



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

Condiciones microambientales y preferencia
de forofitos en individuos reintroducidos y
silvestres de *Barkeria whartoniana*
(C. Schweinf.) Soto Arenas,
en el Istmo de Tehuantepec,
Oaxaca, México

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G A
P R E S E N T A:

ALÍ CITLALLI SEGOVIA RIVAS



DIRECTOR DE TESIS:
DR. EDUARDO A. PÉREZ GARCÍA

Ciudad Universitaria, CD. MX., 2016



Universidad Nacional
Autónoma de México



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 esta 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.

Hoja de datos del jurado

1. Datos del alumno

Segovia

Rivas

Alí Citlalli

0445539600617

Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias

Biología

2. Datos del asesor

Dr.

Eduardo Alberto

Pérez García

3. Datos del sinodal 1

Dra.

María del Consuelo

Bonfil Sanders

4. Datos del sinodal 2

Dra.

María del Pilar

Ortega Larrocea

5. Datos del sinodal 3

Mariana

Hernández Apolinar

6. Datos del sinodal 4

María de los Angeles Aída

Téllez Velazco

7. Datos del trabajo escrito

Condiciones microambientales y preferencia de forofitos en individuos reintroducidos y silvestres de *Barkeria whartonia* (C. Schweinf.) Soto Arenas, en el Istmo de Tehuantepec, Oaxaca, México

64p

2016

AGRADECIMIENTOS ACADÉMICOS

- Por el apoyo financiero al PAPIIT Proyecto IN218416 y SAGARPA folio SURI DF1500015883.
- Al Dr. Víctor Chávez y a la Biól. Alejandra Villafuerte del Laboratorio de Cultivo de Tejidos Vegetales por proporcionar las plantas reintroducidas.
- A Marco Antonio Romero Romero por su apoyo a lo largo de todo el proyecto.
- Al Dr. Edgar González por la elaboración de los modelos matemáticos y ayuda en los aspectos estadísticos.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

Por ahí dicen que el logro de una persona es en realidad el reflejo del trabajo en equipo de muchas otras personas. Así que en este momento quiero agradecer a todas las personas que me han ido acompañando en este viaje llamado vida, pero especialmente, a aquéllos cuyo apoyo fue vital para la elaboración de esta tesis:

A Eunice Romero y Rodrigo Muñoz con quienes discutí hasta el cansancio los resultados, pero que además me retaron y alentaron a lo largo del camino. Gracias por tantos trucos en la computadora y tantos días en el laboratorio o en campo midiendo árboles u orquídeas (no hay tanta diferencia ¡igual hay espinas!).

A todos los ayudantes de campo: Rod, Yhessenia, Manu (quien además dibujó los esquemas para no perder orquídeas en los afloramientos), Dai, Eunice, Gerardo, Daniel, Enrique, Ray y Wilber.

A todos los integrantes del Laboratorio de Ecología y Diversidad Vegetal y del Laboratorio que está “junto con pegado” de Ecología de Ambientes Limitantes: Fer Pedraza, Lunais, Rod, Yhessenia, Pacho, Edgar, Ale, Diego, Daniel Ochoa, Vero, Daniel Chávez, Selma, Gina y demás personas con las que compartí tantas horas de trabajo y seminarios.

A Marco Romero, un integrante vital del laboratorio, quien siempre me apoyó hasta en el más ínfimo detalle, tanto en el ámbito tecnológico como académico y que sin él todas las computadoras fallarían al mismo tiempo.

A Edgar González por su invaluable (e insustituible) apoyo con los análisis estadísticos y a los doctores del taller cuyos comentarios fueron dando forma a la tesis: Jorge Meave, Jaime Zúñiga, Consuelo Bonfil, Tere Valverde y Carlos Martorell.

A Iris Suárez, mi tutora del servicio social en el invernadero del Instituto de Geología (y a todo su equipo), por tantas cosas que me enseñó y proyectos en los que me involucró.

A todos los profesores de la carrera que me inspiraron a ir por más y que me enamoraron y entusiasmaron a lo largo de ésta, pero especialmente a Nora Galindo por acompañarme durante tanto tiempo y a la doctora Laura Calvillo por su entusiasmo.

A mis sinodales la Dra. Consuelo Bonfil (otra vez), Dra. Pilar Ortega, Dra. Mariana Hernández Apolinar y la M. en C. Aída Téllez por darse el tiempo de revisar y corregir esta tesis y cooperar con aportaciones tan valiosas.

Y a mi tutor el Dr. Eduardo Pérez por acompañarme en este proceso, por ayudarme con las complicaciones que implicó el cambio sorpresivo de proyecto y las muchas cosas que salieron al revés, pero que poco a poco fuimos resolviendo y que se han ido convirtiendo a su vez, en nuevos proyectos y oportunidades.

A mis amigos... ésa familia que vamos eligiendo a lo largo del camino:

A Dai mi físico favorito, quien en tan poco tiempo se volvió un amigo sumamente importante. Gracias por las desveladas en conjunto ayudándome con esta tesis tan ajena a tu campo. Gracias de verdad por tantas horas trabajando codo a codo sin hablar, pero apoyándonos.

A Manu, por estar junto a mí desde el primer hasta el último día de la carrera. Porque contra toda probabilidad nuestros caminos se juntaron y sé que no acaban aquí. Gracias por tantas risas, proyectos y sueños compartidos. Gracias por todo el apoyo. Nimitsneki miek.

A absolutamente todos mis amigos de la carrera, pero especialmente a aquellos que tuvieron un impacto directo con esta tesis, oyendo y discutiendo el proyecto o la presentación o simplemente respirando y aguantando todas mis quejas cada que las cosas salían al revés o se atrasaban más: Katt, Marmota (Alberto), Jesús, Fer Pedraza, Kento, Karla y Mich. En especial a Jesús por amar mi tesis más de lo que yo la amé nunca y a Marmota por retarme una y otra vez hasta que lograba justificar mi argumento. También gracias a Dany Gómez, Innan y Minda y familia por sus valiosas aportaciones (y apoyo en la vida, ja).

Gracias a todos los amiguitos del bosque con los que compartí innumerables odiseas, que con su curiosidad y constantes preguntas me retaron a explorar, investigar y amar otros campos de la Biología. Atesoro el tiempo a su lado, ¡de verdad los quiero! Pero especialmente a Mau Rendón por ser la persona que me inspiró a estudiar esta carrera, a nunca dejar de sorprenderme y enseñarme que en cualquier lugar puedes vivir (y he vivido) una Odisea.

A la familia Reyes Manuel y todos los nizandeños por su apoyo y hospitalidad, especialmente a Clau que me adoptó mientras estuve allá. Porque esto va más allá de agradecerle por su increíblemente deliciosa comida.

A mi familia y mis padrinos. Especialmente a mi mamá sin cuyo apoyo jamás habría podido terminar la carrera, ya no digamos la tesis.

A Danza UNAM y a las personas tan valiosas que conocí allí, pero en especial a la UNAM en sí, por promover este tipo de actividades y sin ir más lejos... por darnos una carrera para la vida.

*A todas las Barkerías whartonianas que fallecieron en la elaboración
de esta tesis.*

Y a las que no han muerto y sobrevivirán.

*A mi mamá,
porque siempre estuvo ahí.*

ÍNDICE

RESUMEN	1
ABSTRACT	2
INTRODUCCIÓN	3
Rareza y endemismo	3
Forofitos	4
Microclima	5
Especie en estudio: <i>Barkeria whartonia</i>	6
Estrategias de conservación	10
OBJETIVOS E HIPÓTESIS	12
MÉTODOS	14
Sitio de estudio	14
Métodos de campo	16
Condiciones microambientales	14
Punto de rocío	17
Preferencia de forofitos	18
Experimento de supervivencia	19
Métodos estadísticos	22
Condiciones microambientales	22
Preferencia de forofitos	23
Experimento de supervivencia	24
RESULTADOS	25
Caracterización microambiental	25
Comportamiento anual de las variables microclimáticas	25
Comportamiento diario de las variables microclimáticas	28
Preferencia de forofitos en estado silvestre	31
Supervivencia y establecimiento en individuos reintroducidos	36
DISCUSIÓN	41
Condiciones microambientales	41

Preferencia de forofitos	45
Experimento de supervivencia	47
Conservación de <i>Barkeria whartonia</i> en un mundo cambiante	49
Recomendaciones para futuras reintroducciones	52
CONCLUSIONES	54
LITERATURA CITADA	55
ANEXOS	63

RESUMEN

Barkeria whartonia es una orquídea epífita microendémica de la región de Nizanda, Oaxaca, México. Habita en afloramientos de roca caliza en selva baja caducifolia con condiciones microambientales particulares. Se encuentra sobre algunos forofitos como *Comocladia engleriana*, *Plumeria rubra* y *Neobuxbaumia scoparia*. Dado que se estima que actualmente existen menos de 1000 individuos silvestres de la especie, los objetivos del estudio fueron caracterizar las condiciones microambientales de su hábitat y evaluar experimentalmente su reintroducción, para determinar si se podría aumentar artificialmente su tamaño poblacional. En promedio, en la selva en roca caliza donde habita esta especie, la temperatura fue un poco mayor y la humedad relativa menor en comparación con la selva en suelo desarrollado, que es el microambiente aledaño. La varianza fue mayor en la selva en roca, lo que indica que se trata de un microambiente más heterogéneo, reflejo de que hay mayor humedad durante la madrugada, lo cual podría indicar rocío que ayude al desarrollo de plantas epífitas. En julio de 2014 se reintrodujeron 76 ejemplares jóvenes provenientes de cultivo *in vitro*. Cada ejemplar fue plantado sobre los troncos cercanos de dos especies de forofitos, a la misma altura y orientación: uno de corteza rugosa (*Comocladia engleriana*) y otro de corteza lisa (*Plumeria rubra*). Cada tres meses a lo largo de un año se registró su supervivencia. Hasta agosto de 2015, sólo 15 de los ejemplares reintroducidos continuaban con vida (~20 % de los individuos reintroducidos), diez de ellos sobre *Plumeria rubra* y cinco sobre *Comocladia engleriana*. La supervivencia fue mayor en las plantas que presentaban tallos más largos. Los individuos que se lograron establecer, es decir, cuyas raíces se adhirieron exitosamente al forofito, sobrevivieron hasta el final del experimento. *Barkeria whartonia* muestra preferencia por *Comocladia engleriana* en su estado natural, pero paradójicamente en este experimento se encontró una mayor supervivencia sobre *Plumeria rubra*. Este experimento permitirá encaminar acciones de conservación más exitosas para orquídeas epífitas con requerimientos ecológicos similares.

ABSTRACT

Barkeria whartonia is an epiphytic orchid microendemic of the Nizanda region in Oaxaca, Mexico. This species inhabits calcareous outcrops in the tropical dry forest with particular microenvironmental conditions. It can be found on several phorophytes such as *Comocladia engleriana*, *Plumeria rubra* and *Neobuxbaumia scoparia*. As the estimated population is lower than 1000 wild individuals, the objectives of this study were to characterize the microenvironmental conditions of its habitat and experimentally evaluate the reintroduction of this species in order to artificially increase the population size. On average, in the tropical dry forest in calcareous outcrops the temperature was slightly higher and the relative humidity lower in comparison with the tropical dry forest in soil which surround the outcrops. The variance was higher in the forest in calcareous rock, pointing out that it is the most heterogeneous microenvironment, a reflection of increased humidity during dawn, which could indicate dew that helps with the development of epiphytic plants. On July 2014, 76 young saplings obtained from *in vitro* culture were reintroduced. Each one was planted over nearby trunks of two species of phorophytes at the same high and orientation: one with rough bark (*Comocladia engleriana*) and the other with smooth bark (*Plumeria rubra*). Approximately every three months during one year survival was registered. Until August 2015, only 15 of the reintroduced individuals were alive (almost 20 % of the reintroduced individuals), ten of them on *Plumeria rubra* and five on *Comocladia engleriana*. Survival was higher in the plants with longer stems. The individuals who were able to establish (the ones in which the roots were attached to the phorophyte's bark), survived until the end of the experiment. *Barkeria whartonia* shows preference for *Comocladia engleriana* in the wild, but in the experiment survival was higher on *Plumeria rubra*. This study will allow more successful management actions for epiphytic orchid with similar ecological requirements.

INTRODUCCIÓN

Rareza y endemismo

Con más de 25,000 especies, las orquídeas pertenecen a una de las familias de plantas más diversas del mundo, las cuales presentan características morfológicas e interacciones bióticas muy particulares (Dressler, 1993). El llamativo despliegue floral de muchas especies ha dado especial notoriedad al grupo, lo cual ha causado su extracción desmedida (Sosa y Platas, 1998; Flores-Palacios y Valencia-Díaz, 2007). No obstante, el mayor peligro radica en la pérdida de su hábitat, que ha ocasionado notables disminuciones poblacionales (Nadkarni, 1992; Fay *et al.*, 2015). Es frecuente que orquídeas con áreas de distribución reducidas tengan también bajos números poblacionales y esta combinación de factores las hace muy susceptibles a la extinción (Reiter *et al.*, 2016; Sosa y Platas, 1998). Por este motivo se vuelve necesario estudiar y entender las características que definen sus microhábitats y explorar algunas formas con las que se podría incrementar sus números poblacionales.

Generalmente las especies de plantas con bajos números poblacionales y con distribución reducida son consideradas como raras, pero bajo el concepto de rareza también se pueden incluir otras características ambientales y demográficas. Por ejemplo, Deborah Rabinowitz (1981) hay siete tipos de rareza, por lo cual las especies se podrían ubicar en cada categoría de acuerdo a tres criterios: el espacio geográfico ocupado, la especificidad al hábitat y el tamaño de la población local (Cuadro 1).

Cuadro 1. Los siete tipos de rareza. Modificado de Rabinowitz (1981).

		Área geográfica			
		Grande		Pequeña	
Especificidad al hábitat		Amplio (eurioicas)	Estrecho (estenoicas)	Amplio (eurioicas)	Estrecho (estenoicas)
Densidad poblacional	+	Común (no rara)	Predecible (abundante)	Improbable	Endémicas
	-	Dispersa	Predecible (escasa)	¿No existe?	Micro-endémicas

Griggs (1940), por su parte, sugiere que la principal diferencia entre una especie rara y una común es que la primera no es capaz de competir eficientemente frente a otras. De modo que, si se clasifica la rareza de acuerdo a la capacidad competitiva de las especies, no toda especie endémica es rara. No obstante, el término endémico se refiere a especies de distribución restringida ya sea a un país, una región, o una zona en particular y que no se encuentren en ningún otro lugar (Lamoreux *et al.*, 2006). En el sentido biogeográfico, el endemismo no necesariamente implica que una determinada especie habite en un espacio geográfico muy reducido y en realidad casi todas las especies son endémicas en alguna escala espacial (Kruckeberg y Rabinowitz, 1985).

En botánica tradicionalmente se usa el término de especie endémica para aquellas plantas que no son cosmopolitas, ni generalistas, sino que su área de distribución está restringida ya sea a una subregión biogeográfica o a una entidad política. Es común encontrar áreas con alto endemismo, lo cual lleva a pensar que hay alguna peculiaridad ambiental, o histórica, que hace que muchas especies sólo se encuentren en esos sitios particulares (Griggs, 1940). Cuando una especie tiene un área de distribución muy limitada se cataloga como microendémica. El microendemismo generalmente está relacionado con condiciones muy particulares del hábitat y generalmente esto repercute en tamaños poblacionales pequeños (Rabinowitz, 1981; Ozturk *et al.*, 2011; Reiter *et al.*, 2016). En plantas epífitas, un factor adicional que puede generar rareza en las poblaciones es la dependencia que tienen de sus árboles hospederos o forofitos.

Forofitos

Aproximadamente la quinta parte de las especies de orquídeas del mundo son epífitas (Dressler, 1993), es decir, habitan sobre hospederos o forofitos. Un forofito se define como una especie que potencialmente puede hospedar una epífita (Zimmerman y Olmsted, 1992). La preferencia de forofitos existe cuando la mayoría de los individuos de la población de una planta epífita se concentran en una o varias especies de hospederos, de forma que el número de individuos que albergan es mayor al que se esperaría por azar (Vergara-Torres

et al., 2010); por ello, la distribución y abundancia de las epífitas puede estar limitada por la disponibilidad de éstos. Si la especificidad a un forofito es alta, la permanencia de la planta epífita estará directamente relacionada con la presencia de dicho hospedero (Migenis y Ackerman, 1993). La probabilidad de colonización de un forofito depende de la calidad y abundancia del mismo, pero también de su distribución espacial, ya que éstos pueden encontrarse de forma regular, agregada o aleatoria. Se ha visto que las cortezas lisas y exfoliantes dificultan la retención y el establecimiento de semillas, así como el crecimiento de las plántulas dado que retienen menor cantidad de agua y nutrientes (Migenis y Ackerman, 1993; Zimmerman y Olmsted, 1992); no obstante, este tipo de cortezas no necesariamente tienen un efecto negativo en la supervivencia de algunas orquídeas adultas (Otero *et al.*, 2007).

Microclima

Entre los factores ambientales que pueden provocar microendemismo en plantas se encuentra el microclima. El microclima se usa para señalar al conjunto de condiciones atmosféricas que dan particularidad a un determinado ambiente y que difieren notoriamente del área circundante. Estas condiciones climáticas van más allá de las medidas puntuales de temperatura y humedad, ya que integran otros componentes que alteran a estas variables. Es decir, también incluyen perfiles de temperatura, radiación luminosa, humedad ambiental, velocidad del viento, etc., que pueden variar de forma espacial (vertical y horizontal) y temporal (diaria-, estacional-, interanualmente, etc.) y que se han reconocido como determinantes de diferentes nichos ecológicos (Fitzjarrald y Moore, 1995). La medición del microclima se ha centrado en unas cuantas características ambientales, generalmente en pocos sitios de muestreo y por periodos breves de tiempo (Parker, 1995).

La temperatura es una de las características microambientales más importantes y varía dependiendo de la exposición a la radiación solar o terrestre, el viento, la humedad, etc. La temperatura afecta a la humedad atmosférica, es decir modifica la cantidad de vapor

de agua que puede retener una masa de aire, por ello es importante conocer la variación simultánea de estas variables. La humedad relativa mide la cantidad de agua en el aire en forma de vapor, comparándola con la cantidad máxima de agua que puede ser mantenida a una temperatura dada, es un valor expresado en porcentaje, donde al alcanzar el 100 %, se llega a la saturación y el agua se precipita (McIlveen,1992). Las orquídeas epífitas son especialmente sensibles a los cambios de humedad relativa ya que carecen de un sustrato que retenga humedad (Parker, 1995). La lluvia (en especial en forma de rocío matutino) les provee agua y nutrientes (Benzing *et al.*, 1973; Landi *et al.*, 2009, Zotz y Winkler, 2013) sin mediación del forofito.

