectado por el paso del huracán Bárbara, con vientos aproximado a los 85 km/hr. Comparando datos para la misma área experimental antes y después del Huracán Bárbara, se encontró que efectivamente hubo reducciones de poblaciones de plantas para ambas especies de orquídeas. En el caso de *N. barkeri*, comparando plantas de los tres estadios, para noviembre del 2007, a los 5 meses después del huracán, se observó una ligera disminución en el número total de plantas, que afectó más a las plantas tiernas (reducción del 66%), que probablemente se cayeron por no poder resistir las rachas de viento por no tener raíces extensas, o que después se pudrieron por no aguantar el exceso de humedad. Además, se notó que algunas de las plantas maduras, especialmente de *N. barkeri*, se quedaron colgadas, parcialmente desprendidas de la corteza y paulatinamente se fueron cayendo por completo. Para *E. crista-galli*, las reducciones fueron de un 48.10% en plantas tiernas y 20.3% en plantas maduras, 5 meses después del paso del huracán (Cuadro 6). En trabajos similares, Rodríguez-Robles et al. (1990), realizaron un estudio de daños en una comunidad de epífitas y encontraron que para *Comporetia falcata* Poeppig y Endlicher hubo una caída del 17.6% de plantas que se encontraban adheridas a su hospedero, el 11.8% quedaron colgadas, el 0.5% sufrió daño por defoliación y el resto (70.1%) de la población, quedo intacta. Así mismo, Robertson y Platt (2001), encontraron que tanto las perturbaciones por fuego y huracanes, reducen los hospederos e indirectamente afectan la población de epífitas.

Cuadro 6. Resumen de número de epífitas en una parcela de Santo Domingo, municipio de Unión Juárez, Chiapas antes y después del Huracán Bárbara al principio de junio 2007.

	<i>Notylia barkeri</i>				<i>Erycina crista-galli</i>			
	<b>Número de plantas</b>				<b>Número de plantas</b>			
	Tiernas	Grandes	Maduras	<b>Total</b>	Tiernas	Grandes	Maduras	<b>Total</b>
<b>Diciembre 2006*</b>	907	605	247	<b>1712</b>	237	123	895	<b>1248</b>
<b>Noviembre 2007**</b>	309	408	512	<b>1219</b>	123	135	713	<b>900</b>

\*Plantas en diferentes estados, antes ( ) y después ( ) del huracán Bárbara.

Sin duda, las actividades humanas están provocando cambios en las interacciones planta-polinizador directamente (Aizen et al., 2002; Ashworth et al., 2004; Murren, 2002), y también indirectamente por los cambios provocados en la abundancia de otros organismos, por ejemplo, de enemigos naturales de plantas (herbívoros, patógenos, ladrones de néctar), organismos mutualistas (hongos micorrízicos, polinizadores, enemigos naturales de insectos plaga) los cuales pueden afectar las interacciones entre las plantas y polinizadores y la magnitud de limitación de polen (Knight et al., 2005). En el caso particular de las orquídeas, estas plantas ya están adaptadas a las condiciones estresantes con escasez de nutrimentos, humedad y polinizadores implícitos en la vida epífita y estas estrategias de sobrevivencia han permitido la adaptación hasta cierto punto a los cambios provocados por el ser humano en general, y la cada vez más pequeñas poblaciones de sus polinizadores en particular, pero esto funciona hasta cierto punto, llegando a un umbral mínimo y de allí la extinción. También hay que tomar en cuenta que, de la misma manera que la naturaleza de muchas plantas es rara, con poblaciones pequeñas y poco frecuentes, también muchas especies de insectos polinizadores tienen esta característica, la escasez de estos polinizadores, entonces, es natural y las orquídeas que las ocupan están adaptadas a esta situación (Damon, *com. pers.*).

Independientemente de las afectaciones por huracanes, recientemente Mondragón et al. (2007) realizaron un estudio de demografía en *E. crista-galli* en dos sitios también en la región del Soconusco, y observaron que las poblaciones decrecieron de un año a otro (2004-2005). Además, encontraron que en plantas tiernas, la mortalidad fue de 78% en un sitio y 59% en el otro y para plantas maduras, la mortalidad fue de 56% y 75%, respectivamente. En este caso, el decremento de las poblaciones posiblemente fue causado por el exceso de humedad, que provocó largos días de lluvia, por el paso del Huracán Stan a principios del mes de octubre del 2005. Con datos de diciembre 2006 (antes del huracán) y Noviembre 2007 (después del huracán) se realizó un mapeo de la pérdida y ganancia de plantas, tanto para plantas maduras como tiernas (figura 6 y 7). Se encontró que las pérdidas son mayores

comparado con las ganancias, en ambas especies de orquídeas, pero con menos ganancias de plantas para *E. crista-galli*. Se considera que *E. crista-galli* es aun más sensible, ya que sus raíces son mucho más delgadas y cortas comparadas con *N. barkeri*. Se ha reportado que muchas plantas en general y específicamente las plantas epífitas tiernas, presentan altos índices de mortalidad (Larson, 1992) y en dicho estadio el estrés hídrico durante la estación seca es un factor que posiblemente determina el bajo índice de sobrevivencia en *E. crista-galli* (Mondragón et al., 2007) y otras plantas epífitas (García-Soriano, 2003; Mondragón et al., 2004; Tremblay, 1997). Además, se estima que el reclutamiento en muchas plantas epífitas es muy baja (García-Soriano, 2003; Mondragón et al., 2007). Aunado a que esta especie de orquídea es clasificada como una epífita de ramillete y que difícilmente se le encuentre en ramas y troncos gruesos (Damon y Valle-Mora, 2008), el bajo reclutamiento de plantas tiernas (Mondragón et al., 2007), la dependencia de un solo polinizador (Damon y Valle-Mora, 2008), disturbios ocasionados al ambiente (Aizen et al., 2002; Johnson y Bond, 1992; Knight et al., 2005) y factores ambientales (Goode y Allen, 2008; Robertson y Platt, 2001; Rodríguez-Robles et al., 1990; Tremblay, 2008); no queda duda que por ello esta especie se encuentra incluida en la NOM-059-ECOL-2002 bajo la categoría de Protección Especial. Por otra parte, *N. barkeri*, aunque sus poblaciones también son afectadas por los disturbios ocasionados al ambiente y factores ambientales como temperatura y humedad principalmente, se caracteriza por ser oportunista, considerada especie maleza, produciendo un exagerado número de propágulos y adaptándose a un rango mas amplio de nichos (Damon y Valle-Mora, 2008). En general, aunque ambas plantas viven en el mismo hábitat, presentan el mismo porcentaje de amarre de frutos (1.23% y 1.48% en el 2005-2006 y 4.9% y 4.4% en el 2007-2008, para *N. barkeri* y *E. crista-galli*, respectivamente), pero allí las similitudes terminan y ambas especies presentan estrategias reproductivas y respuestas a los cambios diferentes.

