



91
24

Universidad Nacional Autónoma de México

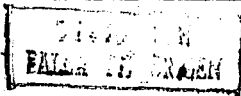
Facultad de Ciencias

Dinámica Poblacional de *Laelia speciosa* (HBK.) Schltr.
(O R C H I D A C E A E)

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TITULO
DE BIÓLOGO PRESENTA:
MARIANA HERNANDEZ APOLINAR

Mexico, D.F.

mayo de 1992.





UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

INDICE

I.	Introducción	1
II.	Objetivos	7
III.	Antecedentes	8
	a) Estudios poblacionales	8
	b) Estudios poblacionales en orquídeas	10
	I. Crecimiento	11
	II. Reproducción	14
	III. Supervivencia	17
	c) Modelos matriciales en el comportamiento poblacional	19
	- Modelos demográficos en orquídeas	23
IV.	Historia Natural de <i>Laelia speciosa</i>	25
V.	Descripción de la zona de estudio	32
	a) Localización geográfica	32
	b) Fisiografía y Geología	32
	c) Clima	34
	d) Vegetación	36
	e) Sitios de Estudio	38
VI.	Metodología	41
	a) FORMA DE CRECIMIENTO	41
	- Selección y marcaje de individuos	41
	- Cambios en la arquitectura	43
	b) ANALISIS DEMOGRAFICO	43
	- Distribución de edades en las poblaciones	43
	- Distribución de <i>Laelia speciosa</i>	44

- Estimación de la edad de <i>Laelia speciosa</i>	44
a) Número de pseudobulbos	45
b) Longitud del pseudobulbo	45
- Supervivencia de las plántulas	48
- Biología Floral	48
- Estimación de la fecundidad	49
a) Número de semillas por fruto	49
b) Fecundidad promedio por intervalo de edad (mx) ..	50
c) MODELO DE CRECIMIENTO	52
VII. Resultados	55
- Densidad y patrón de distribución de <i>L. speciosa</i> ..	55
A) FORMA DE CRECIMIENTO	60
- Crecimiento modular	60
- Ramificaciones y frentes de crecimiento	61
- Flujo dinámico de los módulos	65
a) Juveniles de las zonas I y II	67
b) Adultos de las zonas I y II	72
c) Zona III	75
- Tasa de incremento de pseudobulbos	77
- Corte de pseudobulbos	78
B) ANALISIS DEMOGRAFICO	79
- Distribución de las edades de la población	79
- Biología reproductiva	86
a) Producción de frutos en condiciones naturales ..	87

b) Producción de frutos en pruebas de polinización manual	87
c) Fecundidad	89
c.1) Número de semillas por fruto	89
c.2) Tabla de fecundidad	90
- Germinación, establecimiento y sobrevivencia de plántulas	92
C) MODELO MATRICIAL	94
VIII. Discusión y Conclusiones	105
- Patrón de distribución de <i>Laelia speciosa</i>	106
- Arquitectura de <i>Laelia speciosa</i>	107
- Edad de <i>Laelia speciosa</i>	110
- Componentes reproductivos de <i>Laelia speciosa</i>	112
a) Producción de flores y frutos	112
b) Mecanismos de polinización de <i>Laelia speciosa</i>	114
c) Contribución reproductiva de <i>Laelia speciosa</i>	118
- Germinación y establecimiento de plántulas	119
- Crecimiento poblacional de <i>Laelia speciosa</i>	122
a) Modelo	123
IX. Bibliografía	130
X. Apendice A	139

Indice de Cuadros

Cuadro	Página
1	42
2	84

Apéndice A

Figura	Página
A. 1	140
A. 2	141
A. 3	142

Tabla	Página
A. 4	143
A. 5	143
A. 6	143
A. 7	144
A. 8	144
A. 9	144
A. 10	145
A. 11	145
A. 12	145
A. 13	145

Indice de Figuras

Figura	Página
1	22
2	26
3	27
4	30
5	33
6	35
7	46
8	47
9	53
10	57
11	58
12	59
13	63
14	64
15	66
16	68
17	69
18	70
19	73
20	74
21	76
22	80
23	85
24	95
25	95
26	
27	
28	

Indice de Tablas

Tabla	Página
1	15
2	51
3	83
4	83
5	88
6	91
7	91
8	96
9	96
10	127

En la actualidad existe un serio interés en la conservación y manejo de los recursos naturales en la mayoría de los países del mundo. Esta inquietud surge ante la fuerte alteración a que están siendo sujetas las comunidades naturales, debido principalmente a la rápida expansión de la población y a una mayor demanda de recursos naturales renovables. La sustitución de las comunidades naturales por sistemas agropecuarios ha traído en consecuencia el desplazamiento o erradicación de los organismos originales.

Bajo estas circunstancias y ante la gravedad de la situación, se hace indispensable tomar las medidas adecuadas y plantear soluciones, de tal manera que se establezca un equilibrio razonable entre el uso de los recursos naturales y su adecuada conservación a largo plazo (Flores-Villela y Geréz, 1988).

Un gran número de actividades y programas tendientes a la conservación de las especies ha surgido en años recientes. Estos estudios incrementan el conocimiento y entendimiento de las especies y consecuentemente promueven la preservación de las mismas.

La información que se ha venido generando se puede ubicar dentro de distintos esquemas de estudio, representados por estudios en laboratorio, inventarios florísticos, estudios poblacionales, creación de reservas naturales y protección legal a nivel nacional e internacional.

La participación de distintos organismos internacionales como la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza y Recursos Naturales (IUCN), la Fundación Mundial para la Vida Silvestre (WWF) y la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies de Flora y Fauna Amenazada (CITES), ha venido a ser fundamental, principalmente porque a través de diversos apoyos han contribuido al desarrollo de investigaciones y a la implementación de normas para el comercio internacional de la flora y fauna.

Entre la información más sobresaliente que se ha generado con el apoyo de estos grupos, se destaca por su importancia la identificación de entre 20,000 y 25,000 plantas superiores amenazadas. Es decir, un 10 % del total de plantas vasculares conocidas hasta el momento en el mundo (Lucas, 1985; Durrell, 1986).

Las presiones a las que están sujetas estas especies distan de ser las mismas. Por el contrario, la intensidad es diferencial para los distintos taxa, dependiendo en gran medida del valor económico y de la utilidad que representan para el hombre en términos de la especie por sí misma y el hábitat donde se localiza. Esto significa que algunas especies ven disminuidas sus poblaciones por la extracción selectiva de individuos, aumentando con ello su vulnerabilidad (Bratton, 1985 en Ackerman, 1987). Tal es el caso de las especies de importancia ornamental, hortícola, medicinal y maderable. Asimismo, otras se encuentran en riesgo por la destrucción de las comunidades en que se distribuyen

(Withner, 1977; Vovides, 1988 y Soto y Hágsater, 1990). Ambas formas de alteración son críticas para las especies de distribución restringida y aumentan el riesgo de su desaparición (IUCN, 1985 y Villalobos, 1988a).

La familia Orchidaceae, representada por 20,000 a 35,000 especies y la familia con mayor número de especies (Dressler, 1981), es uno de los taxa más vulnerables, básicamente, por su valor hortícola y comercial y por la destrucción de los hábitats con mayor diversidad y endemismos. En efecto, gran número de orquídeas presentan inflorescencias decorativas (i.e. Cattleya, Cymbidium, Laelia, Paphiopedilum, Phalaenopsis, Phragmipedium, Vanda) y la mayor riqueza de especies se encuentra en bosques tropicales (lluvioso y de neblina) comunidades incluidas dentro de las más seriamente alteradas (Withner, 1977; Soto y Hágsater, 1990).

En la República Mexicana, caracterizada por su variada geología, topografía y clima, se conocen alrededor de 1000 especies de orquídeas, de las cuales 35 % son endémicas (Soto 1988). Desafortunadamente, 260 especies se han incluido en alguna de las categorías de riesgo establecidas por la IUCN. Esta cifra representa aproximadamente una cuarta parte de las orquídeas mexicanas (Soto y Hágsater, op. cit.).

Dentro de este amplio grupo se ha incluido a Laelia speciosa, una de la orquídeas mexicanas más vistosas y más ampliamente colectadas. Esta especie epífita conocida con el nombre de "Flor de mayo" es endémica del Altiplano Central de México, y

presenta flores muy bellas de gran tamaño. Su atractivo la convierte en una de las especies más "depredadas" debido a la gran demanda que hay de ellas. Por otra parte, es apreciada por presentar una floración temprana (mayo-junio) y por ser resistente a las sequías. Esta serie de consideraciones y la disminución de sus poblaciones naturales la han colocado dentro de la categoría de "vulnerable". En esta categoría de acuerdo con la UICN se incluyen a los taxa que presentan poblaciones en decremento debido a la sobreexplotación y la destrucción o perturbación extensiva del hábitat (Soto y Hagsater, 1990).

Laelia speciosa se vende en los mercados del sur y centro de México durante los meses de mayo y junio. Hasta hace algunos años era práctica común vender plantas adultas completas; sin embargo, en la actualidad es más frecuente que se ofrezcan pequeños segmentos de 2 a 4 pseudobulbos portando una inflorescencia. Los volúmenes que se comercializan son muy grandes y no resulta raro observar camiones repletos con segmentos de esta especie.

La extracción de plantas de L. speciosa no es un problema reciente. Louis O. Williams (1951) muestra preocupación por el futuro de esta especie:

"Laelia speciosa, es una de las orquídeas mexicanas más bonitas. Esta ha sido frecuentemente cultivada y los colectores comerciales casi la han exterminado en algunas de sus localidades".

"En la recolección, los indígenas aparentemente arrancan las plantas del árbol sin pensar en el futuro. La planta indudablemente desaparecerá en algún tiempo de los mercados de flores, simplemente por haber sido exterminada de las montañas adyacentes a la Ciudad de México".

Afortunadamente, esta especie no se ha extinguido y continúa siendo un importante recurso. No obstante, se hace imprescindible ubicar claramente su estatus de conservación, a través de estudios detallados, debido esencialmente, a que algunas de sus poblaciones han desaparecido.

Por estas circunstancias y dado el número de especímenes que se comercializan, es necesario iniciar el acopio de información sobre el estado actual de las poblaciones de L. speciosa y el impacto que ha tenido en ellas la extracción de grandes volúmenes de plantas.

El Herbario de la Asociación Mexicana de Orquideología A.C., preocupado por la conservación de las especies mexicanas, ha emprendido distintos proyectos tendientes hacia su preservación. Estos trabajos incluyen la recopilación de información, detección de sitios de alta diversidad, preparación de listados de las especies en riesgo, estudios poblacionales de los taxa más amenazados y fomento a la propagación masiva.

Harvey (1985) Massey y Whitsow (1980), Ackerman (1987), Lande (1988), Pablik (1987) y Caswell (1989), entre otros, mencionan que el entendimiento de la dinámica poblacional de las especies vulnerables es esencial para establecer algunas medidas de conservación, ya que a través de ellos se puede obtener información general acerca de las características y puntos importantes en las fases del ciclo de vida de estas especies. Es decir, es posible conocer y cuantificar las fluctuaciones del

número de organismos en el tiempo y espacio, y determinar las causas de su abundancia (Berg, 1987; Pablik, 1987).

Cabe destacar que los estudios poblacionales sobre orquídeas son escasos y en su mayoría han considerado individuos de hábito terrestre (i.e. Tamm, 1972; Wells, 1967 y 1981, en Harvey 1985 y Hutchings, 1987, 1989). Los géneros epífitos a pesar de ser los más vulnerables dentro de la familia Orchidaceae (McMahan y Walter, 1989) generalmente han sido tratados desde un punto de vista taxnómico, ecofisiológico, de biología reproductiva y forma de crecimiento. Probablemente la ausencia de estudios poblacionales se debe a las características restrictivas del hábitat en que se encuentran, que dificultan las observaciones para la realización de estudios detallados.

OBJETIVOS

El objetivo general del estudio es comparar algunas características demográficas de Laelia speciosa en tres poblaciones sujetas a distinto grado en la recolección de flores.

Los objetivos particulares son:

- I.- Describir los patrones de sobrevivencia, crecimiento y reproducción de Laelia speciosa
- II.- Determinar la forma de crecimiento de la especie.
- III.- Determinar alteraciones en la arquitectura de las plantas debido a la recolección.
- IV.- Describir algunos de los aspectos de la biología reproductiva de la especie.
- V.- Describir la distribución de la especie sobre el árbol hospedero.
- VI.- Establecer hipótesis sobre el futuro de la población en términos de su crecimiento.

ANTECEDENTES

Gran parte del conocimiento actual sobre la dinámica de poblaciones se ha basado en los estudios demográficos. Este enfoque es básico para describir y explicar los cambios numéricos en una población como consecuencia de los nacimientos y muertes de los individuos de una especie, suponiendo que las inmigraciones y las emigraciones son irrelevantes. Estos eventos demográficos se registran a un nivel poblacional y a uno subpoblacional en los organismos metamorfoseados (metapoblacional), o en ambos, dependiendo de los organismos en estudio (Harper y Bell, 1979).

Los organismos se han clasificado con base en su desarrollo en unitarios y modulares. Los unitarios se caracterizan por presentar patrones fijos de crecimiento y sus cuerpos están formados por un número de partes y órganos determinados desde su fase embrionaria. Esta categoría incluye a la mayoría de los animales, briofitas y la fase gametofítica de los helechos (Harper y Bell, 1979).

En las plantas y en algunos invertebrados los procesos de crecimiento son muy plásticos y se determinan por la producción continua de módulos o subunidades, los cuales son relativamente constantes en tamaño y apariencia (Harper, 1977; Harper y Bell, 1979; White, 1984 y Jones, 1985). Harper y Bell (op. cit) definen a los módulos como la expresión de un genotipo que desarrolla y

repite una unidad básica de crecimiento. En la práctica esta unidad está en función de la especie estudiada y de la naturaleza y objetivos del estudio, de tal manera que puede estar representada por brotes, hojas, estructuras reproductivas, ramas, y raíces, entre otros (White, 1984).

El comportamiento poblacional es distinto en algunos aspectos entre ambos tipos de organismos. En los unitarios la dinámica se describe en relación a la población total de individuos genéticos o genets a través de su distribución en las distintas clases de edad, obteniendo las tasas de reproducción y sobrevivencia para cada una de las fases del ciclo de vida (i.e. semilla, juvenil y adulto). Por otra parte, los organismos modulares presentan un dualismo demográfico: los nacimientos y muertes se atribuyen tanto a individuos completos (genets) como a módulos. La dinámica modular determina en parte la forma del individuo (Harper y Bell, 1979; Cook, 1983; White, 1984; Jones, 1985).

Es importante destacar que en los individuos modulares ambos niveles de estudio son complementarios y reflejan la imagen real del comportamiento poblacional de una especie en el tiempo y en el espacio (Hutchings y Bradbury, 1979 y Cook, 1983). Sin embargo, por diversas razones son pocos los trabajos que han descrito estos dos niveles; entre ellos se encuentran Piñero, et al., (1977); Cook (1983); Zedler, et al. (1983); Sarukhán et al. (1984); Oyama (1987); Taylor, et al. (1987).

En general los estudios sobre plantas perennes son escasos. Esto se debe a diversos problemas asociados a la investigación, entre los que sobresalen: la sobreposición de generaciones, la dificultad para definir al individuo genético, la presencia de reproducción sexual y expansión vegetativa, largos períodos prerreproductivos, estructuras subterráneas no visibles y latencia en algunos casos (Harper, 1977; Barkham, 1980).

La demografía de plantas perennes tuberosas es poco conocida (Barkham, 1980; Fiedler, 1987), y los estudios en este sentido se han centrado en plantas rizomatosas y estoloníferas (Meave, 1987). No obstante, las evidencias muestran que los trabajos realizados a más largo plazo se han llevado a cabo en especies de este tipo. Destacan por su importancia los seguimientos hechos por Tamm (1972) e Inge y Tamm (1988) en poblaciones de orquídeas desde los años 40's hasta el momento, es decir se habla de un período de observación mayor de 40 años.

- Estudios poblacionales en orquídeas.

Las especies de la familia Orchidaceae han recibido poca atención desde el punto de vista demográfico. Los trabajos realizados en este grupo se han enfocado principalmente a problemas taxonómicos, morfológicos y de biología floral. En los trabajos demográficos se analizan la influencia de ciertos factores bióticos y/o abióticos en la sobrevivencia, crecimiento, y reproducción en alguna fase del ciclo de vida de la especie en

estudio (Wells, 1967; Madison, 1977; Gregg, 1978; Wells, 1981 en Harvey, 1985). Los trabajos de Wells (1967), Tamm (1972), Reeves y Reeves (1984); Hutchings (1987 ab; 1989), Mehrhoff (1989) y Calvo (1990) representan los estudios más detallados sobre las historias de vida en orquídeas. Es importante destacar que únicamente el trabajo de Calvo se refiere a orquídeas epífitas. A continuación se hace un resumen de la información obtenida para esta familia.

I) Crecimiento.

Las orquídeas simpodiales son plantas modulares compuestas por brotes generalmente similares en estructura y función (isomodulares), cada uno de ellos consiste de una parte rizomatosa con raíces y de una región generalmente erecta con hojas y flores. La producción de brotes es variable; en algunas especies es rítmica, anual, como en Malaxis paludosa, Aspasia principissa y Epidendrum ciliare (Reeves y Reeves, 1984; Zimmerman y Aide, 1989; Ackerman y Montalvo, 1990). Estas estructuras son unidades de crecimiento clonal producidas a partir de una yema axilar. Durante su formación, se ha observado un desplazamiento de yemas, por lo que obtienen patrones de ramificación poco usuales, los cuales son difíciles de interpretar (Andersen, et al., 1988; Rasmussen, 1986). En algunas especies como Iipularia discolor el crecimiento vegetativo es la forma principal de mantener la población. En esta especie el establecimiento de nuevos individuos es ínfimo, no obstante la producción alta de semillas (Whigham y McWethy, 1980).

La expansión vegetativa de las plantas tuberosas involucra procesos de mortalidad difíciles de establecer. Por ejemplo, en las orquídeas terrestres las estructuras subterráneas pueden permanecer enterradas de 1 a 3 años en letargo, sin ninguna actividad aérea y surgir o no al año siguiente. Este comportamiento genera problemas en la descripción y en el análisis de la especie, es decir, se desconoce el tamaño real de la población y no se comprende totalmente el papel de estas estructuras dentro de la dinámica de la población (Wells, 1967; Tamm, 1972, Hutchings, 1987 y 1989). No obstante, también se han reconocido ciertas ventajas, ya que los tuberos progenitores permanecen unidos a las cohortes subsecuentes, aunque eventualmente mueren separados (Bell, 1991), de tal manera que se facilita determinar la procedencia de los nuevos individuos establecidos.

Las evidencias muestran que para la familia Orchidaceae los estudios sobre crecimiento poblacional se han desarrollado principalmente en orquídeas tuberosas, especialmente durante la época de floración. En estos trabajos se ha monitoreado, principalmente, la presencia o ausencia de rosetas y flores sobre el suelo y el período de latencia o no emergencia de los tuberos. Es importante destacar que los distintos autores consideran a los tuberos como individuos genéticos, las observaciones se llevan a cabo únicamente durante la floración y no consideran otras estructuras o estadios del ciclo de vida, con lo cual se puede sobrevalorar el tamaño de la población. Wells (1967), Tamm

(1972), Hutchings (1987 y 1989) y Mehrhoff (1989) reportan con base en estos datos el crecimiento poblacional y hacen consideraciones muy someras sobre el crecimiento vegetativo, por la dificultad que representa su manipulación.

Entre las orquideas se han descrito principalmente dos patrones del crecimiento poblacional en el tiempo. El regular que se caracteriza por bajas fluctuaciones en el tamaño de la población y el irregular donde la variación en la población es muy amplia. Tamm (1972) y Wells (1981 en Harvey, 1985) reportan un comportamiento irregular en las poblaciones de Dactylorhiza sambucina, Orchis mascula, D. incarnata, Aceras anthropophorum y Herminium monorchis. Por su parte Spiranthes spiralis (Wells, 1967 y 1981), Listera ovata (Tamm, 1972) y Ophrys sphegodes Hutchings (1987 a) son especies que presentan un patrón regular de crecimiento.

De acuerdo con Harvey (1985) e Inge y Tamm (1988) ambos patrones de crecimiento poblacional son el resultado final del comportamiento en la sobrevivencia en un nivel modular o de cohortes de túberculos. Por ejemplo para S. spiralis, con patrón regular, la tasa de sobrevivencia para cada cohorte es constante, y en A. anthropophorum, con patrón irregular, la mortalidad es muy variable (Wells, 1981 en Harvey 1985).

II.- Reproducción.

Se ha determinado en las orquídeas una fase prerreproductiva muy larga (tabla 1). En especies como Spiranthes spiralis (Wells, 1967), Orchis mascula, Listera ovata, Dactylorhiza sambucina (Tamm, 1972) Ophrys sphegodes (Hutchings, 1987a) y Cypripedium calceolus (Bell y Harper, 1979) se ha calculado que ésta tiene una duración de entre 10 y 16 años. Por su parte, Ziegenspeck (1936 en Hutchings 1987a) y Summerhayes (1951 en Wells, 1967) recopilaron datos para 11 especies de orquídeas, los cuales muestran una variación muy amplia para el tiempo en el que se alcanza la fase reproductiva. Es decir, los datos de estos autores demostraron que la producción de inflorescencias puede tardar entre 1 y 12 años dependiendo de la especie.

La producción de flores generalmente es muy variable, en casos como Cycloches, Ophrys simia, Cyclopogon cranichoides, Isotria medeoloides, Aspasia principissa y Epidendrum ciliare la formación está estrechamente relacionada con el tamaño de las plantas y son pocos los individuos que florecen anualmente (Greeq, 1978; Willes, 1983 en Hutchings, 1987a; Mehrhoff, 1989; Zimmerman y Aide, 1989; Ackerman y Montalvo, 1990; Calvo, 1990). Las condiciones ambientales también son importantes en la producción de flores, ya que ésta puede verse afectada negativamente por las sequías o incrementarse con una menor exposición a la luz (Tamm, 1972; Gregg, 1978 e Inghé y Tamm, 1988).

Tabla 1.- Resumen de las características conocidas en la historia de vida de especies de la familia Orchidaceae.
Tomada de Hutchings, (1989).

Especie	Tiempo de vida media (años)	Intervalo entre la emergencia y primer floración (años)	Porcentaje de plantas que florecen anualmente	Edad máxima reconocida (años)	Fuente
Dactylorhiza sambucina	19.2(pastizal seco) 20.8(pastizal húmedo)	7 - 14	media 0 - 81.6 % 25.5 % media 16.1 - 69.2 % 40.8 % media total (14 años) 35.5 %	30	Tamm (1972)
D. incarnata	-----	4 - 5	0 - 27.8 %	25	Tamm (1972)
Listera ovata	83.6	0 - 9	media 3.1 - 86.2 % total (21 años) 46.0 %	26	Tamm (1972)
Orchis mascula	4.3	6 - 6	media 0 - 100 % total (14 años) 25.0 %	14	Tamm (1972)
O. simia	-----	3+	-----	10	Willems (1981)
O. militarias	10.25 (Buckingham) 5.96 (Suffolk) (datos de curva de deflexión)	---	media total para 16 años en los dos sitios 26.7 %	10+	Farréil (1981)
Aceras anthropophorum	4.0 - 7.8	---	media total (14 años) 41.1 %	14	Wells (1981)
Spiranthes spiralis	4.6 - 9.2	13 - 15	media total (14 años) 32.8 %	--	Wells (1981)
Herminium monorchis	0.5 - 6.6 (media 3.0+)	---	media total (14 años)	--	Wells (1981)
Gymnadenia conopsea	-----	---	media total (10 años)	--	Hutchings (no publicado)
Ophrys apifera	6.4 - 13.4	0 - 6	-----	--	Wells (no publicado)
O. sphegodes	1.5 - 2.3	0 - 4	media 65 - 97 % total (10 años) 84.0 %	10	Hutchings (1987)

Notas: La edad registrada puede corresponder más a la duración del estudio que al tiempo de vida.
El tiempo de vida media^a en todos los casos excepto para *O. militarias* se basa en las curvas de supervivencia y excluye la fase de vida subterránea.

Las inflorescencias en las orquídeas comúnmente presentan un número alto de flores, sin embargo en aquellas orquídeas con polinización cruzada existe una producción baja de frutos en relación a las flores formadas. Esta respuesta parece ser un fenómeno común entre las orquídeas (Bierzychudek, 1981; Rico-Gray y Thien, 1987), generalmente se ha interpretado como la escasez de polinizadores, aunque también podría deberse a una asignación limitada de recursos (Ackerman y Montero, 1985; Janzen, *et al.*, 1980; Zimmerman y Aide, 1989; Mehrhoff, 1989; Ackerman y Montalvo, 1990; Calvo, 1990; Calvo y Horvitz, 1990).

El número de semillas por fruto es enorme. Benzig (1981) y Arditti *et al.* (1986) reportan rangos muy amplios que van desde los cientos o miles hasta los millones de semillas por cápsula. Esta característica se ha considerado una estrategia adaptativa para eficientizar la dispersión, dado que los microhábitats se distribuyen en forma de parche (Gentry y Dodson, 1986). Asimismo, es una forma de contrarrestar las bajas tasas de establecimiento durante la transición de semilla a plántula. Por otra parte, también representa un incremento en la economía de minerales ya que no se invierte en la producción de nutrientes para el mantenimiento de los embriones (Benzig, 1981). Adicionalmente a estas consideraciones, es importante mencionar que, si bien existe una producción alta de semillas, son pocos los individuos dentro de una población que contribuyen a ello, permaneciendo la mayor parte de las plantas en una fase vegetativa (Hutchings, 1987; Rico-Gray y Thien, 1987; Calvo, 1990).

III.- Sobrevivencia.

Tamm (1972), Hutchings (1987) y Mehrhoff (1989) muestran que el patrón general de sobrevivencia en orquídeas se ajusta al modelo Tipo II de Deevey (1942). Este patrón se caracteriza porque la probabilidad de mortalidad permanece constante con respecto de la edad (Bennett et al., 1986). Esta tendencia se observa una vez que se ha establecido la plántula.

Las curvas de sobrevivencia Tipo I y III también se han descrito para orquídeas (Tamm, 1972; Hutchings, 1987). La primera se caracteriza por la alta probabilidad de mortalidad en fases adultas y la segunda por una baja sobrevivencia para los reclutamientos, ambos son factores importantes en el comportamiento poblacional.