El macroclima y el microclima están muy interconectados y su interacción depende del efecto de controladores que operan a diferentes escalas. Por ejemplo, las variaciones altitudinales modifican fuertemente los patrones de temperatura y humedad en áreas geográficas grandes (Bhattarai y Vetaas, 2003; Salas-Morales *et al.*, 2015), pero dentro de un mismo piso altitudinal se puede encontrar una gran variación en la temperatura y humedad dadas por factores muy locales como la exposición al sol y al viento (Chen *et al.*, 1993; De Freitas y Enright, 1995). Incluso en una escala más pequeña dentro del dosel se generan microclimas muy particulares y pueden presentarse ambientes muy distintos entre la copa superior del árbol y la base de los troncos (Steege y Cornelissen, 1989; Zimmerman y Olmsted, 1992; Wagner *et al.*, 2015). Las copas de los árboles forman un subsistema donde las plantas epífitas interaccionan con la vegetación y el ambiente físico, en un ambiente que presenta sus propias condiciones microambientales y dinámica (Parker, 1995). Por lo tanto, para la caracterización del hábitat de una planta epífita también es necesario describir sus condiciones microambientales.

Especie de estudio: Barkeria whartonia

Barkeria whartonia (C. Schweinf.) Soto Arenas pertenece a la familia Orchidaceae. Es una orquídea epífita cuya inflorescencia se caracteriza por poseer flores generalmente de color rosa pálido a lila que miden de 19 a 36 mm (Fig. 1). La característica más distintiva para

diferenciarla de otras especies del género, es que la columna está separada del labelo. Se diferencia de *Barkeria melanocaunon* (su pariente más similar y cuya distribución es cercana en los valles centrales de Oaxaca) en la forma triangular del labelo con callo amarillo y manchas púrpuras cuyo ápice agudo es de coloración más oscura (Soto-Arenas y Solano-Gómez, 2007; Pérez García, 2013). La floración en campo se presenta de noviembre a enero y las plantas empiezan a perder sus hojas en octubre-noviembre. Las cápsulas maduran en 4 ó 5 meses y las semillas se dispersan durante la temporada seca en marzo y abril (Soto-Arenas, 1993).

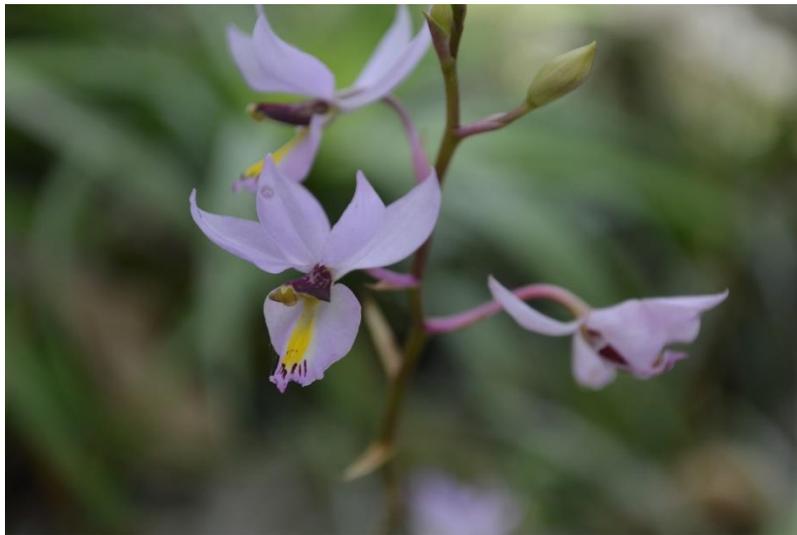


Figura 1. Flor de *Barkeria whartonianana*. Fotografía por: Alí Segovia.

Se han detectado secreciones intercelulares (aparentemente de azúcares) en el labelo de *Barkeria whartonianana*. También se han encontrado estomas atróficos en la antera y hendiduras entre las células de la columna adyacente al labelo que pueden ser indicadores de otros tipos de secreciones. Estas secreciones no son suficientemente abundantes para considerarse recompensas florales, lo que sugiere un mecanismo de polinización por engaño (Miranda-Molina, 2015). Observaciones en campo y de video mostraron que el 45% de las visitas a *B. whartonianana* fueron hechas por colibríes de la especie *Archilocus colubris* y el resto de las visitas fueron efectuadas por insectos: Hymenoptera (36 %), Lepidoptera (17 %) y Diptera (2 %) (Miranda-Molina, 2015). Recientemente se observó a una abeja de orquídeas (*Euglossa viridisima*) polinizar a *B. whartonianana* (Selma Javier, *com. pers.*).

Salvo estos estudios, no se conoce demasiado de esta especie, siendo un factor importante su distribución restringida. Fue descrita por primera vez por Charles Schweinfurth en 1948 bajo el nombre de *Epidendrum whartonianum* pero en 1993 fue trasladada al género *Barkeria* por Miguel Ángel Soto Arenas. Estas dos especies se agruparon con el nombre de *B. halbingeri* durante algún tiempo y aunque es poco frecuente, aún es posible encontrar el uso de este nombre (Soto-Arenas, 1993 y Pérez-García, 2013).

Barkeria whartonia es microendémica de la región de Nizanda, Oaxaca, México, que se distribuye de manera agregada, sin llegar a formar poblaciones muy densas. El tamaño total de la población se desconoce; inicialmente se pensó que se encontraba en un intervalo de 5,000 a 10,000 individuos, pero actualmente, tras un reconocimiento más detallado de su área de distribución, se estima que la población es de un orden de magnitud menor, de entre 500 y 1,000 individuos (Pérez-García, 2013). Habita en altitudes entre 200 y 450 m s.n.m., prefiriendo sitios medianamente expuestos, donde la iluminación es de intermedia a alta y hay una constante circulación de viento (Pérez-García, 2013). Aparentemente esta especie es especialista del ecotono entre la selva baja caducifolia y el matorral xerófilo que se establecen en los afloramientos en roca caliza de la zona (Pérez-García, 2013), conocidos como enclaves de vegetación xerofítica (Fig. 2).

Los enclaves de selva baja caducifolia en afloramientos de roca caliza (SBCr) son de tamaño pequeño y esta orquídea no se encuentra en los microambientes aledaños, que se encuentran a unos metros de distancia. En general estos afloramientos están rodeados por selva baja caducifolia sobre suelo desarrollado (SBCs), pero en la cima de los cerros se puede encontrar matorral xerófilo (MX). La ausencia de las epífitas es muy abrupta, llegando al extremo de que árboles que comparten ramas en ambos microambientes únicamente hospedan epífitas del lado de la selva en roca caliza.

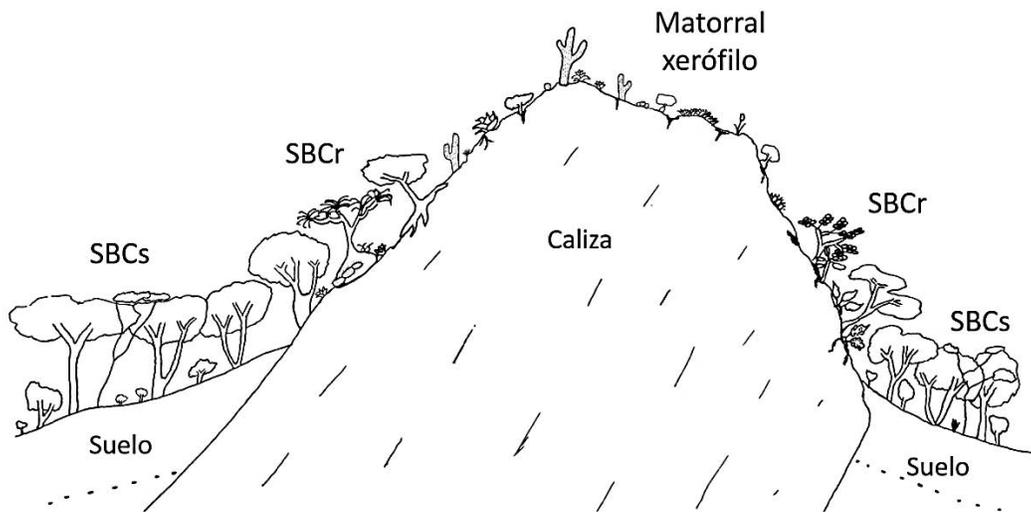


Figura 2. Esquema de los afloramientos de roca caliza en la región de Nizanda. *Barkeria whartonia* habita en la selva baja caducifolia en roca caliza (SBCr) rodeada por selva baja caducifolia en suelo desarrollado (SBCs) y matorral xerófilo (modificado de Pérez-García y Meave, 2004).

Barkeria whartonia inicialmente fue reportada como una especie rupícola y raramente epífita (Soto-Arenas, 1993), ya que el ejemplar más grande fue encontrado creciendo en un talud de roca caliza en las vías del tren transistmico. En esa misma publicación se menciona que también se le puede encontrar en *Pseudobombax*, *Cephalocereus* y *Beaucarnea* (Soto-Arenas, 1993). Sin embargo, posteriormente también se observó creciendo en otros forofitos como *Comocladia engleriana* Loes. y *Neobuxbaumia scoparia* (Poselg.) Backeb. (Pérez-García, 2013), pero sólo en roca caliza. A la fecha no se tiene bien caracterizado en cuántas especies de hospederos puede establecerse y si existe preferencia por algún forofito en particular, por lo que es importante abordar este tema.

En términos generales, las plantas de *Barkeria whartonia* no son fáciles de encontrar en su medio natural, pero son un poco más visibles en la época de floración (Soto-Arenas y Solano-Gómez, 2007). El establecimiento de plántulas parece ser poco frecuente en la región de Nizanda, pero se han detectado algunas plántulas en estado silvestre, con lo cual se puede pensar que es una especie que sí se está regenerando. Por otro lado, se ha

observado un exitoso establecimiento natural a partir de semillas de plantas cultivadas en la Ciudad de México (Pérez-García, 2013).

En la Norma Oficial Mexicana de Especies en Riesgo de Extinción (NOM-059-SEMARNAT, 2010), *Barkeria whartonia* se considera como especie sujeta a Protección Especial. Esta categoría está diseñada para proteger a las especies que puedan encontrarse amenazadas por factores que inciden negativamente en su viabilidad. Dadas las estimaciones poblacionales actuales y lo reducido de su área de distribución, *B. whartonia* se podría clasificar como una especie en Peligro de Extinción. Dentro de esta misma norma, el Apéndice Normativo II Criterio C Vulnerabilidad biológica intrínseca especifica que, si una especie presenta poblaciones menores a 500 individuos, automáticamente clasifica dentro de la categoría en Peligro de Extinción.

Estrategias de conservación

Considerando el espacio geográfico restringido y la especificidad de hábitat que presenta *Barkeria whartonia*, así como su tamaño poblacional pequeño, se le puede considerar como una especie microendémica y rara (Rabinowitz, 1981; Ozturk *et al.*, 2011) y que podría estar en peligro de extinción. Es muy factible que algunos factores antropogénicos hayan contribuido a llevarla a esta situación, como los incendios provocados, la colecta de ejemplares, la modificación y destrucción del hábitat inmediato (por ejemplo, la extracción de roca caliza y el pastoreo), así como del entorno local (por ejemplo, la disminución de los polinizadores naturales por la deforestación de la selva). De igual forma, los efectos antropogénicos de mayor escala también podrían estar influyendo, alterando el contenido de humedad del aire que impacta a la región por efecto de la transformación del hábitat en la región Istmeña, conjuntamente con el efecto del cambio climático global. Por todo esto, esta especie de orquídea se vuelve un buen modelo de estudio que podría ser replicable con otras especies de orquídeas epífitas.

Barkeria whartonia tiene un valor estético que potencialmente puede generar divisas a los pobladores locales, de tal forma que es necesario fomentar estrategias de conservación que permitan su supervivencia en estado silvestre. Uno de los estadios más difíciles en el ciclo de vida de las orquídeas epífitas es el establecimiento (Hernández-Apolinar *et al.*, 2012 y Raventós *et al.*, 2015). Esto es en parte debido a que para que se establezca una semilla deben conjuntarse una serie de eventos: en primer lugar, la probabilidad de que una flor sea polinizada es baja, después que la semilla pueda llegar al hospedero adecuado en la parte apropiada de éste y que además pueda encontrar al hongo adecuado y micorrizar. Aunado a ello, deben existir las condiciones de humedad adecuadas para su germinación y establecimiento en un ambiente que es, de por sí, muy variable climáticamente.

Es probable que se pueda incrementar el tamaño poblacional de *Barkeria whartonia* si se incorporan de forma artificial individuos a la población, mediante una acción conocida como reintroducción. Esta actividad consiste en el traslado de individuos desarrollados de manera *ex situ* a su ambiente natural, hacia el hábitat original de la especie, o en un área circundante. El objetivo de las reintroducciones es aumentar o estabilizar artificialmente los números poblacionales (Dixon y Phillips, 2007; Yam *et al.*, 2011; Reiter *et al.*, 2016). En el caso de plantas, la reintroducción puede realizarse mediante diversas formas, ya sea por medios vegetativos (estacas, bulbos, cormos, etc.) o con la incorporación de nuevos individuos (semillas o plantas). Para el caso particular de *B. whartonia*, la reintroducción podría ser exitosa incluso con individuos pequeños, germinados y cultivados fuera de su medio natural debido a que estos individuos ya no tendrían que pasar por los filtros impuestos por la dispersión azarosa de las semillas por el viento, que limita su llegada a los sitios seguros para establecerse. Un sitio seguro para *B. whartonia* depende de varios factores, tanto bióticos como abióticos. Entre estos factores se pueden enumerar: (1) que sea el forofito adecuado (especie y tamaño del mismo), (2) que la parte del hospedero sea habitable (*i.e.* rama o tronco), (3) que el forofito esté ubicado en el microhábitat adecuado (ecotono entre la selva baja caducifolia en roca caliza expuesta y el matorral xerófilo), (4) que se encuentre disponible su hongo micorrízico

y (5) que todo lo anterior ocurra en un periodo de precipitación pluvial adecuada (que permita la germinación y el establecimiento temprano), lo cual es altamente variable en este sistema estacional.

La distribución real de *Barkeria whartonia* se desconoce, por lo que caracterizar las condiciones microambientales propias de su hábitat es un paso importante para estimar la distribución potencial y con ello el tamaño real de la población. Además, es una especie biológicamente notable, que plantea preguntas sobre su alto grado de endemismo y especificidad de hábitat, por lo cual es importante investigar si es posible incrementar sus números poblacionales de forma artificial mediante la reintroducción de plantas jóvenes. En este sentido, se plantearon las siguientes preguntas:

- 1) ¿Cómo son las condiciones microambientales (temperatura y humedad relativa) en el hábitat de *Barkeria whartonia*?
- 2) ¿Qué forofitos prefiere *Barkeria whartonia* en estado silvestre?
- 3) ¿Se podrá aumentar el número poblacional de *Barkeria whartonia* mediante la reintroducción de plantas jóvenes?
- 4) ¿Cuál es el efecto de la especie de forofito y del tamaño inicial de individuos jóvenes de *Barkeria whartonia* en la supervivencia y establecimiento de ejemplares reintroducidos experimentalmente?

OBJETIVO GENERAL

Evaluar algunas condiciones microambientales y la preferencia de forofitos en los que se desarrolla *Barkeria whartonia* (Orchidaceae) tanto en individuos silvestres como reintroducidos.

OBJETIVOS PARTICULARES

1. Describir y comparar la temperatura y la humedad relativa tanto en sitios de selva baja caducifolia en roca caliza expuesta como en la selva baja caducifolia en suelo desarrollado.

2. Caracterizar la preferencia de forofitos de *Barkeria whartoni*a a partir de individuos ya establecidos de forma natural.
3. Evaluar experimentalmente la supervivencia y el establecimiento de individuos jóvenes de *Barkeria whartoni*a reintroducidos sobre dos especies de forofitos.

HIPÓTESIS 1

En ambientes tropicales estacionalmente secos, la humedad relativa es un factor limitante que determina la distribución y abundancia de las orquídeas epífitas. Debido a que *Barkeria whartoni*a es endémica estricta de sitios con roca caliza expuesta se espera que en estos ambientes existan periodos con condiciones de humedad relativa más favorables, respecto a sitios con suelos más desarrollados.

HIPÓTESIS 2

Los forofitos de corteza rugosa podrían retener más humedad y partículas en comparación con los de corteza lisa, facilitando el establecimiento y supervivencia de las plantas epífitas. Por lo tanto, se espera mayor presencia de individuos de *Barkeria whartoni*a sobre especies de forofitos con estas características.

HIPÓTESIS 3

Debido a que la rugosidad de la corteza y el vigor de los individuos son factores importantes para el establecimiento y supervivencia, se espera que las plantas sembradas experimentalmente bajo una combinación de estos factores (plantas grandes en corteza rugosa), tengan un mayor éxito a respecto a plantas pequeñas sembradas en un forofito de corteza lisa.

MÉTODOS

Sitio de estudio

Este trabajo se realizó en los alrededores del poblado de Nizanda, Istmo de Tehuantepec, distrito de Juchitán, Oaxaca, México ($16^{\circ} 39' N$ y $95^{\circ} 00' W$, Fig. 3). Nizanda se encuentra en una región de tierras bajas, dominada por lomeríos de entre 100 y 250 m s.n.m., con algunas formaciones de altitud superior, llegando a los 750 m s.n.m. en la cima del cerro Naranjo (Pérez-García *et al.*, 2001). La geología dominante son complejos metamórficos de filita vulcanoclástica en el norte y filita siliciclástica en el sur. En el contacto de estas litologías, en el norte de Nizanda, emergen calizas (cabalgando a las filitas) de color gris claro (Pérez-Gutiérrez *et al.*, 2009). En el interior de la roca caliza se han identificado nódulos de pedernal y restos fósiles de rudistas, así como corales recristalizados. Estas estructuras sugieren que datan del Albiano-Cenomaniano (Carfantan, 1985) hace unos 100 m.a. en la frontera entre el Cretácico temprano y el tardío. En algunos sitios la roca caliza se encuentra ligeramente metamorfizada, generando un aspecto de mármol (Pérez-García, 2013).



Figura 3. Ubicación del sitio de estudio, la región de Nizanda se encuentra en el Istmo de Tehuantepec, Oaxaca, México.

