

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS DOCTORADO EN CIENCIAS NATURALES

EFFECTO DE LA EXTRACCIÓN SOBRE LA DINÁMICA
POBLACIONAL Y DESEMPEÑO INDIVIDUAL DE *Laelia
autumnalis* (La Llave & Lex.) Lindl. EN TENANCINGO, ESTADO
DE MÉXICO

T E S I S

PARA OBTENER EL GRADO DE

DOCTOR EN CIENCIAS NATURALES

PRESENTA:

AUCENCIA EMETERIO LARA

DIRECTOR DE TESIS: DR. ALEJANDRO FLORES PALACIOS

CUERNAVACA, MORELOS

MARZO 2019

ÍNDICE GENERAL

DEDICATORIA	7
RECONOCIMIENTOS	8
RESUMEN GENERAL	9
CAPÍTULO I	11
INTRODUCCIÓN GENERAL	11
HIPÓTESIS GENERAL.....	16
Área de estudio	16
CAPÍTULO II. Reproductive biology and costs of endogamy of <i>Laelia autumnalis</i> Lindl. an endemic orchid of Mexico.....	22
CAPÍTULO IV: Efecto de la remoción de pseudobulbos en la supervivencia, crecimiento y reproducción de <i>Laelia autumnalis</i> (La Llave & Lex.) Lindl.....	64
CAPÍTULO V: Impacto de la extracción ilegal de <i>Laelia autumnalis</i> en su dinámica poblacional	95
CAPÍTULO VI	128
DISCUSIÓN GENERAL.....	128

ÍNDICE DE CUADROS

Página

CAPÍTULO I

Cuadro 1. Criterios utilizados para el ordenamiento de tres poblaciones de *Laelia autumnalis* de acuerdo a su intensidad de extracción. Las menciones se refieren al número de vendedores que mencionaron a la población como el lugar de donde extraen el recurso y los años de extracción se refiere al tiempo desde que iniciaron a extraer en dicha población (Emeterio-Lara et al. 2016). 17

CAPÍTULO II

Table 1 Reproductive success (from fruit set to seed germination) and indexes of autogamy (A.I.) and self-compatibility (I.S.I.) in *L. autumnalis* flowers subject to five pollination treatments in Tenancingo, center of Mexico 28

CAPÍTULO III

Cuadro 1. Criterios utilizados para el ordenamiento de las cinco poblaciones de acuerdo a su intensidad de extracción y densidad de plantas de *Laelia autumnalis* por árbol las poblaciones. Letras diferentes indican diferencias entre poblaciones. 61

Cuadro 2. Número de plantas totales, ramets y proporción de restos de inflorescencias, en cinco poblaciones de *Laelia autumnalis* en Estado de México. 62

CAPÍTULO IV

Cuadro 1. Criterios utilizados para el ordenamiento de tres poblaciones de *Laelia autumnalis* de acuerdo a su intensidad de extracción. Las menciones se refieren al número de vendedores que mencionaron a la población como el lugar de donde extraen el recurso y los años de extracción se refiere al tiempo desde que iniciaron a extraer en dicha población (Capítulo II).. 89

Cuadro 2. Biomasa promedio (\pm desviación estándar) de simpodios de *L. autumnalis* antes (original) y después de haber sido sometidos a remoción o no (control) de dos pseudobulbos. Valores para cada población y cada tamaño de planta. 90

Cuadro 3. Tasa relativa de crecimiento (RGR) promedio para cada tamaño de planta, cada población, después de uno y dos años de haber sido sometidas al tratamiento de seccionamiento. 91

Cuadro 4. Tasa relativa de crecimiento (RGR) promedio de secciones trasplantadas (trasplante) de *L. autumnalis* a uno y dos años después de haber sido sometidas al tratamiento de corte, en tres poblaciones. 91

Cuadro 5. Contenido de nutrientes en pseudobulbos y hojas de *Laelia autumnalis*. 92

CAPÍTULO V

Tabla 1. Categorías definidas de acuerdo a la biomasa acumulada en plantas de <i>L. autumnalis</i>	121
Tabla 2. Modelo megamatricial, donde F = fecundidad de cada categoría; L = número de individuos que permanecen en una misma categoría; G = número de individuos que transitaron a la siguiente categoría; R = número de individuos que retroceden a una categoría anterior.	121
Tabla 3. Matrices anuales de transición y tasa de crecimiento en dos años de muestreo para dos poblaciones de <i>Laelia autumnalis</i> .	122
Tabla 4. Estudios demográficos en orquídeas donde se ha determinado la tasa de crecimiento poblacional.	125

ÍNDICE DE FIGURAS

CAPÍTULO I

Figura 1. Patrón de crecimiento de <i>Laelia autumnalis</i> . a) activación de una sola yema de renuevo anualmente y b) activación de más de una yema de renuevo al año.	15
Figura 2. A) Inflorescencia, B) Flor, columna y polinario de <i>Laelia autumnalis</i> .	15
Figura 3. Bosque de encino donde se desarrollan las poblaciones de <i>Laelia autumnalis</i> en Tenancingo, Estado de México.	17
Figura 4. Ubicación del área de estudio en el municipio de Tenancingo al sur del Estado de México.	18

CAPÍTULO II

Fig. 1. Seeds of <i>L. autumnalis</i> without embryo (a), with embryo (b), and with multiple embryos (c) (Picture taken on optic microscope Leica Z16 APOA, camera Leica DFC 495)	25
Fig. 2. Proportion of flowers that produced fruits in artificially pollinated inflorescences in five populations of <i>L. autumnalis</i> . The populations are presented in descending order of fruit production. The whiskers denote the 95% confidence intervals for data with binomial distribution	28
Fig. 3. Schematic representation of the consequences of relative fitness (w^{\wedge}) in three phases of the life cycle of <i>L. autumnalis</i> . Relative fitness was estimated by modeling the production of fruits in 10 flowers of two pollination treatments: assisted self-pollination and cross-pollination/exogamous pollination,	29

considering the concatenated probabilities of production of seeds with embryo and percentage of germinated seeds (seedlings) in fruits produced by the pollination treatments. The values of the ovals correspond to the value obtained in each phase of the life cycle of the species, the values of the arrows correspond to the probabilities of transition from one phase to another, or to the seed number (fruit to seed)

CAPÍTULO III

Figura 1. Relación de la biomasa con respecto al número de pseudobulbos, en cinco poblaciones de *L. autumnalis*, con diferentes intensidades de extracción 57

Figura 2. Relación entre la abundancia de plantas de cinco tamaños (círculos sólidos) de *Laelia autumnalis* en cinco poblaciones (cuadros vacíos) que difieren en la intensidad de extracción de esta orquídea. En paréntesis se muestra el número de pseudobulbos que definen las categorías de tamaño (círculos sólidos) o el nombre de la población (cuadros vacíos). 58

Figura 3. Producción histórica de inflorescencias, en cinco poblaciones de *L. autumnalis*, con diferentes intensidades de extracción. 59

Figura 4. Comparación de producción de inflorescencias de *L. autumnalis* en 2015, con los valores esperados de acuerdo a la producción histórica registrada. 59

CAPÍTULO IV

Figura 1. Tasa relativa de crecimiento de simpodios de *Laelia autumnalis* a uno y dos años después de la remoción de dos pseudobulbos en tres poblaciones (Cumbre 1, Cumbre 2 y Tecomatlán 1). Para cada población se muestra el promedio y el intervalo de confianza a 95%. 84

Figura 2. Diferencia de RGR entre simpodios de *L. autumnalis* con remoción de los dos pseudobulbos comparados con simpodios sin remoción a dos años del tratamiento de corte. El experimento fue desarrollado en plantas de tres poblaciones. Para cada población se muestra el promedio y el intervalo de confianza al 95%. 85

Figura 3. Proporción de simpodios que desarrollaron inflorescencias a uno (2016) y dos años después (2017) después de la remoción (corte) o no (control) de los dos pseudobulbos más jóvenes. Para cada tratamiento se muestra la proporción y el intervalo de confianza al 95%. 86

Figura 4. Proporción de biomasa ganada durante dos años en los simpodios de *L. autumnalis* después de la remoción de los dos pseudobulbos más jóvenes. Los valores de 2015 corresponden a la biomasa proporcional que quedó inmediatamente después de la remoción. Para cada tamaño de planta y población se muestra el promedio y el intervalo de confianza al 95%. 87

Figura 5. Proporción de secciones trasplantadas (trasplantes) de 88

diferente tamaño (chicas medianas y grandes), que desarrollaron inflorescencias a uno (2016) y dos años después (2017) después de la remoción de los dos pseudobulbos más jóvenes. El valor de 2015 corresponde a los valores del simpodio antes de la remoción se los dos pseudobulbos. Para cada tratamiento se muestra la proporción y el intervalo de confianza al 95%.

CAPÍTULO V

- Figura 1.** Estructura poblacional de *Laelia autumnalis* en dos poblaciones con diferente intensidad de extracción cumbre y Tecomatlán, en dos periodos de muestreo 2015-2017. 124
- Figura 2.** Valores promedio de elasticidad por categoría de tamaño (A) y proceso demográfico (B) para las matrices de transición poblacional (con diferentes intensidades de extracción) de *L. autumnalis*. 125
- Figura 3.** Valores promedio de elasticidad global por categoría de tamaño (A) y proceso demográfico (B) para la población de *L. autumnalis* en el Estado de México. 126
- Figura 4.** Ciclo de vida de *Laelia autumnalis* con base a categorías de plantas basadas en biomasa, considerando eventos demográficos de poblaciones con diferente intensidad de extracción en dos temporadas de muestreo. Flechas superiores delgadas muestran las categorías que produjeron semillas y por lo tanto plántulas, flechas gruesas entre círculos (categorías) indican: a) flecha con una sola dirección indica el paso de la categoría a una siguiente y b) flecha con dos direcciones indica probabilidades de transición a la siguiente categoría, pero también probabilidades de retrogresión a una categoría anterior en el siguiente periodo. Semi círculo abierto debajo de las categorías indica permanencia en el mismo estadio en la siguiente temporada de muestreo. 127

DEDICATORIA

Especialmente con cariño para mis padres y hermanos por todo su amor y apoyo incondicional.

RECONOCIMIENTOS

A CONACYT por la beca (CVU/Becario:443805/268205) otorgada para la realización de este proyecto.

Al Centro de Investigación en Conservación y Biodiversidad (CiβγC) que me permitió llevar a cabo mi investigación.

A los integrantes de mi comité tutorial: Dr. Mariana Hernández Apolinar, Dra. Susana Valencia Díaz, Dr. José G. García Franco, Dr. Víctor H. Toledo Hernández y Dr. Alejandro Flores Palacios, por su compromiso en el asesoramiento durante todo mi proyecto de investigación.

A los Doctores Rodolfo Solano Gómez y Dr. Jonás Morales Linares por sus valiosas aportaciones en la revisión del documento.

Al Dr. Alejandro Flores Palacios por la excelente dirección de esta investigación, su compromiso, visión, confianza y apoyo incondicional brindado siempre.

A mi hermano Alex Emeterio Lara, por su invaluable ayuda y compañía durante el trabajo de campo.

RESUMEN GENERAL

Los recursos forestales no maderables (RFNM) son productos que no entran en la cadena de producción forestal (e.g, corteza, hojas, hierbas) pero se extraen de forma regular de su hábitat natural, lo que disminuye su abundancia y los pone en riesgo de desaparecer, por lo que se ha hipotetizado que la extracción de éstos es una forma de disturbio crónico. A nivel mundial las orquídeas son RFNM sujetos a esta forma de disturbio. *Laelia autumnalis* es una orquídea epífita endémica de México que es extraída y comercializada, comúnmente se extraen plantas completas o secciones de dos pseudobulbos, incluyendo el que desarrolla la inflorescencia. En esta tesis se investigaron los efectos de la práctica de extracción sobre el desempeño individual y la dinámica poblacional de *L. autumnalis* en poblaciones donde ocurre extracción crónica. El trabajo se realizó en cinco poblaciones localizadas en un bosque de encino en Tenancingo, Estado de México. En cada población se seleccionaron árboles que hospedan plantas de *L. autumnalis*. En primer lugar, se llevó a cabo un experimento de polinizaciones para conocer el sistema reproductivo de la especie de estudio y los posibles costos de endogamia en las poblaciones. Encontramos que *L. autumnalis* es una especie autocompatible no autógena, que la autocruza tiene altos costos de endogamia al reducir la producción de semillas viables, por lo que en poblaciones endógamas la adecuación disminuirá 63% y que la baja producción natural de frutos está entre las reportadas para varias especies de orquídeas. En la segunda parte de esta tesis se investigó la estructura poblacional estática y su relación con la intensidad de extracción. Los datos sugieren que conforme aumenta la intensidad de extracción, las plantas de *L. autumnalis* acumulan menos biomasa y disminuye la frecuencia de plantas con inflorescencias. Posteriormente, en la tercera parte de esta investigación, con un experimento de remoción de pseudobulbos se probó que la práctica de extracción de pseudobulbos, disminuye el crecimiento en general, pero el mayor efecto se observó en la inhibición del desarrollo de inflorescencias. Finalmente, y de forma paralela a los

experimentos anteriores, dos poblaciones con diferente intensidad de extracción fueron monitoreadas demográficamente por tres años. Encontramos que la tasa de crecimiento de la población con mayor extracción es menor a uno ($\lambda = 0.997$), lo que sugiere un ligero decremento poblacional y que la historia de extracción de al menos cinco años en las poblaciones extraídas, pueden influir en el valor de la tasa de crecimiento y de seguir esta actividad, las poblaciones más extraídas pueden presentar problemas de conservación. Concluimos que la extracción de secciones de orquídeas, aunque sea de baja intensidad, pero constante, ocasiona una disminución en el desempeño individual de las plantas, que se traduce en tasas de decremento poblacional, en el caso de *Laelia autumnalis* este es el primer trabajo que evidencia que el seccionamiento de pseudobulbos con la inflorescencia tiene efectos principalmente en su reproducción y crecimiento, por lo tanto, el mantenimiento de la especie en la región depende de la existencia de poblaciones poco o no extraídas, donde hay producción de semillas y reclutamiento, desde las que se mantiene el crecimiento poblacional regional. No obstante, si en estas poblaciones se incrementa la intensidad de extracción ilegal la especie podría desaparecer de la región.

CAPÍTULO I

INTRODUCCIÓN GENERAL

Los productos forestales no maderables (RFNM) son recursos de origen biológico, derivados del bosque, distintos a la madera (e.g, corteza, hojas, flores, hierbas; FAO, 2015). Originalmente, se consideró a la extracción de RFNM como una forma sustentable de manejo del bosque, pero evidencia posterior sugirió que sin estudios poblacionales y tasa de aprovechamiento regulada, la extracción de RFNM podría ser una forma de disturbio crónico (Singh, 1998). El disturbio crónico es la práctica de remoción de pequeñas fracciones de biomasa y debido a que la extracción es constante, permanece por debajo de la capacidad de recuperación de la biomasa perdida, incluso si las tasas de remoción están dentro de la capacidad de carga del bosque puede causar cambios adversos (Singh, 1998).

Un grupo importante de RFNM son las epífitas, que constituyen el 9% de la diversidad vegetal en el mundo (Zotz, 2013), y desempeñan un papel muy importante en el funcionamiento de los ecosistemas al participar en la circulación de agua y nutrientes (Coxson y Nadkarni, 1995), mejorar las condiciones ambientales (Santon et al. 2014) y servir como refugio a diversos grupos de organismos (e.g, artrópodos, aves; Benzing, 2000; Zotz, 2016). Dentro del grupo de las epífitas vasculares las especies de la familia Orchidaceae constituyen el 68% de las plantas (Zotz, 2013).

En general, la familia Orchidaceae está ampliamente distribuida en todo el mundo (Dressler, 1993), y es una de las más diversas entre las plantas con flores, con aproximadamente 26 500 especies (Chase et al. 2015.Govaerts et al. 2014). En México la familia incluye 168 géneros y alrededor de 1254 especies, de las cuales más de 596 (46.3%) son endémicas (Soto-Arenas et al. 2007). Desafortunadamente, derivado de su valor cultural (Hágsater et al. 2005), son ampliamente utilizadas con fines ornamentales principalmente (Ghorbani et al. 2014; Subedi et al. 2013; Phelps y Webb, 2015; Vermeulen et al. 2014;

Hinsley et al. 2015; Flores-Palacios y Valencia-Díaz, 2007; Cruz- García et al. 2015; Emeterio-Lara et al. 2016) Por lo que tienen una larga historia de extracción y esto ha provocado que, al menos en México, a partir de 1998 se hayan extinguido más de 20 especies de orquídeas (Soto et al. 2010). A su vez, en México, las orquídeas son el segundo grupo de plantas con más especies protegidas (Semarnat, 2010). Además de la extracción, las orquídeas son susceptibles a desaparecer por su dependencia con otros organismos. La gran mayoría de las especies de orquídeas (80-90 %) necesitan un polinizador para su reproducción (Montalvo y Ackerman, 1987). Los polinizadores son atraídos engaño, decepción o por señales como el aroma, tamaño y color, en busca de recompensas que pueden ser esencias, néctar o polen (Dodson et al. 1969; Jersakova et al. 2006; Pansarin and Pansarin, 2017; Van der Pijl L y Dodson, 1966). Sin embargo, se estima que el 60% tiene un polinizador específico (Tremblay, 1992) y la producción de frutos suele ser baja (0-69.5%) (Montalvo y Ackerman, 1987; Ackerman y Zimmerman, 1994; Neiland y Wilcock, 1998). Entonces, en general se ha sugerido que las orquídeas normalmente producen muchas flores, pero pocos frutos (Montalvo y Ackerman, 1987; Zimmerman y Aide, 1989; Tremblay et al. 2005).