Como se había mencionado, la fase de plántula constituye una de las etapas más críticas del ciclo de vida de las plantas (Solbrig, 1980). Las orquídeas no son la excepción. Hasta el siglo XIX se creía que las semillas de las orquídeas eran en su mayoría estériles, por los porcentajes de germinación tan bajos. El éxito en la germinación, establecimiento y permanencia de las plántulas durante los primeros estadios de vida se encuentra estrechamente relacionado con la interacción simbiótica con un hongo, generalmente específico (Rao, 1977).

La importancia de esta interacción biológica en la germinación de las semillas de orquídea fue demostrada por Bernard en 1879 (Knudson, 1922) y Burgeff en 1909 (Withner, 1959). Ciertamente, esta asociación no es el único factor que determina el establecimiento de las orquídeas. Frei y Dodson (1972) a nivel de laboratorio y bajo distintas condiciones reportan porcentajes de germinación menores al 50 % en orquídeas epifitas. A través de este trabajo se muestra que las condiciones microambientales son otro de los factores críticos en el establecimiento que en este caso, están representadas por las distintas sustancias que se presentan en la corteza de los árboles hospederos.

Por una parte, la sobrevivencia de las plántulas de orquídeas epifitas dependerá del hospedero y las características en su corteza, de la posición, altura o grosor del tronco o ramas donde se localizan las plántulas, de la concentración de nutrientes, acarreo mecánico, enfermedades y de las condiciones climáticas (Madison, 1977; Benzig, 1978; Dressler, 1981; Benzig, 1983).

Charles Darwin (1884, en Arditti, et al., 1986), considerando un ambiente sin restricciones, estimó que si todas las semillas (62200/fruto; 186300/planta) de Orchis mascula germinaran, y las plántulas crecieran, maduraran y fructificaran se podría cubrir un acre en una generación. Si además los descendientes tuvieran el mismo éxito, se esperaría que en la cuarta generación las plantas cubrirían todo el planeta (Arditti, et al., 1986).

La probabilidad de sobrevivencia en estadios posteriores al de plántula generalmente es constante (Reeves y Reeves, 1984). Al parecer, este hecho está relacionado con el aumento en el área fotosintética y con la presencia de órganos de perennación como tubérculos y rizomas (Wells, 1967; Reeves y Reeves, 1984). En individuos juveniles, adultos y seniles se citan como causas de mortalidad la caída de ramas, enfermedades, herbivoría y cambios drásticos en el ambiente (Wells, 1967 y 1971; Inge y Tamm, 1988; Mehrhoff, 1989). Durante la fase adulta la alta producción de frutos también se ha reconocido como causa de mortalidad (Zimmerman y Aide, 1989; Mehrhoff, 1989; Ackerman y Montalvo, 1990).

- Modelos matriciales en el comportamiento poblacional.

El conocimiento de los eventos demográficos de una especie permite elaborar modelos con carácter descriptivo y predictivo sobre el incremento en la población. Dos de las formas más convencionales para modelar dichos eventos han sido los diagramas del ciclo de vida y los modelos matriciales. Los primeros se caracterizan por ser una síntesis gráfica de los eventos demográficos, además de mostrarse en ellos valores de sobrevivencia, de permanencia, de transición y de reproducción para las distintas etapas o categorías de edad o tamaño de los organismos implicados (Oyama 1987; van Groenendael, *et al.*, 1988 y Caswell, 1989). Para el segundo caso, existen varios planteamientos para su elaboración, los cuales dependen de la

forma de crecimiento de los organismos y su relación con las propiedades demográficas de la población. Estos modelos son construídos tomando como base los diagramas del ciclo de vida y los elementos de la matriz son derivados de las tablas de vida (Begon y Mortimer, 1986; Caswell, 1989).

Los modelos matriciales fueron propuestos originalmente por P. H. Leslie en la década de los 40's (Caswell, 1989). Su modelo estima las tasas finitas de incremento poblacional con base en clases de edad específicas con intervalos de tiempo iguales en relación con las tasas de reproducción y la probabilidad de sobrevivencia. El modelo es conocido como matriz de Leslie.

La matriz de Leslie estructuralmente presenta igual número de renglones y columnas, por lo que se considera una matriz cuadrada. Los elementos del primer renglón en la matriz corresponden a la tasa de reproducción en cada intervalo de edad (F_n) y los de la subdiagonal son las probabilidades de sobrevivencia de un intervalo a otro (P_n), los demás elementos en la matriz son valores cero. En conjunto todos los elementos representan a la matriz de transición (T) (Maillet, 1982; Begon y Mortimer, 1986)

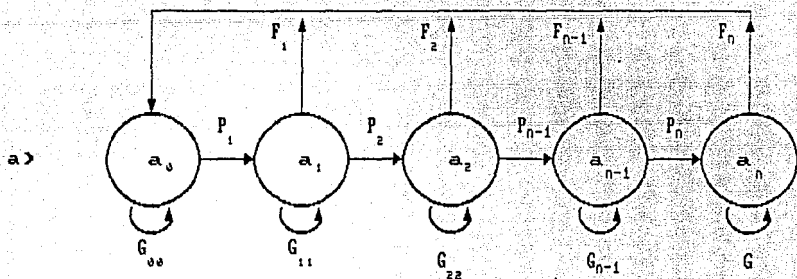
La matriz de transición para el modelo de Leslie ha sido modificada varias veces, obteniéndose matrices más complejas. Una de ellas es la matriz de Lefkovitch (1965). Este modelo a diferencia de la matriz de Leslie analiza categorías específicas de tamaño y considera la probabilidad de permanecer en un mismo

intervalo o la de avanzar al siguiente (Caswell, 1989). Estos supuestos se establecen ante la dificultad de determinar edades en algunas especies (van Groenendael, et al., 1988 y Caswell, 1989). La matriz de Lefkovitch estructuralmente incluye una diagonal principal donde se indica la probabilidad de que un individuo permanezca en la misma categoría de tamaño (G_n), una subdiagonal que incluye las probabilidades de transición de una categoría a otra (p_n) y en el primer renglón se especifica la tasa de fecundidad para cada categoría de tamaño (F_n); los demás elementos de la matriz son valores de cero (fig. 1).

Si la matriz de Lefkovitch se multiplica por el vector tamaño (A), formado por el número de individuos en cada categoría en el tiempo inicial de muestreo (t_0), el resultado corresponde a la distribución de individuos en las mismas categoría pero en el t_1 . Este proceso después de ser repetido varios veces, da como resultado la estructura estable de tamaños en la población, la cual implica una tasa estable de crecimiento (λ) (Caswell, 1989).

Los elementos de una matriz de transición, representando parámetros poblacionales, pueden ser modificados y el impacto de estos cambios se observa en las variaciones en la tasa estable de crecimiento (λ).

El uso de las matrices de transición ahora es muy socorrido para la descripción de la dinámica poblacional, reflejo de ello son el amplio rango de problemas demográficos donde se han aplicado (van



b)

$$T = \begin{bmatrix} \emptyset & \emptyset & \emptyset & \dots & F_1 & F_2 \\ P_1 & G_{22} & \emptyset & \dots & \emptyset & \emptyset \\ \emptyset & p_2 & G_{33} & \dots & \emptyset & \emptyset \\ \vdots & \vdots & \vdots & \dots & \vdots & \vdots \\ \emptyset & \emptyset & p_3 & \dots & G_{44} & \emptyset \\ \emptyset & \emptyset & \emptyset & \dots & p_4 & G_{55} \end{bmatrix} X \begin{bmatrix} a_0 \\ a_1 \\ a_2 \\ \vdots \\ a_{n-1} \\ a_n \end{bmatrix}$$

Fig. 1.- Matriz de Lefkovich.

a) Gráfica del ciclo de vida

b) T = matriz de transición

F = fecundidad en cada categoría de tamaño

P = probabilidad de sobrevivencia

G = probabilidad de permanecer en una misma categoría

a = categorías de tamaño

A = vector categorías de tamaño

Groenendael, et al., 1988, Caswell, 1989). Bajo esta perspectiva, recientemente se ha reconocido la importancia de su uso para dar alternativas de manejo y conservación de especies, ya que con ellos se pueden explicar los mecanismos que regulan las poblaciones y predicen eventos futuros (Crouse, et al., 1987; Fiedler, 1987; Waite, 1989). C

- Modelos poblacionales demográficos en orquídeas.

Los distintos estudios demográficos que se han llevado a cabo en las orquídeas, e. g. Wells (1967); Tamm (1972), Reeves y Reeves, (1984), brindan información suficiente para construir las matrices de transición correspondientes y con ello describir y predecir el futuro de las especies. Sin embargo, este enfoque se ha tomado poco en cuenta y de hecho al parecer el único autor que ha incursionado en este terreno es Waite (1989). Este autor, modela el comportamiento poblacional de Ophrys sphegodes Mill., una orquídea rara del sur de Inglaterra, a partir de los datos obtenidos por Hutchings (1987) durante más de 10 años.

La matriz de transición propuesta por Waite (1989) para modelar el comportamiento de la población de O. sphegodes es una modificación de la de Lefkovitch (1965). En ella se incluyen dos entradas para el reclutamiento: sexual (plántulas) y vegetativo (rosetas) y considera la permanencia en un estadio de desarrollo. La matriz sólo fue iterada por tres años.

Es importante hacer notar que en este estudio fueron modificados sistemáticamente los parámetros poblacionales relacionados con el

reclutamiento y sobrevivencia. Estas modificaciones fueron evaluadas en la población a partir de los análisis de sensibilidad.

Dentro de los resultados más sobresalientes al modificar los parámetros demográficos se reconoce un decremento pronunciado en la población en ausencia de reclutamiento. Este resultado está estrechamente relacionado con una pérdida significativa de las plantas vegetativas después de tres años, de tal manera que la permanencia de D. sphegodes a largo plazo depende de la producción de semillas viables y del reclutamiento suficiente de plantas para compensar las pérdidas anuales de individuos. Cabe mencionar que Waite (1989) predice una rápida extinción de la población bajo condiciones desfavorables del medio.

Otro punto importante en el modelo está relacionado con la sensibilidad de la población ante un incremento en la mortalidad de las plantas en floración. Se propone que una de las estrategias de manejo para D. sphegodes y cualquier especie que se encuentre en iguales circunstancias sea la reducción o prohibición del pastoreo y colecta, antes y después de la floración.

Finalmente, Waite (1989) discute la validez de modelo en términos del detalle y apego a la dinámica poblacional compleja de D. sphegodes. No obstante los problemas metodológicos, también remarca la importancia de aplicar este tipo de modelos para dar alternativas de manejo y conservación de una especie.

HISTORIA NATURAL DE Laelia speciosa

Laelia speciosa es un miembro de la familia Orchidaceae y representa a la especie tipo del género al que pertenece (sensu Lindley, J. 1831) (fig. 2). Es una especie restringida a las serranías del Altiplano Central de México. Se distribuye en bosques bajos de encinos, especialmente de Quercus deserticola, entre los 2000 y 2400 m de altitud, aunque también puede encontrarse ocasionalmente en otras comunidades como matorrales xerófilos y bosques húmedos de pino-encino. Las poblaciones de Hidalgo se localizan entre los 2000 y 2100 m s.n.m. en bosques templados de Q. deserticola y Q. polimorpha. En la Sierra Madre Oriental, en San Luis Potosí, a veces se encuentra en altitudes menores (ca. 1400 m) en bosques húmedos de Quercus germana y Liquidambar. En Jalisco se han localizado poblaciones en matorrales de mezquite (Prosopis sp.) y de yucas (Soto, 1990).

L. speciosa se distribuye en los estados de Zacatecas, Durango, Aguascalientes, Jalisco, Michoacán, Guanajuato, Querétaro, Hidalgo, San Luis Potosí y Tamaulipas (fig. 3) y sus poblaciones son poco numerosas y poco extensas. Las poblaciones con mayor número de individuos son las de Michoacán, Jalisco e Hidalgo.

L. speciosa, comúnmente conocida con los nombres de "Flor de Mayo", "Flor de Corpus" e "Itzumacua" (purépecha) (Martínez,

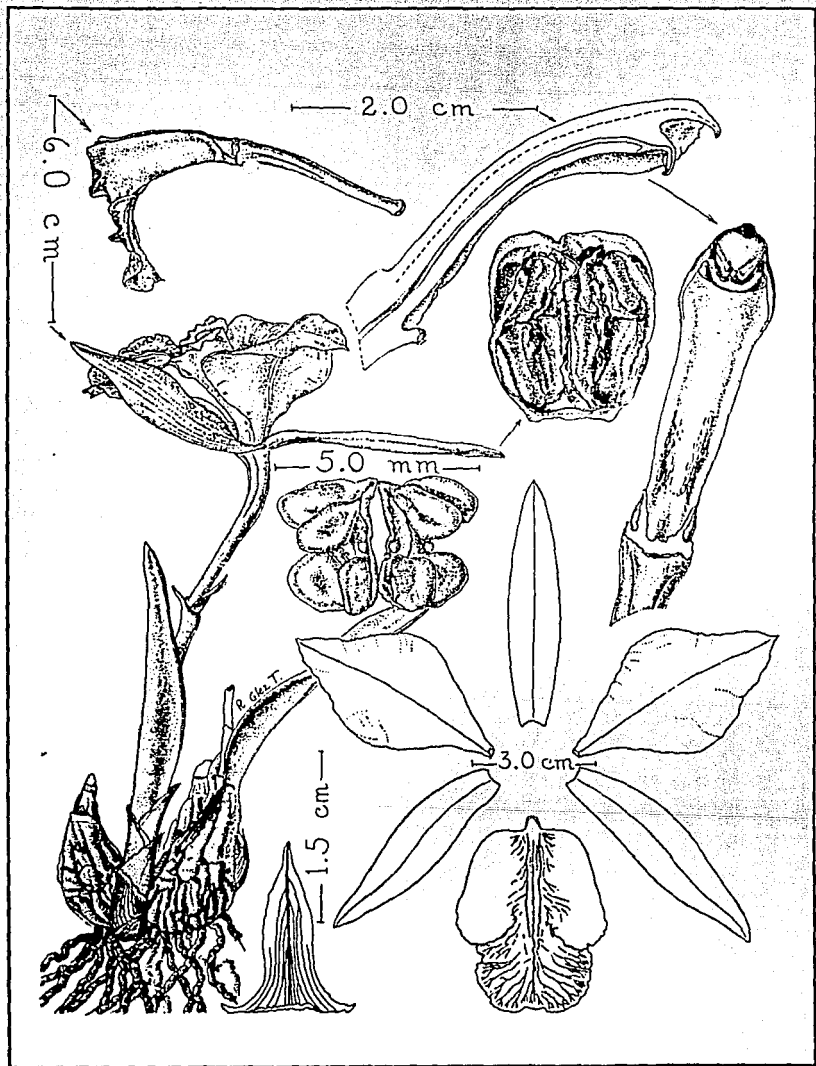


Fig. 2.- *Laelia speciosa* (HBK.) Schltr.
(tomado de Soto, 1990).

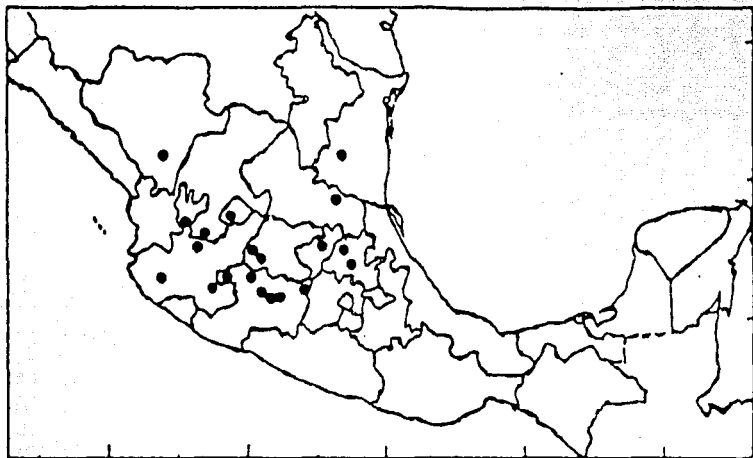


Fig. 3.- Distribución geográfica de Laelia speciosa.

1987: Bonilla, manuscrito), es una epífita perenne de afinidad xerófila. Las plantas son pequeñas con una sola yema de renuevo ("frente"), aunque ocasionalmente estas son muy grandes con varios "frentes" de expansión. Las plantas presentan un rizoma con crecimiento horizontal a ligeramente ascendente en relación al sustrato. Sus órganos de perennación están representados por los pseudobulbos y estos son homoblásticos, subglobosos a ovoides, estrechamente agrupados, sulcados al envejecer, en tonalidades verde claro, de 0.3-6.5 cm de largo y 0.3-5 cm de diámetro. Las hojas, una o raramente dos, son terminales, lanceoladas, verdes, suculentas, coriáceas, aplexicaules en la base y de 0.5-25 cm de longitud y 0.3-5cm de ancho (McVaugh, 1985; Soto, 1990).

El período de floración de esta especie abarca de mayo a junio. Las inflorescencias son terminales y se presentan en el pseudobulbo en desarrollo. La inflorescencia produce una o dos flores vistosas de color rosa-púrpura y labelo blanco con manchas púrpuras. Si la flor es polinizada, dará lugar a una cápsula elipsoide.

En lo referente a la polinización, se tiene poca información y se desconoce a su polinizador. Bonilla (com. pers.) comenta que en plantas cultivadas Bombus sp. es el polinizador efectivo. Es importante destacar que la polinización de otras especies de Laelia también es realizada por Bombus (Salazar com. pers., Halbinger, com. pers.).

Las flores de *L. speciosa* no ofrecen ninguna recompensa a sus polinizadores, es decir, no se ha detectado néctar ni aromas atrayentes, especialmente de aquellos determinados para las abejas Euglosinae (polinizador común en orquideas neotropicales). Una vez que se lleva a cabo la polinización, el ovario empieza a desarrollarse y la maduración de la cápsula ocurre en el mes de julio. El fruto contiene en su interior miles de semillas muy pequeñas, que son dispersadas por el viento después de 10 meses de maduración (Soto, 1990).

MODELO ARQUITECTONICO

L. speciosa presenta un crecimiento o construcción arquitectural que se ajusta al modelo de Tomlinson con transiciones a hierbas (Hallé, et al., 1986). Este modelo consiste de ejes vegetativos ortotrópicos, todos equivalentes. En los módulos o ramas basales las yemas de expansión están restringidas a los nudos basales de la parte rizomatosa (fig. 4a y b). La unidad básica de construcción es un brote: i.e. un pseudobulbo.

El hábito de crecimiento en *L. speciosa* es simpodial y está compuesto por una sucesión de brotes similares (seudobulbos). El brote se divide en una región basal-rizomatosa y una erecta. La primera es de crecimiento horizontal y en ella se localizan las raíces, y la segunda está representada por un tallo succulento-engrosado (órgano de

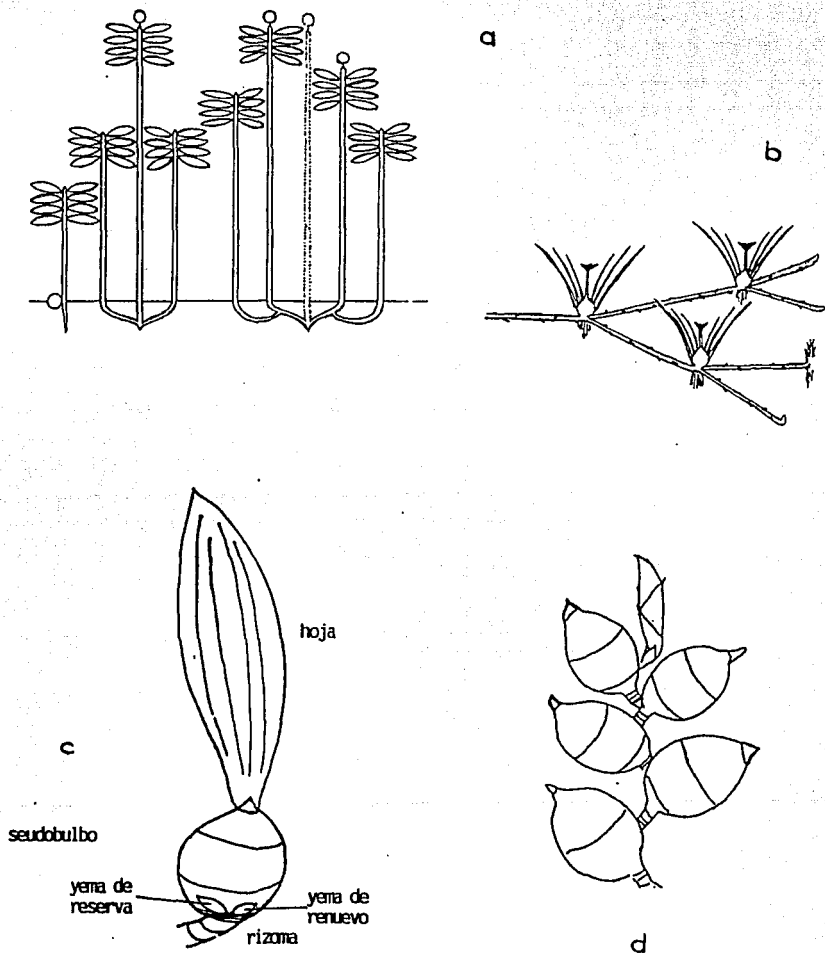


Fig. 4.- Modelo arquitectónico de *Laelia speciosa*.

- a) Modelo de Tomlinson con transiciones a hierbas
- b) Modelo de Tomlinson ajustado a hierbas epifitas (Bromeliaceae)
- c) Módulo de crecimiento: pseudobulbo, rizoma, yemas de iteración y hojas.
- d) Rizoma en zig-zag producto de un número regular de entrenudos.

perennación o pseudobulbo). El límite entre estas dos partes es marcado por la yema de renuevo, denominada así por asegurar la iteración del siguiente simpodio. De igual forma que en el género Eria (Andersen, F. et al., 1988), existe otra yema de iteración, inmediatamente abajo de la anterior, llamada de reserva. Esta última puede permanecer latente durante varios años y es un punto potencial de ramificación (fig. 4c) (Rasmussen, 1986).

Las yemas de iteración y el número de segmentos por entrenudo juegan un papel muy importante en la arquitectura de la planta. De acuerdo con Rasmussen (1986), un número constante de entrenudos en cada segmento del rizoma resulta en un crecimiento asincrónico, en el cual la yema de renuevo se activa ya sea a la derecha o izquierda del brote parental durante un ciclo anual. Este comportamiento es evidente en L. speciosa y está representado por su patrón típico de crecimiento en zig-zag (fig. 4d).

DESCRIPCION DE LA ZONA DE ESTUDIO

Localización geográfica

El presente trabajo se realizó en el Municipio de Pátzcuaro, localizado en el centro norte del Estado de Michoacán, en tres comunidades de bosques bajos de encino. Las coordenadas geográficas extremas de esta región son: 19° 26' a 19° 38' de longitud norte y 101° 28' a 101° 46' longitud oeste (fig. 5).

Fisiografía y Geología

El Municipio de Pátzcuaro se encuentra enclavado en la provincia fisiográfica de la Sierra Volcánica Transversal. La cordillera, de 300 km de longitud en el Edo. de Michoacán, se extiende desde el Océano Pacífico hasta el Golfo de México, siguiendo una dirección NE-SE entre los paralelos 19° y 20° (Calderón, 1978; Gómez, 1977). Este sistema, a semejanza de la mayor parte del estado, está constituido por rocas ígneas extrusivas de distintas edades, predominando las terciarias y en algunos valles las cuaternarias (Ordoñez, 1946 en Calderón, 1978).

La mayor parte de los amplios valles en la Cordillera del Eje Neovolcánico se intercalan entre las montañas, localizándose en altitudes cercanas a 2000 m. Los valles pueden ser cuencas endorreicas como es el caso del Lago de Pátzcuaro. Estos valles se han formado principalmente por la acumulación de materiales volcánicos, lavas y materiales piroclásticos, proyectados durante el Pleistoceno reciente (Demant, 1981 en Bello y Labat, 1987).

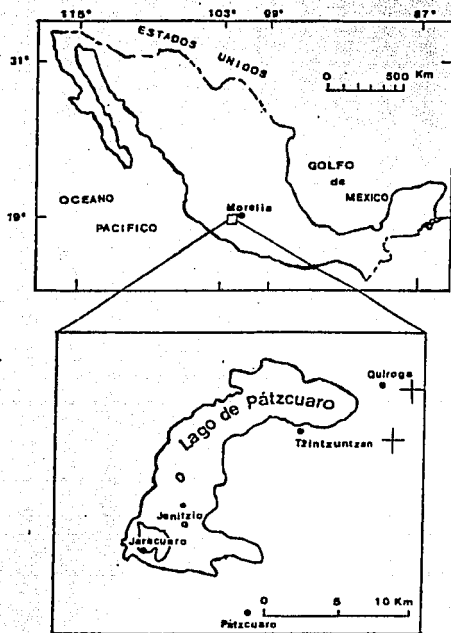


Fig. 5.- Localización geográfica del Municipio de Pátzcuaro, Michoacán (tomado de Watts y Bradbury, 1982).
+ Sitios de muestreo.

Las Serranías se localizan principalmente al sur del Municipio. En dirección SE se encuentran las mayores elevaciones, con 3000 m s.n.m., y en los alrededores del Lago de Pátzcuaro las cotas altitudinales no rebasan los 2100 m (Calderón, 1978). Estas elevaciones han recibido diversos nombres locales, dependiendo de su situación geográfica, como es el caso de la Sierra de El Tigre ($19^{\circ} 30' 36''$ de latitud N y $101^{\circ} 03' 52''$ longitud W), localizada al E del Lago de Pátzcuaro (Anónimo, 1974).

Los suelos del Municipio son profundos, bien drenados, muy ligeros (espacio poroso elevado), de color negro y pardo rojizo, ricos en substancias minerales asimilables. Su contenido de materia orgánica es variable, teniendo en consecuencia distintos grados de acidez y se desarrollan sobre cenizas volcánicas (I.N.E.G.I. 1985, en Bello y Labat, 1987) .