El clima regional es tropical subhúmedo con un promedio de lluvia anual de 898 mm. Las lluvias están fuertemente concentradas en los meses de junio a octubre y la temperatura media anual es de 27.7 °C (Kupers, 2013). Esta región está dominada por selva baja caducifolia y tiene también áreas importantes de sabanas, sobre todo en las cimas de los cerros de filitas. Además, se han identificado otros tipos de vegetación de menor extensión como: bosque de galería, matorral subinmerme, selva baja espinosa, selva mediana subperenifolia y subcaducifolia, vegetación secundaria en diferentes estados sucesionales y pequeñas áreas con vegetación acuática y subacuática (Gallardo-Cruz, 2013; Pérez-García *et al.*, 2010). En las cimas y escarpes de los afloramientos calcáreos, particularmente donde la roca caliza se encuentra expuesta, se establece vegetación xerófita, la cual ha sido clasificada en dos tipos de vegetación de acuerdo con el grado de cobertura arbórea. Si existe una cobertura arbórea de más del 100 %, se le denomina selva baja caducifolia en roca caliza (SBCr) y si el dosel se encuentra interrumpido o los sitios están completamente abiertos, se le clasifica como matorral xerófilo (MX). Cabe señalar que la vegetación xerófita es muy diferente en composición a la vegetación que la rodea, formado enclaves aislados con altas tasas de endemismo (Pérez-García y Meave, 2004). El dosel de la SBCr está dominado por *Comocladia engleriana* Loes., *Plumeria rubra* L. var. *acutifolia* (Poir.) L.H. Bailey, *Neobuxbaumia scoparia* (Poselg.) Backeb., *Pseudobombax ellipticum* (Kunth) Dugand, *Beaucarnea recurvata* Lem., y varias especies de *Ficus* sp.; mientras que el MX tiene un dosel más bajo y abierto con *Pseudosmodium multifolium* Rose y *Cephalocereus nizandensis* (Bravo et T. MacDoug.) Buxb. En el sotobosque se encuentran numerosas plantas de *Agave nizandensis* Cutak, *A. ghiesbreghtii* Lem. ex Jacobi, *Hechtia caudata* L.B.Sm. y *H. rosea* E. Morren., *Cyrtopodium macrobulbon* (La Llave et Lex.) G.A. Romero et Carnevali y también existen numerosas epífitas como *Tillandsia caput-medusae* E. Morren, *T. concolor* L.B.Sm., *T. schiedeana* Steud., *Encyclia rodolfoi* Archila, Chirón y Veliz, *E. nizandensis* E.A. Pérez-García et Hágsater, *Trichocentrum cebolleta* (Jacq.) M.W. Chase & N.H. Williams (antes *Cohniella cebolleta* (Jacq.) Christenson) y *Barkeria whartonia* (C. Schweinf.) Soto Arenas.

Barkeria whartoni es endémica de la porción sur del Istmo de Tehuantepec, particularmente de los cerros calcáreos de baja altitud (450 m s.n.m.) conocidos como Cordillera del Cordón (Cerro Verde y Pedreras de Mazahua), así como también en el Cerro Timbón, cerca de Chivela. De igual forma, en la región de Nizanda, crece en una serie de pequeños cerros de caliza, alineados en dirección E-O al norte del poblado. Algunos de estos afloramientos tienen nombres locales como: Piedra Azul, Pedrera de la Vía, cerro de Gaspar (o Birmaniano) y su altitud varía de 250 m a 350 m s.n.m. (Pérez-García, 2013). Aún dentro de estos cerros calcáreos, los afloramientos rocosos donde habita *B. whartoni* son discontinuos, generando una distribución en forma de archipiélago. Para este estudio, se seleccionaron tres sitios en el cerro de la Piedra Azul, separados por distancias de aproximadamente 100 a 150 m.

Métodos de campo

Condiciones microambientales

Para caracterizar las condiciones del microhábitat se instalaron 12 sensores HOBO® Pro V2., la mitad de ellos en la selva baja caducifolia en roca caliza (SBCr) y la otra mitad en la selva baja caducifolia en suelo desarrollado (SBCs). Éstos fueron amarrados a árboles que se encontraban dentro y fuera de los tres sitios elegidos para el experimento de reintroducción. En cada sitio se instalaron dos parejas de sensores, uno de ellos inmerso en la SBCr y el otro en la SBCs (Fig. 4).

Los sensores HOBO fueron programados para medir la temperatura (°C) y la humedad relativa (% HR) cada media hora a lo largo de un año de muestreo. Para evitar repeticiones anuales se utilizaron los datos desde las 00:00 h del 11 de julio del 2014 a las 24:00 h del 10 de julio del 2015. Los sensores se sujetaron con alambre a árboles de distintas especies en el microambiente correspondiente a una altura sobre el suelo entre uno y dos metros, dependiendo de la microtopografía del sitio.

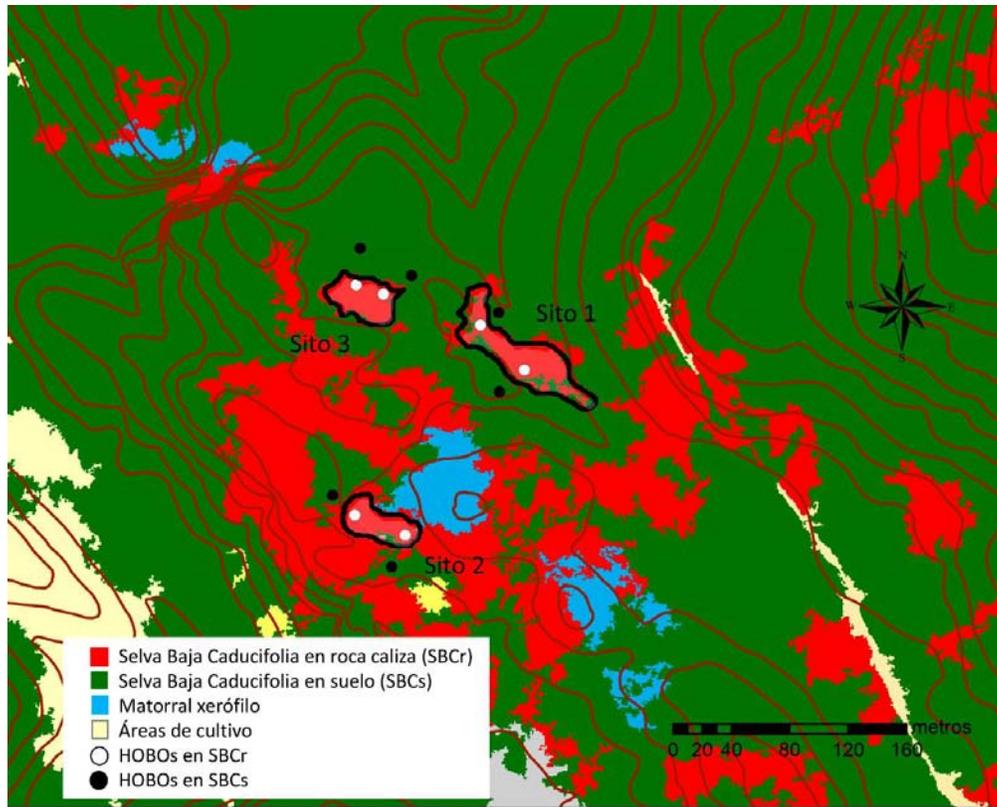


Figura 4. Esquema del sitio de estudio y diseño experimental. Los sitios se delimitan con una línea negra y los HOBOS con círculos (Mapa modificado de Gallardo-Cruz, 2013).

Punto de rocío

El punto de rocío (Pr) es la temperatura ($^{\circ}C$) a la que el agua se condensa en función a la temperatura y la humedad relativa (McIlveen,1992). Esta variable no es medida directamente por los HOBOS, sino que se calcula en el programa HOBOWare Pro© (3.7.7) a partir de los datos de la temperatura y humedad relativa puntuales, la fórmula que utiliza se presenta en el Anexo 1.

Teóricamente la saturación máxima se alcanza al 100 % de humedad relativa. Cuando el punto de rocío es igual o mayor a la temperatura ($Pr \geq T$) el vapor de agua se condensa.

La fórmula provista por los HOBO's fue descartada debido a que dicha ecuación no necesariamente arroja igual punto de rocío y temperatura en la saturación máxima, lo cual se refleja en una frecuencia extremadamente baja de eventos de rocío.

Tras probar diferentes fórmulas, se utilizó la que mejor se ajustó a los criterios teóricos establecidos (Lawrence, 2005), siendo:

$$Pr = \sqrt[8]{\frac{HR}{100}} \times (110 + T) - 110$$

Con el inconveniente de que marca como eventos de rocío los momentos en que la humedad relativa es igual a 100 %. El número total de eventos de puntos de rocío registrado cada media hora en los sensores HOBO de cada microambiente se dividió entre seis para obtener una caracterización promedio por microambiente.

Preferencia de forofitos

Para evaluar la preferencia de forofitos en estado silvestre, se buscaron ejemplares silvestres de *Barkeria whartoni* en un área aproximada de 15 km². Sólo se encontraron individuos en la porción ocupada por los afloramientos de roca caliza. El área evaluada sobre este tipo de roca es de 1.3 km² y la fracción de esta área que sí tenía individuos es de sólo 0.016 km². Esta área ocupada se calculó mediante el uso de una imagen pancromática Geo Eye de la región, del 10 de noviembre del 2010, ortocorregida con 0.5 x 0.5 m de resolución utilizando el software ArcGis© 10.3.

Para cada individuo de *B. whartoni* encontrado se registró:

- Especie del forofito o sustrato.
- Altura máxima del forofito.
- Cobertura del forofito.

- Número de plantas de *Barkeria* que se encontraban creciendo sobre él, contando cada agrupamiento de tallos como un mismo individuo.
- Estado de desarrollo de cada individuo (plántula, juvenil o adulto).

Los criterios para determinar el estado de desarrollo de los individuos fueron:

- Plántulas: individuos de pequeño tamaño (menores a 5 cm de alto), sin pseudobulbo bien desarrollado y hasta con dos hojas.
- Juvenil: tamaño superior a 5 cm, con pseudobulbo, pero sin inflorescencia.
- Adulto: individuos generalmente de más de 15 cm de alto, con evidencia de que hayan producido inflorescencias al menos una vez.

Experimento de supervivencia

Se reintrodujeron 76 plantas jóvenes de *Barkeria whartonia* provistas por el Laboratorio de Cultivo de Tejidos Vegetales del Instituto de Biología, UNAM, provenientes de una tesis de Licenciatura previa donde se cultivaron individuos de esta especie desde semilla en medio MS con 90% de éxito de germinación y 80 % de aclimatización en laboratorio (Villafuerte, 2013). Los individuos fueron aclimatizados durante aproximadamente año y medio en un invernadero en la Ciudad de México. A cada individuo se le midió la longitud del tallo (distancia de la base del pseudobulbo hasta el meristemo apical o el punto donde comienza el crecimiento de la última hoja) (Fig. 5). Cada ejemplar fue fotografiado sobre una hoja de papel milimétrico para posteriores referencias de tamaño y forma. Las plántulas fueron llevadas a campo a finales de julio del 2014 y el monitoreo concluyó a principios de agosto de 2015. Se realizaron muestreos en septiembre (a la mitad del periodo de lluvias), diciembre y marzo (época seca), y en agosto (después de las primeras lluvias).

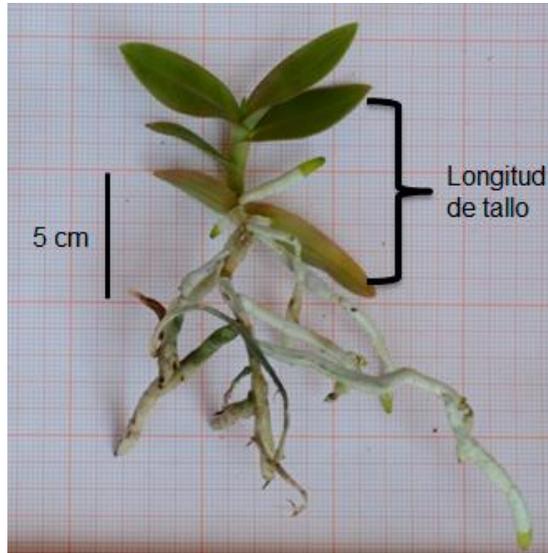


Figura 5. Esquema de la longitud del tallo de *Barkeria whartoniiana*. Fotografía por: Alí Segovia.

Los individuos de *Barkeria whartoniiana* fueron reintroducidos por parejas sobre dos forofitos de cortezas contrastantes (Fig. 6), es decir, una plántula sobre *Comocladia engleriana* (de corteza rugosa) y otra sobre *Plumeria rubra* (con corteza lisa), en árboles que estuvieran muy cercanos entre sí, de tal forma que las ramas donde se sembraron estuvieran próximas (< 1.5 m) y se plantaron aproximadamente a la misma altura y orientación a lo largo de los tres sitios. Las especies de forofitos fueron seleccionadas por ser muy abundantes en la zona y por el contraste de su corteza, aunque también varían en otras características.

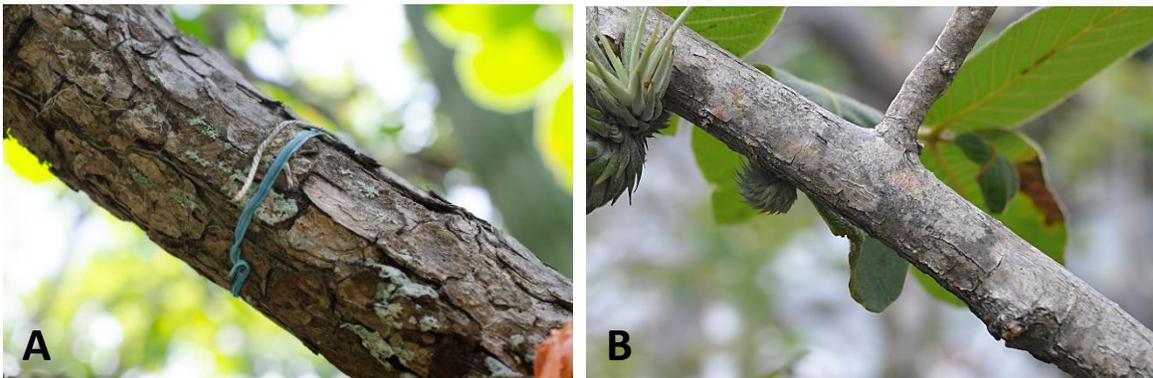


Figura 6. Acercamiento a las cortezas de los forofitos usados en la reintroducción. A) *Comocladia engleriana* (corteza rugosa) B) *Plumeria rubra* (corteza lisa). Fotografías por: Alí Segovia.

Comocladia engleriana Loes. es un árbol perteneciente a la familia Anacardiaceae de fuste recto con copa regular, escasa y ramas ascendentes. Produce una resina color crema muy irritante que causa hinchazón y comezón al entrar en contacto con la piel. La corteza es medianamente gruesa de color café rojizo muy oscuro y se pueden apreciar escamas superficiales; por lo que, para algunos autores clasifica como corteza escamosa (Pérez-Jiménez y Barajas-Morales, 2011). Para fines de este estudio se consideró como un forofito de corteza rugosa.

Plumeria rubra var. *acutifolia* L. pertenece a la familia Apocynaceae, es un árbol de fuste recto o un poco sinuoso, con copa redondeada, abierta, escasa, ramas ascendentes dicotómicas característicamente con terminación roma. La corteza es delgada color gris plomizo y brillante. De acuerdo con Pérez-Jiménez y Barajas-Morales (2011), en individuos adultos la corteza es rugosa y áspera con pequeños pliegues transversales, mientras que en los individuos jóvenes, o pequeños, la corteza es lisa, turgente y algo granulosa debido a la presencia de pequeñas lenticelas dispersas y poco abundantes. Para que las cortezas fueran muy contrastantes, la reintroducción se realizó sobre árboles (o ramas) jóvenes, siendo éste el hospedero de corteza lisa. Ambas especies se encuentran en los afloramientos de roca caliza inmersos en la selva baja caducifolia, así como en la vegetación xerofítica, pero sólo *Plumeria rubra* se encuentra también en la selva en suelo (Pérez-García y Meave, 2004).

Las plantas fueron sorteadas, de tal forma que aleatoriamente se asignó un tratamiento a cada una (sitio y hospedero) y fueron sujetadas al hospedero con alambre (twist) recubierto de plástico para jardín. A cada una se le colocó un poco de *Sphagnum* entero (no molido) húmedo y se les sujetó con un hilo delgado de cáñamo, para evitar que el musgo cayera. Una vez sembradas, se les aplicó un pequeño riego a las plantas y no se volvieron a regar con lo cual obtuvieron agua únicamente de la precipitación pluvial. En el sitio 1 se colocaron 30 individuos, 18 en el sitio 2 y 28 en el tercer sitio, de acuerdo al tamaño del sitio y a la abundancia de hospederos.

Métodos estadísticos

Condiciones microambientales

En la parte descriptiva se utilizaron todos los datos, tanto de temperatura como de humedad relativa, para la SBCr y la SBCs, es decir, se consideraron cada uno de los 48 datos por día de todos los sensores durante todo el año obteniéndose las medias, desviaciones estándar, máximos y mínimos absolutos. Para el promedio absoluto de la temperatura y de la humedad relativa se promediaron todos los datos de cada sensor sin importar el día. Para los máximos y mínimos promedio anuales se obtuvieron los valores por día de todo el año y se promediaron.

Se utilizó una correlación de Spearman para saber el grado de correlación de las dos variables (temperatura y humedad relativa). Para obtener la oscilación absoluta se restó el valor máximo absoluto menos el valor mínimo absoluto de cada variable ($T_M - T_m$ y $HrM - Hr_m$). Para la oscilación promedio se restó el promedio de los máximos diarios menos el promedio de los mínimos diarios de cada una de las variables ($\bar{X} TdM - \bar{X} Tdm$ y $\bar{X} HrdM - \bar{X} Hrdm$). El coeficiente de variación se obtuvo dividiendo la desviación estándar de todos los datos sobre la media absoluta por 100, es decir, se expresa en porcentaje ($\sigma/\bar{X} * 100$).

Para evaluar el efecto del sustrato sobre la temperatura y la humedad relativa y conocer si existían diferencias en las condiciones microclimáticas entre la SBCr y la SBCs a lo largo de un año, se ajustaron modelos lineales generalizados de efectos mixtos (GLMM por sus siglas en inglés). Estos análisis se llevaron a cabo con el programa R© 3.3.0 estableciéndose una autocorrelación temporal y designando como efectos aleatorios el sitio, la pareja de sensores y el sensor individualmente. Para la variable de temperatura se utilizó una distribución GAMMA; en el caso de la humedad relativa la distribución más adecuada sería una Beta pero no hay paquetes estadísticos en el programa que permitan incluir la autocorrelación temporal y el diseño experimental, por lo que se utilizó una 100-GAMMA para ajustar los datos (es decir, se obtuvo el inverso de los datos de humedad) de modo que los datos variaron entre 0 y 48.11 %, con lo cual se obtuvo una cola de distribución despreciable tal como supone una distribución GAMMA, manteniendo con ello la serie de

tiempo y el diseño experimental por bloques. Estos modelos se utilizaron en tres análisis diferentes por variable:

- Diferencias promedio por día.
- Variación interna del día expresada en desviación estándar
- Diferencias en la madrugada entre las 5 y 6 am (en GMT-6).