El género *Laelia* (*sensu lato*) está representado por 22 especies. En México se encuentran 11 especies, en su mayoría distribuida en la Sierra Madre del Sur, Sierra Madre Occidental y en la Eje Volcánico Transversal. Las flores son muy vistosas, grandes y coloridas en tonos lilas brillantes dispuestas en racimos terminales (Halbinger y Soto, 1997). Las flores suelen utilizarse como adorno en diversas festividades religiosas, y es por ello que se les conoce como “flores sagradas”, aspecto que ha dado origen a diversos nombres comunes como calaveritas, lirio de todos santos, flor de muerto, flor de las ánimas o monjitas (Halbinger y Soto, 1997). Entre las especies del género, una de las especies endémicas y vistosas de México es *Laelia autumnalis*, comúnmente llamada flor de las ánimas, flor de todos santos o ahuaxuchitl (flor de encino), es una orquídea epífita o rupícola endémica de

México, que se distribuye a lo largo del eje volcánico transversal (Nayarit, Jalisco, Colima, Michoacán, Guanajuato, México, Morelos, Guerrero, Puebla y Ciudad de México), se desarrolla en bosques de encino o bosques mixtos de pino encino, en un rango altitudinal de 1400 a 2700 m.s.n.m. y crece principalmente sobre árboles del género *Quercus*. Su crecimiento es simpodial, caracterizado por una sucesión de pseudobulbos (módulos) en “zigzag”, unidos por un rizoma horizontal (Figura 1) (Halbinger y Soto, 1997). El pseudobulbo desarrollado el último año presenta dos yemas, una de renuevo que se activa para desarrollar anualmente un nuevo módulo (Figura 1), y otra yema de reserva que permanece latente durante varios años, pero puede activarse en caso de que el crecimiento del nuevo pseudobulbo fracase (en este caso será la yema de reserva la que dará origen al nuevo pseudobulbo) o cuando las condiciones ambientales sean favorables para el desarrollo de más de una yema de renuevo (Andersen et al. 1988). En poblaciones silvestre es común encontrar individuos de *L. autumnalis* con varios frentes de crecimiento, eso significa que una planta puede adicionar más de un pseudobulbos al año (Figura 1). Los nuevos pseudobulbos, con una a tres hojas terminales, coriáceas, desarrollan la nueva inflorescencia, con tres a 11 flores fragantes de color lila (Figura 2) (Halbinger y Soto, 1997). Es una orquídea que no ofrece recompensa, por lo que utiliza la estrategia de engaño y sus polinizadores son abejas del género *Bombus* (Halbinger y Soto, 1997). En el área de estudio, la floración se observa de octubre a diciembre (Emeterio-Lara et al. 2016).

En el municipio de Tenancingo, Estado de México plantas completas, fracciones con amenos 10 pseudobulbos sin inflorescencia, secciones de dos pseudobulbos con inflorescencia o las inflorescencias solas son colectadas para su comercialización y se utilizan tradicionalmente como ornamento en festividades religiosas. La práctica más común de extracción es la remoción de los dos pseudobulbos más jóvenes, incluyendo el que desarrolla la inflorescencia (Emeterio-Lara et al. 2016). Al extraer una fracción de la planta y cortar el

rizoma que une a los pseudobulbos, se detiene el flujo de recursos utilizados para crecer, mantenerse y/o reproducirse (Zimmerman, 1990), además disminuye el capital de biomasa de la planta, ya que los pseudobulbos son órganos de almacenamiento de agua, minerales y carbohidratos (Zotz, 1999). Además de la pérdida de biomasa, después de la segmentación de la planta, es posible que una de las yemas latentes se active y desarrolle un nuevo pseudobulbo, pero será de un tamaño más pequeño de lo normal. Si esta práctica se realiza repetidamente, la planta puede convertirse en un grupo de pseudobulbos pequeños y los recursos se invertirán en el mantenimiento de estos nuevos frentes, por lo tanto no ocurrirá la floración (Halbinger y Soto, 1997). Y aunque, el crecimiento vegetativo contribuye al mantenimiento poblacional de las orquídeas (Zotz, 1998), la práctica común de extracción tiene consecuencias inmediatas sobre la adecuación de las plantas en relación a su supervivencia, crecimiento y reproducción, lo cual pone en peligro el mantenimiento de las poblaciones naturales, particularmente en poblaciones pequeñas (Coates et al. 2006).

Actualmente, la Convención Internacional de Flora y Fauna en Peligro de Extinción (CITES) ha impuesto regulaciones internacionales para el comercio de toda la familia, a nivel nacional las normas NOM-059 y NOM-005 han definido criterios para el aprovechamiento de recursos no maderables como las orquídeas, sin embargo, a pesar de ello, pocos estudios han documentado el impacto de la colecta ilegal en sus poblaciones, y en general son escasos los trabajos sobre el efecto de la extracción en plantas epífitas (Dutra-Elliott, 2014). En el sur del Estado de México, se comercializan al menos seis especies de orquídeas silvestres y *L. autumnalis* está sujeta a una mayor extracción para su venta (Emeterio-Lara et al. 2016). A la fecha, no hay estudios previos de monitoreo para evaluar el efecto de esta práctica sobre la respuesta individual y sobre la dinámica poblacional de *L. autumnalis*, y dado el valor económico y cultural de esta especie en México, es importante conocer su biología, así como las consecuencias de la extracción frecuente que realizan los colectores locales.

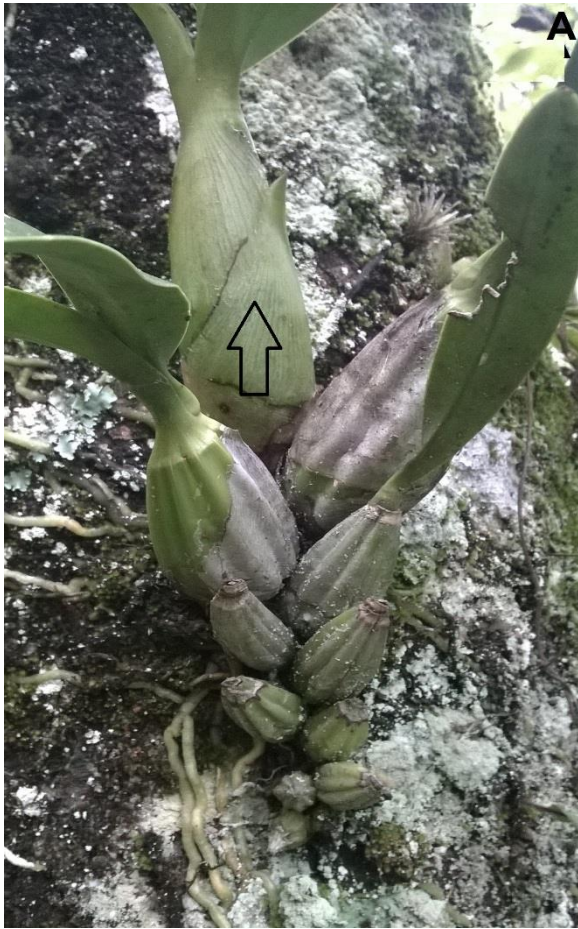


Figura 1. Patrón de crecimiento de *Laelia autumnalis*. a) activación de una sola yema de renuevo anualmente y b) activación de más de una yema de renuevo al año.



Figura 2. A) Inflorescencia, B) Flor, columna y polinario de *Laelia autumnalis*.

OBJETIVO GENERAL

Determinar los efectos de la extracción ilegal sobre la dinámica poblacional y desempeño individual de *Laelia autumnalis* en el municipio de Tenancingo, Estado de México.

HIPÓTESIS GENERAL

En el municipio de Tenancingo las poblaciones naturales de *Laelia autumnalis*, han sido afectadas por factores antropogénicos como la extracción ilegal, lo cual ha influido en su desempeño individual, así como en su distribución, abundancia y dinámica poblacional.

Área de estudio

El estudio se realizó en poblaciones de *Laelia autumnalis* con diferente intensidad de extracción (Cuadro 1), desarrolladas en un bosque templado mixto de pino-encino (Figura 3) en el municipio de Tenancingo, ubicado al sur del estado de México (Figura 4). Dicha región se caracteriza por una topografía accidentada y un clima templado y subhúmedo, con temperatura anual promedio de 18 °C, lluvias moderadas a intensas en verano, con precipitación media anual de 1000 mm. La altitud del municipio va de 2 200 a 2 700 m.s.n.m. (INEGI, 2009).

Cuadro 1. Criterios utilizados para el ordenamiento de tres poblaciones de *Laelia autumnalis* de acuerdo a su intensidad de extracción. Las menciones se refieren al número de vendedores que identificaron a la población como el lugar de donde extraen el recurso y los años de extracción se refiere al tiempo desde que iniciaron a extraer en dicha población (Emeterio-Lara et al. 2016).

Intensidad de extracción	Población	Menciones	Criterios		Árboles
			Años de extracción	Número Colectas	
0	Cumbre 2	0	0	0	10
1	Tecomatlán 2	1	1	1	10
2	Zepayautla	2	2	4	10
2	Cumbre 1	3	2	6	20
4	Tecomatlán 1	4	3	12	20



Figura 3. Bosque templado de encino donde se desarrollan las poblaciones de *Laelia autumnalis* en Tenancingo, Estado de México.

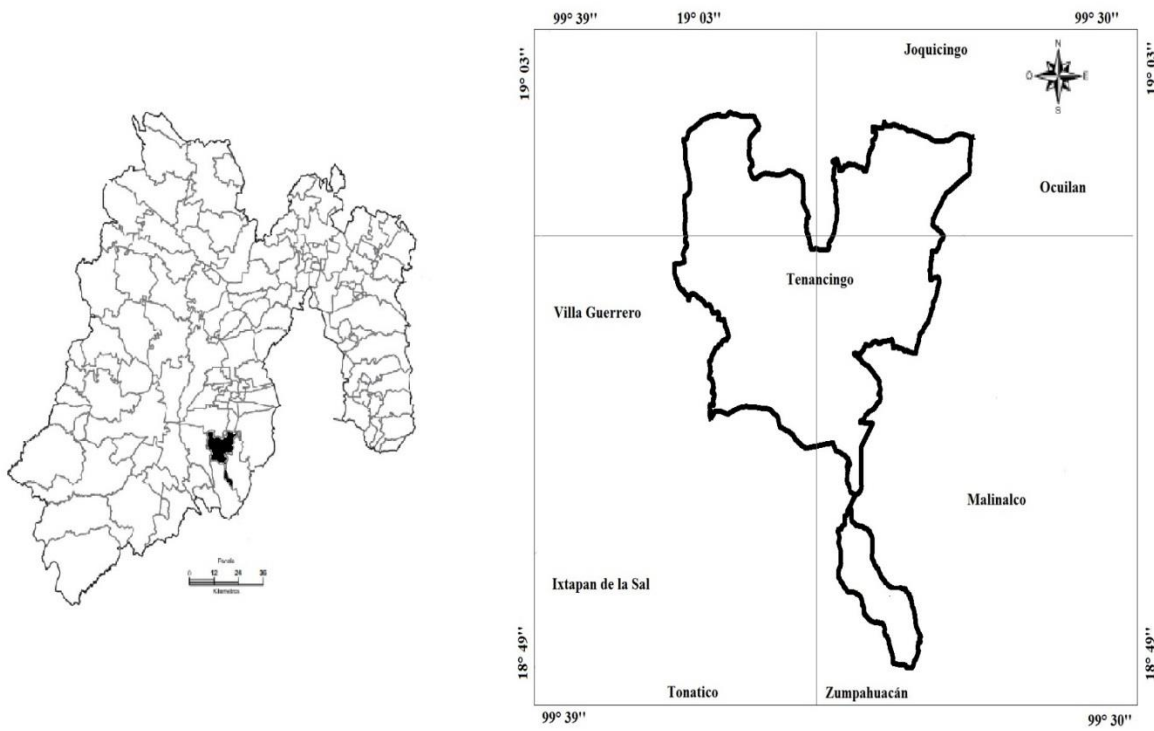


Figura 4. Ubicación del área de estudio en el municipio de Tenancingo, al sur del Estado de México.

Referencias

- Ackerman JD, Zimmerman JK. 1994.** Bottlenecks in the life histories of orchids: resources, pollination, population structure and seedling establishment. In: A Pridgeon (eds) Proceedings of the 14th World Orchid Conference. London, Her Majesty's Stationery Office, pp. 125–129
- Andersen TF, Johansen B, Lund I, Rasmussen H, Rensen. 1988.** Vegetative architecture of *Eria Lindleyana*, 3(3): 117-132.
- Benzing DH. 1990.** Epiphytism: a preliminary overview. Vascular epiphytes. General biology and related biota (ed. PS Ashton, SP Hubbell, DH Janzen, AG Marshall, PH Raven & PB Tomlinson), 1-42.
- Benzing DH. 2000.** Bromeliaceae: profile of an adaptive radiation. Cambridge University Press.
- Coates F, Lunt ID, Tremblay RL. 2006.** Effects of disturbance on population dynamics of the threatened orchid *Prasophyllum correctum* DL Jones and implications for grassland management in south-eastern Australia. *Biological Conservation*, 129(1): 59–69.
- Coxson DS, Nadkarni NM. 1995.** Ecological roles of epiphytes in nutrient cycles of forest ecosystems. Forest canopies. Academic Press, San Diego, 495–543.
- Cruz-García G, Lagunez-Rivera L, Chavez-Angeles MG, & Solano-Gomez R. 2015.** The wild orchid trade in a Mexican local market: Diversity and Economics. *Economic Botany*, 4: 291–305.
- Dodson CH, Dressler RL, Hills HG, Adams RM, Williams NH. 1969.** Biologically active compounds in orchid fragrances. *Science*, 164: 1243–1249.
- Dressler RL. 1993.** Phylogeny and classification of the orchid family. Dioscorides Press, Oregon. 301p.
- Dutra-Elliott DD. 2014.** Demography, wild harvest patterns and trade of culturally important species: priorities for management and conservation. Tesis de doctorado, Honolulu: Universidad de Hawaii, Manoa.
- Emeterio-Lara A, Palma-Linares V, Vázquez-García LM, Mejía-Chávez J. 2016** Usos y comercialización de orquídeas silvestres en la región sur del Estado de México. *Polibotánica*, 42: 197–214.
- FAO, 2015.** Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación. Productos Forestales no Maderables.

- Flores-Palacios A, 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.
- Ghorbani A, Gravendeel B, Naghibi F, de Boer H. 2014.** Wild orchid tuber collection in Iran: a wake-up call for conservation. *Biodiversity and Conservation*; 23(11): 2749–60.
- Hágsater E, Soto-Arenas MA, Salazar-Chávez G, Jiménez-Machorro R, López-Rosas MA, Dressler RL. 2005.** Las Orquídeas de México. México, DF, 304 pp.
- Halbinger F, Soto M. 1997.** Laelias of Mexico. *Orquídea* (México, DF), 15: 1–160.
- Hinsley A, Verissimo D, Roberts DL. 2015.** Heterogeneity in consumer preferences for orchids in international trade and the potential for the use of market research methods to study demand for wildlife. *Biological Conservation*, 190: 80-86.
- Jersaákova J, Johnson SD, Kindlmann P .2006.** Mechanisms and evolution of deceptive pollination in orchids. *Biological Reviews*, 81(02): 219–235.
- Montalvo AM, Ackerman JD. 1987.** Limitations to fruit production in *Ionopsis utricularioides* (Orchidaceae). *Biotropica*, 19: 24–31.
- Neiland MRM, Wilcock CC. 1998.** Fruit set, nectar reward, and rarity in the Orchidaceae. *American Journal of Botany*, 85(12): 1657–1671.
- Pansarin ER, Pansarin LM. 2017.** Crane flies and microlepidoptera also function as pollinators in *Epidendrum* (Orchidaceae: Laeliinae): the reproductive biology of *E. avicula*. *Plant Species Biology*, 32(3): 200–209
- Phelps J, Webb EL. 2015.** “Invisible” wildlife trades: Southeast Asia’s undocumented illegal trade in wild ornamental plants. *Biological Conservation*, 186: 296–305
- Santon DE, Huallpa CJ, Villegas L, Villasante F, Armesto J, Hedin LO, Horn H. 2014.** Epiphytes improve host plant water use by microenvironment modification. *Functional Ecology*, 28(5):1274–1283.
- SEMARNAT. 2010.** Norma Oficial Mexicana. NOM-059-SEMARNAT-2001. Protección Ambiental-Especies Nativas de México de Flora y Fauna Silvestres-Categorías de Riesgo y Especificaciones para su Inclusión, Exclusión o Cambio-Lista de especies en riesgo. México.
- Singh SP. 1998.** Chronic disturbance, a principal cause of environmental degradation in developing countries. *Environmental conservation*, 25(1):1–2.

- Soto-Arenas MA, Solano-Gómez R, Hágsater E. 2007.** Risk of extinction and patterns of diversity loss in Mexican orchids. *Lankesteriana International Journal on Orchidology*, 7(1–2): 114–121.
- Subedi A, Kunwar B, Choi Y, Dai, Y, van Andel T, Chaudhary RP, de Boer HJ, Gravendeel B. 2013.** Collection and trade of wild-harvested orchids in Nepal. *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine*, 9(1): 64.
- Tremblay RL, Ackerman JD, Zimmerman JK, Calvo RN. 2005.** Variation in sexual reproduction in orchids and its evolutionary consequences: a spasmodic journey to diversification. *Biological Journal of the Linnean Society*, 84:1–54.
- Tremblay RL. 1992.** Trends in the pollination ecology of the Orchidaceae: evolution and systematics. *Canadian Journal of Botany*, 70(3): 642–650.
- Van der Pijl L, Dodson CH. 1966.** Orchid flowers: their pollination and evolution. University of Miami Press, Miami
- Vermeulen JJ, Phelps J, Thavipoke P. 2014.** Notes on *Bulbophyllum* (Dendrobiinae; Epidendroideae; Orchidaceae): two new species and the dilemmas of species discovery via illegal trade. *Phytotaxa*, 184(1):012–022.
- Zimmerman JK, Aide TM. 1989.** Patterns of fruit production in a neotropical orchid: pollinator vs. resource limitation. *Amerinan Journal of Botany*, 76(1): 67–73.
- Zimmerman JK. 1990.** Role of pseudobulbs in growth and flowering of *Catasetum viridiflavum* (Orchidaceae). *American Journal of Botany*, 77(4): 533–542.
- Zotz G. 1998.** Demography of the epiphytic orchid, *Dimerandra emarginata*. *Journal of Tropical Ecology*, 14(6): 725–741.
- Zotz G. 1999.** What are backshoots good for? Changes in mineral, carbohydrate and water content of different organs of the epiphytic orchid *Dimerandra emarginata*. *Annals of Botany* 84(6): 791–798.
- Zotz G. 2013.** The systematic distribution of vascular epiphytes a critical update. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 171(3): 453–481.
- Zotz G. 2016.** Plants on plants-the biology of vascular epiphytes. Heidelberg, Berlin: Springer.