Clima

El clima templado de Pátzcuaro corresponde, de acuerdo con la clasificación de Köppen modificada por García (1988), a un $Cb(w_2)(w)(e)g$. El clima tiene una temperatura media anual de 16.4°C (fig. 6). El mes más cálido es mayo, con una temperatura media de 22°C y el mes más frío es diciembre con 12°C . La precipitación media anual es de 1041.2 mm, presentando una época de lluvia bien marcada que abarca los meses de mayo a octubre, y se intensifica de junio a septiembre de forma regular. Las lluvias de invierno son muy ligeras, se denominan "cabañuelas",

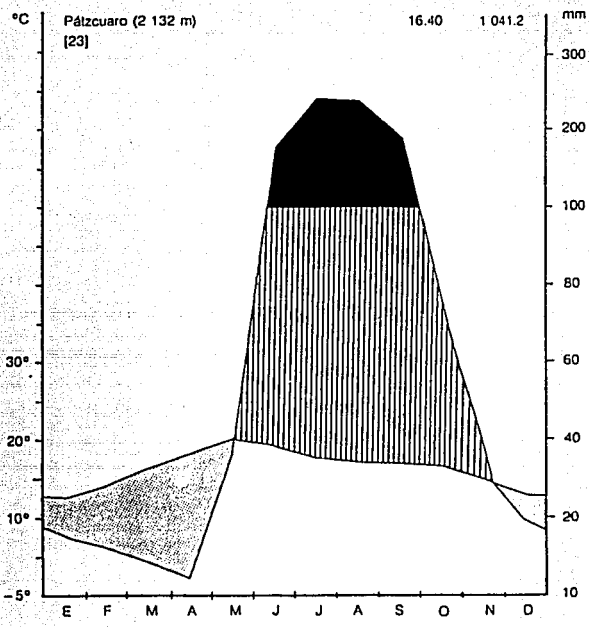


Fig. 6.- Diagrama climático de la Estación Meteorológica de Pátzcuaro, Michoacán. El área sombreada indica la estación seca; la rayada estación húmeda y la negra los meses en los que se registran más de 100 cm de precipitación. Temperatura media anual 16.40 ° C (Walter, 1973 en Hernández y Carreón, 1987).

y abarcan de diciembre a febrero. El periodo de heladas se inicia en noviembre y se extiende hasta marzo, siendo los meses de enero y febrero los que presentan una mayor incidencia (Calderón, 1978).

Vegetación

De acuerdo con Leavenworth (1942, en Watts y Bradbury, 1982), la vegetación original de esta localidad corresponde a un "Upper Plateau Pine Forest". Actualmente, la vegetación está representada por remanentes de bosques de pino o bosques de encino y bosques mixtos secundarios de pino-encino que se encuentran distribuidos en los sitios altos de la región (Calderón, 1978).

Los bosques de Quercus o encinares se distribuyen entre los 1000 a 2500 m en el centro y norte de Michoacán. Estas comunidades son muy diversas o pueden estar constituidas por masas uniespecíficas de encinos. Así, por ejemplo, en las comunidades xerófilas las especies Quercus sideroxylla, Q. laeta, Q. gentryi y Q. deserticola son las más importantes en su composición (Bello y Labat, 1987).

Rzedowski (1983) menciona que las familias de plantas vasculares más comunes en este tipo de cubierta vegetal son la Compositae, Gramineae, Leguminosae, Labiatae, Euphorbiaceae, Rosaceae, Rubiaceae, Cyperaceae, Onagraceae, Scrophulariaceae y Umbelliferaceae. Asimismo, los géneros Polypodium, Tillandsia,

Laelia, Oncidium y Epidendrum son las plantas epífitas más abundantes.

Los bosque mixtos de pino-encino de Michoacán, por lo general, se localizan entre los 1000 y 2600 msnm en formaciones geológicas de rocas ígneas, sedimentarias y metamórficas, con suelos fenolíticos, pradera, chernozem, y podzol. Estos bosques se encuentran en los valles intermontanos y sierras con pendientes desde 10 a 100 % (Anónimo, 1974).

SITIOS DE ESTUDIO

Los sitios seleccionados para el estudio poblacional de Laelia speciosa fueron determinados tomando como base las diferencias aparentes en la extracción de orquídeas y la presencia de condiciones ambientales semejantes. Las tres zonas elegidas fueron clasificadas de acuerdo a la extracción de flores en: baja, media y alta. Las dos primeras se localizan en el Cerro "El Olvido", y la última en el "Puerto del Tigre", Michoacán.

a) ZONA I (extracción baja)

Se ubica en la ladera E del Cerro "El Olvido", Ejido "La Noria", en el km 32 de la carretera Morelia-Quiroga. Esta localidad se encuentra a 2350 m de altitud, en laderas con fuerte pendiente (ca. 30°), cubiertas por encinares bajos (de 3-4 m de altura) muy abiertos, de Quercus deserticola. La población en esta zona se considera como la más conservada, ya que existe aparentemente una extracción mínima de plantas. Sin embargo, a partir de 1988 la extracción se intensificó, por lo que se perdieron algunos individuos en estudio.

b) ZONA II (extracción media)

Se ubica muy cerca de la Zona I y muestra características ambientales semejantes. Las diferencias más evidentes entre ellas son la exposición hacia el sureste y el dosel del encinar más

cerrado y alto (6-10 m) en la Zona II, por lo que probablemente este sitio es más favorecido en cuanto a humedad atmosférica. En esta localidad las plantas muestran signos de extracción y la población podría ubicarse en una situación intermedia de conservación entre el sitio I y III, descrito a continuación.

c) ZONA III (extracción alta)

Está situada en el km 23 de la carretera Morelia-Quiroga, en el Puerto "El Tigre". Se sitúa en una ladera con orientación SO a 2250 m de altitud. El bosque mide 6-14 m y se localiza en terrenos rocosos con 15 grados de pendiente. La especie arbórea más abundante es Quercus deserticola, siguiendo en importancia Opuntia sp y Quercus sp. Estas dos últimas especies no son hospederos de L. speciosa. Esta localidad es de fácil acceso y muestra signos de extracción fuerte, además justo a la orilla de la carretera, durante los meses de mayo y junio, se venden segmentos de plantas. Es la zona más alterada.

En las tres zonas de estudio Laelia speciosa es la planta epífita más conspicua. No obstante, es posible localizar individuos aislados de Tillandsia schiedeana, T. violacea, T. prodigiosa (Bromeliaceae) y Oncidium brachyanrum (Orchidaceae) en sitios cercanos a las parcelas.

Por otra parte, también se localizan géneros de hábito terrestre de la familia Orchidaceae como Coraliorriza odontorriza.

Schiedeella llaveana, Ponthieva schaffneri, Deiregyre
pyramidalis, Habenaria novenfida, Sarcoglottis schaffneri,
Malaxis carnosa, Habenaria cf. filifera.

0

METODOLOGIA

El estudio en Laelia speciosa consistió de dos fases: 1) reconocimiento de la forma de crecimiento y 2) el análisis demográfico. Ambos seguimientos fueron realizados en el campo. Se iniciaron en mayo de 1987 y concluyeron en enero de 1989.

1) FORMA DE CRECIMIENTO

- Selección y marcaje de individuos

La forma de crecimiento en L. speciosa se determinó a partir del marcaje de 25 individuos juveniles y 25 adultos de distintas edades en cada sitio. Estas orquídeas fueron localizadas y etiquetadas en el área censada o en la periferia de cada uno de los sitios de estudio. En el sitio conservado (Zona I), después de un fuerte saqueo en mayo de 1988, una gran parte de las etiquetas se perdieron, lo cual no necesariamente significó la pérdida total de individuos. Se requirió etiquetar nuevos individuos para recuperar los perdidos o reetiquetar, después de verificar que se trataba del mismo individuo, con el número anterior. Para facilitar la localización de las plantas se asignó un número a los árboles hospederos. Se consideraron los siguientes parámetros en las orquídeas marcadas:

- a) número de pseudobulbos.
- b) número de brotes en el año (yemas de reemplazamiento).
- c) situación aparente de cada pseudobulbo al inicio y final del estudio (Cuadro 1).

Cuadro 1.- Clasificación de los pseudobulbos

Vivo : Pseudobulbos totalmente fotosintéticos (verdes)

Suberoso : Pseudobulbos con ca. del 50 % de biomasa seca
(textura semejante al corcho)

Muerto : Pseudobulbo con tejido totalmente seco
("momificado")

Rastro : Cicatriz en la unión con el rizoma al desprenderse
el pseudobulbo

- d) número de frentes de crecimiento.
- f) longitud y diámetro de los módulos.
- g) número de cicatrices florales o de fructificación y posición en la cadena de pseudobulbos.
- h) número de flores durante el periodo de floración.
- i) número de frutos durante el periodo de fructificación.
- j) mapeo de los individuos.

- Cambios en la arquitectura

Simulando la actividad propia de los colectores, en julio de 1988 se cortaron los brotes florecidos de 30 individuos. De igual forma que los colectores, también fueron removidos los dos pseudobulbos de las cohortes más recientes (1986 y 1987). Las plantas fueron etiquetadas y los cambios en su arquitectura fueron registrados un mes más tarde y en observaciones posteriores durante la época de floración (mayo 30 de 1988).

II) ANALISIS DEMOGRAFICO

Sobre los árboles de Quercus deserticola ("tocuz") es posible encontrar las distintas etapas del ciclo de vida de L. speciosa, lo cual permite llevar a cabo un estudio demográfico en una superficie poco extensa.

- Distribución de edades en las poblaciones

La distribución de edad se obtuvo mediante un censo poblacional en los tres sitios de estudio. Para ello, se establecieron

rectángulos en dirección E-W con una superficie de 20 x 10 m en los sitios menos perturbados y con densidad alta. Todos los individuos localizados dentro de los límites del área fueron considerados, aún aquellas plantas situadas sobre ramas que pertenecían a árboles contiguos, no enraizados en la parcela, y cuya cobertura cubriera el área de muestreo. Se tomaron en cuenta los siguientes registros para las orquídeas censadas:

- a) Se contó el número de pseudobulbos en la cadena principal.
- b) Se midió la longitud y diámetro del primer y último pseudobulbo.
- c) Se contó el número de cicatrices florales y de fructificación por individuo.
- d) Se reconoció el número de frentes de crecimiento presentes.

- Distribución de Laelia speciosa

Tomando como referencia los límites del área censada, se determinó el patrón espacial de distribución de L. speciosa sobre los árboles hospederos (Quercus deserticola). Para ello, se ubicaron y mapearon los individuos dentro los límites de la parcela con un sistema de coordenadas X, Y, Z; correspondiendo a los lados del rectángulo y la altura del suelo a la rama donde se encontraba la orquídea, respectivamente.

-Estimación de la edad de Laelia speciosa

Con base en las observaciones de campo y con el objeto de estimar la edad individual en L. speciosa, se emplearon dos parámetros aparentemente relacionados entre sí: el número y la longitud de los pseudobulbos en cada una de las categorías.

a) Número de pseudobulbos.

Tomando como base la forma de crecimiento de *L. speciosa*, la edad fue definida de acuerdo al número de pseudobulbos (fig. 7). Como se mencionó anteriormente, se produce un módulo por año. Esta regularidad facilita la estimación de la edad con un margen de error bajo. La edad en las orquídeas con modificaciones en la forma de crecimiento, es decir, con cadenas de pseudobulbos secundarias, fue estimada tomando como referencia la cadena de pseudobulbos mayor, de manera similar al conteo que se utiliza para nombrar alcanos (fig. 8).

b) Longitud del pseudobulbo.

Generalmente los individuos con un número considerable de pseudobulbos pierden los primeros (i.e. de mayor edad); de tal manera que existe un error asociado al contar únicamente los pseudobulbos presentes. Para aproximar aún más la edad, se desarrollaron tres modelos de regresión lineal simple entre la edad y el tamaño de los pseudobulbos (Zona I: $R^2 = 96\%$ $p < 0.01$; Zona II: $R^2 = 98\%$ $p < 0.01$; Zona III: $R^2 = 97\%$ $p < 0.01$) (Apéndice A, fig. 1, 2 y 3). En este caso se consideraron 15 individuos jóvenes de hasta 8 años de edad que no mostraran la pérdida de ninguno de sus pseudobulbos (Apéndice A, tablas 1, 2 y 3). Mediante interpolaciones de estos datos se obtuvo la edad de los individuos fracturados.

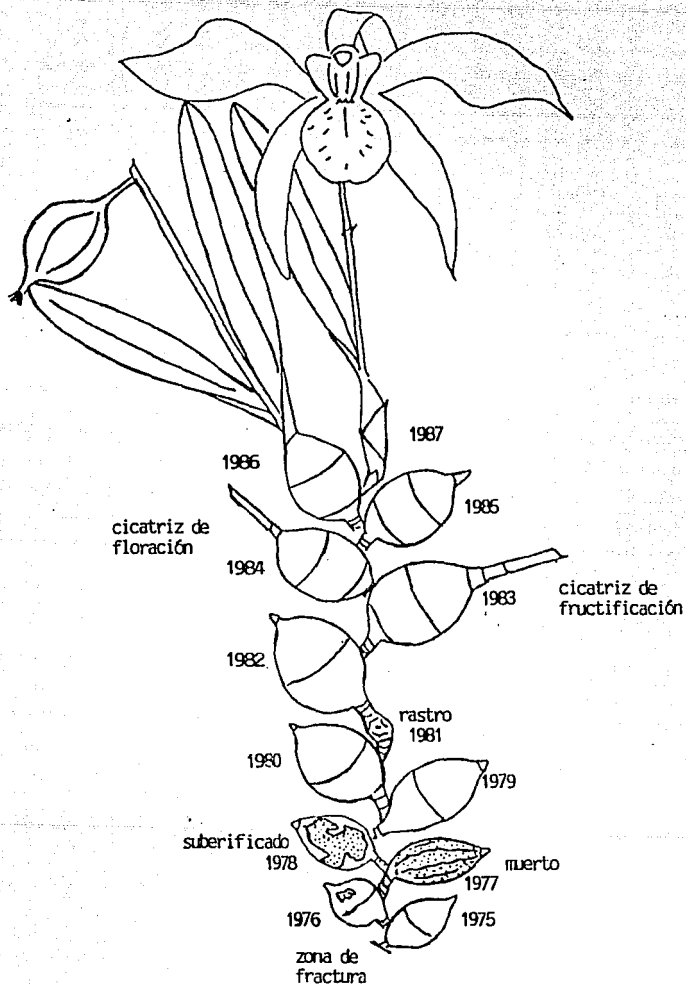


Fig. 7.- Forma de crecimiento de *Laelia speciosa*. Se especifican los distintos estadios en los pseudobulbos y cicatrices de floración y fructificación.

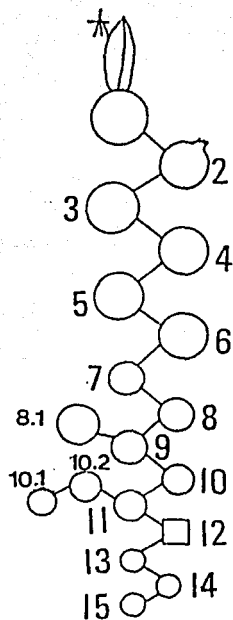


Fig. 8.- Diagrama mostrando el conteo de pseudobulbos en plantas con modificación inducida en la arquitectura.

- Sobrevivencia de plántulas

El establecimiento y sobrevivencia de plántulas de L. speciosa fue reconocida principalmente dentro del área censada y sitios cercanos. Esta fase del trabajo se inició en agosto de 1987 y se etiquetaron 100 plántulas en la zonas de baja y mediana perturbación. En el Sitio de baja perturbación (I) se marcaron todas las plántulas dentro de área censada, estas sumaron 45, las restantes se marcaron en los árboles más cercanos al cuadro de muestreo. En el Sitio II (mediana extracción) durante el censo se reconocieron 129 plántulas, de las cuales únicamente se marcaron 100, las de relativamente más fácil acceso. Las observaciones se realizaron aproximadamente cada tres meses. En el sitio de alta perturbación (Zona III) no fue posible realizar este seguimiento por la ausencia total de plántulas.

- Biología Floral

La producción de frutos es un parámetro importante como componente de la fecundidad, por lo que en L. speciosa se llevaron a cabo tres pruebas de polinización y se evaluó la polinización natural. En las cuatro pruebas se utilizaron todos los individuos con botones o con flores abiertas con polinario, aunque se desconociera su momento de apertura. La producción de frutos fue evaluada a través de la tasa de fructificación (total de frutos/total de flores etiquetadas).

Las pruebas de polinización corresponden a: la autopolinización (AP), la autocompatibilidad (AC) y el entrecruzamiento (EC). En cada una de ellas se marcaron y manipularon 24 individuos. En el primer tratamiento las flores fueron cubiertas con bolsas de tela (tul) para evitar la interacción con cualquier insecto. En los siguientes casos, se polinizaron manualmente las flores insertando el polinario, propio o de otro individuo según la prueba, en la cavidad estigmática.

En las observaciones de la polinización natural (PN) 94 plantas fueron marcadas. Estas solamente fueron etiquetadas y corresponden al tratamiento testigo.

Posteriormente, en julio y agosto de 1988, uno y dos meses después de iniciados los tratamientos, se observaron los resultados en las cuatro pruebas y se estableció el porcentaje de frutos producidos durante un ciclo anual.

- Estimación de la fecundidad

a) Número de semillas por fruto

La fecundidad fue estimada a partir del número de semillas por fruto. Para ello, en marzo de 1988 se cortaron 24 frutos, 10 meses después de su producción. Los frutos colectados presentaban una pared totalmente verde y únicamente en dos de ellos se iniciaba la dehiscencia. La longitud, el diámetro, y el peso fresco fue anotado en cada caso. El material se secó a

temperatura ambiente y dentro de bolsas de papel de estraza. Una vez terminada la dehiscencia se retiró la cubierta seca del fruto y el contenido fue pesado por separado para cada una de las cápsulas.

El total de semillas dentro de un fruto fue evaluado a partir de la extrapolación del peso promedio de 500 semillas obtenido de 10 repeticiones pesadas en balanza analítica de 0.001 g de aproximación (tabla 2).

$$\text{Fecundidad} = \frac{\text{Peso de semillas en cápsula} \times 500}{\text{Peso promedio de 500 semillas}}$$

b) Fecundidad promedio por intervalo de edad (mx)

La fecundidad promedio por intervalo de edad se estimó con base en el total de cápsulas maduras multiplicada por el número promedio de semillas por fruto, en relación a los individuos pertenecientes a una clase de edad determinada. Es necesario aclarar, que la fecundidad promedio por intervalo de edad se calculó tomando en cuenta las cicatrices de fructificación en pseudobulbos recientes.

$$mx = P R \frac{F (SP)}{I R}$$

C

Tabla 2.- Peso promedio de las semillas de Laelia speciosa.
Tamaño de muestra : 500 semillas

Peso promedio (g)	Error estándar E . E . (g)	Coficiente de variación (%)
8.8 E-4	0.8118	11.31

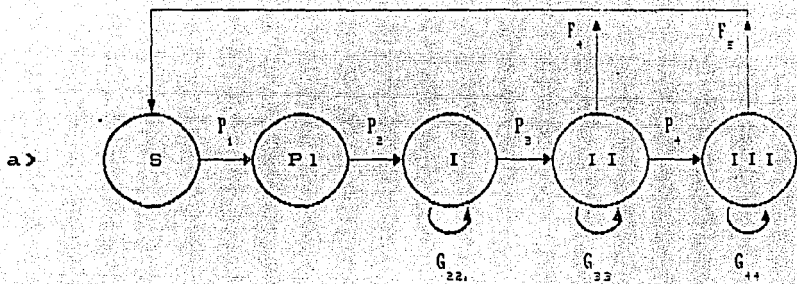
Nota : Peso promedio de una semilla = 1.76 E-6

- Dónde; m_x = fecundidad promedio por intervalo de edad.
 PR = proporción de individuos reproductivos en el intervalo de edad $x - x'$.
 F = número de frutos.
 SP = semillas promedio por fruto.
 IR = número de individuos reproductivos.

III) MODELO DE CRECIMIENTO

En las especies perennes la edad refleja muy poco de su comportamiento demográfico a largo plazo (Caswell, 1989). A este respecto es preferible analizar las categorías de tamaño o los estadios de desarrollo por los que pasa o permanece una especie. En L. speciosa la relativa facilidad en el cálculo de la edad por individuo llevaría a construir una matriz de Leslie, sin embargo se pasaría por alto el crecimiento vegetativo. Considerando lo anterior y tomando en cuenta el número total de pseudobulbos por planta se construyó una matriz de Lefkovich (fig. 9b), la cual se basa en el ciclo de vida diagramático para L. speciosa (fig. 9a).

En el modelo se consideran cinco categorías de tamaño: I) semillas; II) plántulas; III) individuos con 2-10 pseudobulbos; IV) individuos con 11-20 pseudobulbos y V) individuos con 21 o más pseudobulbos. En esta matriz de transición T se resumen las probabilidades de permanencia en una misma categoría de tamaño y la de transición a otra categoría en el tiempo ($t \rightarrow t+1$) (fig.



b)

	S	P I	I	I I	I I I
T =	0	0	0	F_4	F_5
P_1	G_{22}	0	0	0	0
0	P_2	G_{33}	0	0	0
0	0	P_3	G_{44}	0	0
0	0	0	P_4	G_{55}	0

Fig. 9.- Modelo básico de transición para la población de *Laelia speciosa*.

a) Modelo simplificado del ciclo de vida de *Laelia speciosa*

b) T = matriz de transición

F_x = fecundidad en cada categoría de tamaño

P_x = probabilidad de sobrevivencia

G_x = probabilidad de permanecer en una misma categoría

S = semillas

P I = plántulas

I-I-I = categorías de tamaño

9a). Los valores de la fecundidad promedio por individuo en términos se presentan en el primer renglón. A continuación se caracterizan cada una de las entradas del modelo y se describe la manera de estimarlo. Es importante aclarar que cada una de las entradas se calculó con base en los 50 individuos marcados para reconocer la forma de crecimiento de L. speciosa y de acuerdo con la cohorte de plántulas 1987. Durante el análisis sólo se tomó en cuenta el sitio más conservado, Zona I.

a) Las categorías de tamaño: semilla, plántula, I, II y III se seleccionaron con base en los estadios más contrastantes del ciclo de vida y con respecto a la frecuencia del número de pseudobulbos de los individuos marcados.

b) Los valores de fecundidad individual por categoría de tamaño corresponden al número de semillas producidas en 1986 o a las plántulas establecidas durante el periodo 1987-1988.

c) Las probabilidades de transición y permanencia se calcularon de acuerdo con el número total de pseudobulbos por individuo durante el periodo 1986-1988. Para la transición semilla-plántula se consideró el número de plántulas establecidas en 1987 dentro de la superficie censada con respecto de la producción total de semillas en 1986. La probabilidad de sobrevivencia en la categoría plántula corresponde a los valores reportados en un año para L. speciosa (tabla 8).

RESULTADOS

- Densidad y patrón de distribución de Laelia speciosa.

La densidad promedio de Laelia speciosa fue de 1.6, 2.74 y 0.34 individuos por m² en las Zonas I, II y III, respectivamente. El Sitio III se encuentra muy por debajo de los sitios restantes. Por el contrario, la Zona II presenta la mayor densidad, no obstante la ausencia de encinos y por tanto de orquídeas en 50 % de la superficie censada.

El patrón de distribución de las plantas epifitas sobre el forofito o árbol hospedero es difícil de determinar, debido principalmente a la dificultad de aplicar metodologías y pruebas estadísticas convencionales de plantas terrestres a individuos con hábito de crecimiento epifito. Esta clara ausencia de metodología, ha llevado a la formación de falsas ideas sobre la distribución azarosa de las epifitas. Sin embargo, de acuerdo con Hanzen (1966), Johansson (1974), García-Franco (1985) y García-Franco y Peters (1987) es posible detectar patrones de distribución dentro de este amplio grupo de especies.

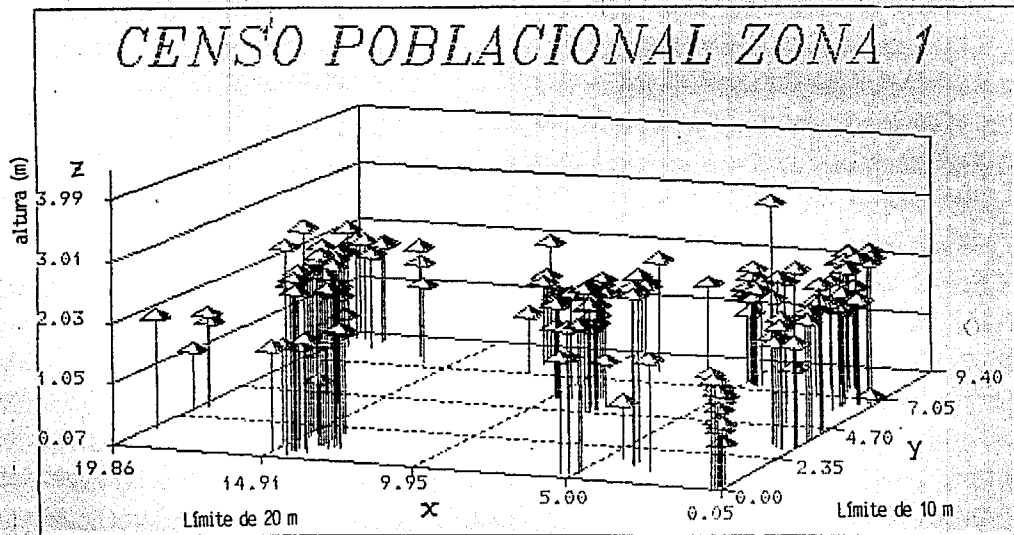
a) Distribución de L. speciosa a distintos niveles de altura del árbol hospedero

En el caso de L. speciosa se reconocieron, en los sitios I y II respectivamente, 17 y 3 árboles Cde O. deserticola (único hospedero). Sobre estos individuos las orquídeas presentan un amplio rango de distribución, siendo la altura mínima observada

de 0.5 m y la máxima de 3.8 y 8.45 m. respectivamente. Este rango incluye a todas las estructuras del árbol (tronco, base de la copa, ramas y ramillas), al parecer no se tiene preferencia por algún sitio, orientación o grosor de las ramas. Sin embargo, como se observa en las figuras 10 y 11, su patrón espacial de distribución es aparentemente agregado o contagioso a distintas alturas. Esta representación no se muestra para el sitio III, pero es aparentemente muy semejante.