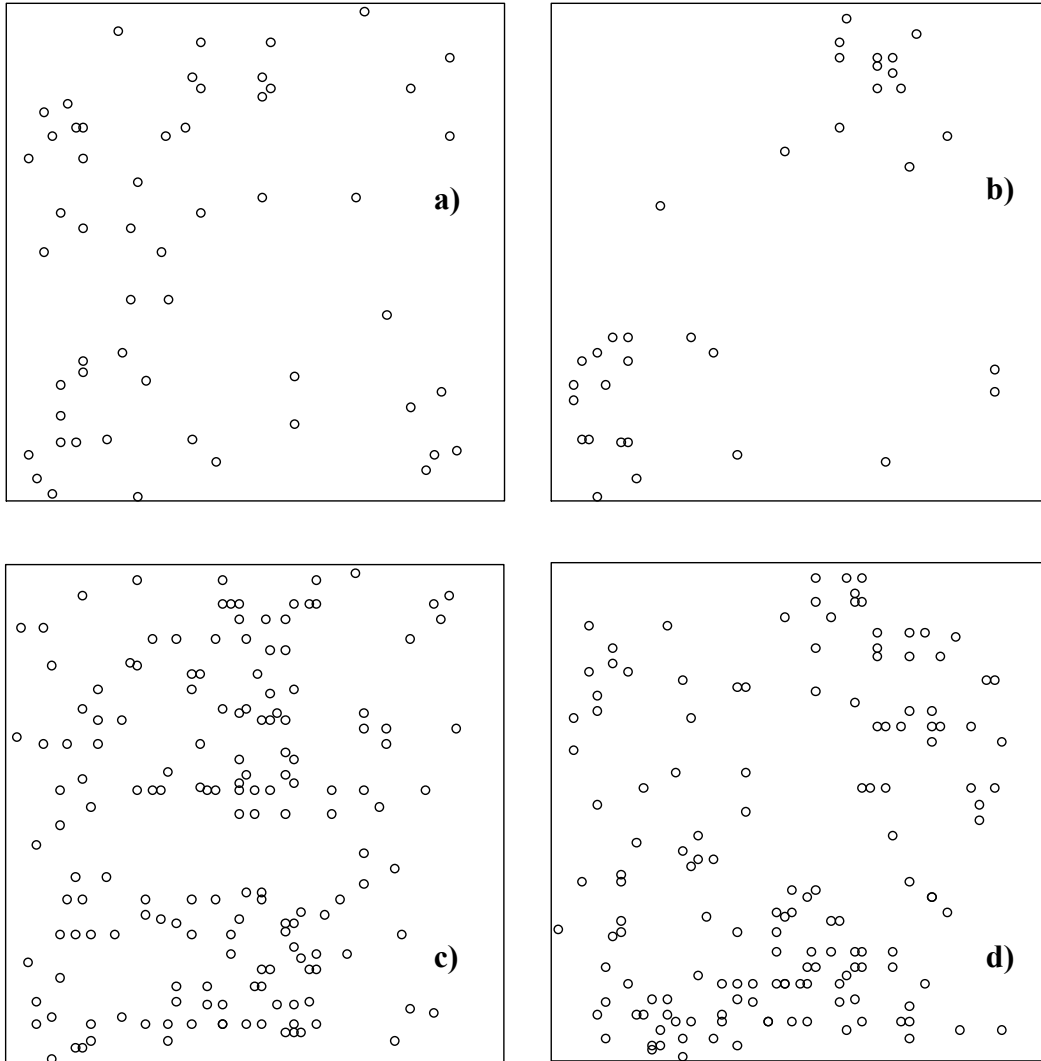


Figura 6. Los puntos indican el lugar dentro del área experimental (3699m<sup>2</sup>), donde se ganaron y perdieron plantas maduras después del huracán Bárbara. Los incisos **a** y **c**, corresponden a las ganancias y pérdidas de plantas en *Notylia barkeri*, respectivamente y los incisos **b** y **d**, a ganancias y pérdidas en *Erycina crista-galli*, respectivamente.

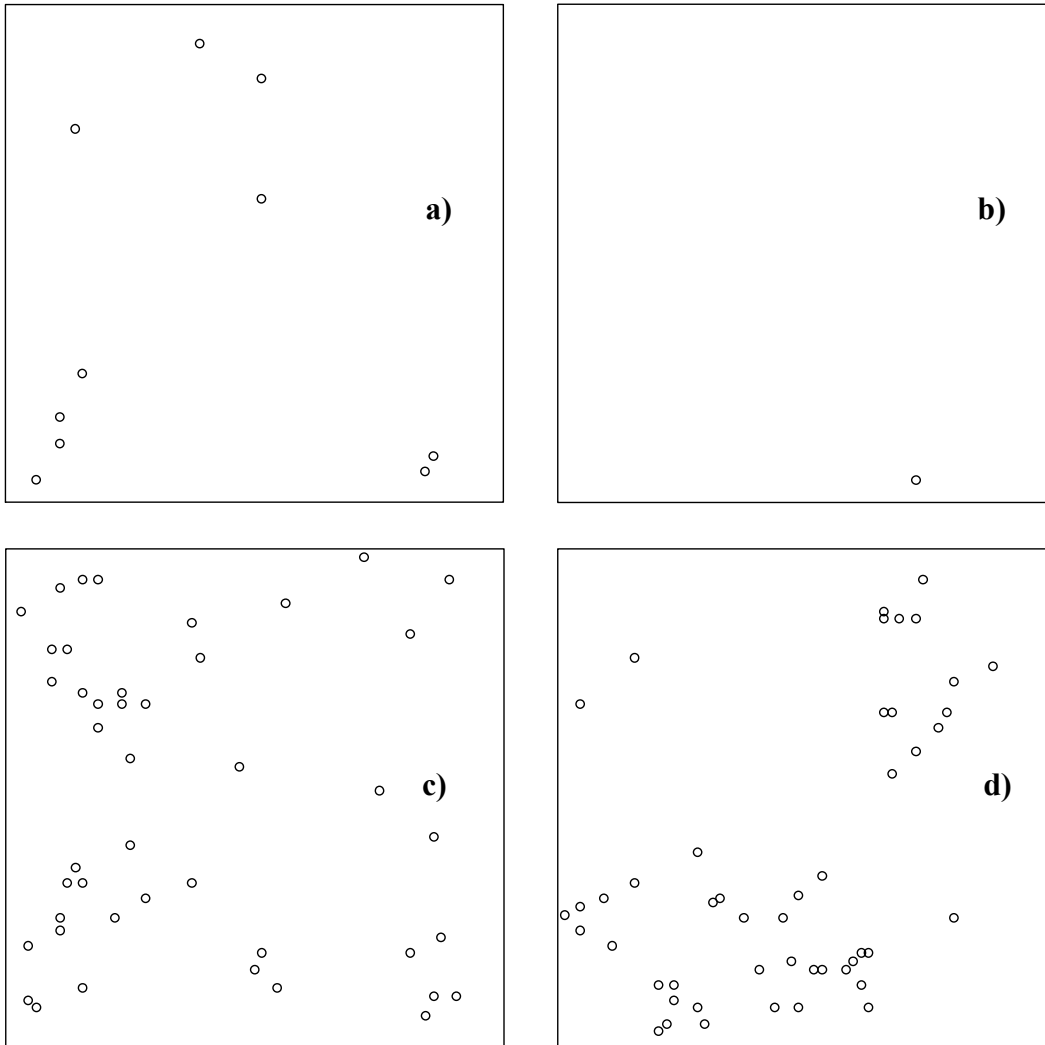


Figura 7. Los puntos indican el lugar dentro del área experimental (3699m<sup>2</sup>), donde se ganaron y perdieron plantas tiernas después del huracán Bárbara. Los incisos **a** y **c**, corresponden a las ganancias y pérdidas de plantas en *Notylia barkeri*, respectivamente y los incisos **b** y **d**, a ganancias y pérdidas en *Erycina crista-galli*, respectivamente.