Preferencia de forofitos

Para conocer si *Barkeria whartoni* tiene preferencia por algún hospedero se comparó la cantidad promedio de individuos de *B. whartoni* por especie de forofito contra un modelo nulo. Se excluyeron los sustratos y los hospederos que tuvieron menos de cinco ejemplares de *Barkeria* en total. Se elaboró un GLMM considerando el sitio como efecto aleatorio, las especie de forofito como variable explicativa y el número de individuos de *Barkeria* como variable de respuesta. Este modelo nulo se elaboró para conocer si una determinada especie de forofito es realmente preferida y no un efecto de su abundancia.

Para saber si la presencia de *Barkeria whartoni* sobre ciertas especies de hospederos se debe a la abundancia de éstos, se utilizaron datos de la densidad de esas especies reportadas en un estudio previo (en 900 m² de área muestreada de SBCr; Pérez-García y Meave, 2004). Se seleccionaron las especies que presentaron dos o más individuos y se calculó su densidad potencial para el área (0.016 Km²) donde fue hallada *B. whartoni*. Con estos datos se hizo una correlación entre el número de árboles que potencialmente podrían estar en la SBCr y el número de árboles ocupados por *B. whartoni*.

Supervivencia y establecimiento

Para evaluar la supervivencia y el establecimiento de las plantas de *Barkeria whartoni* reintroducidas experimentalmente se calculó el porcentaje de supervivencia y de establecimiento total. Así mismo se elaboraron GLMM's con las diferentes combinaciones del efecto del hospedero y del tamaño inicial de la planta. Se consideró al sitio y a la pareja de forofitos como factores aleatorios (Cuadro 2) y se utilizó una distribución binomial. Para discernir los mejores modelos se utilizó el criterio de información de Akaike (AIC) y se consideró como mejor modelo aquél con el AIC más bajo.

Cuadro 2. Listado de las variables de los GLMM's elaborados para analizar tanto la supervivencia como el establecimiento.

Modelo	Variabes explicativas
0	(Sitio/Pareja)
1	Forofito + (Sitio/Pareja)
2	Longitud tallo + (Sitio/Pareja)
3	Forofito + Longitud tallo + (Sitio/Pareja)

RESULTADOS

Caracterización microambiental

Comportamiento anual de las variables microclimáticas

Los sensores HOBOS estuvieron un año en el campo y cada uno registró 17,520 datos puntuales (210,240 datos en total para los 12 sensores) para la temperatura y un monto igual para la humedad relativa. Se ha planteado que existe una correlación negativa entre la temperatura y la humedad relativa, pero esta relación se puede modificar si entra o sale humedad del sistema. La correlación entre ambas variables encontrada en la región de Nizanda a lo largo del año de estudio fue significativa y relativamente alta ($r_s = -0.58$). No obstante, gran parte de la variación no se explica por esta correlación, por lo que se decidió analizar cada variable de forma independiente.

En términos generales, las diferencias microambientales entre la selva baja caducifolia en roca caliza (SBCr) y suelo desarrollado (SBCs) fueron poco evidentes. No obstante, la SBCr presentó en promedio (absoluto) la mayor temperatura y la menor humedad relativa (Cuadro 3). Además, fue el ambiente que tuvo la mayor variación absoluta y promedio (oscilación absoluta y promedio, así como el mayor coeficiente de variación de la temperatura y de la humedad relativa), salvo en la oscilación absoluta de la humedad relativa. La SBCr también presentó los valores más extremos tanto de la temperatura absoluta máxima como de la mínima (Cuadro 3). Se observó que los intervalos de confianza de los primeros dos modelos de GLMMs, tanto de temperatura (Fig. 7A) como de humedad relativa (Fig. 7B) para la SBCr y SBCs se sobrelapan; es decir, las medias de ambas variables no difieren significativamente. Por lo tanto, no se pudo rechazar la hipótesis nula ya que en promedio los dos microambientes no son significativamente diferentes en estas dos variables. La desviación estándar por día a lo largo de un año, no difirió en la temperatura (Fig. 8A), pero sí en la humedad relativa, siendo la SBCr la que mayor variación presentó en esta última variable (Fig. 8B). Puesto que estas diferencias son sutiles y no se aprecian en las figuras, los intervalos de confianza de todos los GLMM's se reportan en el Anexo 2.

Cuadro 3. Compendio de promedios generales de la temperatura (°C) y humedad relativa (%HR) en SBCr y SBCs.

	SBCr		SBCs	
	°C	% HR	°C	% HR
Promedio	25.87	75.40	25.81	75.86
Desviación estándar	4.50	15.03	4.31	14.51
Máximo absoluto	41.27	100	40.89	100
Máximo promedio	32.34	92.19	32.42	91.32
Mínima absoluta	15.41	24.52	15.61	22.49
Mínima promedio	22.01	51.13	22.19	51.53
Oscilación absoluta	25.85	75.48	25.29	77.52
Oscilación promedio	9.27	37.59	8.60	34.93
Coefficiente de variación	11.49	16.56	10.55	15.24

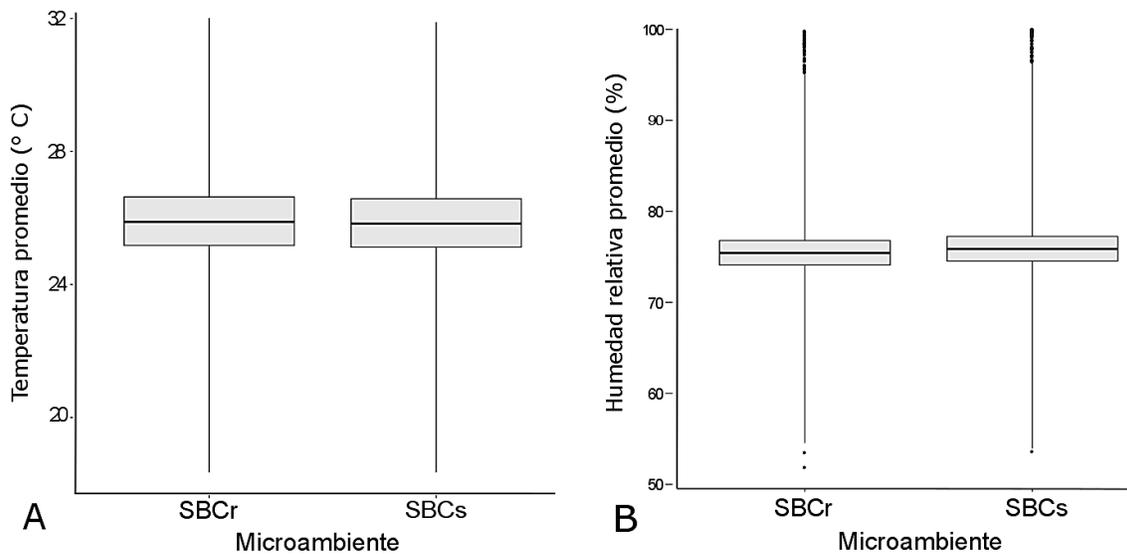


Figura 7. Temperatura (°C) diaria promedio anual (A) y humedad relativa (%HR) diaria promedio anual (B) tanto en SBCr como en SBCs.

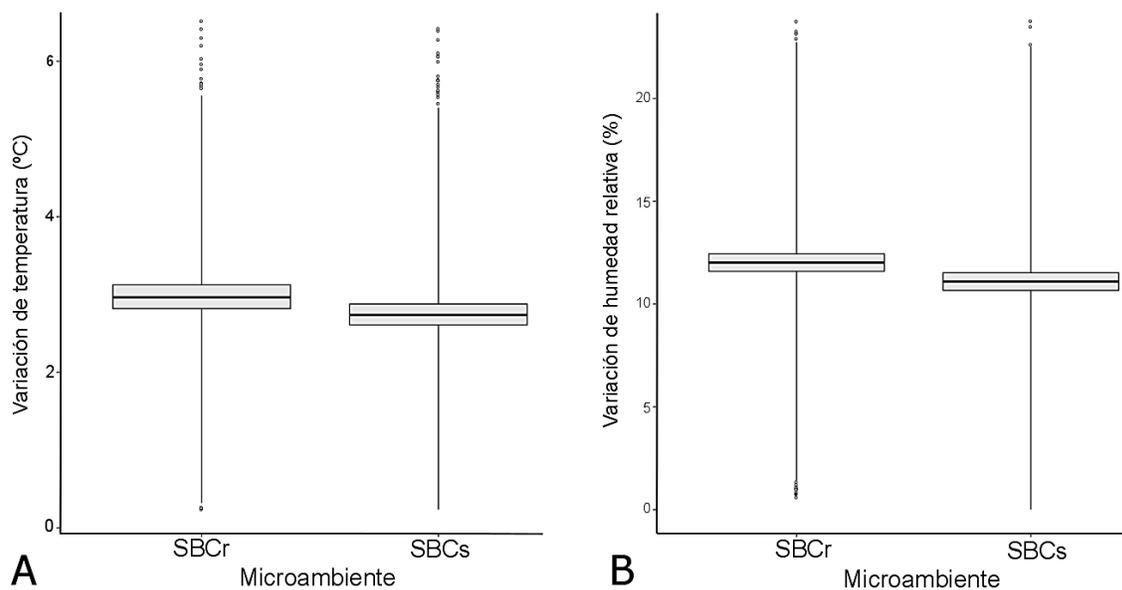


Figura 8. Variación diaria a lo largo del año. (A) Desviación estándar de la temperatura (°C) y (B) desviación estándar de la humedad relativa (% HR) tanto en SBCr como en SBCs.

Los sensores HOBO detectaron una gran variación tanto de la temperatura como de la humedad relativa a lo largo del año, lo cual corresponde con la marcada estacionalidad que presenta la región (Fig. 9). Generalmente la época de lluvias ocurre en el periodo de junio a octubre, pero el año de muestreo fue poco lluvioso con un notable retraso en la precipitación. Este fenómeno se aprecia en los datos de humedad relativa ya que fue hasta septiembre cuando se registró el mayor porcentaje de humedad relativa. El promedio mensual para cada tipo de sustrato mostró mucha variación a lo largo del año en ambas variables. Por ejemplo, la temperatura media mensual varió más de 7 °C entre enero y mayo. La temperatura media mensual prácticamente no difirió entre sustratos y no se encontraron diferencias significativas en los GLMM's en la variación diaria de la temperatura a lo largo del año entre los dos tipos de sustratos (Figura 8A). La humedad relativa en la época de lluvias es ligeramente mayor en la SBCs. Si bien este no es un patrón muy marcado, como ya se mencionó, fue en este análisis que se mostraron diferencias significativas en la desviación estándar diaria a lo largo del año entre ambos sustratos (Fig. 5B, intervalos de confianza en Anexo 2).

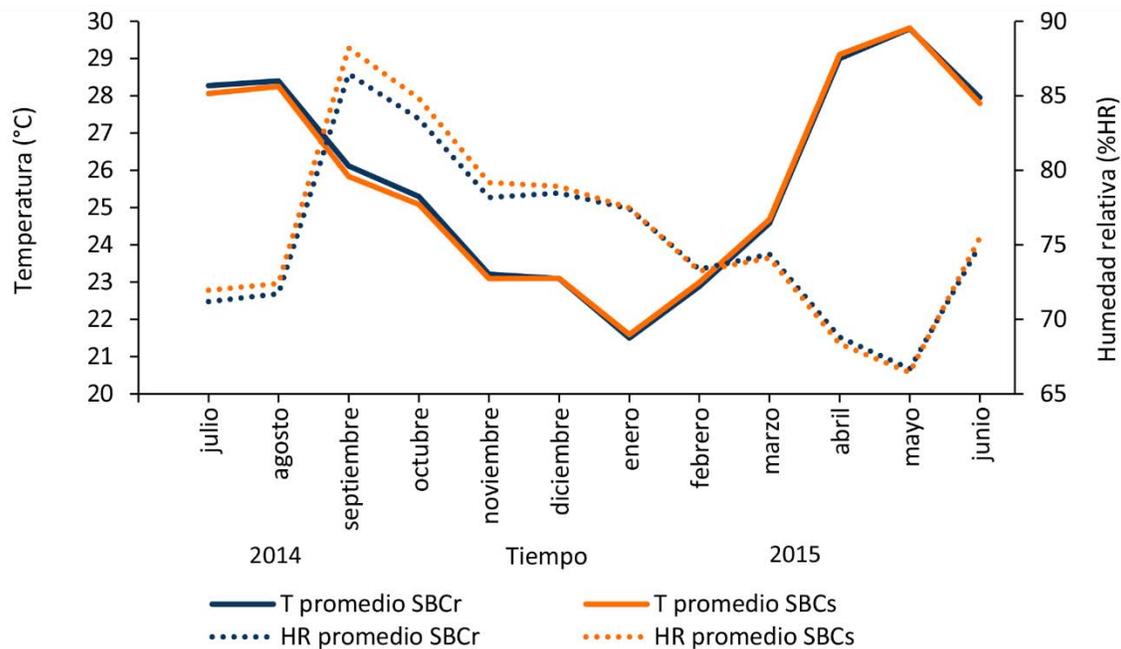


Figura 9. Temperatura promedio (°C) mensual (líneas continuas) y humedad relativa promedio (%) mensual (líneas punteadas) a lo largo del año de muestreo. En azul la SBCr y en naranja la SBCs.

Comportamiento diario de las variables microclimáticas

En promedio, la temperatura y la humedad relativa variaron de forma muy similar a lo largo del día entre ambos tipos de sustratos. Las temperaturas más frescas se encontraron al amanecer (entre las 6:30 y 7:00 h), mientras que las más altas se detectaron a media tarde (14:00 h) en los dos tipos de selvas estudiados (Fig. 10). Se pudo observar una variación ligeramente mayor en la temperatura diaria en la SBCr (8.14 °C) respecto a la SBCs (7.63 °C), pero las diferencias no fueron significativas entre ambos ambientes. Por su parte, la humedad relativa, de acuerdo al GLMM, difirió entre los distintos sustratos, variando en promedio aproximadamente 30 % a lo largo del día (31.43 % SBCr vs. 29.34 % SBCs).

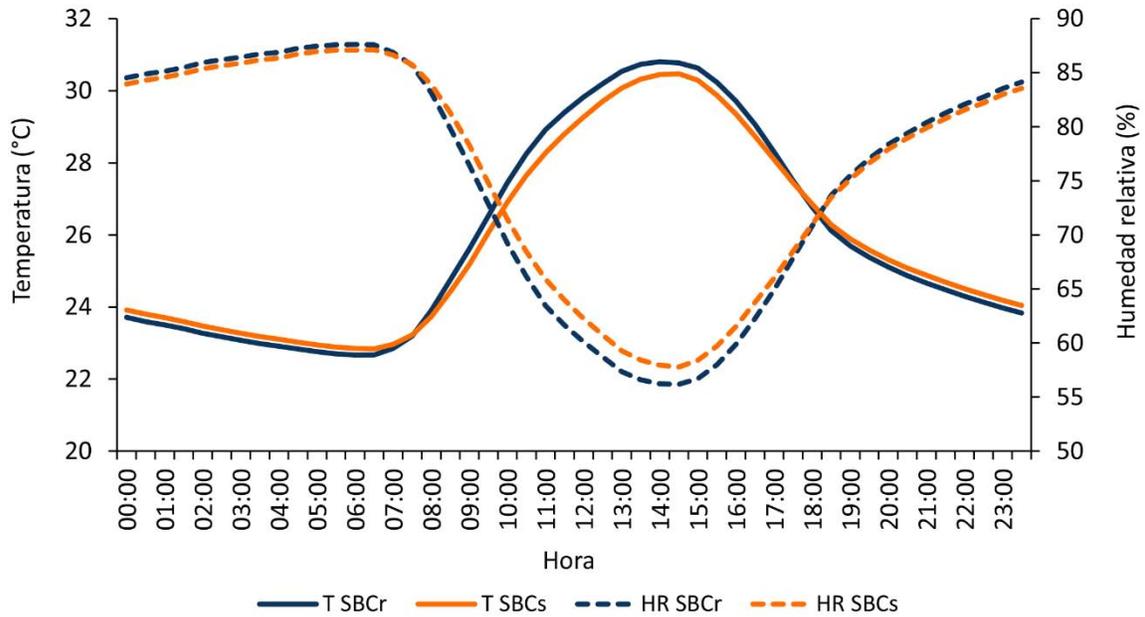


Figura 10. Temperatura promedio (°C) cada media hora (líneas continuas) y humedad relativa promedio (% HR) cada media hora (líneas punteadas) a lo largo del día. En azul la SBCr y en naranja la SBCs.

En la figura 10 se puede observar que la mayor diferencia entre la temperatura y la humedad relativa entre los microambientes estudiados se encuentra a media tarde. Sin embargo, se quería saber si en la SBCr existen periodos con condiciones de humedad relativa más favorables que en la SBCs. Los datos sugieren que estas condiciones podrían ocurrir antes del amanecer, cuando las curvas de temperatura y de humedad invierten sus patrones. En este periodo el ambiente de la SBCr se torna ligeramente más fresco y con mayor humedad relativa, respecto al de la SBCs. No obstante, el GLMM elaborado para evaluar si la humedad relativa variaba entre las 5:00 y las 6:00 h. entre ambos micrositios, no mostró diferencias significativas (Fig. 11). Otra forma con la que se evaluó esta misma hipótesis fue a través del punto de rocío ya que se esperaba que durante la madrugada existieran más eventos de punto de rocío en la SBCr que en la SBCs. Si bien el programa de los sensores HOBO calcula el punto de rocío (HOBOWare Pro©, 3.7.7), los datos obtenidos no parecen ser muy explicativos, al ser muy poco frecuentes (sólo se detectaron a lo largo del año de muestreo 27 eventos de rocío en la SBCr y 167 en la SBCs en los 12 HOBOs). Por

ello, el punto de rocío fue calculado a partir los datos de temperatura y humedad relativa mediante la fórmula mencionada en los métodos (Lawrence, 2005). Se consideró como evento de rocío toda medición donde la temperatura registrada por el sensor fuera igual o menor a la temperatura del punto de rocío.