De acuerdo con Benz y Ott (1981) y Bennet (1986) existen estratos preferentemente ocupados por las plantas epifitas. Para L. speciosa, la mayor frecuencia de aparición se localiza entre los 1.5-3 m y 1.5-4.5 m de altura en los sitios I y II, respectivamente (fig. 12). Para esta caracterización, se establecieron estratos cada 0.5 m, con excepción de las dos últimas clases de altura en la Zona II, donde por la ausencia de orquídeas en alguno de los intervalos, fue considerado conveniente ampliarlos a 1.5 m. Como se observa en la figura 12, los individuos de la "flor de mayo" en ambos sitios se distribuyen básicamente dentro de los mismos rangos de altura (1.5-4.5 m), los cuales corresponden a las ramas y la base de la copa de los encinos. No obstante, se observan diferencias en la frecuencia de aparición de individuos a distintas alturas, por ejemplo en la Zona I a los 2 m de altura se encuentra la mayor proporción de individuos, por su parte en la Zona II esta proporción se encuentra a los 3.5 m. Probablemente estos resultados estén relacionadas con la altura del dosel y con la altura a la que se inicia la ramificación de los árboles.

a)



b)

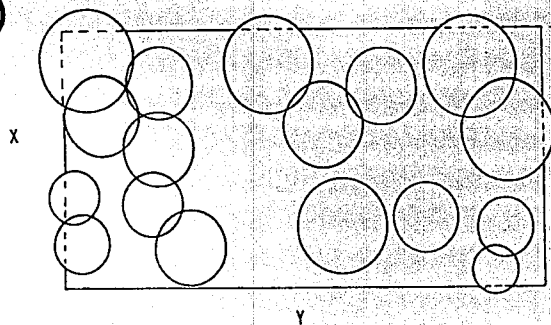
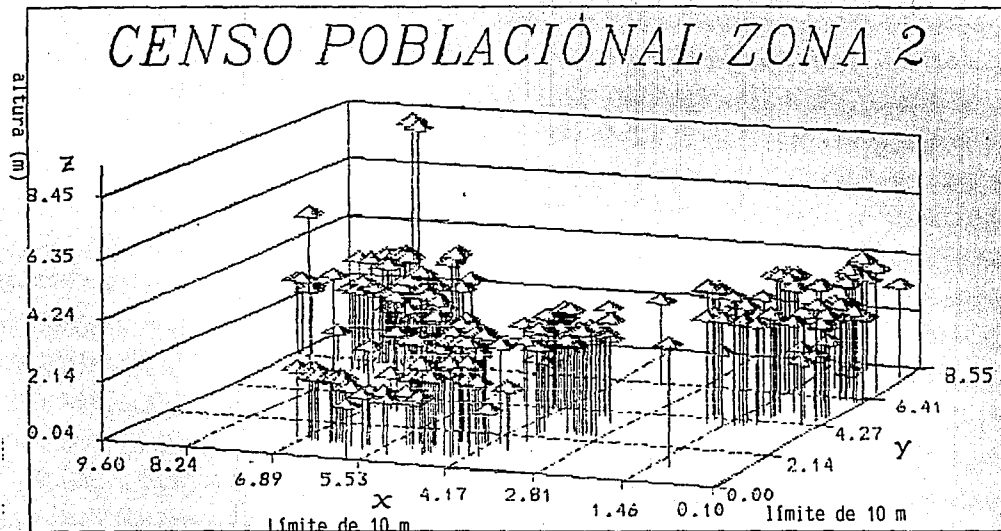


Fig. 10.- a) Distribución de los individuos de *Laelia speciosa* sobre los árboles de *Quercus deserticola*.

b) Se representa con círculos la cobertura de los árboles sobre los que se localiza *L. speciosa*.

Area censada 200 m.

a)



b)

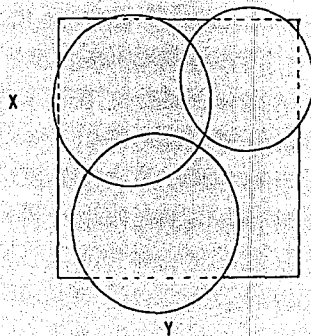


Fig. 11.- a) Distribución de los individuos de *Laelia speciosa* sobre los árboles de *Quercus deserticola*.

b) Se representa con círculos la cobertura de los árboles sobre los que se localiza *L. speciosa*.

Area censada 200 m . Superficie ilustrada 100 m (ver texto).

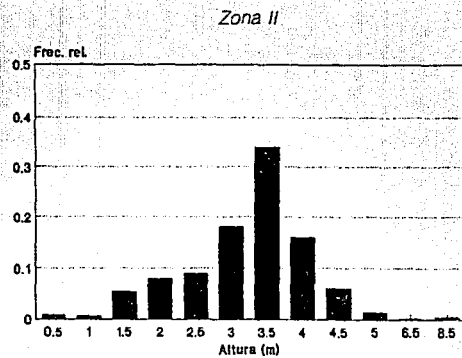
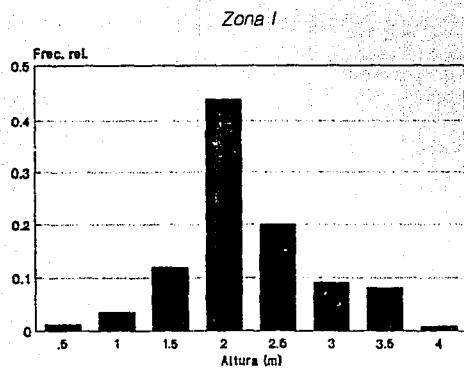


Fig. 12.- Distribución de *Laelia speciosa* a distintas alturas sobre los árboles de *Quercus deserticola*.
Intervalo de clase 0.5 m

Tomando en cuenta todos los árboles hospedero de L. speciosa en la superficie censada, a través del coeficiente de dispersión (s^2/x) y prueba de T se establecieron los intervalos de altura preferidos por la orquídea; niveles con mayor frecuencia de individuos. En ambos sitios los resultados de las pruebas estadísticas indican que L. speciosa tiene una distribución contagiosa para los distintos rangos de altura establecidos. El nivel de significancia fue de 99.9% con excepción de los rangos de 1.5 m en los dos sitios y 2 m en el sitio II donde la significancia fue de 95 %. La distribución en las alturas restantes es excluyente, es decir el valor del coeficiente de dispersión es menor a 1.

A) FORMA DE CRECIMIENTO

- Crecimiento modular

A partir de los datos obtenidos para 92 individuos juveniles y 56 reproductivos, se reafirmó que el crecimiento simpodial de L. speciosa se ajusta al modelo de Tomlinson (en hierbas). En esta especie el modelo de Tomlinson se presenta como una sucesión de pseudobulbos, resultado de la activación anual de una sola yema de renuevo durante el mes de marzo, localizada en el pseudobulbo más reciente. La activación de la yema de renuevo es asincrónica (se desplaza a la derecha o a la izquierda) dando origen a un patrón en zig-zag, donde cada uno de los pseudobulbos que forman la rama principal pertenece a distinta cohorte. Sin embargo, este patrón

típico presenta cambios al activarse una yema de renuevo y una o más yemas de reserva de pseudobulbos de cohortes anteriores.

Como primera aproximación se establece el promedio porcentual (tres años: 1986-1988) para los individuos juveniles (J) y adultos (A) marcados que mantienen su patrón típico de crecimiento: Zona I: J=97 %; A=86 %; Zona II: J=93 %; A=82 %; Zona III=54 %. En este último punto de muestreo el valor reportado incluye ambas divisiones (J) y (A), ya que en él sólo se localizaron 2 individuos reproductivos.

En general, los cambios en la arquitectura de la planta se reflejan en el número de ramas por individuo y representan entre 3 y 20 % para los individuos juveniles y reproductivos de las Zonas I y II, respectivamente. Los valores más altos, cercanos al 50 %, se presentan en la zona de mayor extracción (III).

- Ramificaciones y frentes de crecimiento

Como ya se había mencionado, la activación de más de un meristemo de crecimiento se encuentra estrechamente relacionada con el número de ramificaciones o líneas de crecimiento en esta especie. Conjuntando las observaciones de campo y los mapas para cada uno de los individuos muestreados, se determinaron tres tipos de ramificaciones, además de la principal:

- 1).- Ramificación secundaria.- Se activa la yema de reserva en alguno de los pseudobulbos traseros. Posteriormente, la yema de renuevo se activa anualmente en los nuevos módulos.

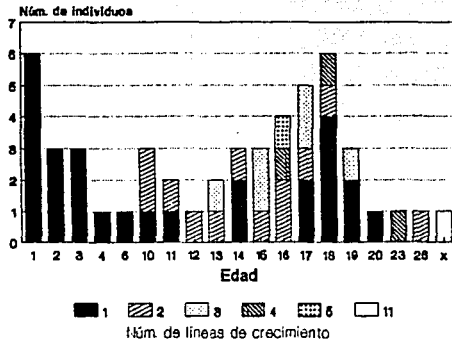
- 2).- "Punto ciego".- Se activa una yema de reserva en un pseudobulbo trasero, la cual no produce nuevos pseudobulbos en los años subsecuentes.
- 3).- Activación discontinua.- Se activa una yema de reserva en uno de los pseudobulbos traseros y la producción de nuevas cohortes de pseudobulbos es discontinua e impredecible, lo que la hace diferente de la rama principal.

En pocas ocasiones la activación de una yema de reserva y una de renuevo ocurren simultáneamente en el pseudobulbo de la cohorte más reciente.

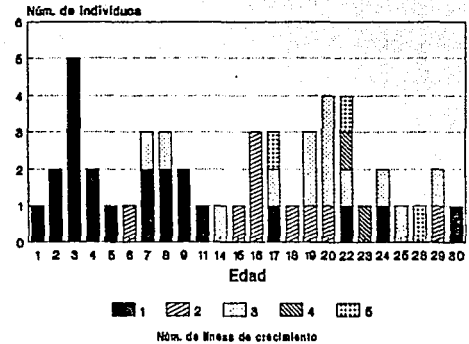
Tomando en cuenta el número de ramificaciones por individuo en los tres sitios de estudio (fig. 13), se reconocieron grandes cambios en la arquitectura de L. speciosa (fig. 14). El análisis de varianza reporta diferencias significativas entre los tres sitios ($F=9.47$, $p<0.01$). La Zona III difiere significativamente ($p<0.05$) de los dos sitios restantes, presentando los valores más altos en la comparación de medias (Apéndice A, tablas 4 y 5). Este comportamiento se mantiene en el tiempo, es decir, al comparar si el número de ramificaciones por sitio cambia con respecto al año de muestreo, se establece que no hay diferencias significativas entre 1986 y 1988 ($F= 3.02$). Esto indica que la zona con mayor extracción continua presentando el mayor número de ramas al final del estudio (Apéndice A, tabla 6).

La activación de las yemas de crecimiento o frentes de expansión generalmente es anual, pero no siempre es periódica, como sucede en algunas ramas (ver clasificación anterior). Esto significa que

Zona I



Zona II



Zona III

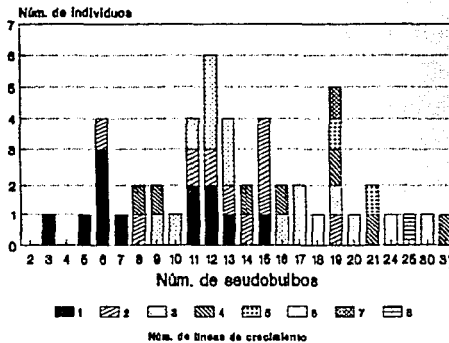
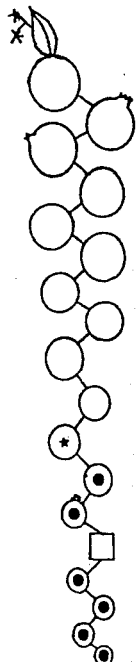
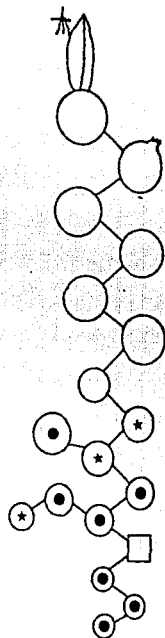


Fig. 13.- Número de líneas de crecimiento o ramificaciones de acuerdo con la edad. En la Zona III se considera el número de pseudobulbos como indicador de la edad (ver texto). Muestreo de 1986. El eje de las X corresponde a la edad de los individuos marcados. x = edad no determinada.

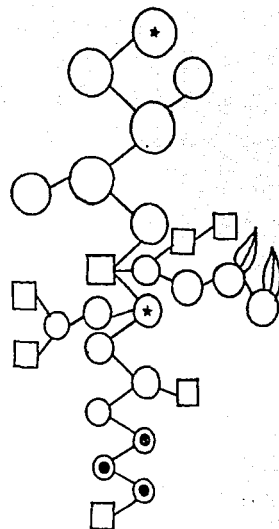
Zona I



Zona II



Zona III



Vivo ○

Suberificado ⊙

Muerto ⊙

Rastro □

Fig. 14.- Modificaciones inducidas en la arquitectura de Laelia speciosa, en individuos típicos de cada zona.

el número de pseudobulbos presentes en cada una de las ramificaciones no siempre es simétrico con respecto al número de módulos en la rama principal a partir del año en que se produjo. Esto también representa variaciones en los tamaños de las cohortes de pseudobulbos.

El análisis de varianza realizado para comparar la producción de brotes muestra diferencias significativas en 1986 entre los sitios I y II con respecto de la Zona III ($F = 6.074$, $p < 0.01$) (Apéndice A, tabla 7). Lo anterior implica un mayor número de frentes activos en el sitio más perturbado (Apéndice A, tabla 8). Sin embargo, el mismo análisis en 1989 no muestra diferencias significativas ($F = 1.328$) entre los tres sitios de estudio (Apéndice A, tabla 9). No obstante, cabe señalar que la producción de pseudobulbos en 1989 es menor en el Sitio III, lo cual contrasta con el año anterior en el que se observó la mayor producción para las tres zonas. Esto sugiere una producción de pseudobulbos más irregular (Apéndice A, tabla 10).

- Flujo dinámico de los módulos

Las nuevas cohortes de pseudobulbos se producen durante los meses de marzo y abril y siguen un ciclo anual caracterizado por una fase activa y una pasiva. La primer fase inicia a finales de marzo y concluye en julio. Durante este período, el pseudobulbo se desarrolla y puede producir una inflorescencia y empezará a fructificar (fig. 15).

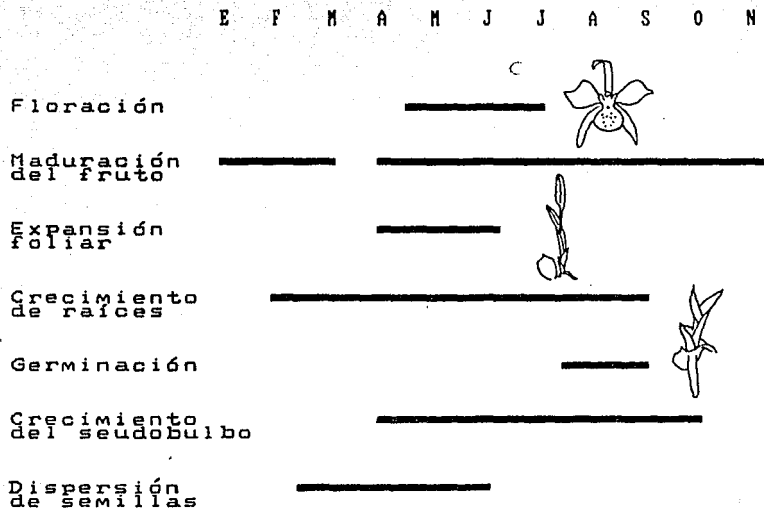


Fig. 15.- Ciclo fenológico anual de Laelia speciosa.

A partir de agosto, se inicia la fase pasiva: el módulo no incorpora nuevas estructuras (hojas y flores); porque presenta un crecimiento determinado. No obstante, durante esta fase, el brote acumula agua en la época de lluvias y en caso de haber fructificado retiene la cápsula durante 10 meses, dispersando las semillas en la temporada de secas. Los pseudobulbos producidos se mantendrán unidos durante varios años por medio del rizoma y consolidan una o más cadenas continuas de módulos de crecimiento (ramas).

Los cambios porcentuales observados en tres de las cohortes de pseudobulbos para los individuos juveniles y adultos seleccionados, se describen en la figura 16. Este diagrama representa cada uno de los eventos durante un ciclo anual, además de indicarse la procedencia de cada uno de los módulos. El valor porcentual total de pseudobulbos de la cohorte se representa con la letra n. Este valor es la suma de brotes provenientes tanto de meristemas de renuevo como de reserva. En este punto, es importante destacar que el tamaño de la cohorte no siempre se incrementa al activarse las yemas de reserva en módulos traseros, debido al comportamiento de cada rama. En general, las edades de las orquídeas muestreadas fluctúan entre 1 y 30 años.

a) Juveniles de las Zonas I y II

C

Tomando como base el diagrama de la figura 16, en las figuras 17 y 18 se describe el comportamiento de las cohortes de pseudobulbos de 1986, 1987 y 1988 pertenecientes a 24 y 27 individuos

Procedencia de las nuevas cohortes de pseudobulbos

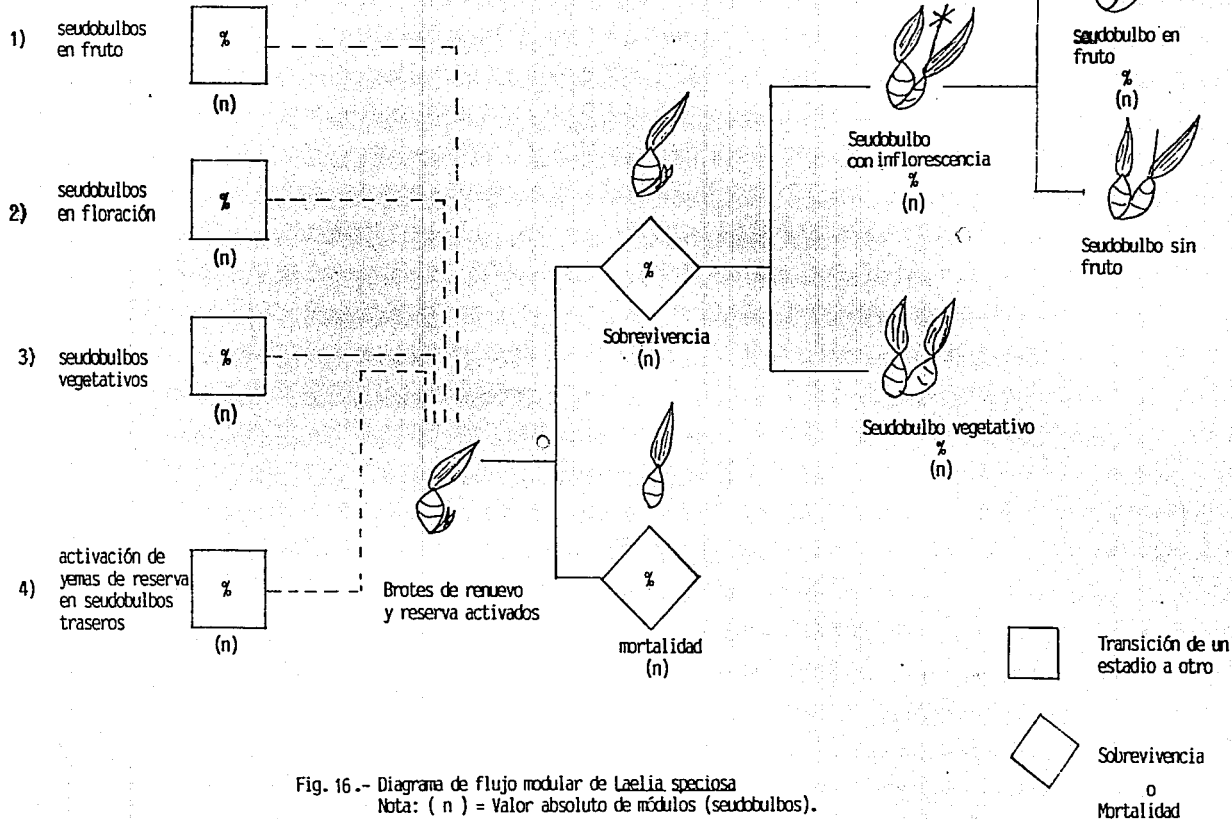


Fig. 16.- Diagrama de flujo modular de *Laelia speciosa*
 Nota: (n) = Valor absoluto de módulos (seudobulbos).

1985

1986

1987

1988

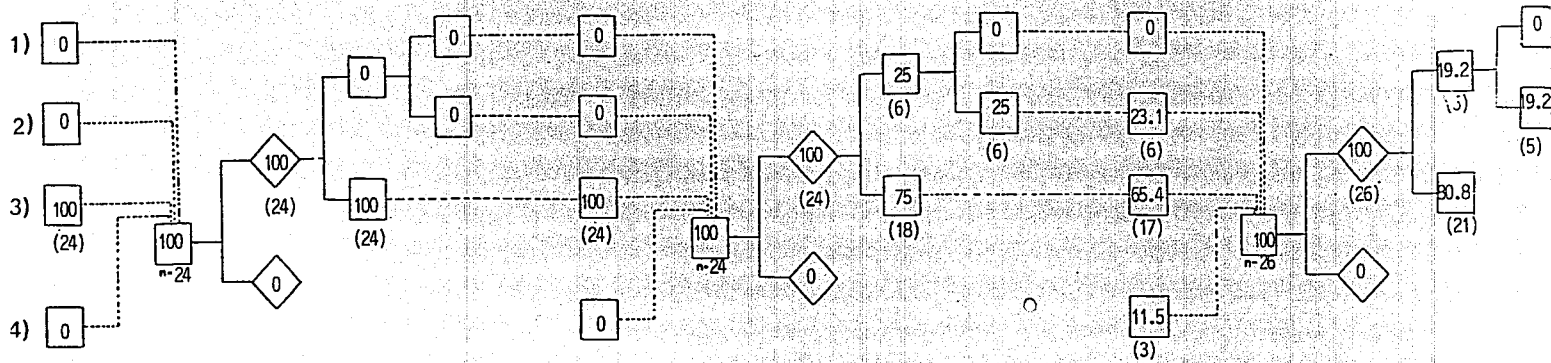


Fig. 17.- Diagrama de flujo modular para individuos juveniles de *Laelia speciosa*.
Se presentan las cohortes 1986, 1987, 1988 de la Zona 1.
Ver figura 16.

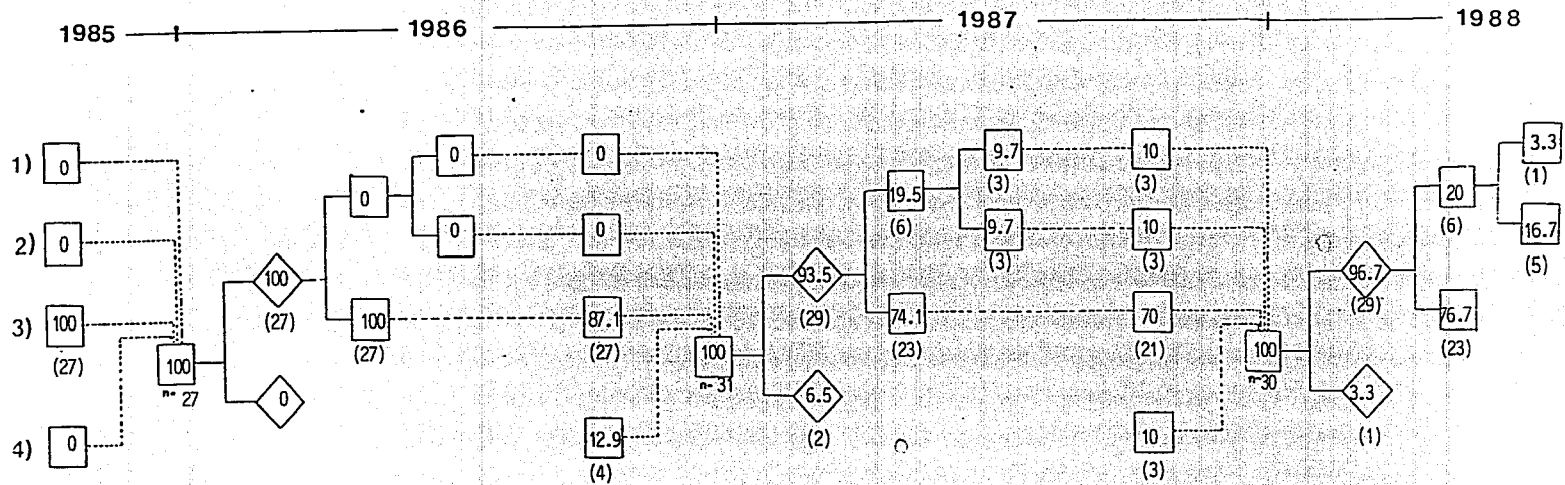


Fig. 18 .- Diagrama de flujo modular para los individuos juveniles de *Laelia speciosa*.
 Se presentan las cohortes 1986, 1987, 1988 de la Zona II.
 Ver figura 16.

juveniles seleccionados en las Zonas I y II respectivamente. Como ya se había mencionado, los módulos de distintas cohortes permanecen unidos formando cadenas o ramas, hecho que facilita su seguimiento.

En las figuras 17 y 18 se observa que las cohortes de pseudobulbos de 1986 para las Zonas I y II permanecen en su totalidad en fase vegetativa. Sin embargo, existen variaciones en las dos cohortes siguientes. Para 1987, se activan 4 yemas de reserva de pseudobulbos traseros y mueren el 7 % de los brotes de la Zona II, en la Zona I existe 100 % de sobrevivencia y no hay activación de yemas de reserva. En los Sitios I y II, 25 % y 19 % de los pseudobulbos producen flores y la producción de frutos representa el 10 % en la Zona II. No hay formación de éstos en el Sitio I, probablemente este resultado este relacionado con la densidad de insectos polinizadores y con los costos de reproducción.

Para 1988, se activan tres yemas de reserva en pseudobulbos traseros e incrementa el tamaño de la cohorte en ambos sitios. En la Zona II mueren 3 % de los brotes, en las dos zonas la producción de flores es ca. del 20 %, aunque únicamente se producen frutos en la Zona II (3 %). En estas dos últimas cohortes (1987, 1988), los individuos cuyas edades fluctúan entre los 12 y 16 años (primera edad reproductiva) y las que rebasan estas edades son los que producen flores y fructifican.

b) Adultos de las Zonas I y II

Se sigue el mismo esquema (fig. 16) para describir a las cohortes de pseudobulbos en los adultos etiquetados. El comportamiento de estas cohortes se representa en las figuras 19 y 20. En ellos se observa que los brotes de la cohorte 1986 sobreviven en su totalidad durante la primer fase de establecimiento. En el período de floración 59 % y 65 % de los brotes produjo flores en las zonas I y II respectivamente. Del porcentaje total de brotes en floración, una tercera y una quinta parte producen frutos.

En la cohorte 1987, se incorporan 2 y 1 yemas de reserva de pseudobulbos traseros a los sitios I y II, respectivamente. La cohorte de la Zona I incrementa en dos unidades. En el caso del Sitio II, no hay incremento debido a que uno de los frentes de crecimiento en una rama secundaria no forma brote. En este período tampoco hay mortalidad al inicio del ciclo anual y florecen el 69 % y 70 % de los brotes, Zonas I y II respectivamente. En este año fructifican 17 % de los brotes totales en el Sitio II, a diferencia de la Zona I donde se observa una fructificación de ca. del 25 % de la cohorte total. Este año se presentan los valores más altos en la floración y fructificación para ambas zonas, sin embargo este comportamiento es más notorio en el Sitio I.