## IX. CONCLUSIÓN

1. El estudio de la polinización en orquídeas epífitas medido a través del amarre de frutos, sigue produciendo resultados conflictivos.
2. De los factores que se incorporaron en el modelo, la densidad de flores es el único factor que tiene una relación positiva con el éxito de la polinización y por lo consiguiente con el amarre de frutos.
3. Los factores, presentación espacial de las flores en relación al sitio experimental, presentación espacial de las flores en relación al cafeto, altura de las flores en relación al piso y visibilidad de las flores, en este estudio, no se relacionan con el éxito de polinización y por lo consiguiente con el amarre de frutos.
4. El bajo amarre de frutos es una característica de las orquídeas tropicales, pero a su vez, obtener un 4.9% y 4.4% de amarre de frutos en *N. barkeri* y *E. crista-galli*, respectivamente, es un logro importante, ya que se producen miles de semillas por cápsula.
5. Las orquídeas *N. barkeri* y *E. crista-galli*, presentan estrategias diferentes de polinización. Sin embargo, para ambas especies las estrategias radican en encuentros ocasionales y casuales entre el polinizador y la flor.
6. De no haber encontrado evidencias al contrario, de acuerdo con Damon y Valle-Mora (2008), se sigue proponiendo que para la restauración de poblaciones de *N. barkeri* y *E. crista-galli*, la siembra de las plantas se realizaría en forma de pequeñas agrupaciones distribuidas de manera uniforme en el sitio considerado.
7. Para fines de conservación, con la complicidad y previa capacitación de los productores, las plantaciones rústicas de café ofrecen un espacio adecuado para la restauración y conservación de poblaciones de las orquídeas *N. barkeri* y *E. crista-galli*.

## X. LITERATURA CITADA

- Abdala, L. C. B. 2003. Abejas de la tribu Euglossini (Hymenoptera: Apidae): composición taxonómica, distribución y patrones de diversidad en cuatro tipos de vegetación en la península de Yucatán mexicana y las Orchidaceae androeuglosinófilas. Tesis de Maestría. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. Mérida, Yucatán. México. 109 p.
- Ackerman, J. D y J. K. Zimmerman. 1994. Bottlenecks in the life histories of orchids: resources, pollination, population structure, and seedlings establishment. En: Pridgeon AM (ed) Proceedings of the 14th World Orchid Conference. HMSO, Edinburgh, pp 138-147.
- Ackerman, J. D., M. R. Mesler., K. L. Lu y A. M. Montalvo. 1982. Food-foraging behavior of male euglossini (Hymenoptera: Apidae): vegabonds or trapliners?. *Biotropica* 14(4):241-248.
- Ackerman, J. D. 1983. Euglossine bee pollination of the orchid, *Cochleanthes lipscombiae*: a food source mimic. *American Journal of Botany* 70: 830-834.
- Ackerman, J. D. 1986. Mechanisms and evolution of food-deceptive pollination systems in orchids. *Lindleyana* 1:108-113.
- Aguilar, R y L. Galetto. 2004. Effects of forest fragmentation on male and female reproductive success in *Cestrum parqui* (Solanaceae). *Oecologia* 138:513-520.
- Aizen, M. A y P. Feinsinger. 1994. Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a Chaco dry forest, Argentina. *Ecology* 75:330-351.
- Aizen, M. A., L. Ashworth y L. Galetto. 2002. Reproductive success in fragmented habitats: do compatibility systems and pollination specialization matter? *Journal of Vegetation Science* 13:885-892.
- Anselin, L. 2005. *Exploring spatial data with GeoDa: A workbook. Revised version March 6, 2005*. Center for Spatially Integrated Social Science. University of Illinois, Urbana-Champaign. Disponible en: <http://www.csiss.org>
- Aragón, S y J. D. Ackerman. 2004. Does flower color variation matter in deception pollinated *Psychilis monensis* (Orchidaceae)? *Oecologia* 138: 405-413.
- Arditti, J. 2003. Resupination. *Lankesteriana* 7:95-96.
- Arditti, J. 1976. Post-pollination phenomena in orchid flowers. En: Proceedings of the 8th World Orchid Conference, Palmgarten, Frankfurt. *German Orchid Society* 528-533.

- Arriaga, E. R y E. M. Hernández. 1998. Resources foraged by *Euglossa atrovirens* (Apidae: Euglossini) in Unión Juárez, Chiapas, México. A palynological study of larval feeding. *Apidologie* 29:347-359.
- Ashman, M. B., D. H. Cole., H. Blaney y R. A. Raguso. 2005. The scent of a male: the role of floral volatiles in pollination of a gender dimorphic plant. *Ecology* 86(8):2099-2105.
- Ashman, T. L. 2004. Flower longevity. En: Cell death in plants (ed. L. D. Nooden), pp. 349-362. London: Elsevier.
- Ashman, T. L y D. D. Shoemaker. 1997. The cost of floral longevity in *Clarkia tembloriensis*: an experimental investigation. *Evolutionary Ecology* 11:289-300.
- Ashworth, L., R. Aguilar., L. Galetto y M. A. Aizen. 2004. Why do pollination generalist and specialist plant species show similar reproductive susceptibility to habitat fragmentation? *Journal of Ecology* 92:717-719.
- Barthlott, W., V. Schmith-Neuerburg., J. Nieder y S. D. Engwal. 2001. Diversity and abundance of vascular epiphytes: a comparison of a secondary vegetation and primary montane rainforest in the Venezuelan Andes. Netherlands. *Plant Ecology* 152:145-156.
- Benítez-Vieyra, S., A. M. Medina., E. Glinos y A. A. Cocucci. 2006. Pollinator-mediated selection on floral traits and size of floral display in *Cyclopogon elatus*, a sweat bee-pollinated orchid. *Functional Ecology* 20:948-95.
- Brys, R., H. Jacquemyn y M. Hermy. 2008. Pollination efficiency and reproductive patterns in relation to local plant density, population size, and floral display in the rewarding *Listera ovata* (Orchidaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 157:713-721.
- Cabrera-Chacón, T. 1999. Orquídeas de Chiapas. Chiapas, México. Consejo Estatal para la Cultura y las Artes de Chiapas, Gobierno del Estado de Chiapas.
- Calvo, R. N. 1993. Evolutionary demography of orchids: intensity and frequency of pollination and the cost of fruiting. *Ecology* 74: 1033-1042.
- Carmona-Díaz, G. J., García-Franco., V. Rico-Gray., J. F. Ornelas., E. De Luna y M. Vázquez. 2001. Mimetismo floral Batesiano entre *Oncidium cosymbephorum* Morren (Orchidaceae) y *Malpighia glabra* (Malpighiaceae). XV Congreso Nacional de Botánica. Querétaro, México.
- Charlesworth, D y B. Charlesworth. 1979. The evolutionary genetics of sexual systems in flowering plants. *Proceedings of the Royal Society of London B* 205: 511-530.
- Cropper, S. C y D. M. Calder. 1990. The floral biology of *Thelymitra epipactoides* (Orchidaceae), and the implications of pollination by deceit on the survival of this rare orchid. *Plant System. Evolution* 170: 11-27.



- Dafni, A. 1983. Pollination of *Orchis caspia* - a nectarless plant which deceives the pollinators of nectariferous species from other plant families. *Journal of Ecology* 71: 467-474.
- Damon, A y P. Salas-Roblero. 2007. A survey of pollination in remnant orchid populations in Soconusco, Chiapas, Mexico. *Tropical Ecology* 48: 1–14.
- Damon, A; A. Santiesteban-Hernandez y J. Rojas. 2002. Anaylisis of the fragrance produced by the epiphytic orchid *Anathallis (Pleurothallis) racemiflora* (Orchidaceae) in the Soconusco Region, Chiapas, Mexico. *Lindleyana* 17-1757.
- Damon, A y H. Colin-Martínez. 2005. El estado actual de las poblaciones de orquídeas en al región del Soconusco, Chiapas. *El Boletín de la Asociación de Jardines Botánicos de México: Amaranto* 3: 2-16.
- Damon, A y J. Valle-Mora. 2008. Retrospective spatial analysis of the pollination of two miniature epiphytic orchids with different pollination strategies in a coffee plantation in Soconusco, Chiapas, Mexico. *Botanical Journal of the Linnean Society* 158(3):448-459.
- Damon, A y Cruz-López. 2006. Fragrance in relation to pollination of *Oncidium sphacelatum* and *Trichocentrum oerstedii* (Orchidaceae) in the Soconusco region of Chiapas, Mexico. *Selbyana* 27:186-194.
- Del Mazo-Cancino, A y A. Damon. 2007. Fragrance analysis of euglossine bee pollinated orchids from Soconusco, south-east Mexico. *Plant Species Biology*. 22: 129-134.
- Del Mazo, C. A y A. Damon. 2006. Comparison of floral fragrance components of species of *Encyclia* and *Prosthechea* (Orchidaceae) from Soconusco, Southeast Mexico. *Lankesteriana* 6(3):83-89.
- Derrault, R. O., P. C. R. Medeiros., E. Locatelli., A. V. Lopes., I. C. Machado. y C. Schindwein. 2007. Abelhas Euglossini. <http://www.cepan.org.br/docs/publicacoes/>
- Dodson, C. H., R. L. Dressler., H. G. Hills., R. M. Adams y N. H. Williams. 1969. Biologically active compounds in orchid fragrances. *Science* 164:1243-1249.
- Dressler, R. L y C. H. Dodson. 1960. Classification and phylogeny in the Orchidaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 47: 25-68.
- Dressler, R. L. 1981. The orchids: natural history and classification. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Dressler, R. L. 1993. Phylogeny and classification of the orchid family. Dioscorides Press. Oregon.
- Elliott, C. P y P. G. Ladd. 2002. Pollen limitation of fruit set in Western Australian terrestrial orchids. *Journal of the Royal Society Western Australia* 85(4):165-168.