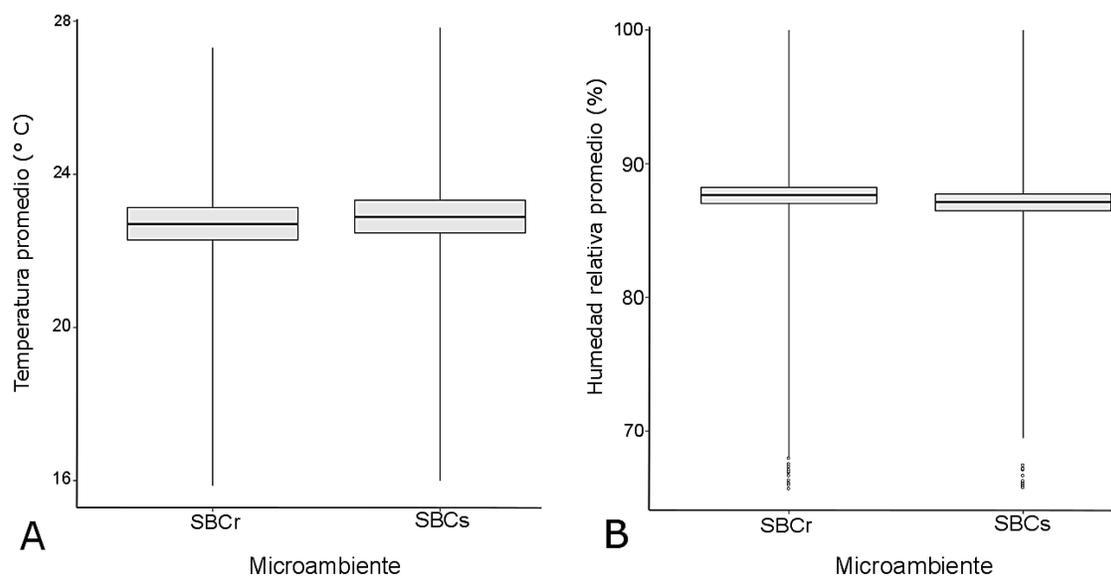


Figura 11. Humedad relativa (% HR) promedio diario (A) y temperatura (°C) promedio diaria (B) entre las 5 y 6 am en SBCr y SBCs.

La SBCs presentó más veces eventos de punto de rocío que la SBCr (2,912 vs 2,575, respectivamente) debido a que la selva en suelo es ligeramente menos cálida y más húmeda que la selva en roca. Esta diferencia es más notoria en las horas de más calor pero el patrón se invierte durante las horas más frescas de la noche y al amanecer (de las 3:30 a las 7:00 h) ya que la frecuencia de eventos de punto de rocío es mayor en la SBCr y coincide con que son las horas en que con más frecuencia se encontró el punto de rocío a lo largo del día. Sin embargo, las diferencias entre los dos microambientes son pequeñas (Fig. 12) Se puede observar que la época de lluvias (junio a noviembre) concentra casi todos los eventos de rocío, mientras que durante la época de secas (diciembre a mayo) casi no hay eventos, aunque éstos fueron un poco más frecuentes en la SBCr.

Preferencia de forofitos en estado silvestre

En total se encontraron 254 individuos de *Barkeria whartoni* en siete agrupamientos, ubicados principalmente en el cerro de la Piedra Azul y en la Pedrera de la Vía, ocupando un área efectiva de 0.016 Km². Los individuos fueron observados sobre nueve especies de forofitos (seis de árboles y tres de cactáceas columnares) y en dos tipos de sustrato (roca caliza expuesta y caliza con suelo) (Fig. 13). *Comocladia engleriana* fue el forofito con la mayor cantidad de individuos silvestres de *Barkeria whartoni* (37.8 %), que es casi el doble de las que se encontraron en los forofitos que le siguieron como mejores hospederos, *Neobuxbaumia scoparia* (21.3 %) y *Plumeria rubra* (20.5 %). Por otra parte, la cantidad de individuos sobre suelo o sustrato es inferior al 5 %, es decir, se trata de una especie de hábito epífita (Cuadro 4).

Cuadro 4. Frecuencia de forofitos y número de individuos de *Barkeria whartoni* (*B. w*) sobre cada especie. Se enlistan de mayor a menor frecuencia.

Forofito	No. individuos con <i>B. w</i>	% de Forofitos	No. <i>B. w</i> por especie	% de la población	\bar{X} de <i>B. w</i> por forofito
<i>Comocladia engleriana</i> Loes.	36	39.1	96	37.8	2.7
<i>Plumeria rubra</i> L. var. <i>acutifolia</i> (Poir.)	22	23.9	52	20.5	2.4
<i>Neobuxbaumia scoparia</i> (Poselg.) Backeb.	13	14.1	54	21.3	4.2
<i>Pilosocereus collinsii</i> (Britton et Rose)	6	6.5	14	5.5	2.3
Suelo	5	5.4	9	3.5	1.8
<i>Bursera excelsa</i> (Kunth) Engl.	3	3.3	11	4.3	3.7
<i>Beaucarnea recurvata</i> Lem.	2	2.2	9	3.5	4.5
Roca caliza	2	2.2	3	1.2	1.5
<i>Pseudobombax ellipticum</i> (Kunth) Dugand	1	1.1	3	1.2	3
<i>Jacaratia mexicana</i> A. DC.	1	1.1	2	0.8	2
<i>Cephalocereus nizandensis</i> (Bravo et T. MacDoug.) Buxb.	1	1.1	1	0.4	1
Total	92	100	254	100	2.6



Figura 13. Forofitos de *Barkeria whartonia*. (A) *Comocladia engleriana* (B) *Plumeria rubra* (C) *Neobuxbaumia scoparia* (D) *Pilosocereus collinsii* (E) Suelo (F) *Bursera excelsa* (G) Roca caliza (H) *Beaucarnea recurvata* (I) *Cephalocereus nizandensis*. Fotografías por: Alí Segovia y Dai López.

Los tres forofitos que hospedaron a *B. whartonia* con mayor frecuencia y con mayor cantidad de individuos son los más comunes dentro de los afloramientos de roca caliza (Anexo 3). Se observó que varias especies de árboles relativamente frecuentes en la SBCr no hospedan individuos de *B. whartonia* (como *Bursera* spp., *Pseudosmodingium multifolium*, *Gyrocarpus jatrophifolius*), mientras que hay especies poco frecuentes que son forofitos de dicha orquídea. Existe una correlación significativa aunque relativamente baja ($R^2 = 0.47$ $P < 0.0001$; Fig. 14) entre el número estimado de árboles en los afloramientos de roca caliza y el número de forofitos de cada especie que ocupa *B. whartonia*. Particularmente, se encontraron más individuos de *B. whartonia* que los esperados en *Comocladia engleriana*.

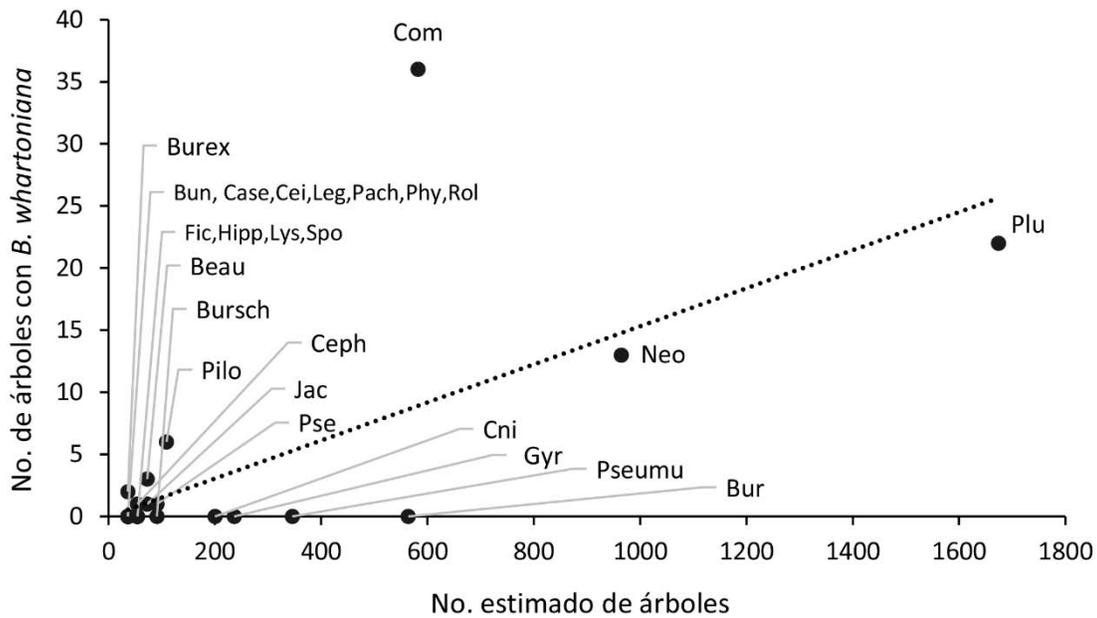


Figura 14. Correlación entre el número estimado de árboles y el número de árboles con *Barkeria whartonia*. Plu= *Plumeria rubra*, Neo= *Neobuxbaumia scoparia*, Com= *Comocladia engleriana*, Bur= *Bursera* Sp 1, Pseumu= *Pseudosmodingium multifolium*, Gyr= *Gyrocarpus jatrophifolius*, Cni= *Cnidoscopus* Sp 1, Pilo= *Pilosocereus collinsii*, Bursch= *Bursera schlechtendalii*, Pse= *Pseudobombax ellipticum*, Beau= *Beaucarnea recurvata*, Jac= *Jacaratia mexicana*, Ceph= *Cephalocereus nizamensis*, Fic= *Ficus petiolaris*, Hipp= *Hippomane mancinella*, Lys= *Lysiloma microphyllum*, Spo= *Spondias* Sp 1, Bun= *Bunchosia canescens*, Burex= *Bursera excelsa*, Case= *Casearia tremula*, Cei= *Ceiba* Sp 1, Leg= *Leguminosae* Sp 16, Pach= *Pachycereus pecten-aboriginum*, Phy= *Phyllanthus* Sp 1, Rol= *Roldana eriophylla*.

En promedio, se encontraron 2.6 individuos de *Barkeria whartonia* por forofito (independientemente de la especie), pero hubo una alta variación, encontrándose de uno a 13 individuos de *Barkeria* por forofito. El histograma de frecuencias de los individuos de *B. whartonia* por forofito indica que el 40 % de los forofitos ocupados sólo tiene un individuo de *B. whartonia*, mientras que el 60 % de los forofitos hospedan a dos o más individuos de esta especie (Fig. 15).

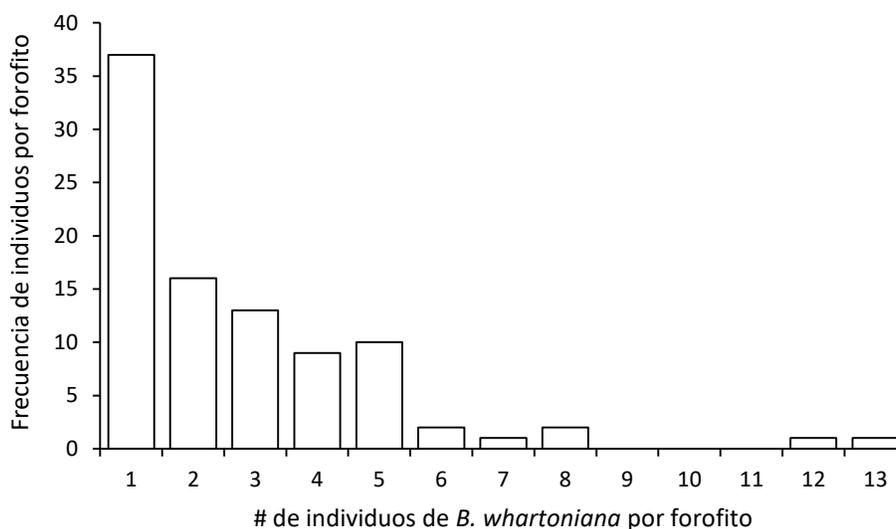


Figura 15. Frecuencia de individuos de *Barkeria whartonia* por forofito.

Se usó un modelo nulo para evaluar si el número de individuos de *B. whartonia* presentes en los hospederos variaban por efecto de la especie de forofito. Se eliminaron todas aquellas especies que tenían cinco o menos árboles hospedando a la orquídea en estudio, quedando con ello las cuatro primeras especies del Cuadro 4. La comparación con el modelo nulo arrojó que no existen diferencias en el número de individuos de *B. whartonia* que presenta una determinada especie de forofito (Fig. 16), de forma que el número de individuos que presenta una determinada especie de forofito es aleatorio ($P > 0.05$).

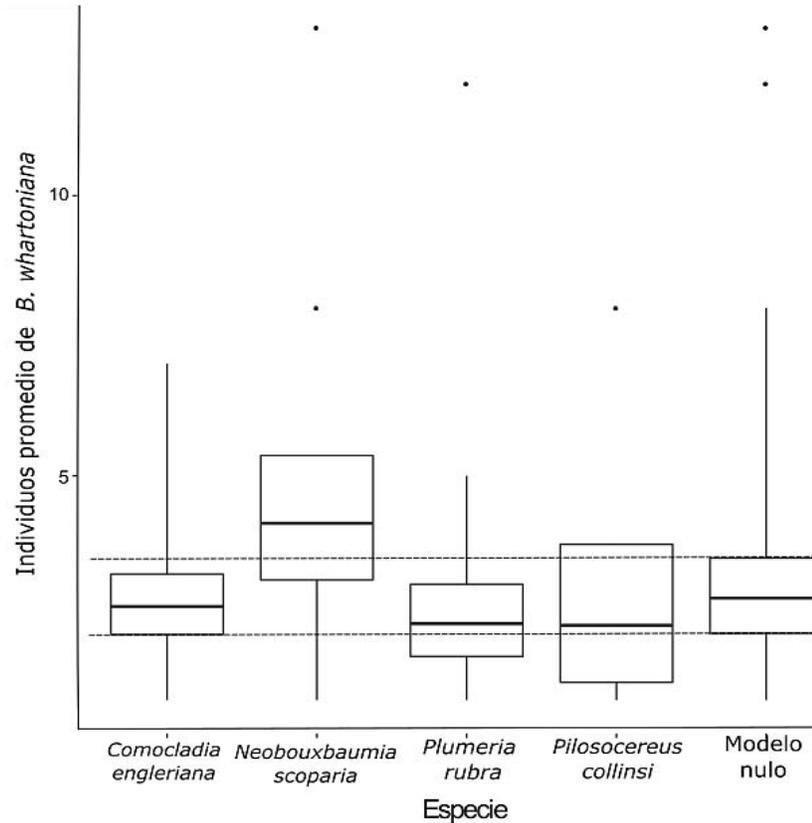


Figura 16. No. promedio de individuos de *B. whartonia* por especie de forofito en comparación con un modelo nulo.

De los 254 individuos encontrados de *Barkeria whartonia*, 22 (8.6 %) se clasificaron como plántulas, 49 (19.3 %) como juveniles y los restantes 183 (72 %) presentaron vara floral o cicatriz de ésta por lo que se consideraron como plantas adultas. A pesar de que se encontraron individuos juveniles y adultos de *B. whartonia* creciendo directamente sobre los sustratos inorgánicos (roca caliza cubierta con suelo y roca caliza expuesta), no se encontraron plántulas establecidas directamente ahí. Cuando se analiza la proporción de estadios de desarrollo al interior de cada especie de forofito, se encontró que, proporcionalmente, las plántulas son más frecuentes en *Comocladia engleriana* (15.6 % de los individuos hospedados son plántulas), respecto a *Plumeria rubra* (5.7 %), *Neobuxbaumia scoparia* (1.8 %) y en general a los otros forofitos (Fig. 17).

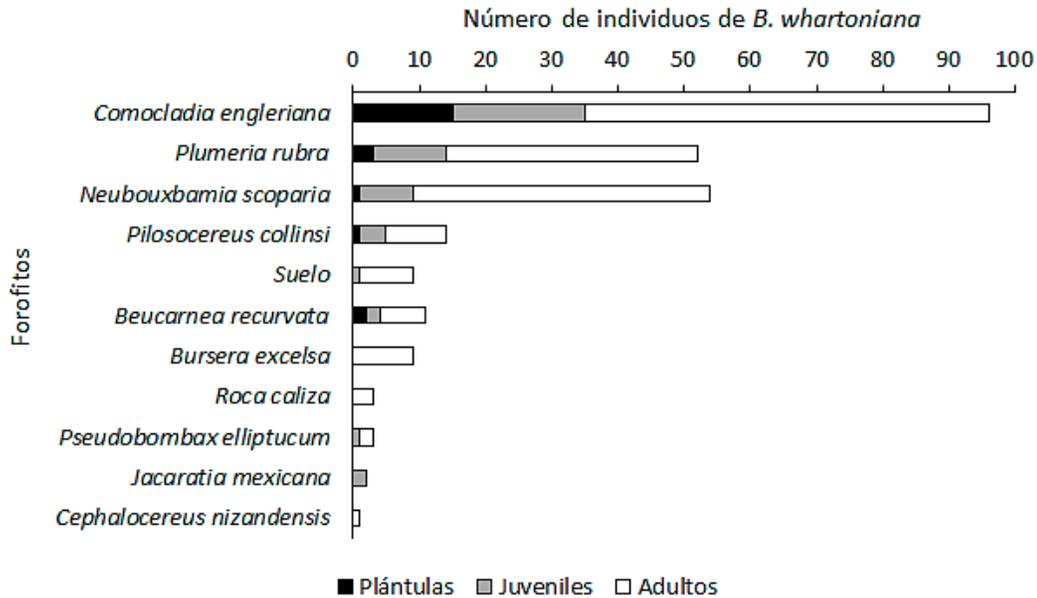


Figura 17. No. de individuos de *Barkeria whartoniana* en cada etapa de desarrollo sobre las diferentes especies de forofitos o sustratos.

Supervivencia y establecimiento en individuos reintroducidos

Durante el año del experimento de reintroducción se realizaron cuatro censos de los 76 ejemplares de *Barkeria whartoniana*. Se consideró como vivo a todo individuo que por lo menos conservaba turgente parte del sistema radicular, dado que a veces los tallos no eran muy conspicuos. Por su parte, el establecimiento fue considerado como el momento en que las raíces se adherían al forofito. Al término del muestreo, en agosto del 2015, sobrevivieron 15 individuos de *Barkeria whartoniana* (20 % del total reintroducido), diez de ellos en *Plumeria rubra* y cinco en *Comocladia engleriana*, es decir, en *Plumeria* sobrevivieron el doble de plántulas que en *Comocladia* (Fig. 18). Transcurridos casi tres meses en campo, en septiembre del 2014, aproximadamente el 70 % de la población reintroducida había muerto, mortalidad que poco a poco fue disminuyendo hasta ser nula del penúltimo al último censo. Todo ejemplar que logró establecerse sobrevivió a los censos consecutivos.

Previo al experimento, cuatro de los individuos que se iban a reintroducir habían producido inflorescencias en cultivo, pero ninguno de ellos sobrevivió al final del experimento.