CAPÍTULO II. Reproductive biology and costs of endogamy of *Laelia autumnalis* Lindl. an endemic orchid of Mexico.

Plant Ecol (2018) 219:1423–1434
https://doi.org/10.1007/s11258-018-0891-6



Endogamy costs and reproductive biology of *Laelia autumnalis*, an endemic orchid of Mexico

Aucencia Emeterio-Lara · José G. García-Franco · Mariana Hernández-Apolinar ·
Martha E. Mora-Herrera · Víctor H. Toledo-Hernández · Susana Valencia-Díaz ·
Alejandro Flores-Palacios

Received: 21 May 2018 / Accepted: 20 October 2018 / Published online: 31 October 2018
© Springer Nature B.V. 2018

Abstract It has been hypothesized that the fitness of selfed progeny must be lowered by inbreeding depression. Most research into the breeding systems of orchids shows a similar fruit set from outcrossing and self-pollination, but few studies have measured seed production and viability. In five populations of *Laelia autumnalis*, in central México, we studied the species reproductive system and the early costs of endogamy. We performed spontaneous self-pollination, apomixis, assisted self-pollination, cross-pollination, and exogamous pollination (using pollen from a different population) treatments of bagged flowers and measured fruit set, seed production, and germina-

tion. No fruits were produced in the apomixis and spontaneous self-pollination treatments. Reproductive success from self-pollination was lower than that from cross- and exogamous pollination and no difference was found between the latter two treatments. The ratio between self-pollination and cross-pollination success in different traits ranged from 0.80 ± 0.18 (fruit set) to 0.22 ± 0.13 (seeds with embryo). The latter value suggests a high endogamy costs in the production of viable seeds. The concatenated success of the different traits studied showed that the relative fitness of self-pollination was 63% lower than with cross-pollination. *Laelia autumnalis* is a self-compatible non-autogamous species in which the cost of endogamy

Communicated by Siegy Krauss.

A. Emeterio-Lara · V. H. Toledo-Hernández ·
A. Flores-Palacios (✉)
Centro de Investigación en Biodiversidad y Conservación
(CIByC), Universidad Autónoma del Estado de Morelos,
Av. Universidad 1001, Col. Chamilpa, 62209 Cuernavaca,
Morelos, Mexico
e-mail: alejandro.florez@uaem.mx

J. G. García-Franco
Instituto de Ecología, A. C., Carretera Antigua a Coatepec
No. 351, El Haya, 91070 Xalapa, Veracruz, Mexico

M. Hernández-Apolinar
Ecología de Poblaciones, Depto. de Ecología y Recursos
Naturales, Facultad de Ciencias, UNAM, Circuito
Exterior s/n, Cd. Universitaria, 04510 Coyoacán,
Ciudad de México, Mexico

M. E. Mora-Herrera
Centro Universitario UAEM Tenancingo, Carretera
Tenancingo-Villa Guerrero, Km 1.5, 52400 Tenancingo,
Estado de México, Mexico

S. Valencia-Díaz
Centro de Investigación en Biotecnología (CEIB),
Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Av.
Universidad 1001, Col. Chamilpa, 62209 Cuernavaca,
Morelos, Mexico

occurs at seed production and cannot be compensated for at other early stages. This also occurs in other orchid species and is likely to be a general pattern.

Keywords Orchidaceae · Pollination · Seed germination · Seed production

Introduction

The family Orchidaceae is one of the most diverse among the flowering plants, with approximately 26,500 species (Govaerts et al. 2014). It has been suggested that the diversification of the orchids is partly due to their radiation as epiphytes (Gravendeel et al. 2004; Chase et al. 2005), and the fact that they have developed a wide diversity of floral characteristics associated with different pollination mechanisms (Dressler 1993). One characteristic of orchid populations is that many species often have small population size, with low reproductive success (Tremblay et al. 2005). Furthermore, based on the production of fruits resulting from controlled crosses, it is considered that 70% of orchids are self-compatible and non-autogamous (Tremblay et al. 2005; Neiland and Wilcock 1998). Small and isolated orchid populations can be viable if as much self-pollination as cross-pollination occurs among the individuals present and the costs of endogamy reach rates up to 50% (Ackerman 1998).

Inbreeding depression is a reduction of the fitness of the progeny derived from the cross between related individuals, or in extreme cases (as plants) between the same individual genet. Inbreeding depression is the result of the increased homozygosity and the expression of deleterious recessive genes that acts to reduce fitness (Charlesworth and Charlesworth 1999). Inbreeding depression in orchids has been determined considering the production of seeds with embryos in fruits produced by self-pollination (Tremblay et al. 2005) and it has been found that there is a lower production of seeds with embryos in these fruits, demonstrating that the costs of endogamy range from 1% to 50%, relative to cross-pollination (Stort and Galdino 1984; Borba et al. 2001; Bowles et al. 2001). However, it has been found that there are no endogamy costs in autogamous species suggesting that a purge of deleterious recessive genes has taken place (e.g., *Guarianthe aurantiaca*, *Prosthechea*

cochleata; Stort and Martins 1980; Ortíz-Barney and Ackerman 1999), but this process requires relatively a large population size and independently assorting recessive alleles of large effect (Charlesworth and Charlesworth 1999).

Most orchid species require a vector for reproduction (Dodson et al. 1969; Van der Pijl and Dodson 1966; Dressler 1993; Van der Cingel 2001). Pollinators are attracted by general floral signals, which are typical for rewarding plant species, such as size, color, scent, nectar guides, spurs, and pollen (Dodson et al. 1969; Jersáková et al. 2006; Pansarin and Pansarin 2017); and visit them in search of rewards such as nectar, pollen, oils, or fragrances (Van der Pijl and Dodson 1966; Tremblay et al. 2005; Pansarin and Pansarin 2014). There is a wide range of pollinators among the orchid species, but it is estimated that 60% of the orchid species have a specific pollinator (Tremblay 1992; Peakall et al. 2010), and fruit production is often low (0–69.5%) (Montalvo and Ackerman 1987; Ackerman and Zimmerman 1994; Neiland and Wilcock 1998). The low fruit production has been attributed to two main factors: limitation of pollinators (i.e., absence and/or inefficiency) and limitation of resources. These two factors can also act simultaneously. However, resource limitation is not important over single year observations and there can be substantial variations from year to year (Tremblay et al. 2005). Independently of the reproductive system, it has also been suggested that orchids normally produce many flowers but few fruits (Montalvo and Ackerman 1987; Zimmerman and Aide 1989; Tremblay et al. 2005).

The genus *Laelia* is distributed in Mesoamerica and southeastern Brazil, and comprises 22 species (Halbinger and Soto 1997). In the genus *Laelia* (sensu lato), it has been suggested that the fragrance of the flowers combining with visual cues attracts generalist pollinators of the genus *Bombus* (Halbinger and Soto 1997). *Laelia autumnalis* is an epiphytic or rupicolous orchid, and so far, has been reported that it offers no reward (Halbinger and Soto 1997) and there is low production of fruits in its natural populations (Emeterio-Lara et al. unpublished data). In Mexico there are 11 species of *Laelia*, (one of which is *L. autumnalis*) that are subject to extraction from their natural populations and the inflorescences, plants and/or sections of plants are sold for use in religious festivities or as ornamental plants (Halbinger and

Soto 1997; Flores-Palacios and Valencia-Díaz 2007; Emeterio-Lara et al. 2016). Vegetative growth contributes to the maintenance of orchid populations (Zotz 1998), but the extraction of reproductive and/or flowering individuals reduces both the growth of the plants and the number of flowers, contributing to the low production of fruits in natural populations.

Studies have been conducted of the reproductive biology of more than 200 orchid species, most of terrestrial habit from temperate areas (Tremblay et al. 2005). These studies have determined the reproductive system, mainly through controlled crosses, and have used fruit production as a measure of success (Dafni 1992; Neiland and Wilcock 1998; Borba et al. 2001; Smithson 2006). Few studies have measured the production and in situ germination of seeds in order to determine reproductive success (Rasmussen and Whigham 1993; Tremblay et al. 2005; Rasmussen et al. 2015), although these are important aspects in order to better understand the costs of self-pollination and its implications for population maintenance. From the studies based on fruit production, the observed pattern is that most of the orchids are self-compatible, non-autogamous (Tremblay et al. 2005).

In 15 species of the genus *Laelia*, an average of 82.4% of the seeds have been reported as lacking embryos in fruits produced from self-pollination, while those produced from cross-pollination present 51.9%. This suggests that the average cost of endogamy is 30.5% (Stort and Galdino 1984). However, these data come from studies conducted under greenhouse conditions, in which environmental stress is minimized (Stort and Galdino 1984), for which reason it is expected that the costs of endogamy will be greater in natural populations (e.g., lower germination and greater production of seeds with no embryo in seeds produced by self-pollination). This study examined the reproductive system, and evaluated the early costs of endogamy, in five natural populations of *Laelia autumnalis*, an endemic orchid of Mexico and one that is subject to commercial extraction. Three key phases of reproductive success were considered: fruit production, seed production, and germination. Considering the general pattern of most orchids, we hypothesized that *Laelia autumnalis* is a non-autogamous species, with no endogamy costs.

Materials and methods

Study site

The study was conducted in five populations of *Laelia autumnalis* (Tecomatlán 1, Tecomatlán 2, Zepayautla, Cumbre 1, and Cumbre 2), in an oak forest in the municipality of Tenancingo, central Mexico (18°49' and 19°03'N; 99°30' and 99°39'W, 1400 and 3800 m a.s.l.). The climate is temperate subhumid, with mean monthly temperature of 18 °C and annual mean precipitation of 1250 mm (INEGI 2009). The forest in this zone comprises tree species such as *Arbutus xalapensis* Hook. (Ericaceae), *Pinus* sp. (Pinaceae), *Cupressus* sp. (Cupressaceae), *Garrya* sp. (Garryaceae), *Clethra* sp. (Clethraceae), *Quercus obtusata* Bonpl., *Quercus castanea* G. B. Emers., and *Q. deserticola* Trel. (Fagaceae) (López-Patiño et al. 2012; Calderón de and Rzedowski 2001; INEGI 2009). Epiphytes present include *Epidendrum anisatum* La Llave & Lex., *Prosthechea linkiana* (Klotzsch) W.E. Higgins and the ferns *Polypodium rosei* Maxon., *Polypodium madrense* J. Sm., and *Pleopeltis* sp. In the region, *L. autumnalis* flowers from October to December and is extracted from its habitat by local vendors, since the inflorescences are traditionally used as adornments in religious festivities. Complete plants can also be extracted throughout the year for illegal sale (Emeterio-Lara et al. 2016).

Pollination Treatments

In November 2015, in five populations located at a distance of 3–8 km apart, 15 plants of *Laelia autumnalis* were chosen, with more than 20 pseudobulbs and the presence of inflorescences, both old and in development. Both epiphytic and rupicolous plants were included in the selection. Immature inflorescences, which had 5–11 buds, were marked on each plant. Each inflorescence was covered with a mesh bag in order to ensure the availability of virgin flowers at the time of applying the treatments. Once the flowers of each inflorescence had opened, the following treatments were assigned at random: (1) spontaneous self-pollination, where no artificial pollination was conducted and the pollinia were left on the column in order to measure the capacity for spontaneous self-fertilization; (2) apomixis, where the pollinia of the flower were removed in order to record the capacity of

the flower for producing seeds without pollination (Dafni 1992); (3) assisted self-pollination, where pollen from a flower was placed on its own stigma in order to determine the self-compatibility of the gametes of the same flower; (4) cross-pollination, where a flower was pollinated with pollen from another plant from the same population; (5) exogamous pollination (Quesada et al. 2001), where a flower was pollinated with pollen from another plant belonging to a different population located at a distance of least 3 km in order to preclude any possible effect of endogamy of the study population. In all of the treatments, the flowers were kept isolated from pollinators with mesh bags in order to avoid floral visitation. With the exception of the spontaneous self-pollination treatment, where the pollinia were not removed from the flowers, all the flowers were emasculated.

Natural pollination success was recorded in 60 inflorescences (276 flowers) of two populations (Cumbre 1 and Tecmatlán 1), which were not isolated from pollinators or manipulated in any way. For this, the numbers of flowers and fruits produced were quantified. From three different populations, three fruits derived from natural pollination were collected in order to conduct germination tests *in vitro* and *in situ*, as well as to quantify the number of seeds.

Production of fruits and seeds

The plants were monitored regularly in order to observe the development and maturity of the fruits. Fruit maturity was recorded at five months following the pollination manipulations and when the longitudinal valves began to open (Dressler 1993). Fruits were collected prior to dehiscence and the number of fruits obtained in each treatment quantified.

All fruits of each treatment and population were collected, marked, and placed in paper bags for transportation to the laboratory. The seeds of each fruit were extracted with a spoon-shaped micro-spatula (micro-spoon, Aldrich Z648299) and the total weight of all of the seeds determined on an analytical balance (Sartorius CP622, precision ± 0.001 g). In order to estimate the number of seeds per fruit, five plants with fruits were chosen at random from the treatments of assisted self-pollination, cross-pollination, and exogamous pollination (75 fruits from 25 plants), as well as three fruits derived from natural

pollination (3 fruits from 3 plants, one from each population). Three 0.0045 g lots of seeds were taken from each fruit and each lot was placed in an Eppendorf® tube (2 ml). A drop of 80% Tween (Sigma-Aldrich) surfactant solution was then added to the tube and the solution adjusted to 1 ml with distilled water. From each lot of seeds, three aliquots of 10 μ l were taken with a micropipette (Plus Biopette); each aliquot was placed on the reticule of a Neubauer chamber (Hemocytometer ART.No.1280) and, using an optical microscope (NIKON, C-LEDS), the numbers of seeds with and without embryos, and of those with multiple embryos, were quantified. To extrapolate the number of seeds per gram in each fruit from the number of seeds per aliquot, we first used the formula: mean number of seeds per aliquot * number of aliquots in 1 ml = number of seeds in 0.0045 g, and then we calculated the number of seeds per gram. With the previous procedure, the average number of seeds per fruit was estimated, as well as the number of seeds with and without embryo and the number of seeds with multiple embryos (Fig. 1).

In vitro germination

From each fruit obtained per treatment, three 0.001 g seed samples were taken and three more of the mixture of seeds from the three fruits produced by natural pollination (207 samples in total). Each seed lot was placed in a sterile 5 ml syringe and 3 ml of disinfectant solution added (3% hydrogen peroxide and 20%

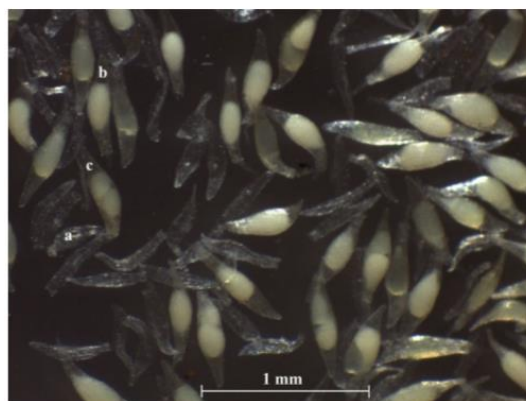


Fig. 1 Seeds of *L. autumnalis* without embryo (a), with embryo (b), and with multiple embryos (c) (Picture taken on optic microscope Leica Z16 APOA, camera Leica DFC 495)

Tween). The syringes were agitated for 10 min and the seeds sown immediately. Sowing was conducted by placing two drops of the solution of each seed lot in an assay tube (KIMAX[®] 55 ml, 25 × 150 mm) that contained 5 ml of 50% Murashige and Skoog culture medium (Murashige and Skoog 1962). Once sowing was complete, the tubes were sealed with plastic film (Kleenpack). All of this process were conducted under a laminar flow hood (BIOBASE, BBS-H1300). The tubes with the seeds (90 ± 36 seeds/tube) were kept for 45 days in an incubation chamber with a photoperiod of 16 h, a temperature of 23 ± 1 °C, and radiation of ca. $35 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 400–700 nm. The culture medium was then extracted from each tube and spread out on a Petri dish in order to quantify the germinated and non-germinated seeds using a stereoscopic microscope (Stemi DV4, Zeiss). In all the germination tests, a seed was considered germinated when it becomes a protocorm (Dressler 1981).

In situ germination

One 0.0045 g lot of seeds (1660 ± 413 seeds/lot) was obtained from each of the fruit produced in the pollination treatments and one 0.0010 g lot (463 ± 65 seeds/lot) was obtained from each fruit produced by natural pollination. Each seed lot was placed in a rectangle of 3 × 4 cm plankton netting (NTX50, mesh size 50 μm) (Rasmussen and Whigham 1993). The rectangle was folded in half (following the longest axis), then the lateral and top ends were folded, finally each seed stored in nitex mesh was fastened with a metal clip. In June 2016, the seeds packets were fixed with textile thread on branches of the tree species *Quercus obtusata* (33), *Q. castanea* (21), and *Q. deserticola* (18), located among the same populations of *L. autumnalis* from which the fruits were collected. Three branches were selected in each tree with plants of *L. autumnalis* and a packet of seeds of one treatment was placed on each branch, assigned at random, and attached to the bark with thread. The packets remain on the branches for 80–95 days, during the rainy season (June–September). The three packets of seeds placed in each tree were from fruits of the same inflorescence, but each of a different pollination treatment (assisted self-pollination, cross-pollination, and exogamous pollination). The packets derived from natural pollination were placed on different trees, close to plants of *L. autumnalis*.

At the end of the rainy season (September), all of the packets with seeds were collected and placed in a plastic bag to prevent dehydration of the germinated seeds. In the laboratory, the number of germinated seeds was quantified using a stereoscopic microscope (NIKON, C-LEDS). The seeds from each packet were spread out homogeneously in a Petri dish placed on a grid (30 × 40 mm). From each Petri dish, five squares of 1 × 1 mm were selected on the grid, in which both the germinated and non-germinated seeds were quantified. Finally, in order to estimate the number of seeds, the area of the grid occupied by the total number of seeds of each packet was determined.