En 1988, la cohorte de la Zona I decrementa en dos unidades, no obstante haberse incorporado 3 yemas de reserva de pseudobulbos

1985 | 1986 | 1987 | 1988

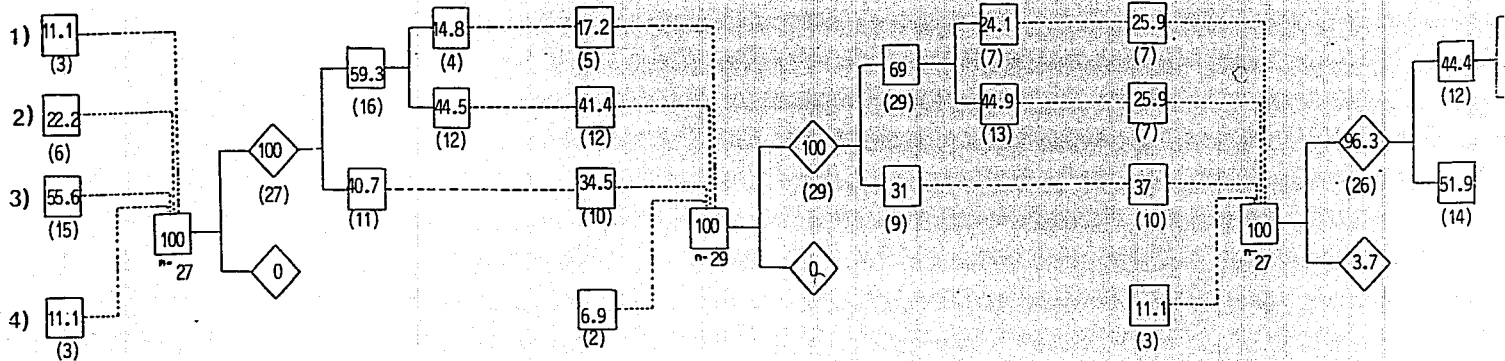


Fig.19.- Diagrama de flujo modular para individuos adultos de *Laelia speciosa*.
 Se presentan las cohortes 1986, 1987 y 1988 de la Zona I
 Ver figura 16.

1985

1986

1987

1988

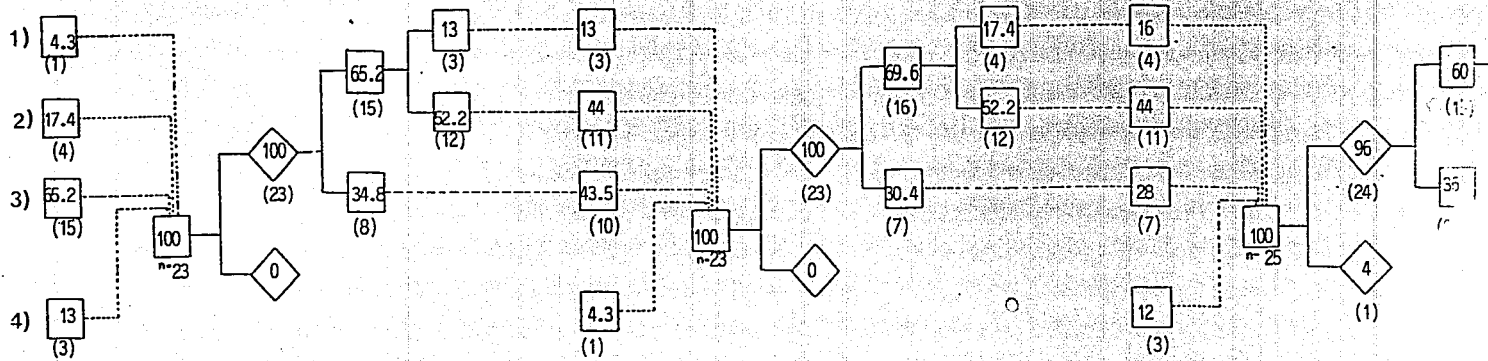


Fig. 20. Diagrama de flujo modular para los individuos adultos de *Laelia speciosa*. Se presentan las cohortes 1986, 1987 y 1988 de la Zona II. Ver figura 16.

traseros. Por su parte, el Sitio II aumenta en dos unidades, a pesar de haberse activado tres yemas de reserva. En la primera fase de establecimiento se presenta una mortalidad del 4 % de pseudobulbos en ambos sitios. En mayo-junio florecen el 44 % y 60 % de los módulos de las Zonas I y II, respectivamente. La fructificación es nula en la Zona I y únicamente el 8 % de los pseudobulbos producen frutos en el Sitio II.

c) Zona III

En esta zona de estudio no se hizo una diferenciación en el comportamiento de las cohortes en individuos juveniles y adultos, debido a que únicamente se muestrearon 3 adultos (fig. 21). El número total de pseudobulbos en la cohorte de 1986 incorpora 17 yemas de reservas de pseudobulbos traseros. Durante la primera fase de establecimiento, sobreviven el 68 % de los brotes. La gran mayoría de los brotes permanecen vegetativos (67 %) y durante este año únicamente florece 1 pseudobulbo.

Para 1987, a pesar de activarse 14 yemas de reserva, el tamaño de la cohorte decrece porque un tercio de los módulos de la cohorte anterior no producen nuevos brotes. La sobrevivencia durante el establecimiento es de 81 % y solamente dos brotes (3 %) florecen en este año.

En 1988, nuevamente se observa un decremento en el tamaño de la cohorte, asimismo también se reduce el número de yemas

1985

1986

1987

198

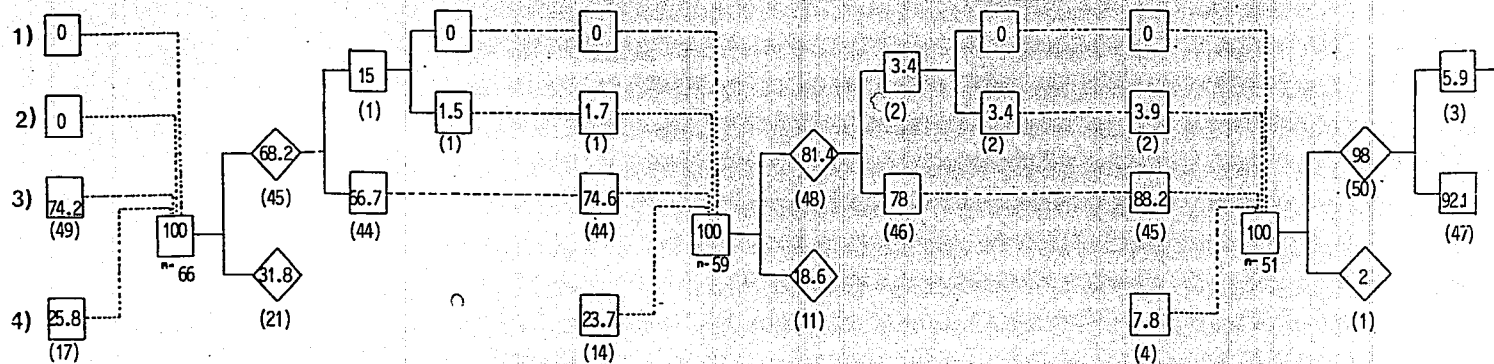


Fig. 21. Diagrama de flujo para los individuos de *Laelia speciosa*.
Se presentan las cohortes 1986, 1987 y 1988 de la Zona III.
Ver figura 16.

provenientes de pseudobulbos traseros. No obstante, la sobrevivencia de brotes es la más alta (98 %) en tres años. Durante este año 6 % de los pseudobulbos florecen.

De manera general, se puede establecer que en la Zona III la producción de brotes disminuye y la reproducción por semilla durante los tres años de estudio depende de tres individuos adultos, aunque esta es nula durante 1986-1988. En contraste con las otras dos zonas, el número de brotes que se desarrolla en pseudobulbos traseros es tres veces mayor.

- Tasa de incremento de pseudobulbos.

A través de los diagramas de flujo poblacional realizados para las tres cohortes de pseudobulbos en individuos juveniles y adultos, se establecen cambios en el tamaño de muestra dependiendo de que las yemas de expansión se active o no. Estas variaciones pueden establecerse con la tasa de incremento (número de módulos en 1986/ número de módulos en 1988 por individuo). Es decir, a través de este cociente se establece un factor de relación entre los brotes que existen en 1986 y la producción en 1988.

Al realizar un análisis de varianza de dos vías para comparar la tasa de incremento bianual entre los estadios de desarrollo juvenil y reproductivo en relación al sitio de muestreo, se observa que se presentan diferencias significativas ($F=17.99$ $p <$

0.001) para el primer parámetro de comparación (Apéndice A, tabla 13). Es decir, existe un mayor incremento en la producción de pseudobulbos en los individuos juveniles, no obstante algunas yemas no se activan regularmente.

En lo referente a la tasa de incremento por sitio, no se presentan diferencias significativas entre ellos (Apéndice A, tabla 11). Esto significa que un número igual de yemas de renuevo y/o reserva se activan para aumentar o mantener a la cohorte de pseudobulbos. Es importante destacar que aunque en el diagrama de flujo para la Zona III era claro que el número de pseudobulbos por cohorte estaba decayendo, la comparación de medias para la tasa de incremento muestra con un 95 % de confianza que la producción de pseudobulbos es mayor en este sitio con respecto del Sitio I (Apéndice A, tabla 12).

- Corte de pseudobulbos

Cuando la yema de renuevo sufre un traumatismo o alteración se favorece la activación de la yema de reserva en los pseudobulbos traseros o en el mismo. Una forma de traumatismo es la actividad de los colectores al remover o cortar 2-3 pseudobulbos delanteros. El resultado de la remoción (corte) de los pseudobulbos delanteros en 30 plantas muestra un incremento en el número de ramas que se forman, es decir, se activan yemas de reserva en pseudobulbos traseros y en ocasiones en el pseudobulbo más reciente de la rama principal.

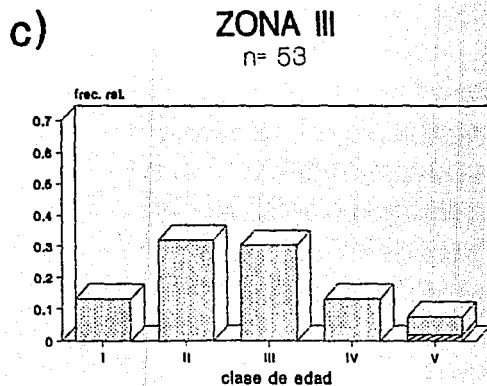
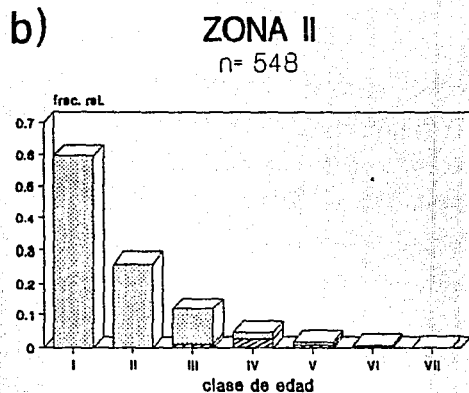
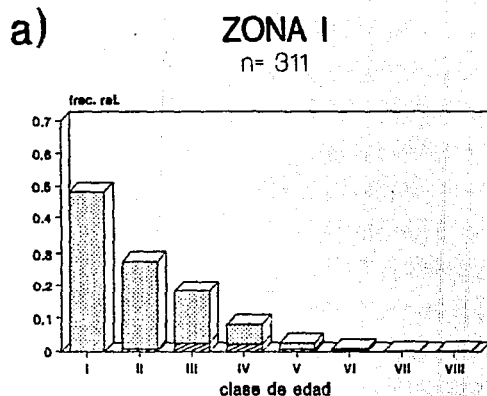
Al comparar el número de ramas presentes en las 39 plantas marcadas con respecto a la muestra de individuos adultos de la Zona I (más conservada), se observa que existen diferencias significativas entre ellas ($\chi^2 = 4.69$ $p < 0.05$). Es decir, la actividad de los colectores al cortar los pseudobulbos activa las yemas de reserva de módulos de cohortes anteriores dando lugar a ramificaciones.

ANALISIS DEMOGRAFICO

-Distribución de edades de la población.

La figura 22 muestra la distribución de frecuencias de edades en las Zonas I y II para los individuos de *L. speciosa* presentes en el área censada (200 m²). Los individuos fueron agrupados en intervalos de 6 años de edad. El número de clases de edad por sitio fue de 6 y 7, respectivamente. Como se observa en los histogramas de frecuencia relativa, la mayor proporción de individuos se localiza en las clases I y II (1-12 años), de hecho estas frecuencias representan aproximadamente entre el 75 % y 85% e la población total. Es importante hacer notar que el intervalo de 1 a 6 años es el de mayor frecuencia en ambos casos, en la Zona I representa el 50 % y en la Zona II el 60 % de la población.

El alto número de individuos en las primeras dos clases de edad contrasta con las fuertes depresiones en las frecuencias de



 juveniles
  adultos

Fig. 22.- Distribución de las frecuencias relativas de las clases de edad

a) Zona I

b) Zona II

c) Zona III. En este sitio la edad fue determinada por el número total de seudobulbos (ver texto).

Intervalo de edad 6 años.

individuos de mayor edad; la mayor edad estimada fue de 45 años. Esta disminución tan drástica es sin duda muy importante debido a que en estas clases se localizan las orquídeas en sus últimos años prereproductivos y en su fase adulta. Es importante señalar que la edad adulta se alcanza generalmente después de un período de 12 a 15 años, de tal manera que se estima que la edad promedio para la primera reproducción se alcanza a los 16 años en la Zona I y a la edad de 19 años en la Zona II; aunque existen excepciones donde individuos a la edad de 9 a 32 años florecen por primera vez. De acuerdo con lo anterior tenemos que el 6 % y 5 % de la población total en los sitios I y II son reproductivos en 1986 y se distribuyen entre las clases de edad II a VI.

La estimación de la edad en la Zona III fue imposible en algunos casos debido a las graves modificaciones en la arquitectura de las plantas. En la población total se determinó la edad con certeza en aproximadamente la mitad de los individuos considerados. Para los individuos restantes se tomaron en cuenta todos los pseudobulbos y se asignaron a la clase de edad más probable. Para ello, se tomó en cuenta la relación que existe entre el tamaño de los pseudobulbos y la edad más probable (Apendice A, fig. 3). La distribución muestra que las plantas de las clases intermedias (7 a 18 años) son las de mayor frecuencia relativa (fig. 22c). El único individuo reproductivo en la población pertenece a la clase de edad V (>30 años). Debe señalarse que es imposible saber si algún individuo que alcanzó el estadio reproductivo se considera dentro de los no reproductivos, ya que la evidencia de floración se remueve al cortarse el pseudobulbo con las flores.

Es importante aclarar que en la Zona III fue necesario eliminar a tres individuos debido a que fue imposible asignarles una edad y porque de acuerdo con su apariencia el considerar únicamente el número de pseudobulbos sería equivocado. Estas orquídeas presentaban solamente dos pseudobulbos los cuales sobrepasaban el tamaño máximo de la regresión lineal, además de acuerdo con su apariencia no correspondían a individuos jóvenes de la clase I. Seguramente estos pseudobulbos corresponden a orquídeas que fueron arrancadas. De tal forma que aunque el tamaño de la población sea de 53 sólo se ilustra en la gráfica de frecuencias 50 individuos (fig. 22).

Con base en la distribución de edades se elaboró una tabla de vida estática para las Zonas I y II (tablas 3 y 4). Para ello, se consideraron los parámetros marcados por Begon y Mortimer (1987) (Cuadro 2). Bajo este marco fueron calculadas las tasas de sobrevivencia de ambas zonas, estableciéndose a partir de los datos estimados sobrevivencias constantes en todas las categorías de edad (fig. 23). El comportamiento de las curvas es semejante a las de Tipo II de Deevey (1947, en Begon, et al., 1986). No obstante, la intensidad de mortalidad es mayor en las edades de 19 a 30 años para la población I ($q_x = 0.67$), y entre los 13-18 años ($q_x = 0.83$) y 25-30 años ($q_x = 0.60$) en la Zona II. En general, los valores de la tasa potencial de mortalidad no son menores a 0.4. La esperanza de vida promedio al inicio de las distintas categorías de edad es más o menos constante para todas ellas y es alrededor de 1 año, los valores máximos se presentan en la clase I: Zona I: 1.59; Zona II: 1.17.

Tabla 3.- Tabla de vida estática para la población de *Laelia speciosa*

Zona I (1986)

	x (años)	Nx	lx	dx	qx	lx	ex
I	1-6	150	1.00	0.44	0.44	0.25	1.59
II	7-12	84	0.56	0.23	0.42	0.23	1.44
III	13-18	49	0.33	0.21	0.63	0.44	1.06
IV	19-24	18	0.12	0.08	0.67	0.48	1.03
V	25-30	6	0.04	0.027	0.67	0.48	1.08
VI	31-36	2	0.013	0.007	0.50	0.30	1.25
VII	37-42	1	0.007	--	--	--	--
VIII	43-48	1	0.007	--	--	--	--

Tabla 4.- Tabla de vida estática para la población de *Laelia speciosa*

Zona II (1986)

	x (años)	Nx	lx	dx	qx	lx	ex
I	1-6	327	1.00	0.56	0.56	0.36	1.17
II	7-12	143	0.44	0.26	0.59	0.38	1.04
III	13-18	59	0.18	0.15	0.81	0.73	0.81
IV	19-24	11	0.034	0.018	0.55	0.34	1.18
V	25-30	5	0.015	0.009	0.60	0.40	1.00
VI	31-36	2	0.006	0.003	0.50	0.30	--
VII	37-42	1	--	--	--	--	--

C
Cuadro 2.- Definición de los símbolos en la tabla de vida y fecundidad.

SÍMBOLO	SIGNIFICADO
x	Intervalo de edad
h_x	Número de individuos que sobreviven al intervalo de edad x
l_x	Sobrevivencia: proporción de individuos que permanecen vivos hasta la edad x
d_x	Mortalidad: número de individuos que mueren durante el intervalo de edad x al siguiente
q_x	Tasa de mortalidad promedio ocurrida durante el intervalo de edad x al siguiente
k_x	Mortalidad potencial ($k_x = \log_{10} l_x - \log_{10} l_{x+1}$) un indicador de la intensidad de la mortalidad específica de la edad
m_x	Fecundidad promedio por intervalo de edad
l_{xmx}	Contribución promedio a la tasa reproductiva neta específica del intervalo de edad x
e_x	Esperanza promedio de vida para los organismos que están vivos al comienzo del período de edad x

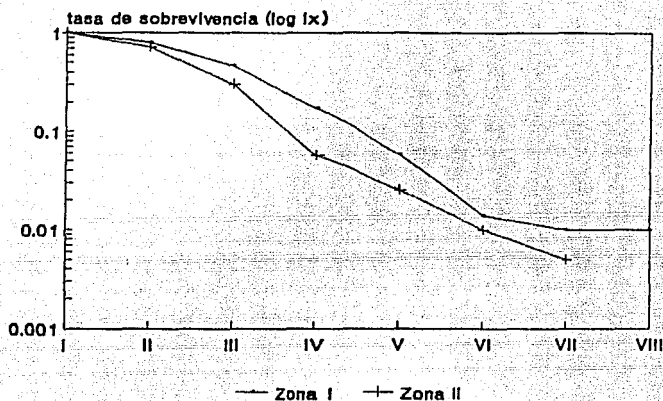


Fig. 23.- Curvas de sobrevivencia para dos poblaciones basadas en las tablas de vida estáticas de *Laella speciosa* (mayo de 1987). El censo se realizó en una extensión de 200 m² por zona. El intervalo de edad es de 6 años.

- **Biología reproductiva.**

La floración en L. speciosa inicia en mayo y finaliza a mediados de junio. Cada inflorescencia porta generalmente una flor, aunque también se han observado algunas plantas con dos flores. El máximo de floración es a finales de mayo y principios de junio. Es importante hacer notar que durante este período de floración, las flores son muy conspicuas por la ausencia de follaje en los encinos, de tal manera que son visibles a sus polinizadores, depredadores y colectores. La fructificación también es estacional, la producción de frutos se inicia en la época de secas (mayo-junio) y su proceso de desarrollo y maduración abarca 10 meses, dispersándose las semillas aproximadamente en febrero y marzo.

Las observaciones realizadas a lo largo de la época de floración y durante el día, indican que los insectos que visitan a L. speciosa son muy escasos. De hecho, durante el estudio sólo se observó un individuo de Apis melifera en la columna de L. speciosa. Al ser examinado el insecto, no se encontró algún polinario en su cuerpo. Otros insectos que tuvieron contacto con esta orquídea son ortópteros (chapulines) e himenópteros (hormigas). Los primeros se alimentan de las estructuras florales y los segundos al parecer utilizan como refugio las raíces de esta especie. No se observaron visitas de individuos de Bombus sp. (polinizador más probable) en los sitios de estudio ni en los alrededores.

b) Producción de frutos en condiciones naturales

Catorce individuos, de un total de 94, produjeron frutos en condiciones naturales y sin manipulación. Esto significa que la producción de frutos fue de 15 %. Estos resultados, como se verá más adelante, difieren sustancialmente (factor de relación 1:5) de los obtenidos en las pruebas de autocompatibilidad y entrecruzamiento (tabla 5). Probablemente estos resultados estén relacionados con dos factores: el sistema de engaño como mecanismo de polinización en el cual no se ofrece recompensa, i.e. néctar, para el insecto polinizador, y con la densidad de insectos polinizadores. Resultados similares observa Calvo (1990a) en Cyclopogon cranichoides.

b) Producción de frutos en experimentos de polinización manual

Los resultados en la experimentación de polinización para detectar autocompatibilidad (AC) y efecto de la autopolinización (AP) y polinización cruzada (PC) se muestran en la tabla 5. En ella se observa que la producción máxima de frutos se presenta en las plantas que fueron polinizadas con su propio polinario AC = 83 %. La producción de frutos en el tratamiento con polinarios ajenos (PC) es de 67 %, mientras que su producción fue nula en las flores que fueron cubiertas (AP) (tabla 5).

A través de estos datos podemos establecer que L. speciosa es una especie autocompatible pero no autógena. Dado que la producción de frutos en plantas cubiertas fue nula, es necesario

Tabla 5.- Producción porcentual de frutos en pruebas experimentales de cruce
en *Laelia speciosa*.

Tratamiento	N	Producción de frutos % (n)	Factor de relación con respecto a la P M
Autopolinización (A P)	24	0	0
Autocompatibilidad (A C)	24	83.33 (20)	5 : 1
Polinización cruzada (P C)	24	66.67 (16)	4 : 1
Polinización natural (P N)	94	14.89 (14)	1 : 1

un vector externo para la polinización de flores y producción de frutos. En Cattleya aurantiaca la autopolinización es el resultado de la autodigestión del rostelo (Garay, 1960). Para L. speciosa, la formación de frutos no se ve afectada por la polinización de flores con su mismo polinario; la producción de frutos para este último tratamiento es mayor con respecto a las plantas que fueron polinizadas con polinarios de otros individuos (PC). No obstante estos resultados, no hay diferencias significativas entre estas dos pruebas, AC y PC, ($G=1.14$ $p < 0.05$) en la producción de frutos.

Como ya había mencionado, existe claramente una diferencia en la producción de frutos entre las plantas manipuladas y la polinización en condiciones naturales. Esto lleva a considerar que la producción de frutos podría estar limitada por los polinizadores, si tomamos en cuenta las marcadas diferencias en la producción de frutos entre las distintas pruebas y su relación con las visitas registradas (ver biología reproductiva). En Brassavola nodosa (Schemske, 1980) y Ophrys sphegodes (Hutchings, 1987a y 1989) se han presentado resultados semejantes.

c) Fecundidad.

c.1) Número de semillas por fruto

El número de semillas por fruto en L. speciosa (uno por planta) es muy variable, oscila entre las 205,114 y 1,006,818. Estas no

tienen endospermo y su producción promedio es de 509,295 +- 250,858 semillas por fruto. Para otras orquideas como Coelogyllum viride, Cynoches ventricosum y Orchis mascula se han calculado 1,330, 6,200 y 4,000,000 semillas por fruto, respectivamente (Garay, 1960 y Darwin en Arditti, et al., 1986). Entre los factores que podrían influir en el número de semillas por fruto se encuentran: la procedencia del polen, eficiencia del polinizador y el número de polinios utilizado para la fecundación. En el caso de L. speciosa, esta variación también coincide con el tamaño del fruto; sin embargo, debido a que el tamaño de la muestra es pequeño, no fue posible realizar una correlación estadísticamente significativa con ambas variables (volumen del fruto-número de semillas).

c.2) Tabla de fecundidad

La fecundidad promedio por clase de edad en las poblaciones de baja y mediana extracción censadas en 1987, se presentan en las tablas de fecundidad (6 y 7). La definición de los parámetros se presenta en el cuadro 2.

En las dos tablas de fecundidad se muestra que los individuos de las clases mayores de 12 y menores de 25 años son los que se reproducen. La ausencia de valores para las clases mayores a 25 años (clases V, VI y VII) no implica que en estas clases de edad los individuos no puedan producir semillas. Probablemente debido a que la frecuencia de individuos reproductivos es muy baja

Tabla 6.- Tabla de fecundidad para la población de *Laelia speciosa*.

Zona I

x (años)	Nx	lx	Mx semilla	Mx plántula
I 1-6	150	1.00	0	0
II 7-12	84	0.56	0	0
III 13-18	49	0.33	103947.1	5
IV 19-24	18	0.12	20316.8	1
V 25-30	6	0.04	0	0
VI 31-36	2	0.013	0	0
VII 37-42	1	0.007	0	0
VIII 43-48	1	0.007	0	0

Tabla 7.- Tabla de fecundidad para la población de *Laelia speciosa*.

Zona II

x (años)	Nx	lx	Mx semilla	Mx plántula
I 1-6	327	1.00	0	0
II 7-12	143	0.44	0	0
III 13-18	59	0.18	172651.01	38
IV 19-24	11	0.034	185179.7	40
V 25-30	5	0.015	101859.0	22
VI 31-36	2	0.006	--	0
VII 37-42	1	--	--	0

(Sitio I = 6 %; Sitio II = 5 %) es que no se tienen bien representadas estas categorías.