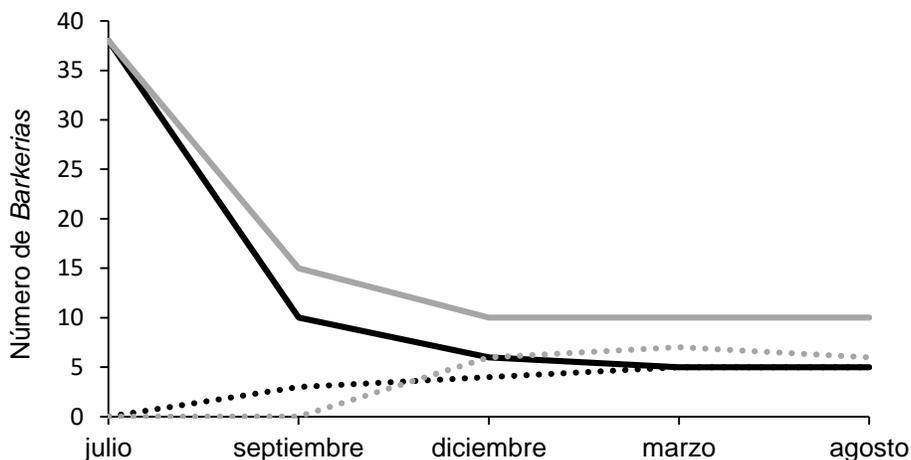


Figura 18. Supervivencia (líneas rectas) y establecimiento (líneas punteadas) de *B. whartoniiana* a lo largo del año de muestreo. *C. engleriana* (forofito rugoso) de color negro y *P. rubra* (forofito liso) de color gris.

Para observar si había diferencias significativas en la supervivencia de las plantas reintroducidas en función del hospedero se corrieron cuatro GLMM's y se obtuvieron los valores de AIC (Cuadro 5). El sitio y la pareja de forofitos se consideraron como factores aleatorios, mientras que la especie de forofito y la longitud del tallo de los ejemplares reintroducidos de *B. whartoniiana* fueron considerados como variables explicativas, las variables de respuesta fueron supervivencia y establecimiento, mismas que se analizaron de forma independiente. Aunque el tercer modelo (el que considera la longitud del tallo de la plántula y el forofito como variables explicativas) obtuvo el valor más pequeño de AIC (73.99) y por ello se podría considerar como el mejor, el segundo modelo analizado (el cual considera únicamente la longitud del tallo inicial del ejemplar reintroducido) tiene prácticamente el mismo valor de AIC (74.07, Cuadro 5). La diferencia entre ambos modelos es tan pequeña, que es mejor usar el modelo más sencillo, por lo cual se concluye que es más importante el efecto del tamaño de la planta a reintroducir respecto al que tiene la especie del forofito en la supervivencia de *B. whartoniiana*. Con fines más ilustrativos, se graficó el resultado del modelo 3, que incluye a la especie de forofito. En esta gráfica se

puede apreciar que el comportamiento de las curvas obtenidas es el mismo para ambos forofitos; aunque también muestra que hubo una mayor supervivencia en *Plumeria* respecto a *Comocladia* (Fig. 19). El tamaño promedio de los tallos al inicio de experimento de los ejemplares que sobrevivieron fue de 46.8 ± 17.3 mm.

Cuadro 5. Valores de AIC de los modelos de supervivencia y establecimiento.

Modelo	Variables explicativas	AIC supervivencia	AIC establecimiento
0	(Sitio/Pareja)	79.53706	68.70617
1	Forofito + (Sitio/Pareja)	78.68980	70.59277
2	Longitud tallo + (Sitio/Pareja)	74.07602	63.74962
3	Forofito + Longitud tallo + (Sitio/Pareja)	73.99838	65.74675

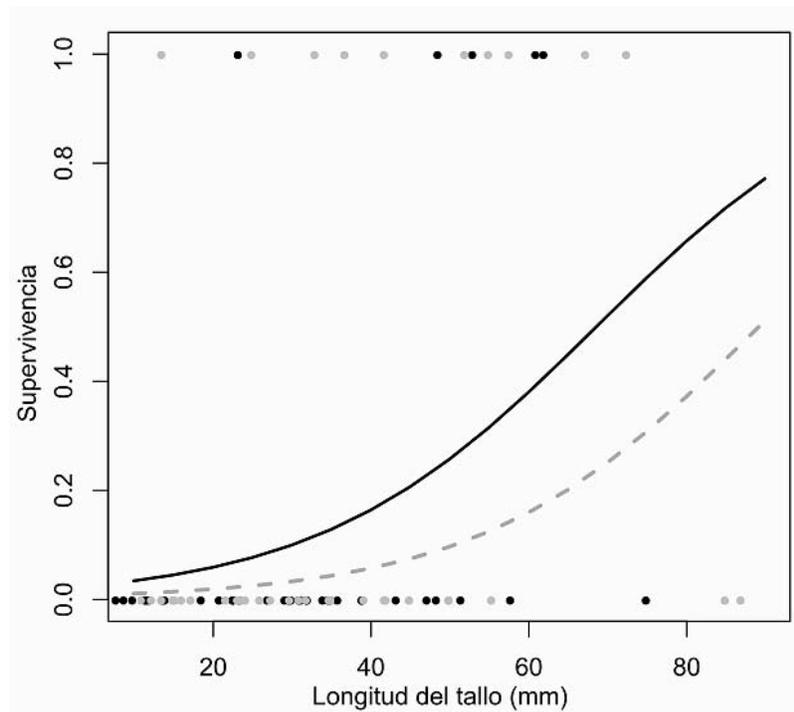


Figura 19. Modelo 3: supervivencia de *Barkeria whartoni* en función de la longitud del tallo y la especie de forofito. La línea punteada corresponde a *Comocladia engleriana* y la línea continua a *Plumeria rubra*.

Contrariamente a la supervivencia, el establecimiento fue mayor en *Comocladia* que en *Plumeria*, ya que al término del experimento en este forofito de corteza rugosa el 100 % de los individuos de *Barkeria whartonia* supervivientes se establecieron desde el penúltimo censo (en marzo de 2015), mientras que el establecimiento sobre *Plumeria rubra* fue un poco más lento, siendo menor durante todo el experimento, e incluso tuvo un decremento al final del experimento debido al desprendimiento de las raíces de un individuo, provocando que al final sólo seis de los diez individuos sobrevivientes (60 %) estuvieran bien establecidos (Fig. 18).

Para conocer si había diferencias significativas en el efecto de la especie de forofito sobre el establecimiento se volvieron a correr los mismos modelos GLMM que se utilizaron para la supervivencia de los ejemplares reintroducidos de *Barkeria whartonia*. Los resultados obtenidos mostraron que el tamaño inicial del ejemplar a reintroducir es más importante (AIC = 63.75) que el efecto del forofito de forma independiente (Modelo 1, AIC = 70.59) o al efecto conjunto de estas dos variables (Modelo 3, AIC = 65.74; Cuadro 5). En la figura 20 se puede observar que a mayor longitud del tallo el establecimiento es más exitoso, es decir, el resultado que expresa el modelo 2. Es notorio que las plantas muy pequeñas tienen pocas probabilidades de establecerse.

En términos generales, se puede observar que tanto en la supervivencia como el establecimiento, después de una fase muy crítica de alta mortalidad al inicio del experimento (Fig. 18), las pendientes de ambas curvas van disminuyendo hasta llegar a cero, indicando que una vez pasada la fase crítica, las probabilidades de sobrevivir y quedar establecido aumentan notoriamente (casi al 100 % de un censo al siguiente).

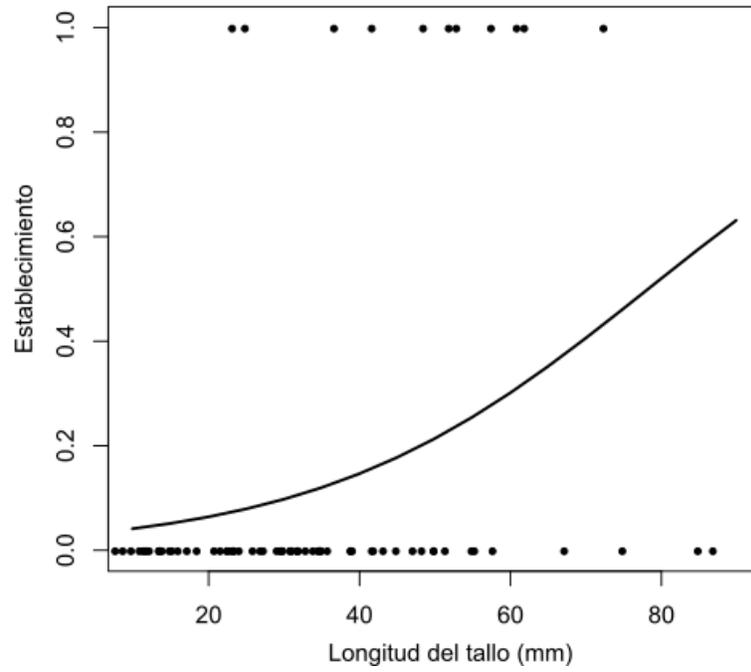


Figura 20. Modelo 2: establecimiento de *Barkeria whartoniiana* en función de la longitud del tallo.

DISCUSIÓN

Este estudio permitió caracterizar de forma más detallada las condiciones ambientales en las que se desarrolla *Barkeria whartonia*, así como su distribución en diversas especies de forofitos. La información disponible sobre esta especie indica que tiene gran preferencia por los afloramientos de roca caliza (Pérez-García, 2013), pero no es muy claro por qué existe esta preferencia. En este trabajo se evaluaron algunos aspectos del microclima y de los forofitos, que se consideraron como los factores más relevantes. Este es el primer estudio que detalla las condiciones de temperatura y humedad relativa a lo largo de un año en un afloramiento calcáreo de un sistema tropical muy estacional. De igual forma, es el primer trabajo experimental de reintroducción de una orquídea epífita en las selvas bajas de la cuenca del Pacífico mexicano.

Condiciones microambientales

Un primer objetivo de esta tesis era poder explicar por qué *Barkeria whartonia* tiene una distribución exclusiva en los afloramientos de roca caliza. Se exploraron las variables humedad relativa y temperatura porque en este sistema el agua es el factor más limitante en el crecimiento vegetal especialmente para las plantas epífitas (Parker, 1995), ya que éstas solamente pueden obtener agua de la precipitación pluvial o la humedad ambiental. La temperatura también se consideró como un factor importante ya que puede modificar la humedad relativa. Es necesario mencionar que algunas otras variables como el macroclima, el impacto del viento, la orientación y la distribución de los depredadores y polinizadores fueron descartadas *a priori* porque no hay razones para suponer que puedan ser sustancialmente diferentes entre los afloramientos de caliza y los cerros de filitas de sus inmediaciones (Soto-Arenas, 1993; Pérez-García, 2013). Esto es debido a que presentan condiciones similares de exposición (orientación de laderas) y altitud, y son muy cercanos como para suponer que la distancia pueda tener un efecto diferencial en la dispersión de propágulos o de los organismos simbiotes o perjudiciales. Algunos otros factores puntuales tampoco parecen ser muy explicativos. Por ejemplo, en algunas cimas de los

cerros de filita se establecen matorrales inermes y subinermes, en algunos casos algo abiertos (Pérez-García y Meave, 2004), donde claramente la luz no es un factor limitante para las epífitas. De igual forma, algunos de los forofitos presentes en los afloramientos calcáreos, como *Plumeria rubra*, *Pilosocereus collinsii* y *Jacaratia mexicana*, también se comparten con los cerros de filitas donde son incluso muy comunes (Pérez-García *et al.*, 2010). Existen muchas otras especies arbóreas y arbustivas y nunca se ha encontrado una *Barkeria whartonia* en estos ambientes. En este sentido cabe resaltar que tampoco son comunes otras especies de plantas epífitas, especialmente de la familia Orchidaceae.

Debido a que el calcio parece ser un nutriente muy importante para las orquídeas epífitas (Benzing *et al.*, 1973; Landi *et al.*, 2009), se podría pensar que la disponibilidad de este elemento podría explicar la distribución preferencial de estas plantas en los afloramientos calcáreos. Sin embargo, las plantas epífitas no están directamente en contacto con el calcio del suelo, por lo que su disponibilidad podría estar mediada por el flujo a través del forofito. Por este motivo, no parece ser buena explicación que las especies de forofitos que crecen sobre los cerros calcáreos en las partes donde hay algo de suelo, casi no tengan plantas epífitas, mientras que las mismas especies de forofitos que crecen sobre la roca expuesta sí presentan una gran cantidad y diversidad de especies de epífitas. El cambio entre la selva baja caducifolia que se establece en suelo desarrollado respecto a la que se establece en roca expuesta puede ser muy abrupto y bastan unos cuantos pasos para cambiar completamente de vegetación (Pérez-García y Meave 2004). Esta gran cercanía entre estas dos comunidades hace difícil suponer que algún factor como el disturbio o la limitación en la dispersión de los simbiontes, herbívoros o patógenos (Dixon y Phillips, 2007) sean los causales de esta distribución diferencial en las plantas epífitas.

Estas consideraciones nos llevaron a plantear la hipótesis de que si la humedad relativa es un factor limitante en ambientes tropicales estacionalmente secos, entonces, la mayor diversidad y abundancia de epífitas (particularmente de *Barkeria whartonia*) debería explicarse con una mayor frecuencia de eventos de alta humedad relativa en los afloramientos de roca caliza.

Un factor que podría estar determinando las diferencias microambientales es el efecto albedo, es decir, el color blanco-grisáceo de la roca caliza podría estar absorbiendo menor radiación solar y reflejando mayor cantidad de luz que los sustratos más oscuros (como el suelo o las filitas expuestas) conservando, por lo tanto, menos calor. Esto podría generar un enfriamiento más rápido durante la noche (McIlveen, 1992; Dai *et al.*, 1999; Metcalfe *et al.*, 2000), lo que promovería períodos de mayor humedad nocturna en la SBCr. Los resultados obtenidos en este estudio mostraron que, si bien la SBCr es en promedio el microambiente más cálido y menos húmedo, ni la temperatura promedio anual, ni la humedad relativa difirieron estadísticamente entre la SBCr y la SBCs. Se encontró que en ambas comunidades la variación diaria de temperatura es muy fuerte (hasta 8 °C en 24 horas), pero no lo suficientemente diferente como para encontrar diferencias significativas. En la SBCr se encontró una mayor variabilidad en la humedad relativa, al medio día es un ambiente más seco, mientras que por la noche es más húmedo que la SBCs, es decir es un ambiente más extremoso. Una explicación alternativa al efecto albedo, es que la SBCr tiene menor cobertura vegetal (Pérez-García y Meave, 2004, Gallardo *et al.*, 2005) lo que podría permitir un mayor paso del viento, haciendo a esta comunidad más variable y contrastante en términos de humedad relativa (De Freitas y Enright, 1995; Hannah *et al.*, 2008).

En un intento por cuantificar más adecuadamente la humedad a la que están teniendo acceso las plantas epífitas, se calculó el punto de rocío. La probabilidad de que se presente rocío aumenta cuando la temperatura disminuye (McIlveen, 1992; Bruijnzeel y Veneklaas, 1998) lo cual es importante para las plantas de metabolismo CAM que durante las horas de oscuridad abren sus estomas y absorben CO₂ mientras que durante el día los cierran, reduciendo la pérdida de agua por evapotranspiración (Lüttge, 2004; Zotz, 2004; Márquez-Guzmán *et al.*, 2013). En ambientes contrastantes e hídricamente estresantes, esta modificación de la fotosíntesis es común en plantas epífitas como bromeliáceas, cactáceas, crasuláceas y orquídeas (Winter y Smith, 1996; Lüttge, 2004; Zotz, 2004; Silvera *et al.*, 2009). No hay estudios que prueben directamente que *B. whartonia*, presenta este metabolismo, pero se ha reportado para el género *Barkeria* (Silvera *et al.*, 2010) y dadas las semejanzas de esta especie con otras dentro del género probablemente la especie en

estudio presenta metabolismo CAM, lo cual ayudaría a explicar su presencia en el microambiente más contrastante e hídricamente estresante durante el día ya que esta modificación de la fotosíntesis le podría ayudar a evitar la pérdida de agua durante las horas más calurosas. En cambio, periodos de humedad altos durante la noche dentro de la SBCr que no se presentaran en la SBCs le permitirían sobrevivir solamente en el sustrato calcáreo, explicando la distribución restringida de esta especie.

Por lo tanto, las diferencias más importantes de rocío se esperaban en el punto más frío de la noche que es antes del amanecer (entre 5 y 6 am) pero los datos calculados por el software HOBOWare Pro©3.7.7 arrojaron una frecuencia sumamente baja de eventos de rocío, mientras que otras fórmulas (Bolsenga, 1965; Lawrence, 2005) señalaron una frecuencia muy alta de este fenómeno. Finalmente se optó por otra fórmula (Lawrence, 2005) que indicaba eventos de rocío cuando la humedad relativa era igual al 100 %. Con la que se buscó un punto medio, que no fuera muy restrictiva, pero que tampoco marca un exceso de eventos de punto de rocío.

Al medir indirectamente el punto de rocío en lugar de con un sensor especializado, puede haber un considerable margen de error. Esta limitación metodológica no permitió confirmar que las epífitas en general (y *Barkeria whartoni* en particular) se encuentran preferentemente en los afloramientos de roca caliza por la disponibilidad de agua en forma de rocío. No obstante, existen periodos durante la noche en los que hay mayor cantidad de eventos de rocío en la SBCr respecto a su contraparte en suelo, aunque la diferencia es pequeña tanto en época de secas como de lluvias.

Por lo tanto, los resultados sugieren que una mayor frecuencia del punto del rocío en la SBCr podría explicar las diferencias en términos de diversidad dentro y fuera de la vegetación xerofítica, pero es necesario evaluarlo de mejor manera. Por ejemplo, realizar las mediciones con sensores especializados en la medición del punto de rocío, como sensores ópticos que miden directamente la condensación por medio de un espejo y que considere también otros parámetros que influyen en la formación de rocío como altitud, presión atmosférica, etc. (Vetelino *et al.*, 1993; Wang *et al.*, 2003).

Aunque con frecuencia el clima es el principal factor limitante para la presencia o ausencia de una especie (Kruckeberg y Rabinowitz, 1985; Bhattarai y Vetaas, 2003) pueden presentarse muchos otros factores como el metabolismo de la especie (Fu y Hew, 1982; Zotz, 2004; Silvera *et al.*, 2005). Sin embargo, hay otros casos donde la limitante principal son los sustratos o la competencia (Griggs, 1940). Específicamente en el caso de *Barkeria whartonia* el sustrato fue descartado como factor limitante debido a la ausencia de datos categóricos que respaldaran esta hipótesis y aunque algunos datos aún sugieren que ahí podrían estar algunas diferencias microambientales importantes, no es posible afirmarlo. Por lo tanto, como no hay evidencia de que la rareza y exclusividad de hábitat se debe a condiciones microambientales, al ser *B. whartonia* una planta epífita, el forofito podría estar teniendo un efecto importante sobre su rareza.