Data analysis

Fruit production among the pollination treatments was analyzed with a generalized linear model with binomial distribution (Crawley 2013). In this analysis, the factors were pollination treatment and population (15 inflorescences/population), while the response variable was the presence/absence of fruits in each experimental flower. This analysis did not include the treatments of apomixis, spontaneous self-pollination, or natural pollination since these flowers did not develop fruits or, in the case of the natural fruit production, production was very low and occurred in plants other than those treated experimentally. An analysis of variance with completely randomized blocks (Zar 2010) was conducted in order to test the effect of pollination treatment (assisted self-pollination, cross-pollination, and exogamous pollination) on the weight of seeds per fruit, number of seeds with embryo, and the percentage values of in vitro and in situ germination. In this analysis, the block was each inflorescence where there were fruits of the three treatments. Due to the different numbers of inflorescences among populations, the effect of population could not be integrated. Where there were significant differences among pollination treatments, Tukey multiple comparison tests were used (Zar 2010). Prior to analysis, the percentage germination values were transformed with the arcsine of the square root of the proportion of germinated seeds (Zar 2010). In six inflorescences, there were no fruits produced in one of the treatments therefore, in order not to unbalance the design and lose blocks, the missing data were substituted by the general mean value of the treatment (Zar 2010).

The indices of autogamy (A.I.) and self-compatibility (I.S.I.) were calculated (Lloyd and Schoen 1992). The A.I. was calculated as the ratio of fruit set of spontaneous self-pollination and cross-pollination; values > 0.30 suggest that the species is autogamous or partially autogamous, while values < 0.30 suggest that the species is allogamous or non-autogamous. The I.S.I. was calculated by dividing the fruit set of assisted self-pollination by the fruit set of cross-pollination. Where the value obtained is > 0.30 , this suggests that the species is partially or totally self-compatible, while values of < 0.30 indicate self-incompatibility (Lloyd and Schoen 1992).

We estimated the coefficient of inbreeding as 1—the ratio of the success of assisted self-pollination to the success of cross-pollination (Lande and Schemske 1985). The values of this coefficient were calculated using the data of seed weight per fruit, number of seeds with embryos per fruit, and the in vitro and in situ germination of the pollination treatments in each population.

The endogamy costs associated with the fitness of *L. autumnalis* seedlings produced by self-pollination and crossing (cross-pollination/exogamous pollination) were calculated. For this, transition was monitored in three stages of the *L. autumnalis* reproductive cycle using a hypothetical cohort of 10 flowers: production of fruit, production of seeds with embryo, and production of seedlings. The probability of transition from flower to fruit was calculated as the mean production of fruits of each treatment. To calculate the transition from fruit to number of seeds with embryo, the average number of fruits produced was multiplied by the average number of seeds per fruit, in each treatment. The transition from seed to seedling was obtained by multiplying the number of seeds by the percentage of in situ germination. The relative fitness (\hat{w}) estimated from the progeny obtained in each treatment was calculated by dividing the estimated number of seedlings in each treatment (number of germinated seeds) by the value of the treatment with the maximum estimated number of seedlings. Since no differences were found between the pollination treatments of cross-pollination and exogamous pollination, these treatments were considered together in order to obtain the fitness values and the mean values of the two treatments were used.

Results

Fruit production was recorded in the treatments of assisted self-pollination (68%), exogamous pollination (75%), and cross-pollination (82%). Fruit production did not differ among pollination treatments ($\chi^2 = 5.3$, $df = 2$, $P = 0.07$; Table 1), but did differ among populations ($\chi^2 = 13.4$, $df = 4$, $P = 0.009$; Fig. 2). However, on making multiple contrasts (Tukey-like test for proportions), it was not possible to isolate the populations that differed from each other. The interaction treatment–population also had no influence on the fruit production ($\chi^2 = 10.3$, $df = 8$, $P = 0.2$) (Table 1).

The average number of seeds per fruit, without considering pollination treatment, was $617,416 \pm 87,918$ (data presented hereafter as mean \pm S.D.). This value was $398,174 \pm 236,441$ for the fruits of assisted self-pollination, $574,767 \pm 168,221$ for cross-pollination, and $646,984 \pm 95,217$ for exogamous pollination, while the average of the total number of seeds per fruit produced by natural pollination was $927,181 \pm 14,625$.

The average weight of the total number of seeds (with embryo, without embryo and polyembryonic) per fruit was 0.75 ± 0.23 g (Table 1). A significant effect of pollination treatment was found in the weight of seeds per fruit ($F = 14.9$, $df = 2.54$, $P = 0.008$) and in the number of seeds with embryo per fruit ($F = 29.9$, $df = 2.54$, $P = 0.0001$) (Table 1). The number of seeds without embryo did not differ among pollination treatments ($F = 0.2$, $df = 2.54$, $P = 0.84$) (Table 1). Both the weight and number of seeds with embryo were greater in the treatments cross-pollination and exogamous pollination and these differed from the assisted self-pollination treatment (Tukey, $P < 0.05$, Table 1).

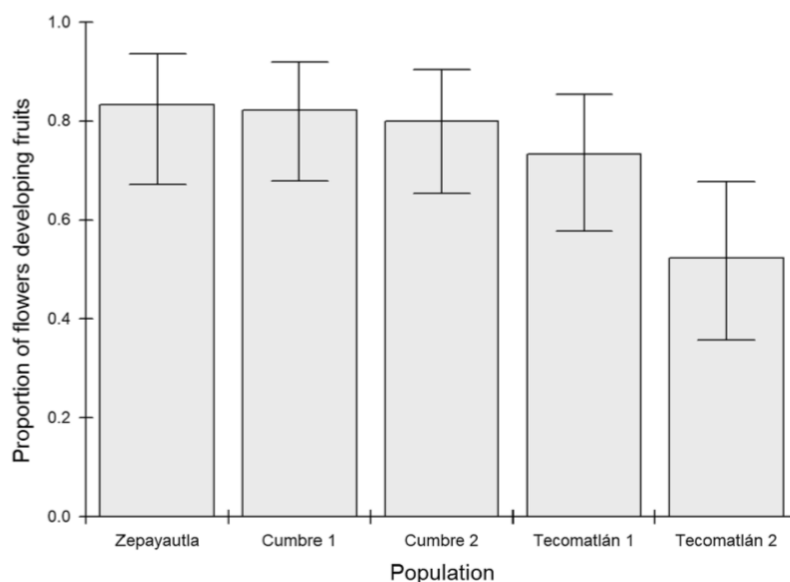
The in vitro germination occurred at between 16 and 45 days after sowing and was 10% in the assisted self-pollination treatment, 10% in the cross-pollination treatment, 11% in the exogamous pollination treatment, and 52% in natural pollination. Forty-five percent of the assay tubes contained germinated seeds and the percentage of germinated seeds varied between 0% and 81%. The in situ germination was 4.5% for assisted self-pollination, 1.9% for cross-pollination, 3.7% for exogamous pollination, and 2.2% for natural pollination. Forty percent of seed

Table 1 Reproductive success (from fruit set to seed germination) and indexes of autogamy (A.I.) and self-compatibility (I.S.I.) in *L. autumnalis* flowers subject to five pollination treatments in Tenancingo, center of Mexico

Pollination treatment	N		Fruit set	Seeds per fruit			Germination (%)	
	Populations	Plants/flowers		Weight (g)	With embryo	Without embryo	In vitro	In situ
Spontaneous self-pollination	5	15/15	0.00	–	–	–	–	–
Apomixis	5	15/15	0.00	–	–	–	–	–
Assisted self-pollination	5	15/15	0.68 ^{NS}	0.415 ^b	31,574 ^b	366,150 ^{NS}	10 ^{NS}	4.5 ^{NS}
			± 0.22	± 0.231	± 31,614	± 233,941	± 21	± 9.2
Cross-pollination	5	15/15	0.83	0.903 ^a	388,602 ^a	258,046	10	1.9
			± 0.16	± 0.146	± 60,304	± 25,465	± 14	± 1.4
Exogamous pollination	5	15/15	0.72	0.786 ^a	279,416 ^a	295,087	11	3.7
			± 0.03	± 0.242	± 129,230	± 67,542	± 13	± 4.2
A.I			0.00	–	–	–	–	–
			± 0.00					
I.S.I			0.80	–	–	–	–	–
			± 0.18					
Coefficient of endogamy				0.54	0.88	–	0.68	1.55
				± 0.25	± 0.13		± 0.50	± 4.35
Natural pollination	3	60/276	0.01	0.910	403,770	516,341	52	2.2
			± 0.01	± 0.047	± 80,582	± 59,368	± 0.03	± 1.8

NS denotes a lack of significant difference, while letters that differ indicate significant differences among the pollination treatments. In the end line, we show the values of natural pollination

Fig. 2 Proportion of flowers that produced fruits in artificially pollinated inflorescences in five populations of *L. autumnalis*. The populations are presented in descending order of fruit production. The whiskers denote the 95% confidence intervals for data with binomial distribution



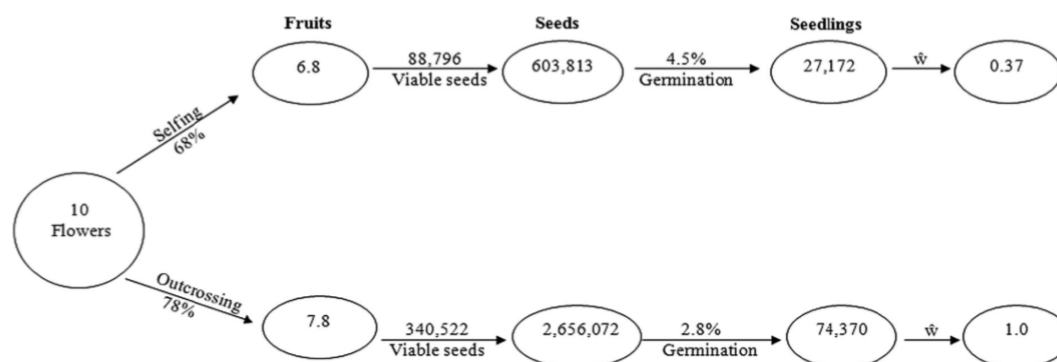


Fig. 3 Schematic representation of the consequences of relative fitness (\hat{w}) in three phases of the life cycle of *L. autumnalis*. Relative fitness was estimated by modeling the production of fruits in 10 flowers of two pollination treatments: assisted self-pollination and cross-pollination/exogamous pollination, considering the concatenated probabilities of

production of seeds with embryo and percentage of germinated seeds (seedlings) in fruits produced by the pollination treatments. The values of the ovals correspond to the value obtained in each phase of the life cycle of the species, the values of the arrows correspond to the probabilities of transition from one phase to another, or to the seed number (fruit to seed)

packages contained germinated seeds, the percentage of germinated seeds varied between 0 and 26%. The percentage of germination values among pollination treatments did not differ in any of the two germination experiments (in vitro $F = 1.5$, $df = 2.32$, $P = 0.24$; in situ $F = 0.16$, $df = 2.34$, $P = 0.85$; Table 1).

In the spontaneous self-pollination treatment, there was no production of fruits, for which reason the value of the A.I. indicates that the species is non-autogamous (Table 1). The values of I.S.I suggest self-compatibility (Table 1). The values of the coefficients of endogamy in weight of seeds, number of seeds with embryo, and seed germination show that the strongest values of endogamy occurred in the number of seeds with embryo (Table 1).

The estimated relative fitness (\hat{w}) suggests that, on comparison of a cohort of flowers among treatments, the lowest fitness will be in the self-pollination fruits since these will produce the lower number of seedlings. The relative fitness for self-pollination fruits was 0.26, while the maximum value (1.0) occurred in both the cross-pollination and exogamous pollination treatments (Fig. 3).

Discussion

Orchidaceae is one of the families most diverse in species (Atwood 1986) and many of the orchid flowers

are bizarre for which reason their pollination are considered specialized (Ackerman 1986; Dressler 1993). Orchid population sizes are frequently low (i.e., few flowers) and could influence the behavior of pollinators and thus the probability of reproduction (Tremblay et al. 2005). However, it could be that the service of a specialized pollinator could counteract the small population size and move pollen between populations (Ackerman 1986), but the evidence shows that fruit production is low in orchid populations (Tremblay et al. 2005).

Our results show that *Laelia autumnalis* is a non-autogamous, self-compatible species that probably uses a deception strategy for its reproduction. This is the most common reproduction system among Laeliinae (Stort and Galdino 1984; Borba and Braga 2003). The low natural fruit production of *Laelia autumnalis* in the study area (0.01 ± 0.01) is among the lowest reported in Epidendroideae species, suggesting that diverse factors could influence on the low natural production of fruits. First, it could be related to the absence of rewards for pollinators, as is the case with other orchid species that do not offer rewards (Neiland and Wilcock 1998). For example, other Epidendroideae species, which do not offer rewards and present a low natural fruit production (although higher than that reported in this study) include *Laelia speciosa* (Kunth) Schltr with 15% (Hernández 1992), *Lepanthes wendlandii* Reichb. f. (11.6%),

Epidendrum ciliare L. (8.6%), *Stelis* sp. (8.0%), *Encyclia cordigera* (H.B.K) Dressler (7.0%), *Ionopsis utricularioides* (Sw.) Lindl. (6.1%), *Dendrobium infundibulum* Lindl. (3.4%) (Neiland and Wilcock 1998), and *Cyrtopodium polyphyllum* (1-2%) (Pan-sarin et al. 2008). This low production of fruits in orchids that offer no rewards could be compensated by the occurrence of a higher number of seeds per fruit, compared to species that do offer a reward (Sankoly et al. 2016). Second, it is possible that the generalized use of insecticides, implied by the intense flower growing activity in the study area, may be acting to diminish pollinator populations, as has been reported in other regions (Desneux et al. 2007; Kevan and Phillips 2001; Pauw and Bond 2011). Third, the restricted geographical distribution of pollinators may limit that of the orchids, like was registered in four rare species of *Drakaea* (Phillips et al. 2014). But these factors would require further study.

The time to in vitro germination of *L. autumnalis* seeds is within the range of values presented by species of the same genus. For example, seeds of *L. anceps* Lindl. germinate in between 15 and 30 days (González 2014) and those of *L. albida* Bateman ex Lindl. in between 30 and 45 days (Ávila and Salgado 2013). The in situ germination ranged from 1.9% to 4.5%, which are among the lowest values reported in other studies for different species. In terrestrial orchid species and using methods similar to those employed in this study, Rasmussen and Whigham (1993) reported 31.1% in situ germination for *Goodyera pubescens* (Willd.) R. Br., 10.2% for *Galearis spectabilis* (L.) Raf., between 6.5% and 48.8% for *Corallorhiza odontorhiza* (Willd.) Poir. and 0% for *Liparis liliifolia* (L.) Rich. ex Lindl. and *Tipularia discolor* (Pursh) Nutt. For Neotropical epiphytic orchids, Cortez-Anzures (2015) reported in situ germination percentages of 9.4 and 73.2% for *Encyclia spatella* (Rchb. f.) Schltr. and *Guarianthe aurantiaca* (Bateman) Dressler & W.E. Higgins, respectively, while Hernández (1992) reported values below 0.1% for *Laelia speciosa*.

The mean percentage of in situ germinated seeds, suggest that germination occur homogeneously; however, the percentage of seed packets with at least one protocorm (40%) suggest that the spatial conditions for germination vary strongly in the canopy, this value is similar with respect to other studies in the terrestrial orchids, where the percentage of packet with

germinated seeds vary between 23 and 56% (Jacquemyn et al. 2012).

Seeds coming from the natural pollination treatment had the highest value of in vitro germination (52%). This was unexpected and could happen because of small and unintentional manipulation differences during the sowing process in the laboratory (e.g., time during disinfection, agitation time) or maybe, these seeds come from fruits where pollinators provide a better source of pollen, which could have influenced on the vitality of the embryo seed. However, the highest value of in vitro germination noted for the seeds produced by natural pollination did not occur during in situ germination and in situ germination values were similar between the seeds of the pollination treatments. This reinforces the need of making field experiments, instead of in vitro experiments where environmental stress is minimized.

Migration of genes among populations reduces the genetic variability among them and can increase the fitness of population of autogamous species or reduce it if there are ecotypes and generate outbreeding depression (Ackerman 1998; Ackerman and Ward 1999; Jacquemyn et al. 2018). In orchids, it has been proposed that reproductive isolation among populations, which limits gene flow, is one of the steps in the process of speciation (Gentry and Dodson 1987; Ackerman 1998; Tremblay et al. 2005). We found that the reproductive success of the fruits arising from exogamous pollination was similar to that produced by cross-pollination. In the terrestrial orchid *Platanthera leucophaea* (Nutt.) Lindl., the success of crossing between individuals of different populations (exogamous pollination) was up to 20% greater than that of crossing between individuals of the same population (cross-pollination) (Bowles et al. 2001). Our results show that the studied populations of *Laelia autumnalis* present a similar fitness even if the pollination service does not guarantee the migration of genes between populations.

The mean total number of seeds in fruits of *L. autumnalis* produced by natural pollination (> 900,000) was greater than previously reported for *L. speciosa* (509,295 ± 250,858) (Hernández 1992). In this study, the natural seed production values are more similar to those of the fruits produced by the cross-pollination treatment. This suggests that cross-pollination could be being favored in the study area. The seeds produced by natural pollination presented

the highest percentage of in vitro germination; however, the in situ germination of the seeds from fruits produced naturally was similar to that of the other treatments, showing that under field conditions the seeds confront the same environmental stress and opportunities. Compared to the fruits produced by cross-pollination and natural pollination, those produced by assisted self-pollination presented a 54% lower seed weight and the percentage of seeds with embryo was only 8%, suggesting high endogamy costs, particularly in terms of the production of viable seeds (Peakall and James 1989; Wallace 2003; Tremblay et al. 2005). Another study also documented endogamy costs, the ratio between the production of viable seeds in fruits of assisted self-pollination and cross-pollination, in 15 non-autogamous species of *Laelia*, ranged from 0% to 70% (Stort and Galdino 1984), most of which (11 species) presented values below 33%. Similar data were reported for 14 species of *Cattleya*, in which this ratio ranged from 0% to 92%, and exceeded 50% in only three species (Stort and Martins 1980). Also, in *Pseudolaelia corcovadensis* Borba and Braga (2003) recorded 16% of endogamy costs in viable seeds. Only in the autogamous species *Guarianthe aurantiaca* (Stort and Martins 1980) did the ratio display greater success in terms of viable seed production in the fruits produced by assisted self-pollination compared to those produced by cross-pollination (Stort and Martins 1980). This suggests that under field conditions, the costs of self-pollination in *Laelia autumnalis* are among the highest of all of the species of *Laelia* or phylogenetically close genera (*Cattleya*).