- Eltz, T.; M. Ayasse y K. Lunau. 2006. Species-specific antennal responses to tibial fragrances by male orchid bees. *Journal of Chemical Ecology* 32(1):71-79.
- Eltz, T., A. Sager y K. Lunau. 2005. Juggling with volatiles: exposure of perfumes by displaying male orchid bees. *Journal of Comparative Physiology A* 191: 575-581.
- Eltz, T., W. M. Whitten., D. W. Roubik y K. E. Linsenmair. 1999. Fragrance collection, storage, and accumulation by individual male orchid bees. *Journal of Chemical Ecology* 25:157-176.
- Espejo, A. y A. R. López-Ferrari. 2001. La diversidad actual de las Monocotiledóneas Mexicanas: Un análisis, un diagnóstico y una propuesta. Simposio Estudios Florísticos de México. Avances y Perspectivas hacia el Siglo XXI. XV Congreso Mexicano de Botánica, Querétaro, Querétaro.
- Espejo-Serna, A., A. R. López-Ferrari., R. Jiménez-Manchorr y S. L. Sánchez. 2004. Las orquídeas de los cafetales de México: una opción para el uso sustentable de ecosistemas tropicales. *Revista de Biología Tropical* 53:73-84.
- Feinsinger, P. 1983. Coevolution and pollination, pp. 282-310. En: D.J Futuyma, M. S (eds.) *Coevolution*. Sinauer Associates, Sunderland Massachusetts.
- Ferdy, J. B., F. Austerlitz., J. Moret., P. H. Gouyon y B. Godelle. 1999. Pollinator-induced density dependence in deceptive species. *Oikos* 87: 549-560.
- Firmage, D. H y F. R. Cole. 1988. Reproductive success and inflorescence size of *Calopogon tuberosus* (Orchidaceae). *American Journal of Botany* 75(9):1371-1377.
- Flach, A., A. J. Marsaioli., R. B. Singer., M. D. Amaral., C. Menezes., K. W. Estevan., L. E. Batista-Pereira y A. G. Correa. 2006. Pollination by sexual mimicry in *Mormolyca ringens*: a floral chemistry that remarkably matches the pheromones of virgin queens of *Scaptotrigona* sp. *Journal of Chemical Ecology* 32(1):59-70.
- Flores-Palacios, A y J. G. García-Franco. 2003. Effects of floral display and plant abundance on fruit production of *Rhyncholaelia glauca* (Orchidaceae). *Revista de Biología Tropical* 51:71-78.
- Galetto, L., R. Aguilar., M. Musicante., J. Astegiano., A. Ferreras., M. Jausoro; C. Torres., L. Ashworth y C. Eynard. 2007. Fragmentación de hábitat, riqueza de polinizadores, polinización y reproducción de plantas nativas en el Bosque Chaqueño de Córdoba, Argentina. *Ecología Austral* 17:67-80.
- García-Soriano, R. 2003. "Demografía, manejo y conservación de *Artorima erubescens* en Oaxaca, orquídea endémica del sur de México. Tesis de Maestría, Universidad Autónoma de Yucatán, Mérida, México.

- Gigord, L. D. B., M. R. Macnair., M. Stritesky y A. Smithson. 2002. The potential for floral mimicry in rewardless orchids: an experimental study. *Proceedings Biology Science* 269(1498):1389-1395.
- Goode, L. K y M. F. Allen. 2008. The impacts of hurricane Wilma on the epiphytes of El Edén Ecological Reserve, Quintana Roo, Mexico. *Journal of the Torrey Botanical Society* 135(3): 377-387.
- Gravendeel, B. 2004. Coelogyne-matching molecules with morphology and distribution patterns. En: Proc. Eur. Orchid Conf. and Show, March 2003 (ed. J. Hermans y P. Cribb), pp. 143-159. London: The British Orchid Council and the Royal Horticultural Society.
- Gumbert, A. 2000. Color choices by bumble bees (*Bombus terrestris*): innate preferences and generalization after learning. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 48: 36-43.
- Gumbert, H y J. Kunze. 2001. Colour similarity to rewarding model plants affects pollination in a food deceptive orchid, *Orchis boryi*. *Biological Journal of the Linnaean Society* 72:419-433.
- Gumprecht, R. 1977. Seltsame Bestäubungsvorgänge bei Orchideen. *Die Orchidee* 28:1-23.
- Hagsater, E., A. M. Soto., C. G. Salazar., M. R. Jiménez., R. M. López y R. L. Dressler. 2005. Las Orquídeas de México. Primera edición. Instituto Chinoín, México. 304 pp.
- Handel, S. N y R. Peakall. 1993. Thynnine wasps discriminate among heights when seeking mates: tests with a sexually deceptive orchid. *Oecologia* 95: 241-245.
- Heinrich, B., P. R. Mudge y P .G. Deringis. 1977. Laboratory analysis of flower constancy in foraging bumblebees: *Bombus ternarius* and *B. terricola*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 2:247-265.
- Hietz, P. 2005. Conservation of vascular epiphyte in Mexican coffee plantations. *Conservation Biology* 9(2):391-399.
- Hietz, P. 1998. Diversity and conservation of epiphytes in a changing environment. Invited lecture presented at the International Conference on Biodiversity and Bioresources: Conservation and Utilization, 23-27 November 1997, Phuket, Thailand. *Pure and Applied Chemistry.*, 70(11). 2114 pp.
- Huda, M. K y C. C. Wilcock. 2008. Impact of floral traits on the reproductive success of epiphytic and terrestrial tropical orchids. *Oecologia* 154:731-741.
- Ibarra-Núñez, G., J. A. García y M. A. Moreno. 1995. Diferencias entre un cafetal orgánico y uno convencional en cuanto a diversidad y abundancia de dos grupos de insectos. En:

- Primera Conferencia Internacional. IFOAM Sobre Café Orgánico*, pp., 115-129. Universidad Autónoma Chapingo, Mexico.
- Internicola, A. I., N. Juillet., A. Smithson y L.D. B. Gigord. 2006. Experimental investigation of effect of spatial aggregation on reproductive success in a rewardless orchid. *Oecologia* 150:435-441.
- Jersakova, J y P. Kindlmann. 2004. Reproductive success and sex variation in nectarless and rewarding orchids. *International Journal of Plant Science* 165(5):779-785.
- Jersakova, J., S. D. Johnson y P. Kindlmann. 2006. Mechanisms and evolution of deceptive pollination in orchids. *Biological Reviews* 81:219-235.
- Johnson, S. D y W. J. Bond. 1992. Habitat dependent pollination success in a Cape orchid. *Oecologia* 91: 455-456.
- Johnson, S. D. 1994. Evidence for Batesian mimicry in a butterfly pollinated orchid. *Biological Journal of the Linnean Society* 53:91-104.
- Johnson, S. D., C. I. Peter., L. A. Nilsson y J. Agren. 2003. Pollination success in a deceptive orchid is enhanced by co-occurring rewarding in magnet plants. *Ecology* 84(11):2919-2927.
- Keaser, T. 2000. The spatial distribution of nonrewarding artificial flowers affects pollinator attraction. *Animal Behaviour* 60: 639-646.
- Knight, T. M., J. A. Steets., J. C. Vamosi., S. J. Mazer., M. Burd., D. R. Campbell., M. R. Dudash., M. O. Johnston., R. J. Mitchell y T. L. Ashman. 2005. Pollen limitation of plant reproduction: Pattern and process. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 46: 467-497
- Koopowitz, H. 2001. *Orchids and their conservation*. London: B.T. Batsford Ltd.
- Lachaud, J. P. y J. A. Ballinas. 1999. Biodiversidad de la myrmeco-fauna (Hymenoptera: Formicidae) en los agroecosistemas de café y cacao en Chiapas, México: enfoque sobre las subfamilias Ponerinae y Cerapachinae . *El XXXIV Congreso Nacional de Entomología*, pp. 79-83. Sociedad Mexicana de Entomología, Aguas Calientes, México.
- Larson, R. J. 1992. Population dynamics of *Encyclia tampensis* in Florida. *Selbyana* 13:50-56.
- Leimu, R y K. Syrjanen. 2002. Effects of population size, seed predation and plant size on male and female reproductive success in *Vincetoxicum hirundinaria* (Asclepiadaceae). *Oikos* 98:229-238.
- Levin, D. A y E. T. Brack. 1995. Natural selection against white petals in *Phlox*. *Evolution* 49:1017-1022

- Lopes, A. V. F y I. C. S. Machado. 1996. Biología floral de *Swartzia pickelii* (Leguminosae-Papilionoideae) e sua polinização por *Eulaema* spp. (Apidae - Euglossini). *Revista Brasileira de Botânica* 19: 17-24.
- Maad, J. 2000. Phenotypic selection in hawkmoth-pollinated *Platanthera bifolia*: targets and fitness surfaces. *Evolution* 54: 112–123.
- Madison, M. 1977. Vascular epiphytes: their systematic occurrence and salient features. *Selbyana* 2:1-13.
- Mant, J. G., F. P Schiestl., R. Peakall y H. P. Weston. 2002. A phylogenetic study of Pollinator conservatism among sexually deceptive Orchids. *Evolution* 56(5):888-898.
- Menzel, R y A. Shmida. 1993. The ecology of flower colours and the natural colour vision of insect pollinators: the Israeli flora as a study case. *Biological Reviews* 68:81-120.
- Moguel, P y V. M. Toledo. 1999. Biodiversity conservation in tradicional coffee systems of Mexico. *Conservation Biology* 13:11-21.
- Mondragón, D; C. Maldonado y R. Aguilar-Santelises. 2007. Life history and demography of a twig epiphyte: a case study of *Erycina crista-galli* (Orchidaceae). *Selbyana* 28(2): 137-144
- Mondragón, D., L. Calvo-Iraben y D. H. Benzing. 2004. The basis for obligate epiphytism in *Tillandsia brachycaulos* (Bromeliaceae) in an Mexican topical dry forest. *Journal of Tropical Ecology* 20:97-104.
- Montalvo, A. M y J. D. Ackerman. 1987. Limitations to fruit production in *Ionopsis utricularioides* (Orchidaceae). *Biotropica* 19:24-31.
- Murren, C. J. 2002. Effects of habitat fragmentation on pollination: pollinators, polinia viability and reproductive success. *Journal of Ecology* 90:100-107.
- Nestel, D y F. Dickschen. 1990. The foraging kinetics of ground ant communities in different Mexican coffee agroecosystems. *Oecologia*, 84:58-63.
- Neiland, M. R. M y C. C. Wilcock. 1998. Fruit set, nectar, reward, and rarity in the Orchidaceae. *American Journal of Botany* 85:1657-1671.
- Nieremberg, L. 1972. The mechanism for the maintenance of species integrity in sympatrically occurring equitant *Oncidium*s in the Caribbean. *American Orchid Society Bulletin* 41:873-882.
- Nilsson, L. A. 1992. Orchid pollination biology. *Trends in Ecology and Evolution*. 7:255-259.
- O'Connell, L. M y M. O. Johnston. 1998. Male and female pollination success in a deceptive orchid, a selection study. *Ecology* 79: 1246-1260.

- Pacini, E y M. Hesse. 2002. Types of pollen dispersal units in orchids, and their consequences for germination and fertilization. *Annals of Botany* 89: 653-664.
- Pansarin, L. M., E. R. Pansarin y M. Sazima. 2008. Reproductive biology of *Cyrtopodium polyphyllum* (Orchidaceae): a Cyrtopodiinae pollinated by deceit. *Plant Biology* 10(5):650-659.
- Parra-H, A y Nates-Parra. G. 2007. Variación de la comunidad de abejas de las orquídeas (Hymenoptera: Apidae) en tres ambientes perturbados del piedemonte llanero colombiano. *Revista de Biología Tropical* 55 (3-4): 931-941.
- Peakall, R. 2007. Speciation in the Orchidaceae: confronting the challenges. *Molecular Ecology* 16:2834-2837.
- Perfecto, I y J. Vandermeer. 2002. The quality of agroecological matrix in a tropical montane landscape: Ants in coffee plantations in southern Mexico. *Conservation Biology* 16:174-182.
- Perfecto, I., A. Mas., T. Dietsch y J. Vandermeer. 2003. Conservation of biodiversity in coffee agroecosystems: a tri-taxa comparison in southern Mexico. *Biodiversity and Conservation* 12:1239 -1252.
- Pridgeon, A. M., P. J. Cribb., M. W. Chase y F. N. Rasmussen. 2001. Genera Orchidacearum, Vol. 2, Orchidoideae (Part one). Oxford University Press, Oxford, Reino Unido. 464 p.
- Proctor, M. C. F., P. Yeo y A. Lack. 1996. The Pollination of Flowers. Timber Press, Portland, OR.
- Ramírez, S., R. L. Dressler y M. Ospina. 2002. Abejas euglosinas (Hymenoptera: Apidae) de la Región Neotropical: Listado de especies con notas sobre su biología. *Biota Colombiana* 3(1):7-118.
- Rathcke, B. J y E. S. Jules. 1993. Habitat fragmentation and plant-pollinator interactions. *Current Science* 65:273-277.
- R Development Core Team. 2008. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-00-3. URL: <http://www.R-project.org>.
- Reis. M. G., E. R. Pansarin., U. F. Da Silva., M. E. De Amaral y A. J. Marsaioli. 2004. Pollinator attraction devices (floral fragrances) of some Brazilian orchids. *Arkivoc* 5: 103-111.
- Robertson, A. W y H. L. R. Macnair. 1995. The effects of floral display size on pollinator service to individual flowers of *Myosotis* and *Mimulus*. *Oikos* 72: 106-114.