Preferencia de forofitos

Un factor muy importante que ayuda a explicar las causas del endemismo y de la rareza en orquídeas epífitas es la especie y el vigor del forofito en el que se hospedan, sobre todo cuando son altamente especialistas (Migenis y Ackerman, 1993; Vergara-Torres *et al.*, 2010). En este estudio se evaluó si *Barkeria whartonia* si en realidad presenta preferencia de forofitos o si más bien usa a las especies más abundantes de la SBCr.

En términos generales se puede decir que la gran mayoría (80%) de los individuos de *B. whartonia* sólo se encuentra en tres especies de forofitos (*Plumeria rubra*, *N. scoparia* y *C. engleriana*) y las dos últimas presentando alta preferencia por los afloramientos calcáreos (Pérez-García y Meave, 2004). Debido a la gran abundancia de *Plumeria rubra* fuera de los afloramientos de roca caliza, se puede concluir que la distribución de *B. whartonia* está delimitada por el afloramiento de roca caliza y no por la distribución del hospedero. Por otro lado, en los afloramientos calcáreos, la distribución *B. whartonia* está muy influenciada por la presencia de estas tres especies de forofitos. Este resultado coincide con los obtenidos en otros sistemas tropicales que no encuentran

preferencias por una especie de forofito en particular (Zimmerman y Olmsted, 1992; Migenis y Ackerman, 1993) y de hecho, se ha visto que algunas plantas epífitas pueden sobrevivir sobre especies de árboles introducidos o hábitats secundarios (Sosa y Platas, 1998).

Se encontró correlación entre la abundancia de las especies de forofitos y la de *Barkeria whartonia* sobre ellos. No obstante, esta correlación es relativamente baja ($R^2 = 0.47$), debido a que hay varias especies arbóreas muy abundantes (*Bursera simaruba* y *B. ovalifolia*, *Pseudosmodingium multifolium*, *Gyrocarpus jatrophifolius*, etc.) sin individuos de *B. whartonia*. Por el contrario, algunas especies (como *Comocladia engleriana*, *Neobuxbaumia scoparia* y *Pilosocereus collinsii*) hospedan a más plantas de *Barkeria* que las que se esperarían de acuerdo con su abundancia. Varios de los hospederos de *B. whartonia* podrían ser accidentales, dada la baja densidad con la que se presentan y la escasa colonización sobre ellos. En cambio, hospederos poco frecuentes (como *Beaucarnea recurvata* o *Bursera excelsa*) que albergan en promedio más orquídeas podrían ser buenos hospederos para plantas adultas, aunque para las semillas o plántulas es difícil establecerse inicialmente.

Por otra parte, a diferencia de la descripción original de la especie (Soto-Arenas, 1993) resultó evidente que se trata de una especie epífita, puesto que el porcentaje total de individuos establecidos sobre algún sustrato suma menos del 5 % de la población. Observaciones en campo sugieren que gran parte de estos individuos cayeron de sus forofitos y no se han encontrado plántulas o juveniles establecidos directamente en la roca. *B. whartonia* es una especie de distribución agregada ya que el 60 % del total de individuos se encuentra en árboles que tienen al menos otro individuo de la especie, lo cual puede deberse a factores de facilitación y de dispersión cercana.

Experimento de supervivencia

La reintroducción de plantas jóvenes puede ser exitosa debido a que evade filtros previos como los impuestos por la dispersión, la germinación y el establecimiento. En estas etapas del ciclo de vida se presenta la mayor mortalidad (Ávila-Díaz *et al.*, 2009; Hernández-Apolinar, *et al.*, 2012). En una revisión sobre el éxito de plantas jóvenes reintroducidas se encontró que en promedio la supervivencia después de un año es de alrededor del 66 % (Reiter *et al.*, 2016) e inclusive en proyectos a varios años ha habido supervivencia de hasta el 80 % (Yam *et al.*, 2011). Si se toma esta cifra como parámetro de comparación se puede concluir que el número de sobrevivientes en este experimento fue bajo (casi 20 %). Sin embargo, si se considera que se reintrodujeron plantas que no estaban aclimatizadas al sitio, ni micorrizadas, aunado a que fue un año muy seco, se puede considerar que es un resultado satisfactorio.

A diferencia de la hipótesis planteada de que la mayor supervivencia y establecimiento se encontraría en *Comocladia engleriana*, en este experimento se encontró que hubo mayor supervivencia en *Plumeria rubra*. Esta hipótesis surgió del hecho de que en estado silvestre en la primera especie se observan más individuos que en *P. rubra*. De hecho, en el modelo de correlación entre la abundancia de las especies de forofitos y la de *B. whartonianana* se observa que hay muchas más plantas de *Barkeria* en *Comocladia* que las esperadas de acuerdo con la correlación. Aparentemente, esta mayor abundancia está relacionada con una mayor probabilidad de establecimiento. Es probable que, debido a su corteza muy rugosa se facilite la adherencia de semillas y plántulas. Esto se apoya también en las observaciones realizadas en campo que muestran que en *C. engleriana* hay una mayor cantidad de juveniles, mientras que en *P. rubra* no hay tantas plántulas. La información generada por el experimento de reintroducción sugiere que, aunque el establecimiento puede ser mayor en *C. engleriana*, la supervivencia es más alta en *Plumeria rubra*. No es muy claro por qué ocurre este fenómeno, pero entre los factores que podrían influir podría ser que en *P. rubra* permite mayor paso de luz y agua (Hirata *et al.*, 2009).

Como Nizanda es un sistema fuertemente limitado por agua, el acceso a este recurso en cada forofito podría ser importante en la supervivencia de las *Barkeria*. La forma de la copa y el tipo de corteza de *Plumeria rubra* podrían propiciar el escurrimiento caulinar de la precipitación hasta las epífitas que hospeda, mientras que la rugosidad de la corteza de *Comocladia* podría retenerlo. Entonces, la corteza rugosa podría retener más agua en caso de eventos de precipitación fuertes, pero en lluvias ligeras dicha rugosidad evitaría el escurrimiento y no permitiría irrigar a las plantas epífitas. Como nuestro año de estudio fue muy seco, el escurrimiento caulinar podría ayudar a explicar la mayor supervivencia en el forofito de corteza lisa ya que se ha visto que el velamen de las raíces de las orquídeas requiere menos de un minuto para saturarse de agua una vez que entra en contacto con ella (Zotz, 2013), es decir, aunque la precipitación fuera escasa, es más sencillo que sea captada y aprovechada por las plantas sobre el hospedero de corteza lisa.

En la supervivencia, el efecto del vigor de las plantas reintroducidas fue más importante que el efecto del forofito, aunque éste fue significativo. Esto es, entre más grandes sean las plantas a reintroducir mayor será su probabilidad de sobrevivir. Este resultado coincide con lo reportado previamente por otros autores (Yam *et al.*, 2011; Raventós *et al.*, 2015; Reiter *et al.*, 2016). Parece razonable pensar que entre más grande sea una planta, más recursos tendrá almacenados y esto le permitirá producir raíces y brotes una vez que sea sembrada. En este sentido, la recomendación para posibles campañas de reintroducción de especies de orquídeas epífitas, es tomar en cuenta un mayor tamaño de plantas y considerar que las plantas reintroducidas tengan un sistema radical abundante, ya que las raíces no solo favorecen el establecimiento (y con ello la absorción de agua) sino que también juegan un papel importante en la absorción de nutrientes (Zotz y Winkler, 2013) e incluso en la fotosíntesis (Soto-Arenas, 1993).

Sin embargo, también es claro que en sistemas estacionales esperar a que crezcan las plantas puede implicar que se tenga que demorar un año la reintroducción, debido a que pasa el período favorable para el crecimiento, por lo que se deben evaluar los costos y beneficios de esperar o no para reintroducir las plantas al campo.

*Conservación de *Barkeria whartonia* en un mundo cambiante*

Se sabe que las poblaciones silvestres pueden fluctuar a lo largo del tiempo, volviendo rara una especie que previamente era común y viceversa (Harper, 1981). Estos procesos ocurren de manera natural, pero múltiples factores de origen antropogénico pueden acelerarlos. En algunos casos las distribuciones restringidas pueden ser indicadoras de que son poblaciones relictuales (Rabinowitz, 1981), particularmente del Pleistoceno, periodo geológico comenzado 2.5 millones de años atrás y concluido hace aproximadamente 10, 000 años.

Durante este período hubo una serie de eventos glaciares e interglaciares que provocaron ampliaciones y reducciones de las áreas de distribución de las especies (Ornelas y Rodríguez-Gómez, 2015). Actualmente estamos en un periodo interglaciar, de tal forma que las plantas de clima templado se han replegado a climas más fríos. Con el actual cambio climático se espera que las temperaturas aumenten y las plantas de clima templado sufran una mayor contracción de sus hábitats. Algo similar puede ocurrir en las plantas que son dependientes de la humedad relativa, pues el aumento de la temperatura puede generar una menor disponibilidad de agua (Thomas *et al.*, 2004).

En cultivo en la ciudad de México (a 2,200 m s.n.m.) se ha observado el establecimiento de forma espontánea de plantas de *Barkeria whartonia* provenientes de semillas de cápsulas que se formaron por polinización natural (Pérez-García, 2013). Estos establecimientos muestran la tolerancia de la especie a climas más frescos. Además, el hábitat montañoso de su especie hermana, *B. melanocaulon*, de los Valles Centrales de Oaxaca (Soto-Arenas, 1993), permiten suponer que *B. whartonia* es una especie relicto del Pleistoceno. En este sentido, la pregunta que surge es si vale la pena hacer esfuerzos por conservar una especie que aparentemente está declinando por eventos de cambio climáticos y no por efectos antropogénicos. La respuesta a esta interrogante es que es muy relevante su conservación por lo que sí vale la pena el esfuerzo. En primer lugar, porque no se tiene la certeza de que sea un relicto del Pleistoceno y menos de que vaya a extinguirse. Además, existe evidencia de que hay factores antropogénicos que podrían estar afectando a la especie. Por otro lado, es una especie de flores atractivas que podría ser utilizada para

incrementar el flujo de visitantes a la zona y permitir un mayor ingreso a los pobladores locales.

En el sitio de estudio se han visto personas extrayendo orquídeas de diferentes especies y se sabe de varios cultivadores que tienen plantas de *Barkeria whartonianana* en cultivo. No obstante, como no es una especie con importancia cultural, ni muy llamativa cuando no está en floración, su presión de colecta es baja, lo cual es beneficioso porque el tamaño poblacional registrado no sostendría colectas a gran escala (Flores-Palacios y Valencia-Díaz, 2007). Si bien la colecta no parece ser una amenaza importante actualmente, la destrucción del hábitat sí parece ser un factor de preocupación ya que ha disminuido considerablemente por el cambio de uso de suelo y la extracción de la roca caliza, aunque se ignora la magnitud del impacto de estas actividades (Pérez-García, 2013). De igual forma, los incendios provocados con intereses ganaderos o agrícolas han afectado grandes áreas de su hábitat. En 2011 por ejemplo, un incendio quemó un sitio donde previamente se encontraba la especie, dejando únicamente un pequeño parche de árboles donde habitan ésta y otras especies de epífitas.

A pesar de que muchas orquídeas son especies carismáticas y que se han usado como un estandarte para la conservación, su protección en el medio natural es complicada. Las amenazas más importantes para la conservación de estas plantas están en la transformación masiva de sus hábitats y en la extracción indiscriminada para su comercio (Nadkarni, 1992; Flores-Palacios y Valencia-Díaz, 2007). Las orquídeas tienen en general ciclos de vida largos y tasas de reclutamiento bajas, por lo cual la recuperación de sus poblaciones es muy lenta. Tampoco ayuda el hecho de que para reestablecer una población de orquídeas epífitas primero se tiene que regenerar el bosque, lo cual puede implicar el paso de varias décadas antes de que puedan colonizarlo (Sosa y Platas, 1998).

Para ayudar a conservar a *Barkeria whartonianana* se podrían implementar varias estrategias y su reintroducción es una de ellas. El objetivo de este estudio no era intentar restaurar la especie, sino saber si se pueden aumentar los números poblacionales artificialmente y proporcionar información para el diseño de protocolos que permitan

mayor éxito en futuros esfuerzos de reintroducción. De cualquier forma, en una población con tan pocos individuos una adición de 15 individuos no es una contribución menor. Otras formas en las que se puede ayudar a conservar a esta especie son:

(A) Propagar plantas para su comercio y con ello evitar la presión de colecta, y cooperar con la conservación *ex situ*. Por ejemplo, el Laboratorio de Cultivo de Tejidos Vegetales del Jardín Botánico, Instituto de Biología UNAM, está propagando ésta y otras especies para venderlas dentro de un esquema de adopción de plantas que se encuentran protegidas por las leyes mexicanas.

(B) Cambiar el estatus legal de la especie. Las posibilidades de permanencia de una población dependen mucho del tamaño de ésta (Sosa y Platas, 1998; Raventós *et al.*, 2015). Dentro de la NOM-059-2010 de la SEMARNAT, dos de los criterios rápidos para determinar si una especie entra en la categoría de Peligro de Extinción es que la población esté conformada por menos de 500 individuos y que ocupe menos de 1 Km². De acuerdo a este estudio, *Barkeria whartoni* cumple estos dos criterios, por lo que en la legislación mexicana, debería estar en una categoría de riesgo más alta que la actual de Protección Especial.

(C) Proteger el hábitat. Aunque gran parte del hábitat de *Barkeria whartoni* se encuentra bajo esquemas de conservación, la realidad es que está amenazado, ya sea por la destrucción de los cerros calcáreos para la extracción de roca para actividades de construcción o por el efecto de los fuegos provocados por las actividades agropecuarias.

(D) A nivel más general, se debe evitar el cambio climático, porque es muy probable que esta especie sea muy sensible al aumento de la temperatura y a la disminución de la humedad ambiental.

Recomendaciones para futuras reintroducciones

Para conservar especies de epífitas, es prioritaria la protección del hábitat y los fragmentos remanentes de éste, enfocándose en los árboles hospederos si se trata de especies con preferencia marcada. Adicionalmente, en especies con presión de colecta para uso ornamental se deben incluir proyectos de propagación buscando conservar la variación genética, en especial si se busca reintroducir individuos (Sosa y Platas, 1998; Reiter *et al.*, 2016). Así mismo, en el hábitat se debe mantener una población efectiva de por lo menos varios cientos de individuos y priorizar la conservación de individuos juveniles (Sosa y Platas, 1998; Hernández-Apolinar *et al.*, 2012). Para orquídeas el estudio de sus polinizadores y la propagación simbiótica con hongos micorrízicos son otros dos criterios importantes a considerar antes de una reintroducción (Reiter *et al.*, 2016). Por ello, una opción que se podría explorar en el futuro para aumentar las tasas de supervivencia de las plantas reintroducidas es la siembra simbiótica de orquídeas con sus hongos micorrízicos, ya que se ha demostrado que los hongos asociados a sus raíces son muy eficientes para adquirir y conservar nutrientes (Tremblay *et al.*, 2005; Dearnaley *et al.*, 2012).

En este primer experimento, los individuos reintroducidos provinieron del cultivo *in vitro* de semillas de la misma cápsula, por lo que su diversidad genética entre ellos podría no ser muy alta. Se recomienda reintroducir individuos de diferentes padres para mantener una mayor variabilidad genética (Reiter *et al.*, 2016). Además, es recomendable distribuir las plantas reintroducidas a largo de varios sitios, para que si logran llegar a la etapa adulta se puedan cruzar con plantas diferentes.

En este trabajo se analizaron por separado las variables de supervivencia y establecimiento. Se consideró como establecida una planta que se adhería con sus raíces al árbol, de tal forma que una planta podría sobrevivir pero no necesariamente estar establecida. Se puede concluir que las plantas establecidas tienen una mayor probabilidad de supervivencia ya que tienen mayor acceso al agua y nutrientes (Yam *et al.*, 2011); de hecho, ninguna de las plantas que se establecieron murió. Este resultado sugiere que el establecimiento probablemente sea una mejor variable para evaluar el éxito de una

reintroducción de orquídeas epífitas. Sin embargo, observar el establecimiento de individuos puede implicar mayor tiempo del que normalmente se tiene para evaluar el desempeño de las plantas reintroducidas y, en algunos casos, algo de subjetividad para determinar si una planta ya está bien establecida.

Ante el escenario de cambio climático y el mayor aislamiento o extinción de poblaciones es importante implementar técnicas como la migración asistida y la reintroducción de especies amenazadas. Aunque estas estrategias conllevan ciertos riesgos, de manera controlada son medidas necesarias para garantizar la persistencia de las especies en el tiempo (Hoegh-Guldberg *et al.*, 2008; Reiter *et al.*, 2016).

CONCLUSIONES

No se encontraron diferencias significativas en las variables asociadas a la humedad relativa ni a la temperatura entre la selva baja caducifolia en afloramientos de roca caliza (SBCr) y la selva baja caducifolia en suelo desarrollado (SBCs), salvo en la variación diaria de la humedad relativa que fue mayor en la SBCr que en la SBCs.

Se detectó mayor humedad relativa durante la madrugada en la SBCr, pero no fue significativamente mayor que en la SBCs. Esto podría interpretarse como un indicador de la presencia de rocío, mismo que puede que puede favorecer el desarrollo de las plantas epífitas. Será necesario el uso de instrumentos de medición directa para comprobar si hay más eventos de rocío en la SBCr que en la SBCs.

Se encontró una correlación positiva entre la abundancia de individuos de las especies de forofitos y la ocupación de *Barkeria whartonia* sobre ellos. Sin embargo, esta orquídea mostró preferencia por *Comocladia engleriana* aunque este árbol no es la especie más abundante en la SBCr.

En el experimento de reintroducción, el mayor éxito de supervivencia se dio sobre *Plumeria rubra*, mientras que el mejor establecimiento fue sobre *Comocladia engleriana*. Este resultado contradictorio podría deberse a que la corteza rugosa de esta última podría facilitar el establecimiento de semillas y plántulas en estado silvestre, mientras que *Plumeria rubra* podría ser más benéfico para el desarrollo de plántulas, al permitir un mayor flujo caulinar.

Los experimentos de reintroducción de especies en riesgo de extinción en ambientes tropicales, como *Barkeria whartonia*, pueden contribuir a mejorar el diseño de programas más adecuados que favorezcan la conservación de esta y otras especies con características de desarrollo similares.