By utilizing natural populations and considering three phases of the life cycle of the study species, this study has advantage over experiments conducted under controlled greenhouse conditions that only include the production of fruits (Stort and Galdino 1984). In this way, it is demonstrated that *L. autumnalis* is a self-compatible species and that the effects of endogamy are observed in the production of seeds with embryo, an early life-history stage where inbreeding has been reported in Orchidaceae (Tremblay et al. 2005). It has been suggested that, in autogamous species (e.g., *Guarianthe aurantiaca*, Stort and Martins 1980) or in autogamous populations of orchids that are usually not autogamous (e.g., *Prosthechea cochleata*, Ortíz-Barney and Ackerman 1999), there are no costs of endogamy because of

purging of the deleterious recessive genes (Ortíz-Barney and Ackerman 1999; Tremblay et al. 2005). However, the population size may affect the magnitude of inbreeding depression through changing the likelihood of purging deleterious recessive alleles (Charlesworth and Charlesworth 1999). Even though the production of viable seeds only represents one phase of the life cycle of *Laelia autumnalis*, the early cost of endogamy is not compensated in any other phase (e.g., germination) and the relative fitness of individuals that are self-crossed is 63% lower than that of those of cross-pollination or exogamous pollination.

Determination of the reproductive system of a species and the costs of different pollination routes, from the production of fruits to in situ germination, offers important information for the proposal of conservation strategies in species under illegal collection. *Laelia autumnalis* is subject to constant illegal collection, as complete plants or as sections of plants, including the reproductive structures (Emeterio-Lara et al. 2016). It is therefore possible to hypothesize that the populations of this species are mainly maintained by vegetative propagation and occasional generation of flowers and fruits. In order to maintain genetic variation within and among populations, it is necessary to conserve the greatest quantity of individuals (Ackerman 1998), if the few fruits produced by *L. autumnalis* are derived from self-pollination, inbreeding depression will decrease its fitness at least until the production of seeds (Wallace 2003). For this reason, it is necessary to halt the illegal harvesting of *L. autumnalis* and determine the causes of the observed limitation of pollinators, in order to allow population recover.

We found more data showing that inbreeding depression in orchids occurs during seed formation and, for the first time, that cost of endogamy strongly lowers the fitness of orchids subject to self-pollination. However, it is necessary to determinate the possible costs of inbreeding depression in later plant stages.

Acknowledgements We express our thanks to A. A. Emeterio Lara, for invaluable assistance with the fieldwork, and Ma. Guadalupe Rangel. The comments and critiques of J. Morales-Linares, K. MacMillan, and two anonymous reviewers enriched the study. This study was supported by a Grant from CONACyT awarded to AEL (CVU/Becario:443805/268205) and the CIBγC. This study is a partial requirement for completion of the PhD of AEL in the Doctorate of Natural Sciences, UAEM.

References

- Ackerman JD (1986) Mechanisms and evolution of food-deceptive pollination systems in orchids. *Lindleyana* 1:108–113
- Ackerman JD (1998) Evolutionary potential in orchids: patterns and strategies for conservation. *Selbyana* 19:8–14
- Ackerman JD, Ward S (1999) Genetic variation in a widespread, epiphytic orchid: where is the evolutionary potential? *Syst Bot* 24:282–291. <https://doi.org/10.2307/2419553>
- Ackerman JD, Zimmerman JK (1994) Bottlenecks in the life histories of orchids: resources, pollination, population structure and seedling establishment. In: A Pridgeon (eds) Proceedings of the 14th World Orchid Conference. London, Her Majesty's Stationery Office, pp. 125–129
- Atwood JT (1986) The size of the Orchidaceae and the systematic distribution of epiphytic orchids. *Selbyana* 9:171–186
- Ávila DI, Salgado GR (2013) Propagación y mantenimiento in vitro de orquídeas mexicanas, para colaborar en su conservación. *Biológicas* 8:138–149
- Borba EL, Braga PIS (2003) Biología reproductiva de *Pseudolaelia corcovadensis* (Orchidaceae): melitofilia e auto-compatibilidade em uma Laeliinae basal. *Revista Brasileira de Botânica* 26:541–549. <https://doi.org/10.1590/S0100-84042003000400013>
- Borba EL, Semir J, Shepherd GJ (2001) Self-incompatibility, inbreeding depression and crossing potential in five Brazilian *Pleurothallis* (Orchidaceae) species. *Ann Bot* 88:89–99. <https://doi.org/10.1006/anbo.2001.1435>
- Bowles ML, Jacobs KA, Zettler LW, Delaney TW (2001) Crossing effects on seed viability and experimental germination of the federal threatened *Platanthera leucophaea* (Orchidaceae). *Rhodora* 104:14–30
- Calderón de RG, Rzedowski J (2001) Flora fanerogámica del Valle de México. 2ª ed. Instituto de Ecología, AC, Centro Regional del Bajío y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Pátzcuaro, Michoacán, México, p. 1406
- Charlesworth B, Charlesworth D (1999) The genetic basis of inbreeding depression. *Genet Res* 74:329–340. <https://doi.org/10.1017/s0016672399004152>
- Chase MW, Hanson L, Albert VA, Whitten WM, Williams NH (2005) Life history evolution and genome size in subtribe Oncidiinae (Orchidaceae). *Ann Bot* 95:191–199. <https://doi.org/10.1093/aob/mci012>
- Cortez-Anzures, BO (2015) Abundancia, distribución de epífitas y germinación in vitro e in situ de orquídeas sobre *Quercus obtusata* y *Sapium macrocarpum* en el bosque tropical caducifolio de Tepoztlán. Tesis de Maestría en Ciencias, Centro de Investigación en Biodiversidad y Conservación. Universidad Autónoma del Estado de Morelos
- Crawley MJ (2013) *The R book*. Chichester, 2nd edn. Wiley, Chichester
- Dafni A (1992) *Pollination ecology: a practical approach*. Oxford University Press, Oxford, p 250
- Desneux N, Decourtye A, Delpuech JM (2007) The sublethal effects of pesticides on beneficial arthropods. *Annu Rev Entomol* 52:81–106. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.52.110405.091440>
- Dodson CH, Dressler RL, Hills HG, Adams RM, Williams NH (1969) Biologically active compounds in orchid fragrances. *Science* 164:1243–1249. <https://doi.org/10.1126/science.164.3885.1243>
- Dressler RL (1981) *The orchids: natural history and classification*. Harvard Univ. Press, Cambridge, p 332
- Dressler RL (1993) *Phylogeny and classification of the orchid family*. Dioscorides Press, Oregon
- Emeterio-Lara A, Palma-Linares V, Vázquez-García LM, Mejía-Chávez J (2016) Usos y comercialización de orquídeas silvestres en la región sur del Estado de México. *Polibotánica* 42:197–214. <https://doi.org/10.18387/polibotánica.42.10>
- Flores-Palacios A, Valencia-Díaz S (2007) Local illegal trade reveals unknown diversity and involves a high species richness of wild vascular epiphytes. *Biol Conserv* 136:372–387. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.12.017>
- Gentry AH, Dodson CH (1987) Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes. *Ann MO Bot Gard* 74:205–233. <https://doi.org/10.2307/2399395>
- González CLA (2014) Propagación in vitro de *Laelia anceps* (Orchidaceae) nativa de Aguascalientes. Tesis de Maestría. Universidad autónoma de Aguascalientes, Centro de Ciencias Básicas, Departamento de Química, p. 75
- Govaerts R, Bernet P, Kratochvil K, Gerlach G, Carr G, Alrich P, Trigg H (2014) World checklist of Orchidaceae. The Board of Trustees of the Royal Botanic Gardens, Kew, Richmond
- Gravendeel B, Smithson A, Slik FJ, Schuitman A (2004) Epiphytism and pollinator specialization: drivers for orchid diversity? *Philos Trans R Soc Lond B* 359:1523–1535. <https://doi.org/10.1098/rstb.2004.1529>
- Halbinger F, Soto M (1997) *Laelias of Mexico*. Orquídea 15:1–160
- Hernández AM (1992) Dinámica poblacional de *Laelia speciosa* (HBK.) Schltr. (Orchidaceae). Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México, p. 86
- INEGI (2009) *Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos*. Clave geoestadística, Tenancingo, p 15088
- Jacquemyn H, Brys R, Lievens B, Wiegand T (2012) Spatial variation in below-ground seed germination and divergent mycorrhizal associations correlate with spatial segregation of three co-occurring orchid species. *J Ecol* 100:1328–1337
- Jacquemyn H, Kort HD, Broeck AV, Brys R (2018) Immigrant and extrinsic hybrid seed inviability contribute to reproductive isolation between forest and dune ecotypes of *Epipactis helleborine* (Orchidaceae). *Oikos* 127:73–84. <https://doi.org/10.1111/oik.04329>
- Jersáková J, Johnson SD, Kindlmann P (2006) Mechanisms and evolution of deceptive pollination in orchids. *Biol Rev* 81(02):219–235. <https://doi.org/10.1017/S1464793105006986>
- Kevan P, Phillips T (2001) The economic impacts of pollinator declines: an approach to assessing the consequences. *Conserv Ecol* 5:8. <https://doi.org/10.5751/es-00272-050108>

- Lande R, Schemske DW (1985) The evolution of self-fertilization and inbreeding depression in plants I. Genetic models. *Evolution* 39:24–40. <https://doi.org/10.2307/2408514>
- Lloyd DG, Schoen DJ (1992) Self- and cross-fertilization in plants. I. Functional dimensions. *Int J Sci* 153:358–369. <https://doi.org/10.1086/297040>
- López-Patiño EJ, López-Sandoval JA, Beltrán-Retis A, Aguilera Gómez LI (2012) Composición de la flora arbórea en el área natural protegida Tenancingo-Malinalco-Zumpahuacán, Estado de México, México. *Polibotánica* 34:51–98. <https://doi.org/10.3100/025.017.0113>
- Montalvo AM, Ackerman JD (1987) Limitations to fruit production in *Lonopsis utricularioides* (Orchidaceae). *Biotropica* 19:24–31. <https://doi.org/10.2307/2388456>
- Murashige T, Skoog F (1962) A revised medium for rapid growth and bio assays with tobacco tissue cultures. *Physiol Plant* 15:473–497. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1962.tb08052.x>
- Neiland MRM, Wilcock CC (1998) Fruit set, nectar reward, and rarity in the Orchidaceae. *Am J Bot* 85:1657–1671. <https://doi.org/10.2307/2446499>
- Ortiz-Barney E, Ackerman JD (1999) The cost of selfing in *Encyclia cochleata* (Orchidaceae). *Plant Syst Evol* 219:55–64. <https://doi.org/10.1007/bf01090299>
- Pansarin ER, Pansarin LM (2014) Reproductive biology of *Epidendrum tridactylum* (Orchidaceae: Epidendroideae): a reward-producing species and its deceptive flowers. *Plant Syst Evol* 300:321–328. <https://doi.org/10.1007/s00606-013-0884-9>
- Pansarin ER, Pansarin LM (2017) Crane flies and microlepidoptera also function as pollinators in *Epidendrum* (Orchidaceae: Laeliinae): the reproductive biology of *E. avicula*. *Plant Species Biol* 32:200–209
- Pansarin LM, Pansarin ER, Sazima M (2008) Reproductive biology of *Cyrtopodium polyphyllum* (Orchidaceae): a Cyrtopodiinae pollinated by deceit. *Plant Biol* 10:650–659. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2008.00060.x>
- Pauw A, Bond WJ (2011) Mutualisms matter: pollination rate limits the distribution of oil-secreting orchids. *Oikos* 120:1531–1538. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.19417.x>
- Peakall R, James SH (1989) Outcrossing in an ant pollinated clonal orchid. *Heredity* 62:161–167. <https://doi.org/10.1038/hdy.1989.24>
- Peakall R, Ebert D, Poldy J, Barrow RA, Francke W, Bower CC, Schiestl FP (2010) Pollinator specificity, floral odour chemistry and the phylogeny of Australian sexually deceptive *Chiloglottis* orchids: implications for pollinator-driven speciation. *New Phytol* 188:437–450. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03308.x>
- Phillips RD, Peakall R, Hutchinson MF, Linde CC, Xu T, Dixon KW, Hopper SD (2014) Specialized ecological interactions and plant species rarity: the role of pollinators and mycorrhizal fungi across multiple spatial scales. *Biol Conserv* 169:285–295. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.11.027>
- Quesada M, Fuchs EJ, Lobo JA (2001) Pollen load size, reproductive success, and progeny kinship of naturally pollinated flowers of the tropical dry forest tree *Pachira quinata* (Bombacaceae). *Am J Bot* 88:2113–2118. <https://doi.org/10.2307/3558436>
- Rasmussen HN, Whigham DF (1993) Seed ecology of dust seeds in situ: a new study technique and its application in terrestrial orchids. *Am J Bot* 80:1374–1378. <https://doi.org/10.2307/2445665>
- Rasmussen HN, Dixon KW, Jersáková J, Těšitelová T (2015) Germination and seedling establishment in orchids: a complex of requirements. *Ann Bot* 116:391–402. <https://doi.org/10.1093/aob/mcv087>
- Smithson A (2006) Pollinator limitation and inbreeding depression in orchid species with and without nectar rewards. *New Phytol* 169:419–430. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01592.x>
- Sonkoly JE, Vojtkó A, Tökölyi J, Török P, Sramkó G, Illyés Z, Molnár VA (2016) Higher seed number compensates for lower fruit set in deceptive orchids. *J Ecol* 104:343–351. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12511>
- Stort MNS, Galdino GL (1984) Self- and cross-pollination in some species of the genus *Laelia* Lindl. (Orchidaceae). *Revista Brasileira de Genética* 7:671–676
- Stort MNS, Martins PS (1980) Autopolinização e polinização cruzada em algumas espécies do gênero *Cattleya* (Orchidaceae). *Ciência y Cultura* 32:1080–1083
- Tremblay RL (1992) Trends in the pollination ecology of the Orchidaceae: evolution and systematics. *Can J Bot* 70:642–650. <https://doi.org/10.1139/b92-083>
- Tremblay RL, Ackerman JD, Zimmerman JK, Calvo RN (2005) Variation in sexual reproduction in orchids and its evolutionary consequences: a spasmodic journey to diversification. *Biol J Linn Soc* 84:1–54. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2004.00400.x>
- Van Der Cingel NA (2001) An atlas of orchid pollination: European orchids. CRC Press, Boca Raton
- Van der Pijl L, Dodson CH (1966) Orchid flowers: their pollination and evolution. University of Miami Press, Miami
- Wallace LE (2003) The cost of inbreeding in *Platanthera leucophaea* (Orchidaceae). *Am J Bot* 90:235–242. <https://doi.org/10.3732/ajb.90.2.235>
- Zar JH (2010) Biostatistical analysis. Pearson Education Inc, Upper Saddle River
- Zimmerman JK, Aide TM (1989) Patterns of fruit production in a neotropical orchid: pollinator vs. resource limitation. *Am J Bot* 76:67–73. <https://doi.org/10.2307/2444775>
- Zotz G (1998) Demography of the epiphytic orchid, *Dimerandra emarginata*. *J Trop Ecol* 14:725–741. <https://doi.org/10.1017/s0266467498000534>

CAPÍTULO III. ¿La extracción ilegal de plantas afecta la estructura poblacional de orquídeas? Evidencia en poblaciones de *Laelia autumnalis*.

Resumen

La extracción ilegal de plantas o secciones de éstas para su comercialización es una forma de disturbio crónico que puede afectar a las poblaciones, ya que puede interrumpir procesos demográficos clave como la reproducción (e.g, colecta de flores), el crecimiento y la supervivencia de plantas. Se investigó la estructura poblacional y el capital de biomasa de la orquídea epífita *Laelia autumnalis* en cinco poblaciones con diferente intensidad de extracción crónica. En cada población se marcó una muestra de plantas de *L. autumnalis* que crecían sobre 70 árboles. A cada planta, se le contó el número total de pseudobulbos, de cada pseudobulbo se registró si estaba muerto, vivo, desprendido del sustrato, con daño, si tenía restos de inflorescencia o inflorescencias en desarrollo, si tenía yemas de renuevo en desarrollo y se estimó su biomasa. La abundancia de plantas por árbol fue más alta en la población sin reporte de extracción (9.1 plantas/árbol) y la población con la tercera intensidad de extracción (8 plantas/árbol), mientras en el resto de las poblaciones, la abundancia por árbol fue de la mitad. En general, la biomasa acumulada en las plantas está relacionada con el número de pseudobulbos totales, pero en las poblaciones con mayor intensidad de extracción las plantas acumulan menos biomasa que en la población sin reporte de extracción. En la población sin reporte de extracción (Cumbre 2) y en las poblaciones con intensidades de extracción de 1 a 2, se registró mayor abundancia en las categorías de menor tamaño (1-9 y 10-18), mientras que las últimas categorías de tamaño (> 27 pseudobulbos) no sobrepasan el 7% de las plantas de las poblaciones. Por el contrario, la estructura de las poblaciones con mayor intensidad de extracción está asociada a una mayor abundancia de individuos grandes (> 19 pseudobulbos) quienes constituyen más del 10% de la población. El 24% de plantas fueron ramets (fragmentos), de las cuales el 69% son plantas de entre 1-18 pseudobulbos, y el número de ramets no estuvo relacionado con la intensidad de extracción de la población. La

producción histórica de inflorescencias se incrementa con el tamaño de la planta y básicamente es la misma el mismo entre las poblaciones; sin embargo, la producción de inflorescencias para 2015 disminuye conforme la intensidad de extracción aumenta y no siguió el patrón histórico, en la población con mayor intensidad de extracción el incremento en la producción de inflorescencias es muy bajo conforme se incrementa el tamaño de las plantas. En conclusión, hay efectos negativos en poblaciones de *Laelia autumnalis* sujetas a extracción, donde se observan plantas que acumulan menos biomasa, tienen menores probabilidades de florecer y la estructura se desvía a plantas viejas.