Es importante destacar que tanto en la Zona I como en la II se observa un incremento en la tasa de mortalidad asociada a las clases reproductivas, este incremento es más claro en el Sitio I (tablas 6 y 7). En la Zona II el incremento más drástico se presenta en la clase III ($kx = 0.73$), en este intervalo se encuentran los individuos que se reproducen por primera vez, lo cual sugiere una relación costo-beneficio entre la permanencia y la reproducción. Sin embargo a través de las observaciones de campo se puede afirmar que es más probable que estos incrementos sean un resultado de la extracción de plantas más que una relación costo-beneficio, básicamente porque que no se observaron individuos muertos después del periodo reproductivo entre las orquídeas marcadas. Además, en el Sitio II la tasa de mortalidad máxima (Clase III) contrasta con los valores de los intervalos restantes, los cuales son más o menos iguales a los presentes entre los individuos juveniles. Por otra parte, en el caso de la Zona I no se reconoce un máximo en la tasa de mortalidad, aun en el intervalo de 13 a 18 años donde se presenta un máximo en la fecundidad y la tasa de mortalidad permanece constante en todas las clases reproductivas.

-Germinación, establecimiento y sobrevivencia de plántulas.

La dispersión en L. speciosa es de tipo anemócora y se presenta de marzo a junio. Durante este período, el bosque pierde en su

totalidad el follaje, facilitándose la llegada de las semillas a los árboles de Q. deserticola. Madison (1977) y Benzing (1978) sugieren que el follaje interfiere en la dispersión de los propágulos de las plantas epifitas. De igual forma, la presencia de apéndices en las semillas de las plantas epifitas también interviene en el establecimiento de éstas como sucede en Tillandsia circinata (Bromeliaceae) (Benzing, 1978). De acuerdo con las observaciones en el microscopio, las semillas de L. speciosa carecen de apéndices que les permitan "anclarse" a los árboles.

En condiciones de laboratorio las tasas de germinación para L. speciosa son probablemente cercanas al 100 % (Cussi, com. pers.). Por el contrario en el campo, existe un porcentaje de germinación extremadamente pobre: 4.8×10^{-5} % y 2.2×10^{-4} %, sitios I y II, respectivamente. Lo cual significa que 1 de 20,750 y 1 de 4,600 semillas germinan en condiciones naturales, respectivamente. Estos resultados tan contrastantes podrían estar relacionados con las características del sustrato y la presencia o ausencia de sitios favorables para la germinación.

Las plántulas de L. speciosa se observan en sus primeras fases a partir de agosto, aproximadamente 3 meses después de iniciada la dispersión. Son muy pequeñas (3 y 5 mm) y a fines de la estación de crecimiento están formadas únicamente por 2 hojas y 1-2 raíces. Las raíces miden entre 5 y 10 mm y son las estructuras más conspicuas. EL brote sigue el mismo proceso de desarrollo observado en plantas de mayor edad.

Las ramas cubiertas por el líquen Parmelia sp, representan un sitio muy propicio para el establecimiento de las plántulas. De un total de 100 plántulas localizadas en la Zona I, 75 de ellas crecían entre líquenes, 24 directamente sobre la superficie de la corteza y sólo una sobre musgo.

La sobrevivencia para las plántulas de la cohorte de 1987 en las poblaciones I y II se muestra en la figura 24. El comportamiento de ambas curvas es significativamente distinto ($\chi^2 = 6.48$, $p < 0.01$) y al finalizar el estudio (17 meses) se observa una mayor sobrevivencia en la Zona II ($p < 0.025$ $G = 6.22$). Los resultados indican una tasa de sobrevivencia (lx) de 0.68 y 0.88 para las Zonas I y II (tablas 8 y 9).

MODELO MATRICIAL

- Tasa de crecimiento en la población de Laelia speciosa.

En la figura 25a se presenta la matriz de transición de Lefkovich ajustada a la población I de Laelia speciosa: sitio más conservado. En ella, la probabilidad de transición para la categoría de semillas es la más baja ($P_1 = 2.21 \text{ E}-5$) y en la fase de plántula se presentan los valores máximos. En general los valores para las probabilidades de permanencia en una misma categoría son altos (0.75-0.933) en relación a los de transición. La producción de semillas se localiza en las clases de tamaño II y III, presentándose la mayor producción de ellas en la categoría de plantas con 21 o más pseudobulbos (127,324).

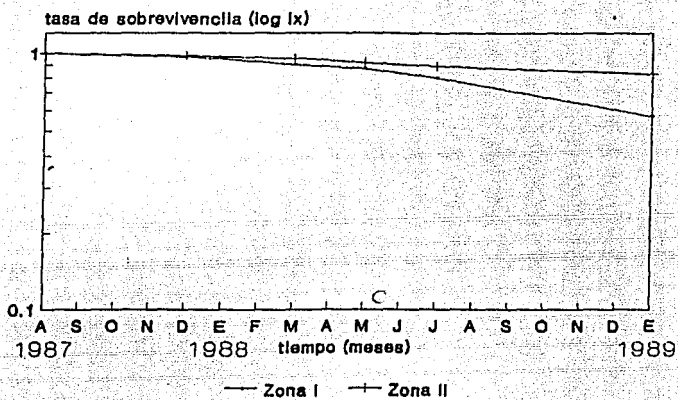


Fig. 24.- Curva de sobrevivencia para la cohorte de 1987 en plántulas de *Laelia speciosa*. Período de observación: agosto 1987 - enero de 1989.

Tabla 8.- Tabla de vida para las plántulas de la cohorte 1987 de *Laelia speciosa*.

Zona I

x (mes)	l_x	l_x	d_x	q_x	k_x
agosto	100	1.00	0.030	0.30	0.013
diciembre	97	0.97	0.110	0.113	0.052
marzo	86	0.86	0.040	0.047	0.021
mayo	82	0.82	0.110	0.134	0.063
Julio	71	0.71	0.030	0.042	0.019
diciembre	68	0.68	--	--	--

Tabla 9.- Tabla de vida para las plántulas de la cohorte 1987 de *Laelia speciosa*.

Zona II

x (mes)	l_x	l_x	d_x	q_x	k_x
agosto	100	1.00	0.020	0.020	0.009
diciembre	96	0.96	0.010	0.010	0.004
marzo	97	0.97	0.050	0.052	0.023
mayo	92	0.92	0.040	0.043	0.019
Julio	88	0.88	0.060	0.068	0.031
diciembre	82	0.82	--	--	--

$$\begin{array}{c}
 \text{a)} \\
 \left[\begin{array}{ccccc}
 S & P1 & I & II & III \\
 0 & 0 & 0 & 52686 & 127324 \\
 2.2E-5 & 0 & 0 & 0 & 0 \\
 0 & 0.71 & 0.93 & 0 & 0 \\
 0 & 0 & 0.07 & 0.76 & 0 \\
 0 & 0 & 0 & 0.24 & 0.75
 \end{array} \right] X \left[\begin{array}{c}
 A \\
 2037184 \\
 45 \\
 191 \\
 62 \\
 13
 \end{array} \right]
 \end{array}$$

$$\begin{array}{c}
 \text{b)} \\
 \left[\begin{array}{ccccc}
 S & P1 & I & II & III \\
 0.0876 & 1.65E-6 & 4.97E-7 & 8.13E-7 & 4.68E-7 \\
 4634.07 & 0.0876 & 0.263 & 0.043 & 0.025 \\
 7631.46 & 0.144 & 0.433 & 0.071 & 0.041 \\
 26892.41 & 0.508 & 1.527 & 0.249 & 0.144 \\
 26589.08 & 0.502 & 1.509 & 0.0247 & 0.142
 \end{array} \right]
 \end{array}$$

$$\begin{array}{c}
 \text{c)} \\
 \left[\begin{array}{ccccc}
 S & P1 & I & II & III \\
 0 & 0 & 0 & 0.037 & 0.051 \\
 0.088 & 0 & 0 & 0 & 0 \\
 0 & 0.88 & 0.346 & 0 & 0 \\
 0 & 0 & 0.087 & 0.162 & 0 \\
 0 & 0 & 0 & 0.051 & 0.091
 \end{array} \right]
 \end{array}$$

Fig. 25.- a) Matriz de transición de Lefkovitch para individuos de *Laelia speciosa* en la Zona I. Se presentan las categorías de semillas (S), plántulas (P1), individuos con 2-10 pseudobulbos (I), individuos con 11-20 pseudobulbos (II) e individuos con 21 o más pseudobulbos. La tasa de crecimiento fue 1.17.

b) Matriz de sensibilidad para la población de *Laelia speciosa*.

c) Matriz de elasticidad para la población de *Laelia speciosa*.

La matriz de Lefkovitch para L. speciosa fue iterada 15 años para obtener la estructura estable de edades, el valor de la tasa estable de crecimiento (λ) es de 1.17. Es decir, la población de L. speciosa tiene un incremento anual del 17 %.

Con base en los eigenvectores derecho (estructura estable para la categoría de tamaños) e izquierdo (valor reproductivo estable) se construyó una matriz de sensibilidad (fig. 25b). A través de esta matriz se evaluó la importancia relativa que cada una de las categorías de tamaño tiene sobre la tasa estable de crecimiento (λ).

Los valores más altos de sensibilidad en la Zona I se presentan en el paso de semilla a plántula (4634) el orden de magnitud es 4 veces mayor en esta fase con respecto de las categorías de tamaño restantes. Por otra parte, es importante destacar que el crecimiento vegetativo tiene una mayor influencia sobre la λ , el orden de magnitud es 6 veces mayor (fig. 25b). Como se observa en la matriz de sensibilidad, la mayor contribución relativa a la tasa de crecimiento poblacional la presenta la columna I (semillas). El reglón 5 (categoría III) contiene los valores más altos de sensibilidad como intervalo receptor.

Como las matrices de sensibilidad cuantifican la sensibilidad absoluta de λ a los cambios en los elementos de la matriz y dado que se combinan distintas escalas es difícil, se hace necesario reconocer el efecto proporcional de dichas variaciones y su contribución a la tasa de crecimiento (van Groenendael, et

al., 1988). Las matrices de elasticidad ofrecen esta alternativa y además permiten comparar la importancia de los parámetros demográficos entre distintas especies, poblaciones y ciclos de vida con distintas categorías (van Groenendael, et al., 1988 y Caswell, 1989).

En la figura 25c se presenta la matriz de elasticidad. En ella se observa que la mayor contribución relativa a la tasa de crecimiento se encuentra en la probabilidad de permanencia en las categorías I (0.35) y II (0.16).

La mayor frecuencia de orquídeas se encuentra en la categoría semillas, en ella se localizan el 99.9 % de los individuos. Este sesgo tan importante podría "enmascarar" la contribución de los intervalos restantes a la tasa de crecimiento. Con el fin de evaluar dicha contribución se eliminó en la matriz de transición esta categoría y además se modificaron las fecundidades en cada intervalo de tamaño, sustituyéndose la producción de semillas con el número de plántulas con que contribuye cada una de ellas a la población (fig. 26a).

En la matriz modificada la estructura estable de tamaños se alcanza en 10 años, correspondiendo a una λ de 1.31. Los valores de sensibilidad mayores por columna se presentan en la categoría de 2 a 10 pseudobulbos (clase I). Nuevamente en la clase III se encuentran los valores máximos de recepción (fig. 26b). A diferencia de la matriz 25b en este caso los órdenes de magnitud no son contrastantes entre los distintos elementos que conforman

a)

	P1	I	II	III		A
	0	0	1.16	11.25	X	45
	0.71	0.93	0	0		191
	0	0.07	0.76	0		62
	0	0	0.24	0.75		13

b)

	P1	I	II	III	
	0.1155	0.2126	0.0257	0.0199	C
	0.2143	0.3944	0.0477	0.0202	
	1.229	2.263	0.274	0.116	
	2.290	4.216	0.510	0.216	

c)

	P1	I	II	III
	0	0	0.023	0.011
	0.12	0.28	0	0
	0	0.115	0.158	0
	0	0	0.093	0.123

Fig. 26.- a) Matriz de transición de Lefkovich para individuos de *Laelia speciosa* en la Zona I. Se presentan las categorías de semillas (S), individuos con 2-10 seudobulbos (I), individuos con 11-20 seudobulbos (II) e individuos con 21 o más seudobulbos. La tasa de crecimiento fue 1.32.

b) Matriz de sensibilidad para la población de *Laelia speciosa*

c) Matriz de elasticidad para la población de *Laelia speciosa*

el modelo y proporcionalmente la probabilidad de permanencia en las categorías de tamaño I y II son las que más contribuyen a la tasa de crecimiento (fig. 26c).

- Tasa de crecimiento en la población de Laelia speciosa incluyendo la pérdida de individuos de 1988.

Como se había mencionado anteriormente, en mayo de 1988 en la Zona I después de un fuerte saqueo se perdieron varios individuos marcados. Con el fin de evaluar dicha pérdida y su efecto sobre la tasa de crecimiento se procedió a incluir dentro de la muestra inicial (50 individuos) a las 19 orquídeas perdidas, las cuales se clasificaron dentro de en alguna de las clases de tamaño establecidas.

En la figura 27a se muestra la matriz de transición con dichas características. En esta matriz se consideran las cinco clases de tamaño originales (semilla, plántula, I, II y III). Como se observa, la transición menor se encuentra en el paso de semilla a plántula (0.000022) y en el cambio de categoría I a II (0.046).

La estructura estable de tamaño se alcanza en un periodo de 11 años, correspondiendo a λ un valor de 0.916. Se aprecian los mayores índices de sensibilidad en la columna semillas (fig. 27b). En la matriz de elasticidad se observa que la permanencia dentro de los intervalos I y II tiene una mayor influencia en la tasa de crecimiento (fig. 27c).

a)

$$\begin{bmatrix}
 S & P1 & I & II & III \\
 0 & 0 & 0 & 52686 & 127324 \\
 2.2E-5 & 0 & 0 & 0 & 0 \\
 0 & 0.71 & 0.64 & 0 & 0 \\
 0 & 0 & 0.05 & 0.61 & 0 \\
 0 & 0 & 0 & 0.19 & 0.33
 \end{bmatrix}
 \times
 \begin{bmatrix}
 A \\
 2037134 \\
 45 \\
 191 \\
 62 \\
 13
 \end{bmatrix}$$

b)

$$\begin{bmatrix}
 S & P1 & I & II & III \\
 0.116 & 2.0 E-6 & 7.0 E-6 & 1.0 E-6 & 1.0 E-7 \\
 4720.43 & 0.1147 & 0.2928 & 0.044 & 0.015 \\
 5994.03 & 0.145 & 0.372 & 0.057 & 0.019 \\
 54931.82 & 0.649 & 2.117 & 0.331 & 0.112 \\
 30833.67 & 0.506 & 1.292 & 0.197 & 0.067
 \end{bmatrix}$$

c)

$$\begin{bmatrix}
 S & P1 & I & II & III \\
 0 & 0 & 0 & 0.064 & 0.052 \\
 0.115 & 0 & 0 & 0 & 0 \\
 0 & 0.114 & 0.26 & 0 & 0 \\
 0 & 0 & 0.108 & 0.222 & 0 \\
 0 & 0 & 0 & 0.042 & 0.022
 \end{bmatrix}$$

Fig. 27.- a) Matriz de transición de Leikovitch para individuos de *Laelia speciosa* en la Zona I.

En esta matriz se incluye en los cálculos los individuos perdidos en 1980. Se presentan las categorías de semillas (S), plántulas (P1), individuos con 2-10 pseudobulbos (I), individuos con 11-20 pseudobulbos (II) e individuos con 21 o más pseudobulbos. La tasa de crecimiento fue 1.17.

b) Matriz de sensibilidad para la población de *Laelia speciosa*

c) Matriz de elasticidad para la población de *Laelia speciosa*

Bajo el mismo contexto, pero eliminando la categoría semillas se llevo a cabo el mismo análisis, los resultados se muestran en la figura 28. Los menores valores de transición a semejanza del caso anterior (fig. 27a) corresponden al paso de la categoría I-II (fig. 28a). En cuanto a los índices de sensibilidad, éstos se distribuyen de igual forma que en la fig. 26b, siendo la columna de la categoría I la que suma el mayor puntaje en sensibilidad con respecto del resto. En la matriz de elasticidad la permanencia dentro de las clases I y II influye en mayor proporción sobre la tasa de crecimiento (fig. 28c).

Es importante hacer notar que en cualquiera de los casos anteriores se tiene magnitudes de fecundidad muy parecidas dentro de las matrices de elasticidad y generalmente se encuentran por abajo de los resultados de las probabilidades de transición o permanencia en una categoría. También es necesario remarcar que la presencia o exclusión de una categoría en un modelo matricial cambia el resultado de la tasa de crecimiento λ al alcanzarse la estructura estable de tamaños. Por otra parte, la probabilidad de transición plántula-clase I es en cualquier caso la más alta y nunca cambia debido a que este elemento se tomó de la curva de sobrevivencia de la cohorte de plántulas 1987.

a)

$$\begin{bmatrix} P1 & I & II & III \\ 0 & 0 & 1.64 & 11.25 \\ 0.71 & 0.64 & 0 & 0 \\ 0 & 0.05 & 0.61 & 0 \\ 0 & 0 & 0.19 & 0.33 \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} A \\ 45 \\ 191 \\ 62 \\ 13 \end{bmatrix}$$

b)

$$\begin{bmatrix} P1 & I & II & III \\ 0.135 & 0.223 & 0.035 & 3.009 \\ 0.191 & 0.364 & 0.043 & 3.013 \\ 1.543 & 2.941 & 0.349 & 0.102 \\ 2.300 & 4.384 & 0.520 & 0.152 \end{bmatrix}$$

c)

$$\begin{bmatrix} P1 & I & II & III \\ 0 & 0 & 0.035 & 0.009 \\ 0.14 & 0.22 & 0 & 0 \\ 0 & 0.13 & 0.21 & 0 \\ 0 & 0 & 0.10 & 0.05 \end{bmatrix}$$

Fig. 26.- a) Matriz de transición de Lefkovich para individuos de *Laelia speciosa* en la Zona 1. En esta matriz se incluyen en los cálculos los individuos perdidos en 1988. Se presentan las categorías de semillas (S), individuos con 2-10 pseudobulbos (I), individuos con 11-20 pseudobulbos (II) e individuos con 21 o más pseudobulbos. La tasa de crecimiento fue 1.32.

b) Matriz de sensibilidad para la población de *Laelia speciosa*

c) Matriz de elasticidad para la población de *Laelia speciosa*

DISCUSION Y CONCLUSIONES

El estudio demográfico en Laelia speciosa, tanto a nivel modular como de individuo genético, ha permitido conocer el desempeño de tres poblaciones sometidas a distintos grados de extracción en la región de Pátzcuaro, Michoacán, México. Los distintos estudios que se han llevado a cabo con plantas perennes tuberosas han remarcado la ausencia de estudios poblacionales, especialmente de tipo modular. Autores como Wells (1967 y 1981), Tamm (1972), Inge y Tamm (1988), Hutchings (1987 y 1989) y Mehrhoff (1989) han mencionado que, en muchas ocasiones, se podría explicar el comportamiento general de la población a través de estos cambios numéricos, muy especialmente al nivel modular. Por otra parte, se ha sugerido que esta clase de estudios es necesaria para plantear algunas alternativas de manejo para las especies en riesgo (Harvey, 1985).

Debido al carácter puntual y descriptivo de los estudios demográficos, se ha considerado que su alcance en la conservación de especies es limitada. No obstante, los resultados que reflejan los flujos numéricos en una planta o en una población, aunados al modelaje pueden darnos ciertas alternativas al variar algunas respuestas de la población como se verá más adelante. Asimismo, por ser estos métodos no destructivos permiten hacer registros repetidamente sobre los mismos individuos o poblaciones. La información específica sobre una especie es fundamental, especialmente en aquellas para las que no se tiene ningún antecedente, como en el caso de L. speciosa.

Patrón de distribución de Laelia speciosa

El patrón de distribución espacial de L. speciosa sobre los árboles de Quercus deserticola es agrupado casi en la totalidad de los estratos. Las variantes encontradas en los tres sitios de estudio probablemente se deban a la altura del dosel, número de ramificaciones por árbol y densidad de forófitos. Debido a que los trabajos enfocados a la distribución espacial de plantas epífitas se avocan principalmente a la diversidad de éstas, es difícil hacer alguna comparación con otra especie. Sin embargo, en Johansson (1974 y 1977) se ejemplifican las tendencias generales en la distribución de las plantas epífitas con algunas especies en particular. Tal es el caso de Polystachya leonensis que presenta un patrón de distribución semejante al de L. speciosa (estratos centrales del árbol). De acuerdo con el autor, son varios los factores que determinan los patrones de distribución de las especies epífitas y cita como los más importantes a la luz, la humedad y el sustrato. Es importante hacer notar que este último no es continuo y que depende de la distribución del árbol hospeder, su densidad, altura, ramificaciones, etcétera.

Considerando estos parámetros en L. speciosa, puede establecerse que la luz no es una limitante, ya que los sitios que habita son abiertos. Por otra parte en los tres sitios de estudio, la preferencia por los niveles centrales (ramas), protegidos y menos expuestos a la desecación indican que la humedad al parecer juega un papel muy importante en este aspecto. No obstante L.

speciosa presenta cierta tolerancia a la sequia puesto que en el período de marzo a junio (secas) estando los árboles sin follaje, no se observa un incremento en la mortalidad de individuos juveniles y adultos. De acuerdo con las prácticas hortícolas esta sequia favorece la floración de los adultos. Este comportamiento contrasta con las altas tasas de mortalidad observada en las plántulas durante esta época. La preferencia por alguno de los niveles en especial y la distribución contagiosa de L. speciosa probablemente esta relacionada con una mayor capacidad de retención de agua en la corteza del hospedero, con una alta insolación en las partes altas de las ramas y la localización de los "parches" de líquenes durante la dispersión.

Arquitectura de Laelia speciosa

La arquitectura de una planta puede ser registrada en términos generales por la posición de los meristemas, su potencial y su tiempo de desarrollo. Bajo esta perspectiva, se puede interpretar al crecimiento en términos de la acumulación y flujo de las unides de construcción o módulos (Hallé, et al. 1986). En L. speciosa el crecimiento es claramente estacional, asincrónico y en zig-zag. Los pseudobulbos (módulos) son anuales y con dos yemas de expansión. La arquitectura de la planta es rígida, a pesar de que las yemas de reserva pueden reemplazar a otras, manteniendo la forma original de la planta o formando ramas laterales. Se ha observado en plantas cultivadas de L. speciosa que las ramificaciones laterales son más comunes cuando hay traumatismo por el corte de pseudobulbos portando una

inflorescencia (fig. 14) o cuando se divide una planta para continuar su cultivo. Particularmente, dentro de las laelias mexicanas los horticultores consideran a L. speciosa como la especie con el crecimiento más rígido.

Generalmente, se ha considerado que las yemas latentes o de reserva son muy importantes en la demografía modular, debido a que representan un incremento potencial en el número de yemas de expansión (Noble, et al., 1979). Sin embargo, se ha observado que en algunos casos únicamente reemplazan meristemas perdidos como sucede en Carex arenaria y Croomia pauciflora (Noble, et al., 1979 y Tomlinson, 1970 en Noble, et al., 1979). Este comportamiento en las plantas clonales da como resultado una población estable de módulos, en otras palabras no hay un incremento o son bajas las fluctuaciones en el número de brotes en el tiempo. En L. speciosa, a pesar de poderse activar yemas de reserva de pseudobulbos traseros y continuar el crecimiento de la rama principal, no se observan incrementos en el número de pseudobulbos (Apéndice A, tabla 9). Estos resultados pueden aplicarse al menos para las tres últimas cohortes de pseudobulbos, aún para la Zona III, donde debido a la alta perturbación podría esperarse un incremento de módulos.

En lo referente a las yemas de reserva o latencia, es importante hacer notar que pueden ser consideradas en cierto modo como equivalentes a los bancos de semillas, por permanecer largos periodos en letargo y permitir la expansión de un individuo equiparado con una población. Sin embargo, a diferencia de las

semillas que aumentan la variabilidad genética en una población. éstas perpetúan un genotipo exitoso. No obstante, recientemente se ha reconocido que pueden existir mutaciones somáticas que den cierta variación al genoma de un módulo (Buss, 1985, Tuomi y Vouricello, 1989), aunque no necesariamente se expresan fenotípicamente.

La longevidad para la yemas de reserva en *L. speciosa* al parecer es muy amplia, ya que se han encontrado ramificaciones jóvenes en pseudobulbos traseros muy viejos. Sin embargo, la mayoría de las ramificaciones generalmente se presentan de la parte media de la planta en adelante y aunque ésta no es una regla, muy probablemente todo depende del momento en que se presenta alguna alteración en la planta. En otras palabras, las ramificaciones laterales se presentan tanto en plantas juveniles como adultas, aunque más frecuentemente en estas últimas.

La actividad de las yemas de expansión y por tanto la producción de brotes está potencialmente correlacionada con las conexiones de los entrenudos (Noble et al., 1979). Cook (1983), Porter (1983), Turkington (1983) y Pitelka, et al. (1985) hacen notar que las conexiones fisiológicas en las plantas clonales tienen implicaciones ecológicas muy importantes que se reflejan en los patrones demográficos. Por ejemplo, la muerte o el nacimiento de un módulo no tiene igual significado en una especie integrada que en una aislada fisiológicamente (Cook, 1983). En los individuos con módulos interconectados existe una estrecha relación entre estos dos eventos. En ellos el nacimiento de un módulo implica

generalmente la muerte de otro. En el caso de la "flor de corpus" no es muy claro este "trueque", principalmente entre los individuos jóvenes, ya que las tasas de mortalidad en los pseudobulbos son muy bajas. Sin embargo, en los adultos y algunos juveniles este costo podría ser el resultado de la activación discontinua de los "frentes" de expansión aunado con las características del microambiente donde se desarrolla el módulo. Es necesario llevar a cabo estudios comparativos mas detallados sobre el crecimiento de L. speciosa, de tal manera que sea posible particularizar algunas características del patrón de desarrollo que distingan a las poblaciones silvestres sujetas a alguna forma de manejo, de aquellas sin extracción o bajo condiciones de invernadero.

La edad en Laelia speciosa

Para determinar la edad de L. speciosa existen principalmente dos limitantes: los problemas en los modelos de regresión lineal utilizados para la rectificación de la edad de los individuos y las ramificaciones laterales en las plantas, especialmente en los individuos adultos.