- Robertson, K. M y W. J. Platt. 2001. Effects of multiple disturbances (fire and hurricane) on epiphyte community dynamics in a subtropical forest, Florida, U.S.A. *Biotropica* 33(4): 573-582.
- Rodríguez-Robles, J. A., E. J. Melendez y J. D. Ackerman. 1992. Effects of display size, flowering phenology, and nectar availability on effective visitation frequency in *Compantia falcata* (Orchidaceae). *American Journal of Botany* 79(9):1009-1017.
- Rodríguez-Robles, J. A., J. D. Ackerman y E. J. Meléndez. 1990. Host distribution and hurricane damage to an orchid population at Toro Negro Forest, Puerto Rico. *Caribbean Journal of Science* 26(3-4):163-164.
- Roubik, D.W. 1989. Ecology and natural history of tropical bees. Cambridge University, Cambridge, Inglaterra.
- Roubik, D. W y J. D. Ackerman. 1987. Long-term ecology of euglossine orchid bees (Apidae: Euglossini) in Panama. *Oecología* 73: 321-333.
- Roy, B. A y A. Widmer. 1999. Floral mimicry: a fascinating yet poorly understood phenomenon. *Trends in Plant Sciences* 48:325-330.
- Saunders, D. A., R. J. Hobbs y C. R. Margules. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation, a review. *Conservation Biology* 5:18-32.
- Schiestl, F. P y F. Marion-Poll. 2002. Detection of physiologically active flower volatiles using gas chromatography coupled with electroantennography. *Molecular Methods of Plant Analysis, Volume 21: Analysis of Taste and Aroma* (eds. J.F. Jackson, H.F. Linskens y R. Inman), pp 173-198. Springer, Berlin.
- Schiestl, F. P y R. Peakall. 2002. Floral odour and insect olfaction. New tricks to unlock secrets of orchid pollination. *Orchids* 71:906-915.
- Schiestl, F. P., M. Ayasse., H. F. Paulus., C. Löfstedt., B. S. Hansson., F. Ibarra y W. Francke. 2000. Sex pheromone mimicry in the Early Spider Orchid (*Ophrys sphegodes*): patterns of hydrocarbons as the key mechanism for pollination by sexual deception. *Journal of Comparative Physiology, A* 186, 567–574.
- Schiestl, F. P., R. Peakall., J. G. Mant., F. Ibarra., C. Schulz., S. Franke y W. Francke. 2003. The chemistry of sexual deception in an orchid-wasp pollination system. *Science* 302(5644):437-438.
- Singer, R. B. 2003. Orchid pollination: recent developments from Brazil. *Lankesteriana* 7:111-114.
- Singer, R. B. 2004. Orquídeas brasileiras e abelhas. [www.webbee.org.br](http://www.webbee.org.br).

- Solís-Montero, L., A. Flores-Palacios y A. Cruz-Angón. 2005. Shade-coffee plantations as refuges for tropical wild orchids in central Veracruz, México *Conservation Biology* 19(3): 908-916.
- Steiner, K. E. 1998. The evolution of beetle pollination in a South African orchid. *American Journal of Botany* 85: 1180-1193.
- Stpiczynska, M. Floral. 2003. Floral longevity and nectar secretion of *Platanthera chlorantha* (Custer) Rchb. (Orchidaceae). *Annals of Botany* 92:191-197
- Sun, H. L y R. G. Alexandersson. 2006. Pollination biology of the deceptive orchid *Changnienia amoena*. *Biological Journal of the Linnaean Society* 150(2):165-175.
- Tremblay, R. L y J. D. Ackerman. 2007. Floral color patterns in a tropical orchid: are they associated with reproductive success? *Plant Species Biology* 22(2): 95-105.
- Tremblay, R. L. 1992. Trends in pollination biology of the Orchidaceae. Evolution and systematics. *Canadian Journal of Botany* 70: 642-650.
- Tremblay, R. L. 1997. Distribution and dispersion patterns of individuals in nine species of *Lepanthes* (Orchidaceae). *Biotropica* 29:38-45.
- Tremblay, R. L. 2008. Ecological correlates and short-term effects of relocation of a rare epiphytic orchid after Hurricane Georges. *Endangered Species Research* 5:83-90.
- Tremblay, R. L., J. D. Ackerman., J. K. Zimmerman y R. C. Calvo. 2005. Variation in sexual reproduction in orchids and its evolutionary consequences: a spasmodic journey to diversification. *Biological Journal of the Linnaean Society* 84(1):1-54.
- Van der Cingel, N.A. 2001. An atlas of orchid pollination. *America, Africa, Asia and Australia*. Balkema, Rotterdam.
- van der Pilj, L y C. H. Dodson. 1966. Orchid flowers: their pollination and evolution. Coral Gables, FL: University of Miami Press.
- Vogel, S. 1978. Pilzmueckenblumen als Pilzmimeten. *Flora* 167, 329-398.
- Whitten, M. 2006. Pollination biology of orchids. <http://hort.ifas.ufl.edu/osc2006/whitten.pdf>.
- Williams, N. H y M. W. Whitten. 1983. Orchid floral fragrances and male euglossine bees: methods and advances in the last sesquidecade. *Biological Bulletin of the Marine Biological Laboratory, Woods Hole* 164: 355-395.
- Williams, N. H. 1982. The Biology of Orchids and Euglossine Bees Pp. 119-171 En J. Arditti (ed.) Orchid biology: Reviews and perspectives, II. Cornell University Press, Ithaca, N.Y.
- Williams, N. H., M. W. Chase., T. Fulcher y W. M. Whitten. 2001. Molecular systematics of the Oncidiinae based on evidence from DNA sequence regions: Expanded circumscriptions



of *Cyrtochilum*, *Erycina*, *Otoglossum* and *Trichocentrum* and a new genus (Orchidaceae). *Lindleyana* 16:113-139.

Williams-Linera, G., V. Sosa y T. Platas. 1995. The fate of epiphytic orchids after fragmentation of a Mexican cloud forest. *Selbyana* 16: 36-40.

Wong, B. B. M., C. Salzmänn y F. P. Schiestl. 2004. Pollinator attractiveness increases with distance from flowering orchids. *Proceedings of the Royal Society London* 271: 212-214.

Yu, H y C. J. Goh. 2001. Molecular genetics of reproductive biology in orchids. *Plant Physiology* (127):1390-1393.

Zimmerman, J. K y T. M. Aide. 1989. Patterns of fruit production in a neotropical orchid: Pollinators vs. Resource limitation. *American Journal of Botany* 76(1):67-73.

## **XI. ANEXOS**

# Botanical Journal of the Linnean Society

[Published on behalf of the Linnean Society of London](#)

**Edited by:**  
Michael F. Fay

**Print ISSN:** 0024-4074  
**Online ISSN:** 1095-8339  
**Frequency:** Monthly  
**Current Volume:** 159 / 2009  
**ISI Journal Citation Reports® Ranking:** 2008: 76/155 Plant Sciences  
**Impact Factor:** 1.189

## Top Author Guidelines

### Quick links

[Submit your article here](#)  
[Copyright Assignment Form](#)  
[Colour Work Agreement Form](#)

### Instructions for Authors

The Linnean Society publishes four periodicals: the *Biological*, *Botanical* and *Zoological Journals*, and *The Linnean*, the Society's newsletter and proceedings.

The *Botanical Journal of the Linnean Society* publishes original papers on systematic and evolutionary botany and comparative studies of both living and fossil plants. Review papers are also welcomed which integrate fields such as cytology, morphogenesis, palynology and phytochemistry into a taxonomic framework. The Journal will only publish new taxa in exceptional circumstances as part of larger monographic or phylogenetic revisions.

Submissions to the Botanical Journal are now made on-line using ScholarOne Manuscripts. To submit to the journal go to <http://mc.manuscriptcentral.com/botjls>. If this is the first time you have used the system you will be asked to register by clicking on 'create an account'. Full instructions on making your submission are provided. You should receive an acknowledgement within a few minutes. Thereafter, the system will keep you informed of the process of your submission through refereeing, any revisions that are required, and a final decision. Manuscripts submitted by other methods will not be considered.

### Copyright assignment

Authors will be required to assign copyright in their paper to the Linnean Society of London. Copyright assignment is a condition of publication and papers will not be passed to the publisher for production unless copyright has been assigned.