Key words: Orchidaceae, categoría de tamaño, biomasa, intensidad de extracción, clon.

Introducción

El disturbio es una fuerza física o proceso biótico o abiótico que ocasiona perturbación o estrés en un componente o sistema ecológico (Lewontin, 1969). El disturbio crónico el bosque puede ser de baja intensidad, frecuente y persistente por largos periodos de tiempo (Singh, 1998), comprende la remoción constante de pequeñas fracciones de biomasa vegetal, por lo que no tiene tiempo suficiente para recuperarse. En bosques fragmentados, la extracción de plantas es una forma de disturbio crónico que afecta a las poblaciones remanentes (Martorell y Peters, 2005), especialmente si se interrumpen procesos demográficos clave como la reproducción (e.g., colecta de flores) y la supervivencia de los adultos (Hernández-Apolinar et al. 2006).

Las plantas epífitas constituyen el 9% de las especies vegetales en el mundo (Zotz, 2013), desempeñan un papel muy importante en el funcionamiento de los ecosistemas al participar en la circulación de agua y nutrientes (Coxson y Nadkarni, 1995), y servir de refugio a varios grupos de organismos (e.g., artrópodos, aves; Benzing, 2000; Zotz, 2016). Sin embargo, las epífitas en general y particularmente las orquídeas, son vulnerables a eventos estocásticos ambientales, demográficos y genéticos (Turner et al. 1994), a la fragmentación (Wolf, 2005) y al disturbio crónico como la sobreexplotación, ya que generalmente son utilizadas en gran parte del mundo para fines medicinales y ornamentales. A la fecha, la mayoría de los estudios que documentan sus usos, se reportan para el continente asiático, en países como India (Dash et al. 2008; Ghorbani et al. 2014; Subedi et al. 2013; Singh, 2008), China (Phelps y Webb, 2015), Japón (Paek y Murthy, 2002) y Tailandia (Vermeulen et al. 2014), y pocos son los realizados para el resto del mundo, como Reino Unido (Hinsley et al. 2015) y México (Flores-Palacios y Valencia-Díaz, 2007; Cruz-García et al. 2015; Emeterio-Lara et al. 2016). A partir de la gran demanda, actualmente se propagan millones de ejemplares de diversas especies e híbridos (Zhenjian et al. 2008), pero a pesar del comercio

legal bien desarrollado en países como Tailandia (Phinaitrup, 2013), las orquídeas enfrentan problemáticas de extracción de su hábitat para venta ilegal local (Soto-Arenas et al. 2007). Particularmente en México, Orchidaceae es la segunda familia de plantas con algún grado de protección legal local en la Norma oficial 059 (SEMARNAT, 2010), lo cual es debido en parte a su alta extracción ilegal.

La extracción crónica de orquídeas afecta la dinámica demográfica de sus poblaciones, ya que al extraer fracciones vegetativas de la planta se altera su crecimiento (Halbinger y Soto, 1997; Hernández-Apolinar, 1992), por otro lado, al extraer plantas reproductivas completas o fracciones de ellas, se disminuye el tamaño de la población (Flores-Palacios y Valencia-Díaz, 2007), y la probabilidad de producción de frutos y semillas, por lo que, el establecimiento de nuevas plántulas tenderá a ser bajo. Así mismo, la extracción de adultos completos es especialmente grave, porque el crecimiento poblacional de las orquídeas y las epífitas en general depende principalmente de la supervivencia de los adultos (Hernández-Apolinar, 1992; Mondragón et al. 2015), lo cual se ha reportado como una gran amenaza para especies de orquídeas como *L. speciosa*, *Barkeria scandens* (Hágsater et al. 2005; Soto-Arenas et al. 2007) y *L. autumnalis* (Emeterio-Lara et al. 2016).

Laelia autumnalis es una orquídea endémica de México, con poblaciones sujetas a extracción y comercializada en al menos cuatro estados del país (Estado de México, Ciudad de México, Morelos y Veracruz) (Flores-Palacios y Valencia-Díaz, 2007; Emeterio-Lara et al. 2016). De forma similar a *Laelia speciosa* (Hernández-Apolinar, 1992), la extracción se realiza con mayor frecuencia durante la temporada de floración (Emeterio-Lara et al. 2016) y en la práctica, se colectan plantas reproductivas completas o solo los dos pseudobulbos más jóvenes, incluyendo el que desarrolla la inflorescencia. *Laelia autumnalis*, desarrolla una yema de renuevo anual por temporada de crecimiento en cada cadena simpodial. En todas las especies de *Laelia* el pseudobulbo nuevo que se genera cada año desarrolla la inflorescencia y

desde este último continúa el crecimiento del simpodio o cadena simpodial (Halbinger y Soto, 1997).

El seccionamiento y extracción de pseudobulbos disminuye el capital de nutrientes de las plantas y podría retardar la floración, el crecimiento en general, aumentar la mortalidad o activar meristemas latentes o aumentar la mortalidad (Shefferson, 2006). Por otro lado, si la migración entre poblaciones es baja; entonces, la extracción crónica de flores disminuye la producción de semillas y subsecuentemente el reclutamiento, afectando la estructura poblacional (Mondragón, 2009; Hernández-Apolinar et al. 2006). Hay pocos estudios que muestren evidencia del efecto de la extracción crónica en la estructura poblacional y en el capital de biomasa de especies de orquídeas (Parra-Tabla et al. 2011). En este trabajo se investigó la estructura poblacional y el capital de biomasa de *L. autumnalis* en poblaciones donde ocurre extracción crónica. Hipotetizamos que como consecuencia de la intensidad de extracción, las plantas tendrán menor biomasa y habrá un menor número de plantas reproductivas.

Materiales y Métodos

Área de estudio. El trabajo se realizó en del Municipio de Tenancingo, centro de México (18° 49' y 19° 03' N; 99°30' y 99°39' W, 2200 y 2700 m s.n.m.). El clima es templado subhúmedo, con temperatura media mensual de 18°C y una precipitación media anual de 1000 mm (INEGI, 2009). El tipo de vegetación es bosque de encino, similar entre las poblaciones de estudio y está constituido por *Pinus* sp. (Pinaceae), *Garrya* sp. (Garryaceae), *Clethra* sp. (Clethraceae), *Arbutus xalapensis* Hook. (Ericaceae), *Juniperus flaccida* Schltdl. (Cupressaceae), *Quercus obtusata* Bonpl., *Quercus castanea* G. B. Emers., *Q. laeta* Liebm. y *Q. deserticola* Trel. (Fagaceae) (López Patiño et al. 2012; Calderón y Rzedowski, 2010; INEGI, 2009). Entre las epífitas encontramos *Epidendrum anisatum* La Llave & Lex.,

Prosthechea linkiana (Klotzsch) W.E. Higgins y los helechos *Polypodium rosei* Maxon., *Polypodium madreense* J. Sm. y *Pleopeltis* sp. En la región *L. autumnalis* crece principalmente sobre árboles de *Quercus* spp. y florece de octubre a diciembre (Emeterio-Lara et al. 2018).

Trabajo de campo. En junio de 2015 se seleccionaron cinco poblaciones de *Laelia autumnalis*, (Cumbre 2 y Cumbre 1, Tecomatlán 1 y 2, y Zepayautla). Con base en la información reportada por vendedores de orquídeas silvestres de la zona de estudio (Emeterio-Lara et al. 2016), cada población se clasificó por su intensidad de extracción (Cuadro 1), los valores se asignaron considerando el número de menciones que recibió cada localidad y la antigüedad que se reporta como sitio de extracción. En cada población se marcó una muestra de plantas de *L. autumnalis* que crecían sobre 20 árboles (Cumbre 1 y Tecomatlán 1), y 10 (Cumbre 2, Tecomatlán 2 y Zepayautla) de *Quercus obtusata* (28 individuos), *Q. castanea* (14), *Q. laeta* (7), *Q. deserticola* (9), *Juniperus flaccida* (6), *Bursera* spp. (3), y tres especies no identificadas.

Con el método de una sola cuerda (Jepson, 2000) se realizaron ascensos en cada árbol hospedero de *L. autumnalis*. Para cada planta, se contó el número total de pseudobulbos. De cada pseudobulbo se registró si estaba vivo o muerto (seco), desprendido del sustrato, con daño (pseudobulbo incompleto), si tenía restos de inflorescencia (pedúnculos secos) o inflorescencias en desarrollo, si tenía yemas de renuevo en desarrollo, además, para cada pseudobulbo se midió el diámetro (vernier, Truper, ± 0.1 mm), su altura (flexómetro, Stanley, 3 m, ± 1 mm), así como el ancho y largo de cada una de sus hojas.

Como se observaron conjuntos de plantas que se desarrollaban muy cerca entre ellas, se definieron criterios para decidir si eran individuos independientes o ramets (clones) de una misma planta. Se consideró una planta independiente cuando todos sus pseudobulbos (muertos y vivos) estaban visiblemente unidos a un sólo rizoma y había una secuencia ascendente de tamaño en estos, desde los pseudobulbos más viejos. Una planta fue

considerada como ramet cuando además de crecer a una distancia ≤ 20 cm de la planta más próxima: a) se observaron restos visibles de rizoma que la unía a una o varias plantas del conjunto, pero en los puntos de unión el rizoma ya estaba seco o fracturado, b) el primer pseudobulbo de la cadena del ramet era ≥ 4 cm de alto (en orquídeas el tamaño de los pseudobulbos se incrementa desde los pseudobulbos más viejos a los más nuevos) y c) no se distinguía la secuencia de crecimiento desde los pseudobulbos más viejos.

Para determinar la biomasa de pseudobulbos y hojas, de plantas vivas recientemente caídas al suelo del bosque, se obtuvo una muestra de pseudobulbos (n=167) con hojas (n=46). En estas plantas se repitió el registro de las variables anteriormente mencionadas, y posteriormente cada estructura fue secada en un horno (Binder, Modelo FD 115-UL), a 40°C, hasta alcanzar un peso seco constante, que se determinó en una balanza analítica (Sartorius CP622).

Análisis de datos

Se realizaron correlaciones de los estimadores de biomasa de hojas y pseudobulbos respectivamente: peso fresco, peso seco, altura, largo, ancho y relación alto/ancho (datos crudos o transformados a Ln). Con las variables que mejor se correlacionaron con el peso fresco y que no estuvieran correlacionadas entre sí, se elaboraron modelos de regresión lineal (Zar, 2010). Para los pseudobulbos, se determinó una estrecha relación entre la biomasa con el ancho de estas estructuras ($r^2=0.858$; $P < 0.001$), en términos del siguiente modelo: $Y = 0 + 0.903755 * \text{ancho}$. Para las hojas fue necesario ajustar dos modelos de regresión: uno para hojas de pseudobulbos con altura menor a 6 cm ($Y = -4.7 + 3.6 * \text{Ln}(\text{longitud}) + 0.2612 * \text{ancho}$, $r^2 = 0.758$; $P < 0.001$) y otro para hojas de pseudobulbos mayores a 6 cm de alto ($Z = -4.1 + 2.99304 * \text{Ln}(\text{longitud}) + 0.1328 * \text{ancho}$ ($r^2 = 0.883$; $P < 0.001$)). A partir de estas

ecuaciones, se calculó biomasa total por planta, que fue la suma de la biomasa de cada uno de sus pseudobulbos y hojas vivas.

Para probar si la abundancia difería entre poblaciones se comparó el número de plantas de *Laelia autumnalis* por árbol con un modelo lineal generalizado (GLM) con error Poisson y función de enlace logit (Crawley, 1993). En este modelo la población fue el factor (5 niveles), el árbol fue la unidad de réplica (10 a 20 árboles por población) y la variable de respuesta fue el número de plantas de *Laelia autumnalis* por árbol. Para determinar las poblaciones que difirieron entre sí, se usó el método de contrastes (Crawley, 1993). Para saber si el número de plantas estaba relacionado con la intensidad de extracción de las poblaciones, se realizó un análisis de correlación de Pearson (Zar, 2010) con regresiones múltiples.

Las plantas de *Laelia autumnalis*, anualmente produce un pseudobulbo por eje de crecimiento y con la edad acumulan pseudobulbos, en condiciones óptimas una planta puede tener una gran cantidad de pseudobulbos vivos y una biomasa alta. Una vez conocida la biomasa de cada planta se comparó la relación de ésta con el tamaño (al número total de pseudobulbos), con un análisis de covarianza (Crawley, 1993). En éste, las poblaciones constituyeron el factor fijo (5 niveles), la covariable fue el tamaño de la planta y la variable de respuesta fue la biomasa por planta. Las diferencias se determinaron con el método de contrastes para saber qué poblaciones diferían entre sí (Crawley, 1993; Zar, 2010).

Para probar el efecto de extracción de la población y el tamaño de la planta en el porcentaje de pseudobulbos con daño, pseudobulbos desprendidos, pseudobulbos secos y número de yemas de renuevo, se realizaron análisis de covarianza. En éstos, la población fue el factor principal (5 niveles) y la covariable fue el número total de pseudobulbos. Para normalizar los datos, las variables de respuesta que se presentaban en porcentaje (pseudobulbos con daño, desprendidos y secos) se transformaron al arcoseno de la raíz cuadrada de la proporción de cada una de las variables (Zar, 2010).

Para comparar la estructura estática entre poblaciones, las plantas muestreadas fueron agrupadas en cinco categorías de tamaño en intervalos de 9 pseudobulbos y se registró el número de plantas en cada categoría para cada población. La estructura estática entre poblaciones se comparó con un análisis de correspondencia simple (Johnson y Wichern, 2002).

Para probar si la probabilidad de florecer difería entre poblaciones, se hicieron Modelos Lineales Generalizados (GLM) con error Binomial (Crawley, 1993). En éstos, el factor fue la población, el tamaño de la planta fue una covariable y la función liga fue logit. En estos modelos el tamaño de la planta usado fue la marca de clase de cada una de las categorías usadas para describir la estructura poblacional y la variable de respuesta fue el número de plantas que tenían inflorescencias en cada categoría de tamaño para cada población. Un primer modelo se hizo para probar si la proporción de plantas con inflorescencias y la relación de esta proporción con el tamaño de la planta diferían entre poblaciones, utilizando la presencia de inflorescencias en cualquier pseudobulbo de las plantas, este análisis prueba si el tamaño de la planta determina la probabilidad de producción de inflorescencias durante la historia de las plantas. Para saber si el comportamiento de la floración del año 2015 era diferente al patrón histórico y se relacionaba con la intensidad de extracción, se realizó un segundo modelo comparando la producción de inflorescencias de 2015 de la población Cumbre 1 y Tecomatlán 1 con el promedio histórico de todas las poblaciones, ya que las primeras son las poblaciones en seguimiento demográfico y con una muestra mayor de árboles. Este segundo modelo probó el efecto del tamaño sobre la producción de inflorescencia en la temporada inmediata (2015) y es un posible indicador del efecto del disturbio crónico en la temporada que se realizó.

Resultados

Se muestreó un total de 422 plantas de *L. autumnalis* en las cinco poblaciones. El número de plantas por árbol difirió significativamente entre poblaciones ($\chi^2= 49.4$, $P < 0.0001$) (Cuadro 1). La población sin reporte de extracción (Cumbre 2) y la que presentó la tercera intensidad de extracción (Cumbre 1) (Cuadro 1), tuvieron el mayor número de plantas por árbol, en el resto de las poblaciones el número de plantas por árbol fue menor (Cuadro 1). Del total de plantas muestreadas, 101 fueron ramets (24%), el mayor número se registró en Cumbre 1 (38 plantas) y Cumbre 2 (31), mientras que los valores más bajos se registraron en Tecomatlán 1, 2 y Zepayautla (12,11 y 9). No se encontró correlación entre la abundancia de ramets con la intensidad de extracción de las poblaciones ($r = 0.1304$, $P > 0.005$).

La biomasa de las plantas fue diferente entre poblaciones ($F= 23.85$, g.l. = 4, 412, $P < 0.0001$), y estuvo significativamente relacionada con el número de pseudobulbos totales ($F= 1716.36$, g.l. = 1, 412, $P < 0.0001$), esta relación fue diferente entre poblaciones ($F= 12.94$, g.l. = 4, 412, $P < 0.0001$) (Figura 1). Entre estos factores, el que explica mayor varianza es la relación tamaño de planta-biomasa (79% de la varianza), seguida del término de interacción (2.15% de la varianza). Al hacer los contrastes no fue posible aislar a la población con mayor biomasa entre sus plantas; la relación entre tamaño (número de pseudobulbos) y biomasa fue similar entre las poblaciones con intensidades de extracción intermedias (Zepayautla, Cumbre 1 y Tecomatlán 2), quienes difirieron de las poblaciones sin reporte de extracción (Cumbre 2) y mayor intensidad de extracción (Tecomatlán 1), éstas últimas fueron diferentes entre sí (Figura 1). En las poblaciones con mayor intensidad de extracción las plantas acumulan menor biomasa mientras crecen, sin embargo, que en la población con menor intensidad y la población sin reporte de extracción (Cumbre 2) las plantas acumulan mayor biomasa al crecer.

El porcentaje de pseudobulbos desprendidos por planta no depende del número de pseudobulbos totales ($F= 0.02$, g.l. = 1, 412, $p=0.87$), y está relación no fue diferente entre

poblaciones ($F=0.35409$, g.l. =4, 412, $P=0.84$). Por el debilitamiento de las plantas después del seccionamiento, se esperaba que las plantas no logaran buena fijación de sus raíces en el hospedero y que tuvieran más pseudobulbos secos, pero las diferencias en el porcentaje de pseudobulbos desprendidos por planta entre poblaciones, no correspondieron con el orden de la intensidad de extracción en éstas. Los contrastes mostraron que la población donde las plantas tenían significativamente el menor porcentaje de pseudobulbos desprendidos fue Zepayautla ($0.9 \pm 3.2\%$, intensidad de extracción 2), que difirió de Cumbre 1 ($4.4 \pm 13.8\%$; intensidad de extracción 3), Cumbre 2 ($8.2 \pm 18.1\%$, sin reporte de extracción 0) y Tecamatlán 1 ($10.2 \pm 20.3\%$, intensidad de extracción 4); en estas cuatro poblaciones el porcentaje de pseudobulbos desprendidos por planta no difirió significativamente entre ellas. La población con el mayor porcentaje de pseudobulbos desprendidos por planta fue Tecamatlán 2 ($14.7 \pm 28.9\%$) y en ella la intensidad de extracción fue la segunda más baja (1).