Los modelos de regresión simple a pesar de tener un coeficiente de determinación muy elevado ($R^2 > 90\%$), presenta una superposición de varianzas, lo cual reduce la confianza en ellos. Esta superposición de varianzas no se observa en las graficas debido a que se graficó el error estándar (E.E.). De igual

forma. en algunos casos el modelo fue insuficiente para interpolar la edad de los individuos fracturados. Es decir, durante el censo se registraron individuos que presentaban tamaños de pseudobulbos iniciales mayores a los rangos del modelo. lo que significa que en algunos casos se la edad de la planta fue subestimado.

Por otra parte, el número de ramas por planta también dificultó la estimación de la edad en las plantas, especialmente porque la presencia de ramas trae como consecuencia un incremento en la probabilidad de que la yema de renovación no se active anualmente, significando nuevamente una subestimación de la edad estimada.

El error en la estimación de la edad de *L. speciosa* se ve menguado al considerar el modelo de construcción arquitectónico. Particularmente si consideramos que en esta especie la interconexión de los pseudobulbos a través del rizoma facilita el reconocimiento de la rama principal en individuos con ramas laterales. Una vez reconocida esta rama y bajo el supuesto de que anualmente se produce un pseudobulbo, la acumulación de módulos en ella representa la edad del individuo. Asimismo, la apariencia de los pseudobulbos y la presencia de vainas dan indicios de que tan recientes son y si corresponden o no a una cohorte determinada.

Componentes reproductivos de L. speciosa

a) producción de flores y frutos

Las observaciones realizadas sobre los periodos de floración y fructificación muestran que el comportamiento reproductivo de L. speciosa es claramente estacional y la reproducción más o menos anual. El período reproductivo coincide en su fase activa (floración-polinización) con la época seca. Esta sincronía es común en los bosque cañicifolios y se ha sugerido que las flores son una fuente importante de agua y néctar para los polinizadores, aumentando las probabilidades de cruzamiento entre los individuos de una especie (Oyama, 1987). De acuerdo con las características de las flores de L. speciosa, durante la época de "secas" éstas pueden ser fuente importante de agua pero no de néctar, ya que éste no ha sido detectado (Soto, com. pers.). La floración al final de la época de secas es seguida por las primeras lluvias, cuando la planta aún está en antesis, probablemente la disponibilidad de agua en este momento disminuye la probabilidad de abortos en los frutos y por otra parte aumenta la probabilidad para su desarrollo y maduración.

La producción de flores y especialmente de frutos representa una transacción entre la asignación de energía para el crecimiento y mantenimiento vs. la reproducción (Wyatt, 1982. en Robertson y Wyatt, 1990). Este trueque en algunas orquídeas se manifiesta anualmente con una producción diferencial de flores. En Ophrys apifera, Cyclopogon chranchoides y Platantera ciliaris, por

ejemplo, son escasos los individuos que producen flores en dos años consecutivos, hecho que está estrechamente relacionado con el tamaño y acumulación de fotosintatos en estructuras de almacenamiento (Bierzichudek, 1982; Wells y Cox, 1989; Calvo, 1990 y Robertson et al., 1990).

La relación "costo-beneficio" en L. speciosa no es muy clara. A diferencia de las especies antes mencionadas, en L. speciosa ca. del 40 % de los individuos que florecen en un año vuelven a hacerlo al año siguiente, aún los individuos que fructifican. Este comportamiento en la reproducción podría ser el resultado tanto del vigor de la planta parental como de la semiautonomía de cada módulo en un individuo. Es decir, el abastecimiento de nutrientes para la floración y mantenimiento de frutos podría ser obtenido tanto de los pseudobulbos traseros, a través del flujo entre las uniones de los rizomas, como a través de las raíces de cada pseudobulbo respondiendo a las condiciones locales.

Los resultados proporcionalmente altos en la reproducción de los adultos marcados contrastan ampliamente con el nivel poblacional. De acuerdo con el censo de 1987, las orquídeas reproductivas representan únicamente el 6 %, 5 % y 2 % de la población total en los sitios I, II y III respectivamente. En valores absolutos estos porcentajes representan 18, 28 y 1 individuos reproductivos para cada uno de los sitios. Al analizar la producción de frutos se observa el mismo patrón. En consecuencia, se puede decir que un número pequeño de individuos es el que contribuye al acervo genético de la población. Calvo (1990a).

reporta resultados semejantes para Cyclopopogon cranioides y menciona que se desconocen los posibles efectos de dicho comportamiento en una población, por lo que debe ser investigado.

La cuestión anterior y la falta de claridad en los resultados a nivel modular y poblacional hacen necesario un estudio en el que se reconozca la relación costo-beneficio entre el crecimiento y mantenimiento vs. reproducción, en el que se consideren las consecuencias de la reproducción de nuevas cohortes de pseudobulbos y la sobrevivencia de los módulos traseros. De igual forma también se deben reconocer las mismas consecuencias en la transición de los individuos prerreproductivos a reproductivos, además de describir a detalle el flujo de los pseudobulbos. Asimismo, es necesario correlacionar los estudios anteriores con el nivel poblacional.

b) Mecanismos de polinización en L. speciosa.

La producción de frutos necesariamente requiere de un vector para llevarse a cabo. Bombus sp. se ha reconocido como el polinizador efectivo de L. speciosa (Bonilla, manuscrito y Halbinger, com. pers.). sin embargo no se observó durante el período de estudio y las visitas de otros insectos fue casi nula. No obstante, varias de las plantas marcadas produjeron frutos. Son varios los autores que reportan resultados semejantes, en cuyos trabajos se observa fructificación en el campo pero se desconoce al polinizador (Schemcke, 1980; Ackerman y Montero, 1985; Ackerman, 1989). Como las observaciones se realizaron

durante el día, posiblemente exista algún polinizador crepuscular o se necesite de un período mayor de observación.

Los insectos que no tienen un patrón específico de forrajeo pueden jugar un papel importante en la polinización de flores, especialmente en los sistemas de polinización por decepción. Tal es el caso de Calypso bulbosa, que se caracteriza porque las plantas florecen al inicio de la primavera y son polinizadas por abejorros recientemente eclosionados (Ackerman, 1981 en Ackerman, 1987). En L. speciosa, con igual sistema de polinización, podría darse el patrón antes descrito, ya que esta planta es la única epífita, y probablemente la única de su comunidad, en floración a finales de la época de sequía, además de que porta flores de gran tamaño, de color llamativo (rosa-púrpura) y de desplegarlas durante aproximadamente 20 días. Sin embargo, aunque este pudiera ser el patrón de polinización en esta orquídea, es claro que la baja producción de frutos es consecuencia de la baja densidad o baja actividad de los insectos polinizadores más que de la insuficiencia de polen, de acuerdo con la alta proporción de plantas reproductivas sin frutos y de los resultados del experimento de autocompatibilidad (AC) (tabla 5).

En aproximadamente la tercera parte de las orquídeas el sistema de polinización por engaño explica la baja producción de frutos (Ackerman, 1986b y Gill, 1989 en Calvo, 1990). Como se había mencionado anteriormente, en el caso de L. speciosa existen al menos dos factores que le permiten competir por los polinizadores: el tamaño y el color de sus flores. Sin embargo,

de acuerdo con Calvo (1990) las evidencias sobre el efecto de estos dos factores en la producción de frutos es escasa y contradictoria. La mayor parte de las plantas de L. speciosa permanecen sin fructificar pero a pesar de ello, no se descarta la idea de que el tamaño de la inflorescencia y el color pudieran tener algún efecto en dicha producción. Tal es el caso de Calopogon tuberosus (Firmage y Cole, 1988 en Calvo, 1990) y Aspasia principissa (Zimmerman y Aide, 1989), aunque también existe la contraparte como en Brassavola nodosa (Schemske, 1980).

En los sistemas por engaño la forma, tamaño, color y despliegue de las flores tienen gran importancia como fuente de atracción para los polinizadores. La escasa información sobre los mecanismos de polinización en L. speciosa hacen necesario un estudio más profundo sobre estos parámetros y sus causas y consecuencias en términos de la historia de vida de la especie. En L. speciosa y en varias otras poblaciones de orquídeas (Ackerman y Montalvo, 1990; Calvo, 1990), la baja proporción de frutos y el número alto de individuos sin fruto apoyan la hipótesis referente a una baja densidad de polinizadores, hecho que limita el éxito reproductivo de la especie en el corto plazo. Esta limitación puede verse compensada con una alta producción de semillas por fruto (Calvo, 1990). Cabe aclarar que se han reportado variaciones en el número de semillas por fruto dependiendo del tipo de polinización. Por ejemplo, Eguiarte (1987) reporta un menor número de semillas en frutos de Manfreda brachystachya (Amarilidaceae) autopolinizados. De acuerdo con el autor, este resultado es un reflejo de los genotipos homogámicos

con viabilidad reducida. Ackerman y Montero (1987) reportan datos similares para Oncidium variegatum y Ionopsis utricularis, y añaden que el aborto de frutos también puede ser consecuencia de la insuficiencia de la energía para mantenerlo hasta completar su desarrollo.

En L. speciosa no se reconocieron las variaciones en el número de semillas por fruto de acuerdo con el tipo de polinización, únicamente se determinó el promedio de semillas por capsula. Básicamente por la producción muy baja o nula de frutos en cada una de las poblaciones muestreadas, e.g. la Zona III, y porque L. speciosa está en riesgo. Para las especies clasificadas bajo esta categoría tal vez no sea necesario determinar exactamente el número de semillas por fruto, probablemente sea más importante determinar la viabilidad de las semillas producidas bajo los distintos sistemas de polinización y el número de frutos obtenidos a partir de éstas. De igual forma, si se ha reconocido que esta fase del ciclo de vida es fundamental en la permanencia de la población, entonces interesa más obtener un alto número de frutos a través de cualquier sistema de polinización, por tanto de semillas, para mantener la población. No obstante, la procedencia del polen es importante ya que puede incrementar la probabilidad de aborto u homogeneizar genéticamente a la población.

Otro de los factores que influye en el número de semillas por fruto es la eficiencia de la polinización. En Schomburgkia tibicinis se ha reportado una baja eficiencia en la depositación

de polinos en el estigma, la relación entre las visitas y la depositación es de 3:1 (Rico-Gray y Thien, 1987). En L. speciosa, se desconoce esta relación y también se desconoce el número de polinarios y núcleos celulares necesarios para llevar a cabo la fecundación exitosa de los óvulos, ya que en los tratamientos de polinización se introdujeron los ocho polinarios en el estigma.

c) Contribución reproductiva de L. speciosa.

A nivel poblacional únicamente los individuos de las clases de edad III (13-18 años) y IV (19-24 años) contribuyen al mantenimiento de la población con la producción de semillas. Como se había mencionado anteriormente, aunque no se tiene muy clara la relación costo-beneficio del evento reproductivo al parecer ésta es alta, ya que la reproducción se observa en plantas mayores a los 10 años y son escasos los individuos que se reproducen dos veces consecutivas. Este comportamiento de acuerdo con Bierzychudek (1982), Wells y Cox (1989), Calvo (1990) y Robertson et al. (1990) está estrechamente relacionado con el tamaño y acumulación de fotosintatos en estructuras de almacenamiento. En L. speciosa se ha calculado como edad promedio para la primera reproducción los 16 y 19 años en las zonas I y II respectivamente. Al alcanzar esta edad las plantas están formadas por una cadena de pseudobulbos estrechamente relacionados que pueden mantener al individuo y asegurar su sobrevivencia después de la reproducción.

La ausencia de individuos produciendo semillas en intervalos mayores de edad no implica un decremento o ausencia reproductiva, muy probablemente esté relacionado con los costos de reproducción de dicho evento aunado al bajo porcentaje de polinización. Es decir, durante el censo se reconocieron orquideas con edades menores y superiores a los intervalos de edad III y IV que produjeron flores pero no fructificaron durante 1986. Asimismo, fuera de la superficie de censo se reconocieron individuos por arriba de los 24 años que producían semillas. Por otra parte, probablemente la escasez de estos individuos también este en relación con la extracción de individuos durante la época de floración.

Finalmente, es necesario realizar un estudio más profundo para determinar claramente si con el incremento en la edad se observa un aumento en el volumen de los frutos y por tanto en el número de semillas y determinar su relación con los costos de reproducción.

Germinación y establecimiento de plántulas

La dispersión de las semillas en L. speciosa y de cualquier especie anemócora es muy azarosa. Esto significa que existen varios factores que intervienen en dicho evento, los cuales pueden afectar significativamente la tasa y eficiencia de la dispersión (Waller, 1988). Uno de los principales factores es la heterogeneidad espacial. En el caso de L. speciosa esta

heterogeneidad espacial se relaciona con la distribución de las plantas, árboles hospederos y la velocidad del viento. Asimismo, en este contexto también podría incluirse la presencia de sitios seguros para el establecimiento de la especie.

Se ha reconocido que la transición de semilla a plántula es un evento de alto riesgo (Solbrig, 1980; Wells, 1981 en Harvey, 1985). Por ejemplo en L. speciosa la dispersión ocurre entre abril y junio, poco antes de iniciarse las lluvias y durante ellas. Debido a que en las semillas no se observaron apéndices de anclaje al hospedero, la posibilidad de que las semillas sean "lavadas" aumenta, no obstante la gran cantidad de figuras en la corteza de Quercus deserticola (hospedero). De igual forma, aunque las semillas pueden ser abundantes, son muy pequeñas y sin endospermo, por lo que necesitan ser infectadas por un hongo micorrizico para germinar (germinación simbiótica).

Burgeff (1909, en Handley y Pegg, 1989) menciona que durante la germinación existe especificidad, uno a uno, entre la orquídea y la micorriza; sin embargo, este punto de vista está cambiando. Handley y Pegg (1989) hacen notar que esta interacción debe considerarse más en términos ecológicos (costo-beneficio) y no como una interacción específica (especie-especie). Por ejemplo, se debe considerar que la micorriza no sólo es importante para la germinación, también lo es durante el crecimiento de las plántulas, juveniles e individuos adultos debido al intercambio de sustancias (Handly y Pegg, 1988).

Dadas las dimensiones de las semillas, las plántulas emergidas son pequeñas (3-5 mm) y pueden perderse por sequías, anegamiento, daño mecánico y depredación (Hutchings, 1989). Uno de los factores más importantes que no cita Wells (1981) es la presencia de sitios seguros ("safe sites"). De acuerdo con Harper (1977), los patrones de reclutamiento en las poblaciones vegetales pueden estar regulados por la disponibilidad de sitios seguros para la germinación de semillas.

El éxito en la germinación de L. speciosa parece estar relacionado con las condiciones microambientales. La presencia de manchones de líquenes sobre las ramas de los árboles hospederos puede ofrecer un sitio seguro para la germinación. Asimismo, el cuerpo rugoso del líquen representa un sitio de "anclaje" y protección para las semillas. Por otra parte, el carácter higroscópico del líquen representa menores fluctuaciones de humedad durante la época de secas. C

Es importante señalar que en varias orquídeas, a pesar de la alta producción de semillas, la población se mantiene vía el crecimiento vegetativo. Por ejemplo, Tamm (1972) reporta que la producción de plántulas es baja o rara en Dactylorhiza incarnata, D. sambucina, Listera ovata y Orchis mascula, lo mismo sucede en Spiranthes spiralis (Wells, 1967), Tipularia discolor (Whigham y McWethi, 1980) y Ophrys sphegodes (Hutchings, 1987 y 1989). En L. speciosa podría suceder lo mismo, ya que durante los tres años de estudio únicamente se observó un número máximo de 216 nuevas plántulas en 1987. Durante 1988 las plántulas se presentan en

menor número. Esto podría ser una consecuencia de la historia de vida de esta especie. Es decir, en las especies iteróparas de larga vida existen ciertas limitantes en la producción de semillas como consecuencia de la alta inversión energética en la propagación vegetativa, resultando en un éxito reproductivo insostenible o fluctuante a largo plazo (Ackerman y Montalvo, 1990).

Crecimiento poblacional de Laelia speciosa

Uno de los principales problemas al realizar los estudios demográficos es la dificultad de establecer las categorías en que se divide una población para su análisis. En L. speciosa este problema se abordó tomando en cuenta los estadios de desarrollo más claros en el ciclo de vida de la especie. Es decir, se consideraron fases muy específicas para construir el modelo como son los estadios de semilla y plántula. Asimismo, como en L. speciosa existe una buena correlación entre el tamaño (número de pseudobulbos) y la edad de los individuos, se pueden utilizar ambos parámetros en el modelo. En este caso y porque en muchas plantas perennes la edad generalmente no refleja el comportamiento demográfico de la especie se procedió a dividir a la población en intervalos de tamaño (número de pseudobulbos), para lo cual se consideraron los rangos de tamaño en los que se llega a la fase reproductiva y las frecuencias absolutas de los individuos muestra (50). La clasificación por categorías de tamaño permite incluir los pseudobulbos de las ramas alternas, hecho que no se permitía al reconocer únicamente la edad.

L. speciosa puede considerarse un organismo "ideal" para llevar a cabo trabajos demográficos, específicamente porque cualquier evento en el desarrollo de la planta queda plasmado en sus estructuras. Si bien en este tipo de especies es posible hacer inferencias confiables a partir de un sólo censo de la población, cabe remarcar que son necesarios estudios a largo plazo, especialmente si se pretenden hacer predicciones sobre el comportamiento futuro de la población. Asimismo, la serie de hipótesis sobre el comportamiento de la población deberán ser probadas preferentemente en una misma población y de manera rigurosa.

a) El modelo

Incluir o eliminar a la clase de las semillas en un mismo modelo puede modificar los valores de la tasa de crecimiento de la población de L. speciosa. Estos cambios significan para la población un incremento o una caída rápida o lenta según el caso. De acuerdo con los modelos propuestos, el eliminar esta categoría implica un tasa de crecimiento mayor para la población (fig. 25 y 26). Bajo esta perspectiva, queda claro que existen eventos críticos que dibujan el comportamiento de una especie, que de no ser tomados en cuenta ocasionan graves errores en los cálculos y predicciones para una población.

En L. speciosa al iterar la matriz donde no se incluye la fase de semillas y alcanzar una estructura estable de edades se obtiene

una $\lambda = 1.32$. Sin embargo, al modificar la matriz incluyendo la fase de las semillas, tenemos un descenso en λ a 1.17. No obstante las variaciones en la tasa de crecimiento se presenta un comportamiento semejante en ambas matrices si se comparan los índices de elasticidad. Es decir, aunque los porcentajes con que contribuyen cada uno de los elementos de la matriz a la tasa de crecimiento sean un poco distintos se mantiene un mismo patrón, en el cual las probabilidades de permanencia en las clases I y II tiene mayor peso relativo sobre λ (fig. 25c y 26c).

Esta permanencia dentro de una misma categoría se puede explicar si se toma en cuenta el lento crecimiento en las plantas. En otras palabras, si un individuo de la categoría I cuenta con solo dos pseudobulbos tardará ca. de 8 años para pasar a otro intervalo de tamaño. Asimismo, si consideramos que la mayor parte de individuos de la Zona I (aprox. 70 %) presentan 2-10 pseudobulbos, se clarifican estos resultados. De igual forma la tasa de mortalidad registrada en las plantas marcadas es nula por lo que las probabilidades se mantiene altas para estas coordenadas.

En lo referente a los valores máximos de sensibilidad, estos se localizan en la transición de semilla a plántula (fig. 25b). Este resultado seguramente está relacionado con los factores que intervienen durante la dispersión anemócora de las semillas, con el espacio discontinuo donde pueden establecerse y con los distintos efectos mecánicos y biológicos que las afectan (ver distribución espacial de L. speciosa).

En la fase de plántulas *L. speciosa* tiene altas probabilidades de sobrevivir y pasar a la siguiente categoría ($P = 0.71$). Probablemente este comportamiento este relacionado, como ya se mencionó anteriormente, con la presencia de capas de líquenes, las cuales protegen a las plántulas de los cambios físicos drásticos.

La contribución relativa de la fecundidad y el crecimiento vegetativo a la tasa de crecimiento es muy semejante (fig. 25c y 26c). La población se esta manteniendo a través de ambas vías. Es importante mencionar que este análisis en la población es ponderado, ya que el cálculo se realizó a partir de la fecundidad promedio (semillas ó plántulas) en la población muestra. Esto significa que se estandarizan los valores máximos y mínimos tanto en la producción de semillas como en el establecimiento de nuevas plántulas para distintos años. En otras palabras, con esta estandarización se "obscurcen" las fluctuaciones del éxito reproductivo en el largo plazo. Dado que en una especie dichas variaciones anuales pueden ser resultado de la asignación diferencial de recursos y de factores climáticos, la comprensión de estos parámetros y su efecto sobre el éxito reproductivo de la especie debería reflejarse en el manejo de sus poblaciones para su conservación.

Con base en el modelo de Lefkovitch ajustado a *L. speciosa* y se puede establecer que la población de *L. speciosa* esta creciendo en el tiempo, aún cuando se modifiquen los valores de

fecundidad simulando un incremento en la extracción de flores (tabla 10). Bajos estas consideraciones la población continua creciendo o se mantiene muy cerca del equilibrio. El crecimiento de debe esencialmente al crecimiento vegetativo. Es decir, el reclutamiento de nuevos individuos genéticos se ve afectado bajo estas circunstancias, seguramente esta dinámica es la que se da lugar en el Sitio III.

De acuerdo con lo anterior, la tasa de incremento poblacional se ve afectada por las variaciones en las fecundidades, lo cual implica limitaciones en el reclutamiento de nuevos individuos genéticos. Ante esto, es necesario establecer regimenes de manejo en los cuales se reduzca el corte de plantas en floración y se promueva la polinización manual controlada para que sea posible impulsar la conservación de L. speciosa. Con lo anterior, se pretende evitar la "depredación" de plantas adultas antes y después de la floración, debido a que esta actividad tendría consecuencias en la tasa neta de crecimiento de la población (tabla 10). Asimismo, otra de las limitantes con gran peso en el crecimiento de la población es la fase de establecimiento, de tal forma que sería necesario tomar las medidas pertinentes para evitar las grandes pérdidas a este nivel. Una de las posibles medidas sería propagar las semillas in vitro y más tarde reintroducirlas a su medio ambiente natural; otra medida sería "dispersar" las semillas manualmente sobre los "parches" de líquenes, de tal manera que se incremente su probabilidad de sobrevivencia.

Tabla 18.- Efecto del decremento de la fecundidad en la tasa de crecimiento (lambda) en la poblacion de *Laelia speciosa*.
El decremento simula el corte de flores o el descenso en el reclutamiento de plantulas.

% de decremento	senillas	plantulas
25	1.14	1.27
50	1.11	1.22
75	1.05	1.14

El crecimiento vegetativo tiene gran relevancia en el mantenimiento de la población. La activación anual de una o más yemas de expansión permiten la permanencia de los genotipos ya establecidos y también representa nuevas oportunidades para la reproducción sexual al formarse nuevas ramas.

Si bien el modelo matricial propuesto para L. speciosa aunque es muy simple por no incorporar a detalle las características de la dinámica de la población, nos brinda información muy clara sobre los aspectos que limitan el crecimiento de la población. Asimismo, nos da idea de cuales podrían ser las alternativas más próximas para el manejo de la especie. Cabe señalar que a pesar de la simpleza del modelo se comparten resultados semejantes con modelos comparativamente más complejos, como sería el caso de Waite (1989). Sin embargo, es importante señalar que algunos resultados serán más claros al incluir un mayor número de variables en el modelo con el consiguiente esclarecimiento de las estrategias a seguir.

b) Modificaciones al modelo

Aún cuando se incorporan los individuos perdidos durante 1988 a la población muestra se presenta un comportamiento semejante al antes descrito. Los valores de elasticidad mayores se presentan en las categorías I y II. Como se explicó anteriormente este resultado está relacionado con el lento crecimiento de la planta y con las densidades altas de individuos dentro de estas categorías.

Por otra parte, no obstante el fuerte saqueo de plantas adultas y la pérdida de juveniles por pisoteo, se tiene que la población se mantiene en el equilibrio o muy cerca de este, dependiendo de la incorporación o no del estadio semillas. Nuevamente se observa que la contribución, ya sea a través de semillas o crecimiento vegetativo es muy parecida.

En lo referente a las implicaciones en la dinámica de la población se puede decir que, el saqueo de individuos totales implica descensos tanto en la probabilidad de pasar de una categoría y de permanecer en una clase de tamaño, como la menor probabilidad de reproducirse.

El saqueo de individuos completos en la población afecta principalmente de tres maneras a la población: en la probabilidad de permanencia en un mismo intervalo de tamaño, en la probabilidad de transición de una categoría a otra y en la contribución de la semillas o plántulas a la población. Si en lugar de haber eliminado a estas orquídeas de la población se hubieran cortado los 2 o 3 pseudobulbos más recientes se tendría un retroceso a otra categoría de tamaño, lo cual probablemente afectaría menos a la población.

Finalmente, es importante destacar que este tipo de estudios representa una herramienta muy importante en la conservación y preservación de las especies en riesgo dadas sus características no destructivas y predictivas.

BIBLIOGRAFIA

- Ackerman, J.D. 1986. Mechanisms and evolution of food-deceptive pollination systems in orchids. *Lindleyana* 1:108-113
- Ackerman, J.D. 1987. Orchid conservation strategies: An ecological viewpoint. pp. 101-105. En: Proceedings of the 12th World Orchid Conference. Kamazo S. and R. Tanaka Eds.)
- Ackerman, J.D. 1989. Limitations to sexual reproduction in Encyclia krugii (Orchidaceae). *Syst. Bot.* 14:101-109.
- Ackerman, J.D. y J.C. Montero. 1985. Reproductive biology of Oncidium variegatum: moon phases, pollination, and fruit set. *Am. Orchid Soc. Bull.* 54:326-329.
- Ackerman, J.D. y A.M. Montalvo. 1990. Short- and long-term limitations to fruit production in a tropical orchid. *Ecology* 71:263-272
- Andersen, T.F., B. Cohansen, I. Lund, F.N. Rasmussen, H. Rasmussen, y I. Sørensen. 1988. Vegetative architecture of Eria. *Lindleyana* 3(3):117-132.
- Anónimo. 1974. Geografía del Estado de Michoacán. Física Humana-Economía. Gobierno del Estado de Michoacán. Morelia Michoacán. México.
- Arditti, J. M. Arditti, R. Ernst, y On M. C. 1986. Some structural and physiological features which facilitate the survival of orchids. pp. 102-105. En: Proceedings of the 11th World Orchid Conference. (Eds.)
- Barkham, J. P. 1980. Population dynamics of the wild daffodil (Narcissus pseudonarcissus L.). I. Clonal growth, seed reproduction, mortality, and the effects of density. *J. Ecol.* 68, 607-633.
- Begon, M., J. Harper y C. Townsend. 1986. Ecology: Individuals, Populations, and Communities. Backwell Scientific Publications, Oxford. pp. 123-163.
- Begon, M. y Mortimer. 1984. Population Ecology. A Unified Study of Animals and Plants. Backwell Scientific Publications. London. pp. 1-60.
- Bell, A. 1991. Plant Form: An Illustrated Guide to Flowering Plant Morphology. Oxford University Press. 339 p.