**Authors can click here to download a copy of the [copyright assignment form](#). Please include it when submitting a manuscript.** (Please note where work is carried out by an author in their capacity as an employee of a Company, it may be the case that copyright is held by the Company. In this case it is important to ensure that someone with suitable authority within that Company signs the Copyright Assignment Form, and that you tick box B. UK government employees should tick box B, noting that the title of the copyright holder is 'Crown copyright'. Employees of the US federal government should tick box C.)

### OnlineOpen

OnlineOpen is a pay-to-publish service from Wiley-Blackwell that offers authors whose papers are accepted for publication the opportunity to pay up-front for their manuscript to become open access (i.e. free for all to view and download) via the Wiley InterScience website. Each OnlineOpen article will be subject to a one-off fee of \$3000 to be met by or on behalf of the Author in advance of publication. Upon online publication, the article (both full-text and PDF versions) will be available to all for viewing and download free of charge. The print version of the article will also be branded as OnlineOpen and will draw attention to the fact that the paper can be downloaded for free via Wiley-InterScience.

Any authors wishing to send their papers OnlineOpen must complete the combined payment and copyright licence form available [here](#) (Please note this form is for use with OnlineOpen material ONLY.)

Once complete this form should be sent to the Editorial Office along with the rest of the manuscript materials at the time of acceptance or as soon as possible after that (preferably within 24 hours to avoid any delays in processing). Prior to

acceptance there is no requirement to inform an Editorial Office that you intend to publish your paper OnlineOpen if you do not wish to.

The copyright statement for OnlineOpen authors will read:

© [date] The Author(s)

Journal compilation © [date] The Linnean Society of London, *Botanical Journal of the Linnean Society*

Read more about Online Open [here](#).

#### Author material archive policy

All original hardcopy artwork will be returned to authors after publication. **Please note that, unless specifically requested, Wiley-Blackwell will dispose of all electronic material and remaining hardcopy two months after publication.** If you require the return of any of this material, you must inform the editorial office upon submission.

#### Offprints

A PDF offprint of the online published article will be provided free of charge to the corresponding author, and may be distributed subject to the Publisher's terms and conditions. Paper offprints of the printed published article may be purchased if ordered via the method stipulated on the instructions that will accompany the proofs.

#### Manuscript preparation

Authors should aim to communicate ideas and information clearly and concisely, in language suitable for the moderate specialist. Papers in languages other than English are not accepted unless invited. When a paper has joint authorship, one author must accept responsibility for all correspondence; the full postal address, telephone and fax numbers, and e-mail address of the author who is to check proofs should be provided. Although the Society does not specify the length of manuscripts, it is suggested that authors preparing long texts (20 000 words or more, including references, etc.) should consult the Editor before considering submission. **Please submit your manuscript in an editable format such as .doc or .rtf. If you submit your manuscript in a non-editable format such as PDF, this will slow the progress of your paper as we will have to contact you to request an editable copy.**

Papers should conform to the following general layout:

#### Title page

This should include title, authors, institutions and a short running title. The title should be concise but informative, and where appropriate should include mention of family or higher taxon in the form: 'Taxonomy of the oak, *Quercus* (Fagaceae)'. A subtitle may be included, but papers in numbered series are not accepted. Names of new taxa should not be given in titles.

#### Abstract

This must be on a separate page. The abstract is of great importance as it may be reproduced elsewhere, and is all that many may see of your work. It should be about 100-200 words long and should summarize the paper in a form that is intelligible in conjunction with the title. It should not include references. The abstract should be followed by up to ten keywords additional to those in the title (alphabetically arranged and separated by hyphens) identifying the subject matter for retrieval systems. Taxonomic authorities should not be included in the Abstract.

#### Subject matter

The paper should be divided into sections under short headings. Except in systematic hierarchies, the hierarchy of headings should not exceed three. Do not combine Results and Discussion - these should be two different sections. Authors submitting papers to the Botanical Journal should consult [www.ipni.org](http://www.ipni.org) or *Authors of Plant Names* edited by R.K. Brummitt and C.E. Powell (Royal Botanic Gardens, Kew, 1992; ISBN 947-643-44-3). Names of genera and species should be printed in italic; suprageneric taxon names should be in roman. Cite the author of species on first mention in the main text. Manuscripts without author names will be returned.

Authors of plant names should follow the abbreviations of Brummitt & Powell, 1992, paying particular attention to the spacing (most do not have spaces following the full stops). These standard abbreviations can be found online at [www.ipni.org](http://www.ipni.org)

Use SI units and the appropriate symbols (mm, not millimetre;  $\mu\text{m}$ , not micron; s, not sec; Myr for million years). Use the negative index ( $\text{m}^{-1}$ ,  $\text{l}^{-1}$ ,  $\text{h}^{-1}$ ) except in cases such as 'per plant'. Avoid elaborate tables of original or derived data, long lists of species etc.; if such data are absolutely essential, consider including them as appendices or as online-only supporting information. Avoid footnotes and keep cross references by page to an absolute minimum.

Families used follow APG III (2009). See *Botanical Journal of the Linnean Society* 161: 105-121. Note particularly the use of Asteraceae (not Compositae) and Fabaceae (not Leguminosae). Use of 'chloroplast' should be avoided when referring to plastid genome studies based on total genomic DNA extractions as other plastid types are involved. Use of 'phylogeny' should be avoided when reporting the results of an analysis (there is only one true phylogeny). Use 'phylogenetic analysis', 'phylogenetic tree' or similar. If abbreviations are used, 'species' should be abbreviated as 'sp.' (singular) or 'spp.' (plural) and 'subspecies' should be abbreviated as 'subsp.' (singular) or 'subsp.' (plural). Higher taxonomic ranks (genus, subgenus, section etc.) should not be abbreviated. *Sensu stricto* and *sensu lato* should be abbreviated as *s.s.* and *s.l.* (in italics), respectively.

## References

We recommend the use of a tool such as [EndNote](#) or [Reference Manager](#) for reference management and formatting. EndNote reference styles can be searched for here:

<http://www.endnote.com/support/enstyles.asp>

Reference Manager reference styles can be searched for here:

<http://www.refman.com/support/rmstyles.asp>

In the text, give references in the following forms: 'Stork (1988) said', 'Stork (1988: 331)' where it is desired to refer to a specific page, and '(Rappart, 1983)' where giving reference simply as authority for a statement. Note that names of joint authors are connected by '&' in the text. When papers are by three authors, use all names on the first mention and thereafter abbreviate to the first name *et al.* For papers by four or more authors, use *et al.* throughout.

The list of references must include all publications cited in the text and only these. Prior to submission, make certain that all references in the text agree with those in the references section, and that spelling is consistent throughout. In the list of references, titles of periodicals must be given in full, not abbreviated. For books, give the title, place of publication, name of publisher (if after 1930), and indication of edition if not the first. In papers with half-tones, plate or figure citations are required only if they fall outside the pagination of the reference cited. References should conform as exactly as possible to one of these four styles, according to the type of publication cited.

Burr FA, Evert RF. 1982. A cytochemical study of the wound-healing proteins in *Bryopsis hypnoides*. *Cytobios* 6: 199-215.

Gould SJ. 1989. *Wonderful life: the Burgess Shale and the nature of history*. New York: W.W. Norton.

Dow MM, Cheverud JM, Rhoads J, Friedlaender J. 1987b. Statistical comparison of biological and cultural/history variation. In: Friedlaender J, Howells WW, Rhoads J, eds. *Solomon Islands project: health, human biology, and cultural change*. New York: Oxford University Press, 265-281.

Gay HJ. 1990. The ant association and structural rhizome modifications of the far eastern fern genus *Lecanopteris* (Polypodiaceae). Unpublished D. Phil. Thesis, Oxford University.

Other citations such as papers 'in press' may appear on the list but not papers 'submitted', 'in review' or 'in preparation'. These may be cited in the text as 'unpubl. data'. A personal communication may be cited in the text but not in the reference list. Please give the initials and surnames for all authors of personal communications and unpublished data.