LITERATURA CITADA

- Ávila-Díaz, I., Oyama, K., Gómez-Alonso, C. y Salgado-Garciglia, R. (2009). *In vitro* propagation of the endangered orchid *Laelia speciosa*. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PCTOC)*, 99(3), 335-343.
- Benzing, D. H. (1973). Mineral nutrition and related phenomena in Bromeliaceae and Orchidaceae. *Quarterly Review of Biology*, 48(2), 277-290.
- Bhattarai, K. y Vetaas, O. (2003). Variation in plant species richness of different life forms along a subtropical elevation gradient in the Himalayas, east Nepal. *Global Ecology & Biogeography*, 12(4), 327-340.
- Bolsenga, S. J. (1965). The relationship between total atmospheric water vapor and surface dew point on a mean daily and hourly basis. *Journal of Applied Meteorology*, 4(3), 430-432.
- Bruijnzeel, L. A. y Veneklaas, E. J. (1998). Climatic conditions and tropical montane forest productivity: the fog has not lifted yet. *Ecology*, 79(1), 3-9.
- Carfantan, J.-C. (1985). Du système cordillerain nord-américain au domaine caraïbe étude géologique du Mexique méridional. Doctoral dissertation, Université de Savoie, Chambéry, Francia, 592 p. ISSN 0758-749 X
- Chen, J., Franklin, J. F. y Spies, T. A. (1993). Contrasting microclimates among clearcut, edge, and interior of old-growth Douglas-fir forest. *Agricultural and forest meteorology*, 63(3-4), 219-237.
- Dai, A., Trenberth, K. E. y Karl, T. R. (1999). Effects of clouds, soil moisture, precipitation, and water vapor on diurnal temperature range. *Journal of Climate*, 12(8), 2451-2473.
- De Freitas, C. R. y Enright, N. J. (1995). Microclimatic differences between and within canopy gaps in a temperate rainforest. *International Journal of Biometeorology*, 38(4), 188-193.

- Dearnaley, J. D. W., Martos, F. y Selosse, M. A. (2012). Orchid mycorrhizas: Molecular ecology, physiology, evolution and conservation aspects. En: Bertold Hock (ed.) *Fungal Associations Volume 9 of The Mycota* (pp. 207-230). Freising, Bavaria: Springer Berlin Heidelberg.
- Dixon, K. y Phillips, R.D. (2007). The orchid conservation challenge. *Lankesteriana*, 7(1-2), 11-12.
- Dressler, R. L. (1993). *Phylogeny and classification of the orchid family*. Melbourne: Cambridge University Press.
- Fay, M. F., Pailler, T. y Dixon, K. W. (2015). Orchid conservation: making the links. *Annals of Botany*, 116(3), 377-379.
- Fitzjarrald, D. R. y Moore, K.E. (1995). Physical mechanisms of heat and mass exchange between forests and the atmosphere. En: Lowman, M.D y Nadkarni, N.M. (eds.) *Forest Canopies* (pp. 41-72), San Diego, California: Academic Press.
- Flores-Palacios, A. y Valencia-Díaz, S. (2007). Local illegal trade reveals unknown diversity and involves a high species richness of wild vascular epiphytes. *Biological Conservation*, 136(3), 372-387.
- Fu, C. F. y Hew, C. S. (1982). Crassulacean acid metabolism in orchids under water stress. *Botanical Gazette*, 143(3), 294-297.
- Gallardo-Cruz, A. (2013). Relaciones entre las características del paisaje y la diversidad vegetal en un paisaje complejo del sur de México: un enfoque mesoescalar. Tesis de doctorado. Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México, 169 p.
- Gallardo, A., Meave, J. y Pérez García E.A. (2005). Estructura, composición y diversidad de la selva baja caducifolia del Cerro Verde, Nizanda (Oaxaca), México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 76, 19-35.

- Griggs, R. F. (1940). The ecology of rare plants. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 67(7), 575-594.
- Hannah, D. M., Malcolm, I. A., Soulsby, C. y Youngson, A. F. (2008). A comparison of forest and moorland stream microclimate, heat exchanges and thermal dynamics. *Hydrological Processes*, 22(7), 919-940.
- Harper, J.L. (1981). The meanings of rarity. En: Synge, H. *Biological Aspects of Rare Plant Conservation* (pp. 189-203). Sydney: John Wiley & Sons.
- Hernández-Apolinar, M., C. C. Gutiérrez-Paredes, I. Sánchez-Gallen, E. Aguirre y E. A. Pérez-García (2012). Ecological aspects of *Cypripedium irapeanum* La Llave & Lex., an endangered Mexican orchid species. *The Slipper Orchid Alliance Newsletter*, 13(4), 1-5 Winter.
- Hirata, A., Kamijo, T. y Saito, S. (2009). Host trait preferences and distribution of vascular epiphytes in a warm-temperate forest. *Plant Ecology*, 201(1), 247-254.
- Hoegh-Guldberg, O., Hughes, L., McIntyre, S., Lindenmayer, D., Parmesan, C., Possingham, H. y Thomas, C. (2008). Assisted colonization and rapid climate change. *Science*, 321(5887), 345-346.
- Kupers E. (2013). *The effect of climate variability on secondary succession of a tropical dry forest in Nizanda, Southern Mexico*. Reporte (Estancia de investigación), Wageningen University, Wageningen, Países Bajos y Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México.
- Kruckeberg, A. R. y Rabinowitz, D. (1985). Biological aspects of endemism in higher plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16(1), 447-479.
- Lamoreux, J. F., Morrison, J. C., Ricketts, T. H., Olson, D. M., Dinerstein, E., McKnight, M. W. y Shugart, H. H. (2006). Global tests of biodiversity concordance and the importance of endemism. *Nature*, 440(7081), 212-214.

- Landi, M., Frignani, F., Lazzeri, C. y Angiolini, C. (2009). Abundance of orchids on calcareous grasslands in relation to community species, environmental, and vegetational conditions. *Russian Journal of Ecology*, 40(7), 486-494.
- Lawrence, M. G. (2005). The relationship between relative humidity and the dew point temperature in moist air: A simple conversion and applications. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 86(2), 225-233.
- Lüttge, U. (2004). Ecophysiology of crassulacean acid metabolism (CAM). *Annals of Botany*, 93(6), 629-652.
- McIlveen, R. (1992). *Fundamentals of Weather and Climate*. London: Springer-Science and Business Media.
- Márquez-Guzmán, J., Collazo-Ortega, M., Martínez-Gordillo, M., Orozco-Segovia, A. y Vázquez-Santana, S. (2013). *Biología de angiospermas*. Ciudad de México: Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Metcalfe, S. E., O'Hara S. L., Caballero M. y Davies S. J. (2000). Records of Late Pleistocene Holocene climatic change in Mexico - a review. *Quaternary Science Reviews*, 19(7), 699-721.
- Migenis L. y Ackerman, J. (1993). Orchid—phorophyte relationships in a forest watershed in Puerto Rico. *Journal of Tropical Ecology*, 9(2), 231-240.
- Miranda-Molina, Y. 2015. Polinización y morfología floral de tres especies de orquídeas en una región tropical estacionalmente seca del sur de México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, CDMX, 91p.
- Nadkarni, N. M. (1992). The conservation of epiphytes and their habitats: summary of a discussion at the international symposium on the biology and conservation of epiphytes. *Selbyana*, 13, 140-142.

- Ornelas, J. F. y Rodríguez-Gómez, F. (2015). Influence of Pleistocene glacial/interglacial cycles on the genetic structure of the Mistletoe Cactus *Rhipsalis baccifera* (Cactaceae) in Mesoamerica. *Journal of Heredity*, 106(2), 196–210.
- Otero, J., Aragón, S. y Ackerman, J. (2007). Site variation in spatial aggregation and phorophyte preference in *Psychilis monensis* (Orchidaceae). *Biotropica*, 39(2), 227-231.
- Ozturk, M., Uysal, I., Karabacak, E. y Celik, S. (2011). Plant species microendemism, rarity and conservation of pseudo-alpine zone of Kazdaği (Mt. Ida) national park-Turkey. *Procedia-Social and Behavioral Sciences*, 19, 778-786.
- Parker, G. G. (1995). Structure and microclimate of forest canopies. En: Lowman, M.D y Nadkarni, N.M. (eds.) *Forest Canopies* (pp. 73-106), San Diego, California: Academic Press.
- Pérez-García, E.A., Meave, J. y Gallardo, L. (2001). Vegetación y flora de Nizanda, Istmo de Tehuantepec, Oaxaca, México. *Acta Botanica Mexicana*, 56(1), 18-88.
- Pérez-García, E.A. y Meave, J. (2004). Heterogeneity of xerophytic vegetation of limestone outcrops in a tropical deciduous forest region in southern México. *Plant Ecology*, 175(2), 147–163.
- Pérez-García, E.A., Meave J., Villaseñor J.L., Gallardo, J.A. y Lebrija, E. (2010). Vegetation heterogeneity and life-strategy diversity in the flora of the heterogeneous landscape of Nizanda, Oaxaca, México. *Folia Geobotanica*, 45(2), 14-161.
- Pérez-García, E.A. (2013). *Barkeria whartoniana*, eine endemische Art vom Aussterben bedroht. *Die Orchidee. Journal zur Förderung der Orchideenkunde* 64(3), 12-16.
- Pérez-Gutiérrez, R., Solari, L. A., Gómez-Tuena, A., y Valencia, V. A. (2009). El terreno Cuicateco: ¿cuenca oceánica con influencia de subducción del Cretácico Superior en el sur de México? Nuevos datos estructurales, geoquímicos y geocronológicos. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 26(1), 222-242.

- Pérez-Jiménez, L. A. y Barajas-Morales, J. (2011). *Árboles de Selvas Secas de México. Identificación Mediante Cortezas*. Ciudad de México: Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Rabinowitz, D. (1981). Seven forms of rarity. En: Synge, H. *Biological Aspects of Rare Plant Conservation* (pp. 205-217). Sydney: John Wiley & Sons.
- Raventós, J., González, E., Mújica, E. y Doak, D. F. (2015). Population viability analysis of the epiphytic ghost orchid (*Dendrophylax lindenii*) in Cuba. *Biotropica*, 47(2), 179-189.
- Reiter, N., Whitfield, J., Pollard, G., Bedggood, W., Argall, M., Dixon, K., Davis, B. y Swarts, N. (2016). Orchid re-introductions: an evaluation of success and ecological considerations using key comparative studies from Australia. *Plant Ecology*, 217(1), 81-95.
- Salas-Morales, S. H., Meave, J. A. y Trejo, I. (2015). The relationship of meteorological patterns with changes in floristic richness along a large elevational gradient in a seasonally dry region of southern Mexico. *International Journal of Biometeorology*, 59(12), 1861-1874.
- SEMARNAT. Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales. (2010). Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010. Diario Oficial de la Federación (DOF), jueves 30 de diciembre de 2010.
- Silvera, K., Santiago L. S. y Winter K. (2005). Distribution of crassulacean acid metabolism in orchids of Panama: evidence of selection for weak and strong modes. *Functional Plant Biology*, 32(5), 397-407.
- Silvera, K., Santiago, L. S., Cushman, J. C. y Winter, K. (2009). Crassulacean acid metabolism and epiphytism linked to adaptive radiations in the Orchidaceae. *Plant Physiology*, 149(4), 1838-1847.
- Silvera, K., Santiago, L. S., Cushman, J. C. y Winter, K. (2010). The incidence of crassulacean acid metabolism in Orchidaceae derived from carbon isotope ratios: a checklist of the

- flora of Panama and Costa Rica. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 163(2), 194-222.
- Sosa, V. y Platas, T. (1998). Extinction and persistence of rare orchids in Veracruz, Mexico. *Conservation Biology*, 12(2), 451-455.
- Soto-Arenas, M. A. (1993). *Barkeria melanocaulon* y *Barkeria whartoni*. *Orquídea (Méx.)* 13(1-2), 233-244.
- Soto-Arenas, M. A. y Solano-Gómez R. (2007). Ficha técnica de *Barkeria whartoni*. En: Soto-Arenas, M. A. y Solano-Gómez R. Información actualizada sobre las especies de orquídeas del PROY-NOM-059-ECOL-2000. Instituto Chinoín A.C., Herbario de la Asociación Mexicana de Orquideología A.C. Ciudad de México.
- Steege, H. y Cornelissen, J. (1989). Distribution and ecology of vascular epiphytes in lowland rain forest of Guyana. *Biotropica*, 21(4), 331-339.
- Thomas, C. D., Cameron, A., Green, R. E., Bakkenes, M., Beaumont, L. J., Collingham, Y. C., Erasmus, B. F. N., Ferreira de Siqueira, M., Grainger, A., Hannah, L., Hughes, L., Huntley, B., van Jaarsveld, A. S., Midgley, G. F., Miles, L., Ortega-Huerta, M. A., Townsend Peterson, A., Phillips, O. L. y Williams, S. E. (2004). Extinction risk for climate change. *Nature*, 427(6970), 145-148.
- Tremblay, R. L., Ackerman, J. D., Zimmerman, J. K. y Calvo, R. N. (2005). Variation in sexual reproduction in orchids and its evolutionary consequences: a spasmodic journey to diversification. *Biological Journal of the Linnean Society*, 84(1), 1-54.
- Vergara-Torres, C. A., Pacheco-Álvarez, M. C. y Flores-Palacios, A. (2010). Host preference and host limitation of vascular epiphytes in a tropical dry forest of central Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 26(06), 563-570.
- Vetelino, K. A., Story, P. R., Mileham, R. D. y Galipeau, D. W. (1996). Improved dew point measurements based on a SAW sensor. *Sensors and Actuators B: Chemical*, 35(1), 91-98.

- Villafuerte, A. (2013). Micropropagación de *Barkeria whartoni* y *Barkeria scandens* (Orchidaceae), especies mexicanas en peligro de extinción. Tesis de Licenciatura Biología, Facultad de Ciencias, UNAM. 141 p.
- Wagner, K., Mendieta-Leiva, G. y Zotz, G. (2015). Host specificity in vascular epiphytes: a review of methodology, empirical evidence and potential mechanisms. *AoB Plants*, 7, plu092.
- Wang, J., Carlson, D. J., Parsons, D. B., Hock, T. F., Lauritsen, D., Cole, H. L. y Chamberlain, E. (2003). Performance of operational radiosonde humidity sensors in direct comparison with a chilled mirror dew-point hygrometer and its climate implication. *Geophysical research letters*, 30(16) 1860.
- Winter, K. y Smith, J. A.C. (1996). *Crassulacean Acid Metabolism: Current status and perspectives*. Berlín: Springer-Verlag.
- Yam, T. W., Tay, F., Ang, P. y Soh, W. (2011). Conservation and reintroduction of native orchids of Singapore—the next phase. *European Journal of Environmental Sciences*, 1(2), 38-47.
- Zimmerman, J. y Olmsted, I. (1992). Host tree utilization by vascular epiphytes in a seasonally inundated forest (Tintal) in Mexico. *Biotropica*, 24(3) 402-407.
- Zotz, G. (2004). How prevalent is Crassulacean Acid Metabolism among vascular epiphytes? *Oecologia*, 138(2), 184-192.
- Zotz, G. y Winkler, U. (2013). Aerial roots of epiphytic orchids: the velamen radicum and its role in water and nutrient uptake. *Oecologia*, 171(3), 733-741.

ANEXOS

Anexo 1. Fórmula con la que el software HOBOWare Pro© (3.7.7) calcula el punto de rocío. Ésta fue solicitada vía electrónica directamente a ONESET al no estar disponible en línea.

$$PPR = \frac{-430.22 + (237.7 \times \ln a)}{(-1 \times \ln e) + 19.08}$$

Donde:

$$a = \frac{HR \times b}{100}$$

$$b = 6.1078 \times 10^{T \times 7.5 / T + 237.3}$$

PR = punto de rocío (°C)

HR = porcentaje humedad relativa (% HR)

T = temperatura (°C)

Y hacen notar que cuando:

$$HR > 100$$

Entonces:

$$Pr = T$$

(ONESET, *com. pers.*, 2016)

Anexo 2. Intervalos de los modelos GLMM.

	Caliza	Suelo	Figura
Hr promedio diario	74.36 - 76.43	74.79 - 76.84	4
T promedio diario	25.33 - 26.41	25.32 - 26.41	4
Hr variación diaria	11.59 - 12.44	10.66 - 11.52	5
T variación diaria	2.82 - 3.13	2.61 - 2.88	5
Hr madrugada	87.03 - 88.23	86.48 - 87.73	8
T madrugada	22.29 - 23.13	22.47 - 23.32	8

Anexo 3. Listado de las especies más comunes en la SBCr (Datos obtenidos de Pérez-García y Meave, 2004).

Especie	Clave	Familia	No. observado de árboles	No. estimado de árboles	No. de <i>B. w</i> observadas
<i>Plumeria rubra</i> L. var. <i>acutifolia</i> (Poir.)	Plu	Apocynaceae	92	1674	52
<i>Neobuxbaumia scoparia</i> (Poselg.) Backeb.	Neo	Cactaceae	53	964	54
<i>Comocladia engleriana</i> Loes.	Com	Anacardiaceae	32	582	96
<i>Bursera</i> Sp 1 Jacq. Ex L.	Bur	Burseraceae	31	564	0
<i>Pseudosmodium multifolium</i> Rose	Pseumu	Anacardiaceae	19	346	0
<i>Gyrocarpus jatrophifolius</i> Domin	Gyr	Hernandiaceae	13	237	0
<i>Cnidocolus</i> Sp 1 Pohl	Cni	Euphorbiaceae	11	200	0
<i>Pilosocereus collinsii</i> (Britton et Rose)	Pilo	Cactaceae	6	109	14
<i>Bursera schlechtendalii</i> Engl.	Bursch	Burseraceae	5	91	0
<i>Pseudobombax ellipticum</i> (Kunth) Dugand	Pse	Malvaceae	5	91	3
<i>Beaucarnea recurvata</i> Lem.	Beau	Asparagaceae	4	73	9
<i>Jacaratia mexicana</i> A. DC.	Jac	Caricaceae	4	73	2
<i>Cephalocereus nizandensis</i> (Bravo et T. MacDoug.) Buxb.	Ceph	Cactaceae	3	55	1
<i>Ficus petiolaris</i> Kunth	Fic	Moraceae	3	55	0
<i>Hippomane mancinella</i> L.	Hipp	Euphorbiaceae	3	55	0
<i>Lysiloma microphyllum</i> Benth.	Lys	Fabaceae	3	55	0
<i>Spondias</i> Sp 1 L.	Spo	Anacardiaceae	3	55	0
<i>Bunchosia canescens</i> (Aiton) DC.	Bun	Malpighiaceae	2	36	0
<i>Bursera excelsa</i> (Kunth) Engl.	Burex	Burseraceae	2	36	11
<i>Casearia tremula</i> (Griseb.) Griseb. ex C. Wright	Case	Salicaceae	2	36	0
<i>Ceiba</i> Sp 1 Mill	Cei	Malvaceae	2	36	0
<i>Leguminosae</i> Sp 16 Juss.	Leg	Fabaceae	2	36	0
<i>Pachycereus pecten-aboriginum</i> (Engelm. ex S. Watson) Britton & Rose	Pach	Cactaceae	2	36	0
<i>Phyllanthus</i> Sp 1 L.	Phy	Phyllanthaceae	2	36	0
<i>Roldana eriophylla</i> (Greenm.) H. Rob. & Brettell	Rol	Asteraceae	2	36	0