- Bello, M. A. y J.-N. Labat. 1987. Los encinos (Quercus) del Estado de Michoacán, México. Collection de Etudes Mesoamericanas. Serie II-9. Cuadernos de estudios Mesoamericanos. Ed. Centre d'Etudes Mexicaines et Centroamericanas, S.A.R.H. e I.N.I.F.A.P.
- Bennett, B. 1986. Patchiness, diversity, and abundance relationships of vascular epiphytes. *Selbyana* 9:70-75.
- Benzing, D. 1978. Germination and early establishment of Tillandsia circinata Sch. (Bromeliaceae) on some of its host and other supports in Southern Florida. *Selbyana* 5(1):95-106.
- Benzing, D. 1981. The population dynamics of Tillandsia circinata (Bromeliaceae): Cypress crown colonies in Southern Florida. *Selbyana* 5(3-4):256-263.
- Benzing, D. 1981. Why is Orchidaceae so large, its seeds so small, and its seedlings micromorphic?. *Selbyana* 5(3-4):241-242.
- Benzing, D. 1983. Vascular epiphytes: a survey with special reference to their interactions with other organisms. En: Tropical rain forest: ecology and management. S.L. Sutton, T.C. Whitmore y A.C. Chadwick (Eds.). *Brit. Ecol. Soc. Special Pub. Ser. No. 2*:11-24.
- Benzing, D. y D.W. Ott. 1981. Vegetative reduction in epiphytic Bromeliaceae and Orchidaceae its origin and significance. *Biotropica* 13(2):131-140
- Berg, K. 1987. Population dynamics of Erisium menziesii, a facultative biennial mustard. pp. 351-357. En: Conservation and Management of Rare and Endangered Plants. Thomas and Elias (Eds.). The California Native Plant Society, California, USA.
- Bierzzychudek, P. 1981. Pollinator limitation of plant reproductive effort. *Am. Nat.* 117:838-840
- Bonilla, M. Laelia grandiflora (La Llave & Lex.) Lindley: Nombre correcto para la especie tipo del género Laelia. Manuscrito no publicado.
- Buss, L.W. 1985. En: Population Biology and Evolution of Clonal Organisms. J.B.C. Jackson, L. W. Buss y R. C. Cook (Eds.). Yale University Press, New Haven.
- Calderón, G. 1978. Estudio Geográfico del Municipio de Pátzcuaro. Tesis (Geografía), Facultad de Filosofía y Letras, UNAM, México, D.F.
- Calvo, R. N. 1990a. Four-year growth and reproduction of Cyclopogon cranichooides (Orchidaceae) in south Florida. *Am. J. Bot.* 77:736-741.

- Calvo, R. N. 1990b. Inflorescence size and fruit distribution among individuals in three orchid species. *Am. J. Bot.* 77(10):1378-1381.
- Calvo, R. N. y D. C. Horvitz. 1990. Pollinator limitation, cost of reproduction, and fitness in plants: a transition-matrix demographic approach. *Amer. Nat.* Vol 136:499-516.
- Caswell, H. 1989. Matrix Population Models. Sinauer Associates, Inc. Publishers Sunderland, Massachusetts. pp. 328.
- Cook, R. 1983. Clonal plant population. *American Scientist* Vol.71: 244-253.
- Crouse, D. T. L. B. Crowder, y H. Caswell. 1987. A stage-based population model for loggerhead sea turtles and implications for conservation. *Ecology* 68:1412-1423.
- Dressler, R. L. 1981. The Orchids: Natural History and Classification. Harvard University Press, Cambridge.
- Durrell, L. 1986. State of the Ark: An Atlas of Conservation in Action. O. Gala Book. Gala Books Ltd., London.
- Eguiarte, L.E. 1983. Biología floral de Manfreda brachystachya (Cav.) Rose en el Pedregal de San Angel, México. D.F. Tesis (Biología), Facultad de Ciencias, UNAM.
- Fiedler, P. L. 1987. Life history and population dynamics of rare and common mariposa lilies (Calochortus purpureus: Liliaceae). *J. Ecol.* 75,977-995.
- Flores-Villela, O. y P. Geréz. 1988. Introducción. pp. 3-10. En: Conservación en México: Síntesis sobre Vertebrados Terrestres, Vegetación y Uso del Suelo. O. Flores-Villela y P. Geréz (Eds). INIREB, Conservación Internacional. México.
- Frei, S.J.K. y C. H., Dodson. 1972. The chemical effect of certain bark substrates on the germination and early growth of epiphyte orchids. *Bull. Torr. Bot. Club* 99(6):301-307.
- Garay, L. A. 1960. On the origin of the Orchidaceae. *Bot. Mus. Leaflet*. 19:57-96.
- García-Franco, J.G. 1985. Densidad y Patrón Espacial a través de un Gradiente Altitudinal de Algunas Especies Epífitas del Género Tillandsia (Bromeliaceae) en una parte de los Altos de Chiapas. Tesis (Biología), Facultad de Ciencias, UNAM, México D.F.

- García-Franco, J.G. y Peters, Ch. M. 1987. Patron espacial y abundancia de Tillandsia spp. a través de un gradiente altitudinal en los altos de Chiapas, México. Brenesia 27: 35-45.
- García, E. 1988. Modificaciones al Sistema de Clasificación de Köppen. Instituto de Geografía, UNAM, México, D.F., México.
- Gómez, J. C. 1977. Geografía Turística del Estado de Michoacán de Campo. Tesis (Geografía), Facultad de Filosofía y Letras, UNAM, México D.F.
- Gregg, K.B. 1978. The interaction of light intensity, plant size and nutrition in sex expression in Cycnoches (Orchidaceae). Selbyana: Vol. II(2-3):210-223.
- Hallé, R., R. A. A. Oldeman y P. B. Tomlinson. 1986. Tropical Trees and Forest: An Architectural Analysis. Spring Verlag, Berlin.
- Handley, G. y G.T. Pegg. 1989. Host-fungus relationships in orchid mycorrhizal systems. pp. 57-72. En: Pritchard, H. W. (ed). Modern Methods in Orchid Conservation. The Role of Physiology, Ecology and Management. Cambridge Univ., G.B.
- Hansen, W. 1966. The analysis of spatial pattern in epiphytes. Ecology 47:634-635.
- Harper, J. L. 1977. The Population Biology of Plants. Academic Press.
- Harper, J.L. y Bell, A. 1979. The population dynamics of growth form in organism with modular construction. pp. 29-52. En: Population Dynamics. R.M. Anderson, B. D. Turner, y L.R. Taylor (Eds.). Oxford: Blackwell.
- Harvey, H.J. 1985. Population biology and the conservation of rare species. pp. 111-123. En: Studies of Plant Demography: A Festschrift for John L. Harper. J. White (Ed.). Academic Press, London.
- Hernández, H.M. y Y. Carreón Abud. 1987. Notas sobre la ecología reproductiva de los árboles en un bosque mesófilo de montaña en Michoacán, México. Bol. Soc. Bot. México 47:5-35.
- Hutchings, M. J. 1987a. The population biology of early spider orchid, Ophris sphegodes Mill. 1. A demographic study from 1975-2984. J. Ecol. 75,711-27.
- Hutchings, M. J. 1987b. The population of the early spider orchid, Ophris sphegodes Mill. 2. temporal patterns in behaviour. J. Ecol., 75,729-42.

- Hutchings, M. J. 1989. Population biology and conservation of Ophrys sphegodes. pp: 101-116. En: Pritchard, H. W. (ed). Modern Methods in Orchid Conservation. The Role of Physiology, Ecology and Management. Cambridge Univ., G. B.
- Hutchings, M. J. y T. K. Bradbury 1979. Ecological perspectives on clonal perennial herbs. Bioscience Vol. 30(3):178-182.
- Inghe, O. y Tamm, C.O. 1988. Survival and flowering of perennial herbs. V. Patterns of flowering. Oikos 51:203-219.
- I.U.C.N. 1985. Rare and Threatened Plant List. Committee Botanic Gardens Conservation, Coordinating. Body. New England.
- Janzen, D.H., P. DeVries, D.E. Gladstone, M.L. Higgins, y T.M. Lewinsohn. 1980. Self- and cross-pollination of Encyclia cordigera (Orchidaceae) in Santa Rosa National Park, Costa Rica. Biotropica 12:72-74.
- Johansson, D.R. 1974. Ecology of epiphytes in West African rain forest. Acta Phytogeographica Suecica 59:1-129.
- Johansson, D. R. 1977. Epiphytic orchid as parasites of their host trees. Amer. Orchid. Soc. Bull. 46:703-707.
- Jones, M. 1985. Modular demography and form silver Birch. pp. 233-236. En: Studies of Plant Demography: A Festschrift for John L. Harper. J. White (Ed.). Academic Press, London.
- Knudson, L. 1922. Nonsymbiotic germination of orchid seeds. Bot Gaz. 73(1):1-25.
- Lande, R. 1988. Genetics and demography in biological conservation. Science 241 (Sep.) 1455-1459.
- Lucas, G. L. 1985. Conservation: recent developments in international cooperation. pp. 356-359. En: Extinction is Forever. Prance, G.T. y T.S. Elias (Eds.). The New York Botanical Garden.
- McMahan, L.R. y K.S. Walter. 1989. The international orchid trade. pp. 377-392. In: Conservation Challenges.
- MacVaugh, R. 1985. Flora Novo-Galiciana. Vol. 16:Orchidaceae.
- Madison, M. 1977. Vascular epiphytes: their systematic occurrence and salient features. Selbyana 2(1):1-13.
- Maillette, L. 1982. Structural dynamics of silver birch. II. A matrix model of the bud population. J. Applied Ecol. 19. 219-238.

- Martínez, M. 1987. Catálogo de Nombres Vulgares y Científicos de Plantas Mexicanas. Fondo de Cultura Económica. Primera reimpresión. pp. 348-349.
- Massey, J.D. y P.D. Whitsow. 1980. Species biology, the key to plant preservation. *Rhodora* 82:97-103.
- Mehrhoff, L.A. 1989. The dynamics of declining populations of an endangered orchid, Isotria medeoloides. *Ecology* 70:783-786.
- Meave, J. A. 1987. Longevidad de las Hojas de Tres Especies de Árboles Perennifolios de Selva Tropical Húmeda. Tesis (Maestría en Ciencias), Facultad de Ciencias, UNAM, México D.F.
- Montalvo, A.M. y J.D., Ackerman 1987. Limitations to fruit production in Ionopsis utricularioides. *Biotropica* 19:24-31.
- Noble, J.C., A. Bell y Harper, J.L. 1979. The structural demography of rhizomatous plants: Carex arenaria L. I. The morphology and flux of modular growth units. *J. Ecol.* 67: 983-1008.
- Oyama, K. 1987. Demografía y Dinámica Poblacional de Chamaedorea tepejilote Liebm. (Palmae) en la Selva de los Tuxtlas, Veracruz (México). Tesis (Maestría en Ciencias), Facultad de Ciencias, UNAM.
- Pablik, B. 1987. Attributes of plant populations and their management implications. pp. 311-319. En: Conservation and Management of Rare and Endangered Plants. Thomas and Elias (Eds.). The California Native Plant Society, California, USA.
- Pablik, B. 1987. Autoecological monitoring of endangered plants. pp. 385-390. En: Conservation and Management of Rare and Endangered Plants. Thomas and Elias (Eds.). The California Native Plant Society, California, USA.
- Piñero, D., J. Sarukhán y E. González. 1977. Estudios demográficos en plantas: Astrocarium mexicanum Liebm. Estructura de las poblaciones. *Bol. Soc. Bot. México* 37:69-118.
- Pitelka, L.F., S.B. Hansen y J. W. Ashmun. 1985. Population biology of Clintonia borealis. I. Ramet y path dynamics. *J. Ecol.* 73:169-183.
- Porter, J.R. 1983. A modular approach to analysis of plant growth. I. Theory and principles. *New Phytol.* 93:183-190.
- Rasmussen, H. 1986. The vegetative architecture of orchids. *Lindleyana* 1:42-50.

- Reeves, L. y T., Reeves. 1984. Life history and reproduction of Malaxis paludosa in Minnesota. Amer. Orchid. Soc. Bull. 53: 411-424.
- Rzedowsky, J. 1983. Vegetación de México. Limusa. México, D.F. 432 p.
- Rico-Gray, V. y L. B. Thien. 1987. Some aspects of reproductive biology of Schomburkia tibicinis Batem. (Orchidaceae) in Yucatán, México. Brenesia 28:13-24.
- Roa, A. N. 1977. Tissue culture in orchid industry. pp. 44-69. En: Applied and Fundamental Aspects of Plant Cell, Tissue and Organ Culture. J. Reinert y Y. P. S. Bajaj (Eds.). Springer Verlag, Berlin.
- Robertson, J. y R., Wyatt. 1990. Reproductive biology of the yellow fringed orchid, Platanthera ciliaris. Amer. J. Bot. 77(3): 388-329.
- Sarukhán, J., M., Martínez-Ramos and D., Piñero. 1984. The analysis of demographic variability at the individual level and its population consequences. pp. 83-106. En: Perspectives in Plant Population Biology. R. Dirzo and J. Sarukhán (Eds.). Sinauer Associates, Sunderland, Mass., USA.
- Schemske, D.W. 1980. Evolution of floral display in the orchid Brassavola nodosa. Evolution 34:489-493.
- Solbrig, O.T. 1980. Demography and natural selection. pp. 1-20. En: Demography and Evolution in Plant Populations. O.T. Solbrig (Ed.). Botanical Monographs 15. University of California Press, Berkeley.
- Soto, M. A. 1988. Listado actualizado de las orquídeas de México. Orquidea (Méx.) 11:233-277.
- Soto, M. A. 1990. Laelia speciosa (HBK.) Kund. En: Icones Orchidacearum, Orchids of Mexico. E. Hagsater y Salazar, G. (Eds.). Asoc. Méx. Orquideología, A.C.
- Soto, M.A. y E. Hagsater. 1990. Algunas ideas acerca de la conservación de las orquídeas mexicanas y un listado preliminar de los taxa amenazados. pp. 155-172. En: Áreas Naturales Protegidas en México y Especies en Extinción. J.L. Camarillo y Rivera, F. (Eds.). UNAM.
- Tamm, C.O. 1972. Survival and flowering of some perennial herbs. II. The behaviour of some orchids on permanent plots. Oikos 23:23-28.

- Taylor, D.W. y R.E. Palmer. 1987. Ecology and endangerment status of Silene inuisa populations in the Central Sierra Nevada California. pp. 321-327. En: Conservation and Management of Rare and Endangered Plants. Thomas and Elias (Eds.). The California Native Plant Society. California, USA.
- Tuomi J. y T. Vuorisalo. 1989. What are the units of selection in modular organisms. Oikos 54:227-233.
- Turkington, R. 1983. Leaf and flower demography of Trifolium repens L. I. Growth in mixture with grasses. New Phytol. 94:599-612.
- van Groenendael, J., H. de Kroon y H. Caswell. 1988. Projection matrices in population biology. TREE 3(10):264-269.
- Villa-Lobos, J. 1988a. Threatened Plant List of Middle America. IUCN.
- Vovides, A. 1988. Relación de plantas mexicanas raras o en peligro de extinción. pp. 289-302. En: Conservación en México: Síntesis sobre Vertebrados Terrestres, Vegetación y Uso del Suelo. O. Flores-Villela y P. Gerez (Eds.). INIREB. Conservación Internacional. México.
- Watts, W. y J. Bradbury. 1982. Paleoecological studies at Lake Patzcuaro on the West-Central Mexican Plateau and Chalco in the Basin of Mexico. Quaternary Research 17:56-70.
- Waite, S. 1989. Predicting population trends in Ophrys sphegodes Mill. pp. 117-126. En: Modern Methods in Orchid Conservation. The Role of Physiology, Ecology and Management. Pritchard, H. W. (ed). Cambridge Univ., G. B.
- Wells, T.C.E. 1967. Changes in a population of Spiranthes spiralis (L.) Chevall. at Knocking, Hoe National Reserve, Bedfordshire, 1962-1965. J. Ecol. 55:83-99.
- Wells, T.C.E. 1971. A comparison of the effects of sheep grazing and mechanical cutting on the structure and botanical composition of chalk grassland. pp. 497-515. En: The Scientific Management of Animal and Plant Communities for Conservation Symposium of Ecological Society II. E. Duffey y S.A. Watt (Eds.). Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Wells, T.C.E. y R. Cox. 1989. Predicting the probability of the bee orchid (Ophrys apifera) flowering or remaining vegetative from the size and number of leaves. pp. 127-140. En: Modern Methods in Orchid Conservation. The Role of Physiology, Ecology and Management. Pritchard, H. W. (Ed). Cambridge Univ., G. B.

- Whigham, D.F. y M. McWethy. 1980. Studies on the pollination ecology of Tipularia discolor (Orchidaceae). Amer. J. Bot. 67:550-555.
- White, J. 1984. Plant metamerism. pp. 15-47. En: Perspectives on Plant Population Ecology. R. Dirzo y Sarukhán J. (Eds.). Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Williams, L.O. 1951. The Orchidaceae of México. Ceiba2: 1-321.
- Withner, C.L. 1959. Orchid physiology. pp. 129-168. En: The Orchids: A Scientific Survey. C.L. Withner (Ed.). Ronald Press, New York.
- Withner, C.L. 1977. Threatened and endangered species of orchids. pp. 314-322. En: Extinction is Forever. Prance G.T. and T.S. Elias (Eds.). The New York Botanical Garden, N.Y.
- Zedler, P.H., K. Guehlstorff, C. Sheidlinger, y C. R. Gautier. 1983. The population ecology of dune thistle. Cirsium rhothophilum (Asteraceae). Amer. J. Bot. 70(10):1516-1527.
- Zimmerman, J. K. y T.M. Aide. 1989. Patterns of fruit production in a Neotropical orchid: pollination vs. resource limitation. Amer. J. Bot. 76:67-73.

A P E N D I C E A

Tabla A.1.- Individuos juveniles sin fractura utilizados para el ajuste de la edad ($n=15$ en cada intervalo).
Zona I

Edad (años)	Tamaño promedio (mm)	E.E. (mm)
1	4.44	1.35
2	6.16	1.86
3	8.25	2.01
4	8.61	2.22
5	11.65	2.56
6	14.18	2.32
7	16.80	2.35
8	21.07	2.39

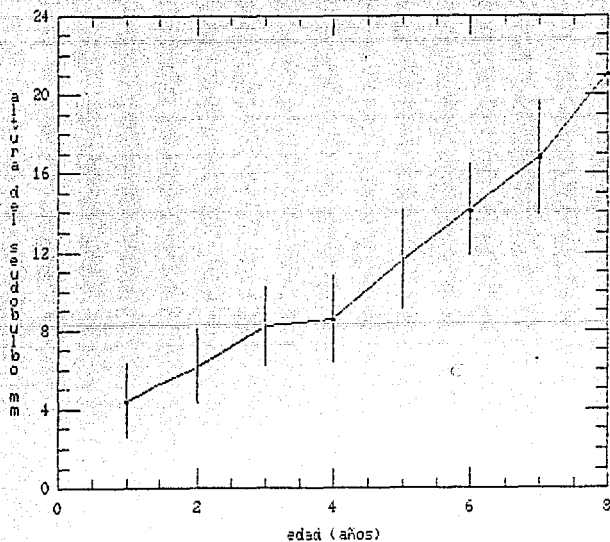


Fig. A.1.- Regresión lineal simple entre la altura y la edad del seudobulbo para aproximar la edad de los individuos fracturados de *Laelia speciosa* (ver texto).

Zona I $R-SQ = 98.6\%$ $p < 0.001$

Se ilustra en la gráfica el error estándar (E.E.).

Tabla A.2.- Individuos juveniles sin fractura utilizados para el ajuste de la edad ($N=15$ en cada intervalo).

Edad (años)	Tamaño promedio (mm)	E.E. (mm)
1	3.46	2.08
2	6.38	2.47
3	8.52	2.57
4	9.92	2.74
5	14.25	2.7
6	14.87	2.52
7	18.11	2.8
8	20.94	2.38

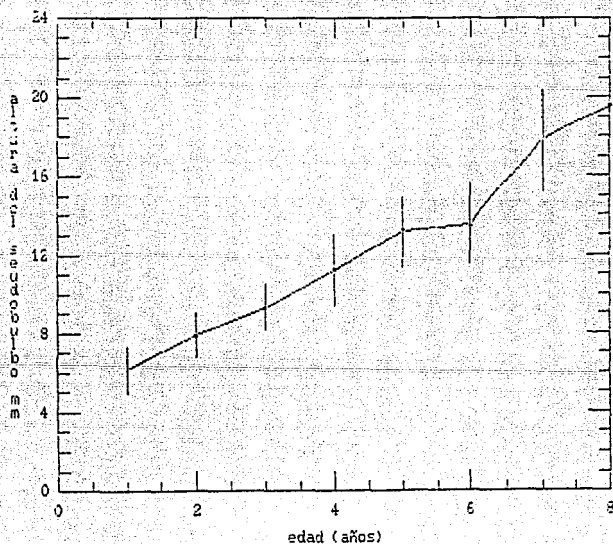


Fig. A.2.- Regresión lineal simple entre la altura y la edad del pseudobulbo para aproximar la edad de los individuos fracturados de *Laelia speciosa* (ver texto).

Zona II $R-SQ = 96.3\%$ $p < 0.001$
 Se ilustra el error estándar (E.E.).

Tabla A.3.- Individuos juveniles sin fractura utilizados para el ajuste de la edad ($N=15$ en cada intervalo).
Zona III

Edad (años)	Tamaño promedio (mm)	E.E. (mm)
1	6.15	1.17
2	7.97	1.11
3	9.31	1.20
4	11.15	1.91
5	13.13	1.98
6	13.54	2.05
7	17.82	2.56
8	19.50	2.98

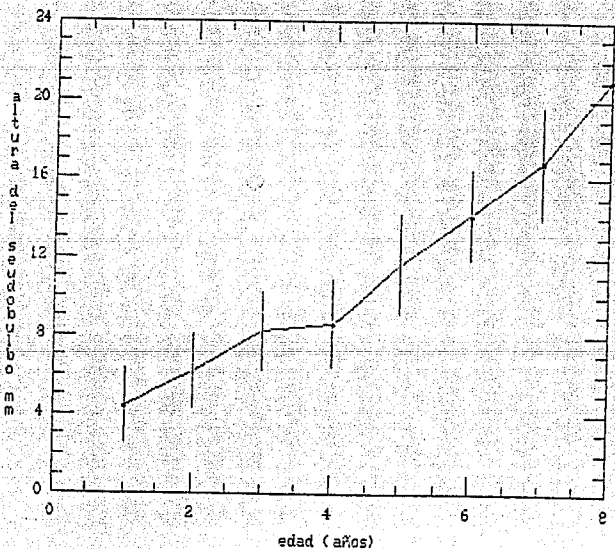


Fig. A.3.- Regresión lineal simple entre la altura y la edad del pseudobulbo para aproximar la edad de los individuos fracturados de *Laelia speciosa* (ver texto).

Zona III R-SQ = 97.44 % p 0.001

Se ilustra el error estándar (E.E.).

Tabla A.4 .- Numero de ramas por sitio en 296 individuos de *Laelia speciosa* en un bosque de encino en Patzcuaro, Michoacan. Se reporta el analisis de varianza multiple.

F. U.	S. C.	G. L.	C. M.	F
TRATAMIENTO	8.36	3	2.766	7.32 **
SITIO	7.21	2	3.605	9.47 **
AÑO	1.15	1	1.15	3.02
RESIDUALES	111.185	292	0.38	
TOTAL (CORR.)	119.543	295		

p < 0.01 **

Tabla A.5 .- Comparacion de medias para el numero de ramas por sitio en individuos de *L. speciosa* Metodo de Tukey HDS (95 % conf.)

Zona	Numero	Promedio	Grupos homogeneos
1	96	0.564	*
2	94	0.623	*
3	106	0.916	*

Tabla A.6 .- Comparacion de medias del numero de ramas en el tiempo en individuos de *L. speciosa* Metodo de Tukey HDS (95 % conf.)

Año	Numero	Promedio	Grupos homogeneos
1986	148	0.647	*
1989	148	0.772	*

Tabla A.7.- Numero de yemas de expansion activas durante 1986.
Se reporta el analisis de varianza entre sitios.

F. U.	S. C.	G. L.	C. M.	F
Entre grupos	0.769	2	0.395	6.074**
Dentro de grupos	9.423	145	0.065	
Total (corr.)	10.211	147		

Tabla A.8.- Comparacion de medias para las yemas de expansion activas en 1986 en relacion al sitio de estudio.
Metodo de Tukey HDS (95 % conf.)

Zona	Numero	Promedio	Grupos homogeneos
1	48	0.037	*
2	47	0.044	*
3	53	0.193	*

Tabla A.9.- Numero de yemas de expansion activas durante 1989.
Se reporta el analisis de varianza entre sitios.

F. U.	S. C.	G. L.	C. M.	F
Entre grupos	0.172	2	0.086	1.328
Dentro de grupos	9.389	145	0.065	
Total (corr.)	9.56	147		

Tabla A.10.- Comparacion de medias para las yemas de expansion activas en 1989 en relacion al sitio de estudio.
Metodo de Tukey HDS (95 % conf.)

Zona	Numero	Promedio	Grupos homogeneos
3	53	0.047	*
1	48	0.12	*
2	47	0.12	*

Tabla A.11.- Tasa de incremento de los pseudobulbos en individuos juveniles y adultos de *Laelia speciosa*.
Se reporta el analisis de varianza para los sitios.

F. U.	S. C.	G. L.	C. M.	F
TRATAMIENTO	1.86	3	0.62	7.39 **
SITIO	.53	2	0.26	3.14
ESTADIO	1.52	1	1.52	17.98 **
RESIDUALES	12.02	142	0.085	
TOTAL (CORR.)	13.69	145		

p < 0.01 **

Tabla A.12.- Comparacion de medias para la tasa de incremento de pseudobulbos con respecto a los sitios.
Metodo de Tukey HDS (95 % conf.)

Zona	Numero	Promedio	Grupos homogeneos
1	48	1.047	*
3	51	1.138	*
2	47	1.160	*

Tabla A.13.- Comparacion de medias para la tasa de incremento de pseudobulbos con respecto al estadio.
Metodo de Tukey HDS (95 % conf.)

Estadio	Numero	Promedio	Grupos homogeneos
Reproductivo		0.0994	*
Juvenil		0.190	*