El porcentaje de pseudobulbos muertos (secos) por planta difirieron entre poblaciones ($F=3.97$, g.l. = 4, 410, $P = 0.0036$), pero este porcentaje fue independiente del número de pseudobulbos totales por planta en general ($F= 3.29$, g.l. = 1, 410, $P = 0.07$), y de la interacción de la covariable con las poblaciones ($F=0.63$, g.l. =4, 410, $P= 0.64$). El GLM mostró que la única población que difirió de las otras en el porcentaje de pseudobulbos muertos por planta fue Tecamatlán 1 ($9.09 \pm 13.2\%$ de pseudobulbos muertos por planta, intensidad de extracción 4). En las otras poblaciones el porcentaje de pseudobulbos muertos por planta fue de $6.0 \pm 9.2\%$ (Cumbre 1, intensidad de extracción 3), $12.2 \pm 14.2\%$ (Cumbre 2, sin reporte de extracción), $12.8 \pm 14.1\%$ (Tecamatlán 2, intensidad de extracción 1) y $14.0 \pm 16.3\%$ (Zepayautla, intensidad de extracción 2),

En general, 60% del total de las plantas se concentró en las dos primeras categorías de tamaño (1-18 pseudobulbos), mientras que plantas >18 sólo representaron el 40%. De forma

similar, 69% de las plantas clonales fueron plantas pequeñas (1-18 pseudobulbos), mientras que las categorías 3, 4 y 5 (con más de 19 pseudobulbos) sólo sumaron el 31% (Cuadro 2).

Se encontró que la estructura poblacional (Cuadro 2) difiere entre las poblaciones y diferentes tamaños de las plantas están asociados entre éstas ($\chi^2 = 40.3$, g.l. = 16, $P = 0.00070$). En el análisis de correspondencia simple, dos dimensiones explicaron el 96.9% de la inercia, el análisis mostró que la población sin reporte de extracción junto con las poblaciones con intensidades de extracción de 1 a 2 se separan hacia la izquierda del ordenamiento (Figura 2); en ellas la mayor parte de las plantas tienen pocos pseudobulbos (1-9 y 10-18 pseudobulbos) (Cuadro 1) y las últimas categorías de tamaño (> 27 pseudobulbos) no sobrepasan el 7% de los individuos de la población. A la derecha del ordenamiento se separan las poblaciones con mayores intensidades de extracción y las categorías de tamaño más grande (Figura 2); en estas poblaciones las plantas de mayor tamaño no disminuyen tan marcadamente como en las poblaciones con intensidades de extracción menores a 3 y constituyen más del 10% de la población (Cuadro 2).

La producción de inflorescencias, usando la evidencia histórica en las plantas depende de la población ($\chi^2 = 10.0$, g.l. = 4, $p = 0.04$) y principalmente del tamaño de las plantas ($\chi^2 = 75.6$, g.l. = 1, $p < 0.0001$, Figura 3), pero la relación tamaño de la planta - probabilidad de florecer no fue diferente entre poblaciones ($\chi^2 = 7.5$, g.l. = 4, $p = 0.11$). La única población donde la proporción de plantas con inflorescencias difirió fue Zepayautla (intensidad de extracción 2) el resto de las poblaciones fueron iguales.

La producción de inflorescencias de 2015 no fue diferente entre poblaciones ($\chi^2 = 0.65$, g.l. = 2, $p = 0.75$), pero sí depende del tamaño de la planta ($\chi^2 = 15.56$, g.l. = 1, $p < 0.0001$), y ésta relación depende de la población ($\chi^2 = 7.8$, g.l. = 2, $p < 0.051$). El análisis mostró que las poblaciones Cumbre 1 (intensidad de extracción 3) y Tecomatlán 1 (intensidad

de extracción 4) difieren de la probabilidad histórica. En el análisis sobresale que la probabilidad de producir inflorescencias disminuye con la intensidad de extracción (Figura 4).

Discusión

Entre las epífitas, las orquídeas son uno de los grupos de plantas más amenazadas, debido a la sobreexplotación de sus poblaciones junto con factores asociados a su rareza como la distribución restringida y tamaño poblacional bajo (Hágsater et al. 1996; Cribb et al. 2003; Mondragón, 2009). Este es el primer estudio que relaciona la intensidad de extracción de la población, con la estructura poblacional de la orquídea epífita *Laelia autumnalis*.

El 24% del total de las plantas registradas fueron ramets (fragmentos). En plantas clonales como las bromelias, la propagación vegetativa o ramets, contribuye al crecimiento y mantenimiento poblacional (Murawski y Hamrick, 1990; Barbará et al. 2009), sin embargo, la presencia de ramets de *Laelia autumnalis* en el área de estudio sin relación con la intensidad de extracción sugiere efectos negativos que están promoviendo la fragmentación de una o varias secciones de la planta, como puede ser una baja reserva de recursos que representa plantas débiles incapaces de afrontar otros factores ambientales adversos (Shefferson, 2006; Zotz y Schmidt, 2006), tales como el estrés hídrico, senilidad de la planta, enfermedades (Mandujano, 2001) o probablemente por daños de herbivoría, ya que las epífitas vasculares pueden ser atacadas por insectos herbívoros (Ztz, 2016), como se reportó para la bromelia *Vriesea sanguinolenta* (Schmidt y Zotz, 2000). La identificación de clones en estudios demográficos es complicada (Brzosko et al. 2002; Mandujano, 2001), y a pesar de los criterios establecidos, no se pudo identificar las plantas madre de la cual se originaron los ramets por lo que no fue posible encontrar un patrón en ramets originados de la misma planta. Por otro lado, la cruce entre ramets originados de la misma planta en el área de estudio puede

disminuir la variabilidad genética lo que representaría riesgos de costos por endogamia (Charlesworth y Charlesworth, 1987).

En poblaciones con intensidad de extracción de 1 a 2 y en la población sin reporte de extracción, se registró en mayor frecuencia de plantas de las primeras dos categorías de tamaño (1-18 pseudobulbos), por el contrario, en poblaciones con mayor intensidad de extracción están asociados a mayor abundancia (más del 10%) de individuos grandes (> 19 pseudobulbos), estos resultados son similares a la estructura poblacional de *L. speciosa* en Pátzcuaro, Michoacán, donde a pesar de su alta densidad (3000-16000 individuos/ha), en poblaciones con extracción media y baja sólo el 5% y 6% son plantas reproductivas respectivamente (Hernández-Apolinar, 1992). De igual forma, en una población de *Vriesea sanguinolenta* (Bromeliaceae), las plantas de la categoría de tamaño más pequeña representaron el 20%, mientras que la categoría más grande fue solo el 7% (Schmidt y Zotz, 2000). Considerando que en orquídeas el establecimiento de plántulas generalmente es bajo (Ackerman et al. 1996; Tremblay et al. 2005; Hernández-Apolinar, 1992), podemos decir que, en poblaciones con las dos intensidades de extracción más bajas, el predominio plantas pequeñas evidencia el reclutamiento, lo cual garantiza el remplazo de las muertes que ocurren de forma natural (Mujica, 2007), mientras que en poblaciones con mayor extracción, el predominio de plantas adultas (< 18 pseudobulbos) indica bajo reclutamiento, el cual puede deberse en gran medida a la extracción de los dos pseudobulbos más jóvenes que incluyen la inflorescencia (Emeterio-Lara et al. 2016). En este sentido, la falta de flores implicaría una menor producción de semillas, y con ello un bajo reclutamiento de plántulas (Emeterio-Lara et al. 2018).

En las poblaciones con intensidad de extracción de 1 a 2 junto con la población sin reporte de extracción, la estructura poblacional es similar a los reportada en bromelias por Benzing (1981) y Zotz (1997), quienes encontraron una fuerte dominancia de las plantas más

pequeñas, similar a los resultados registrados en poblaciones de *Jacquiniella leucomelana* reportados por Wrinkler y Hietz (2001), sin embargo, no hay garantía de que todas las plantas pequeñas alcancen la etapa adulta, ya que la supervivencia disminuye con el tiempo como se registró en una población de *Encyclia tampensis* después de cinco años (Larson, 1992), y una población de *Dimerandra emarginata* después de tres (Zotz, 1998).

En el caso de *L. speciosa*, Hernández-Apolinar (1992) reportó que la edad reproductiva es alcanzada a los 9-32 años, mientras que Halbinger y Soto (1997) reportaron seis a nueve años para *L. autumnalis*. En este estudio, la planta reproductiva más pequeña fue de nueve pseudobulbos. Considerando que se desarrolla un pseudobulbo al año, se puede decir que la edad reproductiva de *L. autumnalis* ocurrió al menos a los nueve años, sin embargo, uno o varios de los primeros pseudobulbos mueren, y en varias ocasiones no se observan restos de ellos (Hernández-Apolinar, 1992), por lo que la reproducción de *L. autumnalis* debe ser mayor a nueve años. Por otro lado, considerando que dentro de las dos primeras categorías (1-18 pseudobulbos), se incluyen las plantas reproductivas más pequeñas (nueve pseudobulbos), similar a lo reportado por Zotz (1998) para *Dimerandra emarginata*, entonces en las poblaciones Cumbre 2 y Tecomatlán 2 al haber mayor número de plantas dentro de las dos primeras categorías de tamaño, podría brindar ventajas para el establecimiento de nuevos individuos (Mondragón y Calvo-Irabien, 2006), ya que el crecimiento poblacional depende principalmente de la supervivencia de las plantas reproductivas (Hernández-Apolinar, 1992; Mondragón et al. 2015). En general las poblaciones homogéneas de epífitas que estén bien representadas por plantas de todas las categorías suelen ser escasas (Bennet, 1990), en orquídeas, son pocas las poblaciones con una tasa saludable de reclutamiento y abundancia relativa de adultos y juveniles (Tremblay & Hutchings, 2006).

En general, la biomasa acumulada de las plantas está relacionada con su tamaño o el número de pseudobulbos totales, en las poblaciones Cumbre 1 y Tecomatlán1 con intensidad de extracción 3 y 4, a pesar de que las plantas son de mayor tamaño, acumulan menor biomasa. Esto probablemente sea por los efectos de la extracción, ya que los pseudobulbos al ser órganos de almacenamiento de recursos (Zimmerman y Whigham, 1992), la remoción de uno o varios de ellos implica pérdida de biomasa y recursos (Whigham, 1984), lo que podría generar plantas débiles, con menores probabilidades de sobrevivir, crecer y reproducirse. Lo anterior se registró en dos especies y un híbrido de orquídeas terrestres del género *Cypripedium*, en donde plantas de menor tamaño/biomasa incrementaron la probabilidad de permanecer o entrar en latencia hasta por 7 años (Shefferson, 2006). Así mismo, el seccionamiento de una planta promueve la activación de varios meristemos de crecimiento, lo que implica mayor demanda de recursos, mayor probabilidad de muerte, menor tamaño de los nuevos pseudobulbos desarrollados de estas yemas de renuevo (Hernández-Apolinar, 1992) y menor probabilidad de producir inflorescencias, porque la biomasa (Whigham, 1984; Zimmerman, 1990; Zimmerman y Whigham, 1992) y el tamaño (Harper y White 1974), están fuertemente relacionados entre sí y con la reproducción.

La producción histórica de inflorescencias sugiere que la floración incrementa con el tamaño de la planta y fue similar entre las poblaciones de estudio, con excepción de Zepayautla. Esto coincide con resultados en *Jacquinilla teretifolia*, *J. leucomelana* (Winkler y Hietz, 2001), *Tipularia discolor* (Zimmerman y Whigham, 1992) y *Aspasia principissa* (Schmidt y Zotz, 2002), lo cual indica que la planta debe acumular recursos para iniciar su reproducción (Halbinger y Soto, 1997) ya que, si ésta no exigiera costos en términos de supervivencia o fecundidad, un organismo debería comenzar a reproducirse a la edad más temprana posible (Roff, 1992), y una vez que iniciara su etapa reproductiva debería ser constante (Hernández-Apolinar, 1992). El patrón histórico de floración sugiere una

reproducción más o menos constante de las plantas. Probablemente por efectos de la extracción de biomasa, la producción de inflorescencias para el 2015 no siguió el patrón histórico y disminuyó conforme la intensidad de extracción se incrementó; además, en la población mayormente extraída, la producción de inflorescencias disminuye conforme se incrementa el tamaño de las plantas, lo que sugiere que varias plantas adultas ya no son reproductivas y que ya no invierten en reproducción, más bien sus recursos los destinan en crecer.

En conclusión, a pesar de que el grado de afectación depende de la intensidad del disturbio (Hietz et al. 2006), la etapa (fase) fenológica, las características reproductivas de la especie (Parra-Tabla et al. 2011), y a factores ambientales en general, las poblaciones de *Laelia autumnalis* sujetas a extracción presentan efectos negativos, ya que tienen plantas de menor biomasa, menor probabilidad de florecer y la estructura poblacional se desvía a individuos viejos. Los resultados muestran que en las poblaciones de estudio, las variables de número yemas de renuevo, pseudobulbos muertos, con daño y desprendidos no siguieron el mismo patrón relacionado con la intensidad de extracción como la biomasa y la producción de inflorescencias, lo que sugiere cierta tolerancia a los efectos de la extracción, en términos de mantenimiento vegetativo. No obstante, en términos de biomasa y reproducción (producción de inflorescencias), las poblaciones muestran mayor susceptibilidad y baja tolerancia como ocurre en poblaciones de orquídeas epífitas, por lo que desde el punto de vista de la conservación, en poblaciones extraídas: es importante considerar un tiempo de descanso (sin extracción), para que las plantas puedan recuperar pseudobulbos (biomasa) y florecer y con ello aumentar las probabilidades de producción de frutos y por lo tanto de establecimiento de nuevos individuos. Así mismo, también es necesario conservar las poblaciones de los hospederos (Hietz, 1998).

Agradecimientos

A Ale Emeterio Lara, por todo el gran apoyo durante el trabajo de campo. Al Cuerpo Académico de Biología del Dosel. Este trabajo fue apoyado con una beca de CONACyT y el CIβγC. Como requisito parcial para la obtención de grado de doctorado en el Doctorado en Ciencias Naturales, UAEM.

Referencias

- Ackerman JD, Sabat A, Zimmerman JK. 1996.** Seedling establishment in an epiphytic orchid: an experimental study of seed limitation. *Oecologia*, 106(2): 192–198.
- Ávila-Díaz I, Oyama K. 2007.** Conservation genetics of an endemic and endangered epiphytic *Laelia speciosa* (Orchidaceae). *American Journal of Botany*, 2: 184–193.
- Barbará T, Martinelli G, Palma-Silva C, Fay MF, Mayo SJ, Lexer C. 2009.** Genetic relationships and variation in reproductive strategies in four closely related bromeliads adapted to neotropical ‘inselbergs’: *Alcantarea glaziouana*, *A. regina*, *A. geniculata* and *A. imperialis* (Bromeliaceae). *Annals of Botany*, 103:65–77.
- Barthlott W, Schmit-Neuerburg V, Nieder J, Engwald S. 2001.** Diversity and abundance of vascular epiphytes: a comparison of secondary vegetation and primary montane rain forest in the Venezuelan Andes. *Plant Ecology*, 152(2): 145–156.
- Beltrán-Rodríguez LA, Martínez-Rivera B, Maya AP. 2015.** Etnoecología de la Flor de Catarina *Laelia Autumnalis* (La Llave & Lex.) Lindl. (Orchidaceae) En una Comunidad Campesina al Sur del Estado de Morelos, México: Conservando un Recurso y Preservando Saberes Populares. *Etnobiología*, 10(1): 1–17.
- Bennett BC. 1991.** Comparative biology of neotropical epiphytic and saxicolous *Tillandsia* species: population structure. *Journal of Tropical Ecology*, 7(3): 361–371.
- Benzing DH. 1981.** Bark surfaces and the origin and maintenance of diversity among angiosperm epiphytes: a hypothesis. *Selbyana*, 5(3/4): 248–255.
- Benzing DH. 1990.** Vascular Epiphytes: general biology and related biota. Cambridge University Press, England. 354 p.
- Benzing DH. 2000.** Bromeliaceae: profile of an adaptive radiation. Cambridge University Press.
- Brzosko E, Wróblewska A, Ratkiewicz M. 2002.** Spatial genetic structure and clonal diversity of island populations of lady's slipper (*Cypripedium calceolus*) from the Biebrza National Park (northeast Poland). *Molecular Ecology*, 11(12): 2499–2509.
- Charlesworth D, Charlesworth B. 1987.** Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *Annual review of ecology and systematics*, 18(1): 237–268.
- Cribb PJ, Kell SP, Dixon KW, Barrett RL. 2003.** Orchid conservation: a global perspective. Orchid conservation. Natural History Publications, Kota Kinabalu, 1-24.
- Coxson DS, Nadkarni NM. 1995.** Ecological roles of epiphytes in nutrient cycles of forest ecosystems. Forest canopies. Academic Press, San Diego, 495–543.