In the case of taxonomic reviews, authors are requested to include full references for taxonomic authorities.

Give foreign language references in ordinary English alphabetic form (but copy accents in French, German, Spanish, etc.), if necessary transliterating in accordance with a recognized scheme. For the Cyrillic alphabet use British Standard BS 2979 (1958). If only a published translation has been consulted, cite the translation, not the original. Add translations not supplied by the author of the reference in square brackets.

## Tables

Keep these as simple as possible, with few horizontal and, preferably, no vertical rules. When assembling complex tables and data matrices, bear the dimensions of the printed page (225 x 168 mm) in mind; reducing typesize to accommodate a multiplicity of columns will affect legibility.

## Illustrations

These normally include (1) half-tones reproduced from photographs, (2) black and white figures reproduced from drawings and (3) diagrams. Use one consecutive set of Arabic numbers for all illustrations (do not separate 'Plates' and 'Text-figures' - treat all as 'Figures'). Figures should be numbered in the order in which they are cited in the text. Use upper case letters for subdivisions (e.g. Figure 1A-D) of figures; all other lettering should be lower case.

### 1. Half-tones reproduced from photographs

Increasingly, authors' original images are captured digitally rather than by conventional film photography. In these cases, please use settings on your equipment for the highest possible image quality (minimum 300dpi).

Desktop technology now allows authors to prepare plates by scanning photographic originals and then labelling them using graphics programs such as Adobe Illustrator. These are acceptable provided:

2. Resolution is a minimum of 300 dpi at the final required image size. The labelling and any line drawings in a composite figure should be added in vector format. If any labelling or line drawings are embedded in the file then the resolution must be a minimum of 800 dpi. Please note that vector format labelling will give the best results for the online version of your paper.
3. Colour images are supplied in CMYK rather than RGB mode.
4. Electronic files are saved uncompressed as TIFF or EPS files.

In the case that it is not possible to provide electronic versions, please supply photographic prints with labelling applied to a transparent overlay or to a photocopy.

*Grouping and mounting:* when grouping photographs, aim to make the dimensions of the group (including guttering of 2 mm between each picture) as close as possible to the page dimensions of 168 × 225 mm, thereby optimizing use of the available space. Remember that grouping photographs of varied contrast can result in poor reproduction. If supplied as photographic prints, the group should be mounted on thin card. Take care to keep the surface of the prints clean and free of adhesive. Always provide overlays to protect the photographs from damage.

*Lettering and numbering:* If supplied as photographic prints, letters and numbers should be applied in the form of dry-transfer ('Letraset') letters, numbers, arrows and scale bars, but not measurements (values), to transparent overlays in the required positions, rather than to the photographs themselves; this helps to avoid making pressure marks on the delicate surface of the prints, and facilitates relabelling, should this be required. Alternatively, pencilled instructions can be indicated on duplicates or photocopies marked 'FOR LABELLING ONLY'. Self-adhesive labels should be avoided, but if they are used, they should not be attached directly to either photographs or overlays, but to photocopies, to indicate where they are to be positioned. Labelling will be inserted electronically by the typesetter in due course.

*Colour:* Online-only colour in figures is free of charge, however it is essential in these cases that the figure legends apply equally well to both printed greyscale and online colour versions, and do not specifically refer to the colour. Alternatively you can opt for paid full colour (see the Colour Work Agreement Form [here](#)), covering the full cost of reproduction, such that colour is used both in the hardcopy and online. In this case, legends may make reference to colour if necessary, such as for a key. If your paper is accepted and you have opted for paid full colour, we will need a completed Colour Work Agreement Form. **Colour illustrations will be published free of charge provided that the colour is deemed essential by the Editor for interpretation of the figure.**

#### *Black and white figures reproduced from drawings*

These should be scanned at a minimum resolution of 800 dpi and supplied in TIFF format. Please note that JPEG, Powerpoint and doc files are not suitable for publication. If it is not possible to provide electronic versions, the figures supplied should be in black ink on white card or paper. Lines must be clean and heavy enough to stand reduction; drawings should be no more than twice page size. The maximum dimensions of published figures are 168 × 225 mm. Scale bars are the most satisfactory way of indicating magnification. Take account of proposed reduction when lettering drawings; if you cannot provide competent lettering, it may be pencilled in on a photocopy.

#### *Diagrams*

In most instances the author's electronic versions of diagrams are used and may be re-labelled to conform to journal style. These should be supplied as vector format Encapsulated PostScript (EPS) files. Please note that diagrams or graphs will not reproduce well in the online version of your paper unless they are in vector format due to low maximum screen resolution.

Type legends for Figures in numerical order on a separate sheet. Where a 'key' is required for abbreviations used in more than one Figure, this should be included as a section of the main text.

Authors whose manuscripts contain large phylogenies, and who feel that these cannot be represented well in the standard page format, may opt to pay for fold-out pages as part of their article (see the Fold-Out Agreement Form [here](#)). Please note that fold-out pages will be included only with the Editor's agreement.

**Authors wishing to use illustrations already published must obtain written permission from the copyright holder before submitting the manuscript.** Authors may, in the first instance, submit good xerox or photographic copies of figures rather than the originals.

Detailed instructions on preparing illustrations in electronic form are available [here](#).

Authors may be charged for alterations at proof stage (other than printer's errors) if they are numerous.

#### *Supplementary Material*

Authors wishing to submit material to be hosted as online supplementary material should consult the author guidelines [here](#). Authors should note that the Editor may suggest that figures, tables, and lists not deemed necessary for the understanding of the paper should be published online as supplementary material.

*Please follow these guidelines carefully:*

- Include all parts of the text of the paper in a single .doc or .rtf file. The ideal sequence is: (1) Header (running heads; correspondence; title; authors; addresses; abstract; additional keywords, etc.). (2) Body of article. (3) Acknowledgements. (4) References. (5) Figure Legends. (6) Tables (for each table, the legend should be placed before the body of the table). (7) Appendices.
- Include all figure legends, and tables with their legends if available.
- **Do not embed figures in the text file**
- Do not use the carriage return (enter) at the end of lines within a paragraph.
- Turn the hyphenation option off.

- Specify any special characters used to represent non-keyboard characters.
- Take care not to use l (ell) for 1 (one), O (capital o) for 0 (zero) or ß (German esszett) for ß (beta).

**Copyright**

Authors receiving requests for permission to reproduce work published by the Linnean Society should contact Blackwell Publishing for advice.

**Pre-submission English-language editing**

Authors for whom English is a second language may choose to have their manuscript professionally edited before submission to improve the English. A list of independent suppliers of editing services can be found [here](#). All services are paid for and arranged by the author, and use of one of these services does not guarantee acceptance or preference for publication.

**h.rankou@kew.org**

Enviado por:

onbehalfof+h.rankou+kew.org@manuscriptcentral.com

09/12/2009 10:15 p.m.

**Para adamon@ecosur.mx**

cc

Asunto Botanical Journal of the Linnean Society  
- Manuscript ID BOTJLS-Dec-2009-0674-OM

09-Dec-2009

Dear Dr. Damon:

Your manuscript entitled "Orchid pollination: specialization in luck?" has been successfully submitted online and is presently being given full consideration for publication in the Botanical Journal of the Linnean Society.

Your manuscript ID is BOTJLS-Dec-2009-0674-OM.

Please mention the above manuscript ID in all future correspondence or when calling the office for questions. If there are any changes in your street address or e-mail address, please log in to Manuscript Central at <http://mc.manuscriptcentral.com/botjls> and edit your user information as appropriate.

You can also view the status of your manuscript at any time by checking your Author Centre after logging in to <http://mc.manuscriptcentral.com/botjls> .

Thank you for submitting your manuscript to the Botanical Journal of the Linnean Society.

Sincerely,

Botanical Journal of the Linnean Society Editorial Office