- Crawley Michael J. 1993.** GLIM for ecologists. No. 574.501519 C7.
- Cruz-García G, Lagunez-Rivera L, Chavez-Angeles MG, Solano-Gomez R. 2015.** The Wild Orchid Trade in a Mexican Local Market: Diversity and Economics. *Economic Botany*, 4: 291–305.
- Dash PK, Sahoo S, Bal S. 2008.** Ethnobotanical studies on orchids of Niyamgiri hill ranges, Orissa, India. *Ethnobotanical leaflets*, 1(9): 70-78.
- Emeterio-Lara A, Palma-Linares V, Vázquez-García LM, Mejía-Chávez J. 2016** Usos y comercialización de orquídeas silvestres en la región sur del Estado de México. *Polibotánica*, 42: 197–214.
- Flores-Palacios A, S Valencia-Díaz. 2007.** Local illegal trade reveals unknown diversity and involves a high species richness of wild vascular epiphytes. *Biological Conservation*, 3: 372–387.
- Flores-Palacios A, García-Franco JG. 2001.** Sampling methods for vascular epiphytes: their effectiveness in recording species richness and frequency *Selbyana*, 181–191.
- Ghorbani A, Gravendeel B, Naghibi F, de Boer H. 2014.** Wild orchid tuber collection in Iran: a wake-up call for conservation. *Biodiversity and conservation*; 23(11):2749–60.
- Dressler RL. 1993.** Phylogeny and classification of the orchid family. Dioscorides Press, Oregon. 301p.
- Hagsater E, Dumont V, Pridgeon AM. 1996.** Orchids: status survey and conservation action plan (Vol. 28). IUCN.
- Halbinger F, Soto M. 1997.** Laelias of Mexico. *Orquídea* (México, DF), 15: 1–160.
- Hernández-Apolinar M. 1992.** Dinámica poblacional de *Laelia speciosa* (HBK) Schltr. (Orchidaceae). Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, DF, México.
- Hernández-Apolinar M, Valverde T, Purata S. 2006.** Demography of *Bursera glabrifolia*, a tropical tree used for folk woodcrafting in southern Mexico: an evaluation of its management plan. *Forest Ecology and Management* 223, (1-3):139–151.
- Hietz P, Briones O. 1998.** Correlation between water relations and within-canopy distribution of epiphytic ferns in a Mexican cloud forest. *Oecologia*, 114(3): 305–316.
- Hietz PG, Buchberger M, Winkler. 2006.** Effect of forest disturbance on abundance and distribution of epiphytic bromeliads and orchids. *Ecotropica*, 12:103–112.
- INEGI. 2009.** Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos. Tenancingo, México. Clave geoestadística 15088.

- Hinsley A, Verissimo D, Roberts DL. 2015.** Heterogeneity in consumer preferences for orchids in international trade and the potential for the use of market research methods to study demand for wildlife. *Biological Conservation*, 190: 80-86.
- Jepson J. 2000.** The tree climber's companion. J. Jepson, Rt. 1. Box 546, Longville, USA.
- Jiménez-López DA, Martínez-Meléndez N, Roblero-Velasco RJ. 2015.** Comercio de orquídeas silvestres en Las Margaritas, Chiapas, México. Resumen del tercer encuentro mexicano de orquideología y primer congreso internacional de orquídeas tropicales. Boletín de la Asociación Mexicana de Orquideología, A.C.: 11-12.
- Johnson RA, Wichern D. 2002.** Multivariate analysis. John Wiley & Sons, Ltd.
- Larson RJ. 1992.** Population dynamics of *Encyclia tampensis* in Florida. *Selbyana*, 13: 50–56.
- Lewontin RC. 1969.** The meaning of stability. In; Diversity and Stability of Ecological Systems. Brookhaven Symposium of Biology, 22: 13–24.
- Luyando-Moreno LS, Pedraza-Santos ME, López-Medina J, Morales-García JL, Carrillo-Castañeda GM, Lindig-Cisneros R. 2011.** Adaptación de *Laelia autumnalis* Lindl. a un bosque de pino-encino. *Revista mexicana de ciencias agrícolas*, 2(3):509–524.
- Mandujano-Sánchez M.C. 2007.** La clonalidad y sus efectos en biología de poblaciones. En: Eguiarte L.E., Souza V. y Aguirre X. Comps. Ecología Molecular, pp.217–250, Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales-Instituto Nacional de Ecología–Universidad Nacional Autónoma de México–Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D.F.
- Martínez-Melendez N, López-Pereyra RM, Escobar-Castellanos MA. 2016.** Plantas de terraza: las epífitas de Berriozábal, Chiapas, México.
- Martorell C, Peters EM. 2005.** The measurement of chronic disturbance and its effects on the threatened cactus *Mammillaria pectinifera*. *Biological Conservation*, 2: 199–207.
- Mondragon D. 2009.** Population viability analysis for *Guarianthe aurantiaca*, an ornamental epiphytic orchid harvested in Southeast México. *Plant species biology*, 24(1): 35–41.
- Mondragón D, Calvo-Irabién L. 2006.** Seed dispersal and germination of *Tillandsia brachycaulos* an epiphytic plant in the Yucatán Península. *Southwest Naturalist*, 51: 462–470.
- Mondragón D, Valverde T, Hernández-Apolinar M. 2015.** Population ecology of epiphytic angiosperms: A review. *Tropical Ecology*, 56(1):1–39.

- Montesinos MGD, Sarmiento OF, Vázquez MAI. 2017.** Estudio etnobotánico de los principales mercados de Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México. *Lacandonia* 5(2): 21–42.
- Mujica EB. 2007.** Ecología de las orquídeas epífitas *Broughtonia cubensi* (Lindley) Cogniaux, *Dendrophylax lindenii* (Lindley) Bentham ex Rolfe y *Encyclia bocourtii* Mújica et Pupulin en el Cabo San Antonio, Península de Guanahacabibes, CUBA. Análisis espacio-temporal e implicaciones del impacto de un fenómeno atmosférico severo. ‘tesis de doctorado’.
- Murawski DA, Hamrick JL. 1990.** Local genetic and clonal structure in the tropical terrestrial bromeliad, *Aechmea magdalenae*. *American Journal of Botany*, 77(9): 1201–1208.
- Parra-Tabla V, Vargas CF, Naval C, Calvo LM, Ollerton J. 2011.** Population status and reproductive success of an endangered epiphytic orchid in a fragmented landscape. *Biotropica*, 43(5): 640–647.
- Paek K, Murthy H. 2002.** "Temperate oriental Cymbidium species." *Orchid Biology VIII: Reviews and Perspectives*. Springer, 2002.
- Phelps J, Webb EL. 2015.** “Invisible” wildlife trades: Southeast Asia’s undocumented illegal trade in wild ornamental plants. *Biological Conservation*, 186: 296–305.
- Roff DA. 1992.** The evolution of life histories. Theory and analysis. London, UK: Chapman & Hall, Inc.
- Salazar-Rojas VM, Herrera-Cabrera BE, Flores-Palacios A, Ocampo-Fletes I. 2007.** Traditional use and conservation of the “calaverita” *Laelia anceps* subsp. *dawsonii* f. *chilapensis* Soto-Arenas at Chilapa Guerrero México. *Lankesteriana*, 7(1-2): 368–370.
- Shefferson RP. 2006.** Survival costs of adult dormancy and the confounding influence of size in lady's slipper orchids, genus *Cypripedium*. *Oikos*, 2: 253–262.
- Singh SP. 1998.** Chronic disturbance, a principal cause of environmental degradation in developing countries. *Environmental conservation*, 25(1):1–2.
- SEMARNAT. 2010.** Norma Oficial Mexicana. NOM-059-SEMARNAT-2001. Protección Ambiental- Especies Nativas de México de Flora y Fauna Silvestres-Categorías de Riesgo y Especificaciones para su Inclusión, Exclusión o Cambio-Lista de especies en riesgo. México.
- Solano-Gómez R, Bello-López R, Vásquez-Martínez A, 2007.** Listado de las orquídeas de la región de Juquila, Oaxaca, México. *Naturaleza y Desarrollo*, 5(2), 5–14.

- Solano Gómez R, Cruz Lustre G, Martínez Feria A, Lagunez Rivera L. 2010.** Plantas utilizadas en la celebración de la semana santa en Zaachila, Oaxaca, México. *Polibotánica*, (29): 263–279
- Sosa V, Platas T. 1998.** Extinction and persistence of rare orchids in Veracruz, Mexico. *Conservation Biology*, 12(2): 451–455.
- Subedi A, Kunwar B, Choi Y, Dai Y, van Andel T, Chaudhary RP, de Boer HJ, Gravendeel B. 2013.** Collection and trade of wild-harvested orchids in Nepal. *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine*, 9(1): 64.
- Schmidt G, Zotz G. 2000.** Herbivory in the epiphyte, *Vriesea sanguinolenta* Cogn. & Marchal (Bromeliaceae). *Journal of Tropical Ecology*, 16(6): 829–839.
- Tremblay RL. 1997.** *Lepanthes caritensis*, an endangered orchid: no sex, no future?. *Selbyana*, 160–166.
- Turner IM, Tan HT, Wee YC, Ibahim AB, Chew PT, Vliet G, Van. 1994.** C.I.T.E.S. and orchids a conflict between conservation an international trade. UK. pp 188–194.
- Tremblay RL, Ackerman JD, Zimmerman JK, Calvo RN. 2005.** Variation in sexual reproduction in orchids and its evolutionary consequences: a spasmodic journey to diversification. *Biological Journal of the Linnean Society*, 84: 1–54.
- Vermeulen JJ, Phelps J, Thavipoke P. 2014.** Notes on *Bulbophyllum* (Dendrobiinae; Epidendroideae; Orchidaceae): two new species and the dilemmas of species discovery via illegal trade. *Phytotaxa*, 184(1): 12–22.
- Whigham DF. 1984.** Biomass and nutrient allocation of *Tipularia discolor* (Orchidaceae). *Oikos*, 303–313.
- Wolf JHD. 2005.** The response of epiphytes to anthropogenic disturbance of pine-oak forests in the highlands of Chiapas, Mexico. *Forest Ecology and Management*, 1: 376–393.
- Winkler M, Hietz P. 2001.** Population structure of three epiphytic orchids (*Lycaste aromatica*, *Jacquiniella leucomelana*, and *J. teretifolia*) in a Mexican humid montane forest. *Selbyana*, 27–33.
- Zar JH. 2010.** Biostatistical analysis. 5th ed. Upper Saddle River (NJ): Prentice Hall Inc. 944 p.
- Zhenjian L, Yan W, Henhua P, Kun M. 2008.** Orchid Status and Development of Floriculture Trade in the World. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 5: 035.
- Zimmerman JK, Whigham DF. 1992.** Ecological functions of carbohydrates stored in corms of *Tipularia discolor* (Orchidaceae). *Functional Ecology*, 575–581.

- Zimmerman JK. 1990.** Role of pseudobulbs in growth and flowering of *Catasetum viridiflavum* (Orchidaceae). *American Journal of Botany*, 77(4): 533–542.
- Zotz G, Schmidt G. 2006.** Population decline in the epiphytic orchid *Aspasia principissa*. *Biological Conservation*, 129(1): 82–90.
- Zotz G. 1997.** Substrate use of three epiphytic bromeliads. *Ecography*, 20 (3): 264–270.
- Zotz G. 1998.** Demography of the epiphytic orchid, *Dimerandra emarginata*. *Journal of Tropical Ecology*, 14(6): 725-741.
- Zotz G. 2016.** Plants on plants-the biology of vascular epiphytes. Heidelberg, Berlin: Springer.

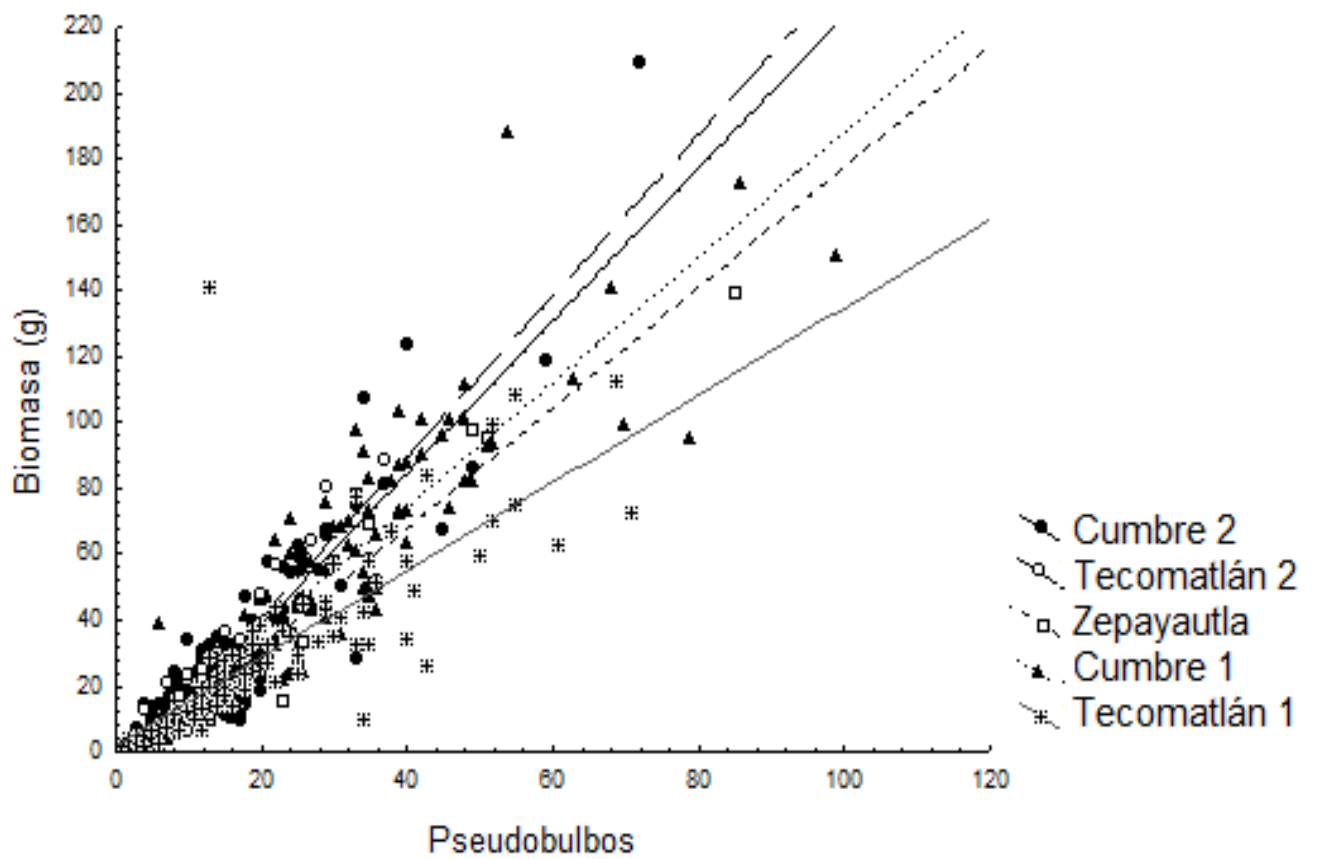


Figura 1. Relación de la biomasa con respecto al número de pseudobulbos, en cinco poblaciones de *L. autumnalis*, con diferentes intensidades de extracción.

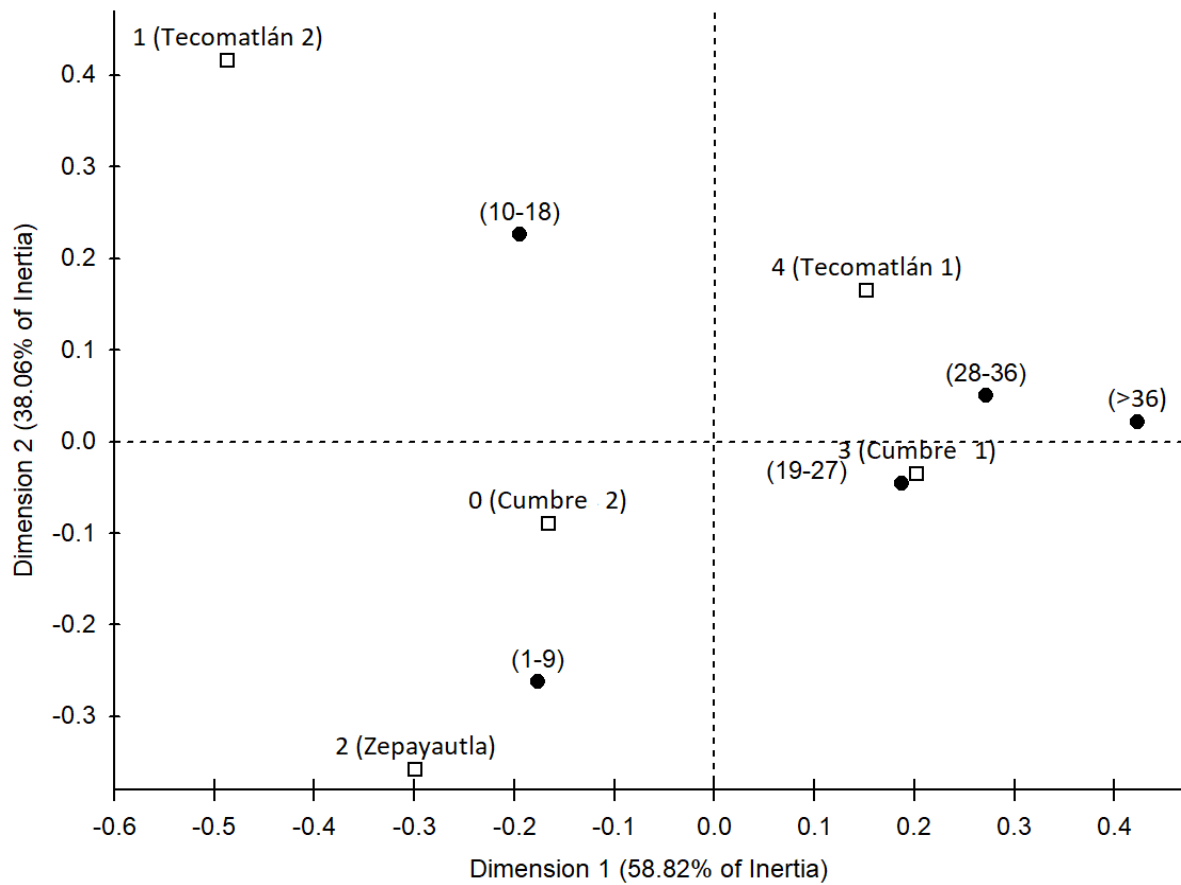


Figura 2. Relación entre la abundancia de plantas de cinco tamaños (círculos sólidos) de *Laelia autumnalis* en cinco poblaciones (cuadros vacíos) que difieren en la intensidad de extracción de esta orquídea. En paréntesis se muestra el número de pseudobulbos que definen las categorías de tamaño (círculos sólidos) o el nombre de la población (cuadros vacíos).

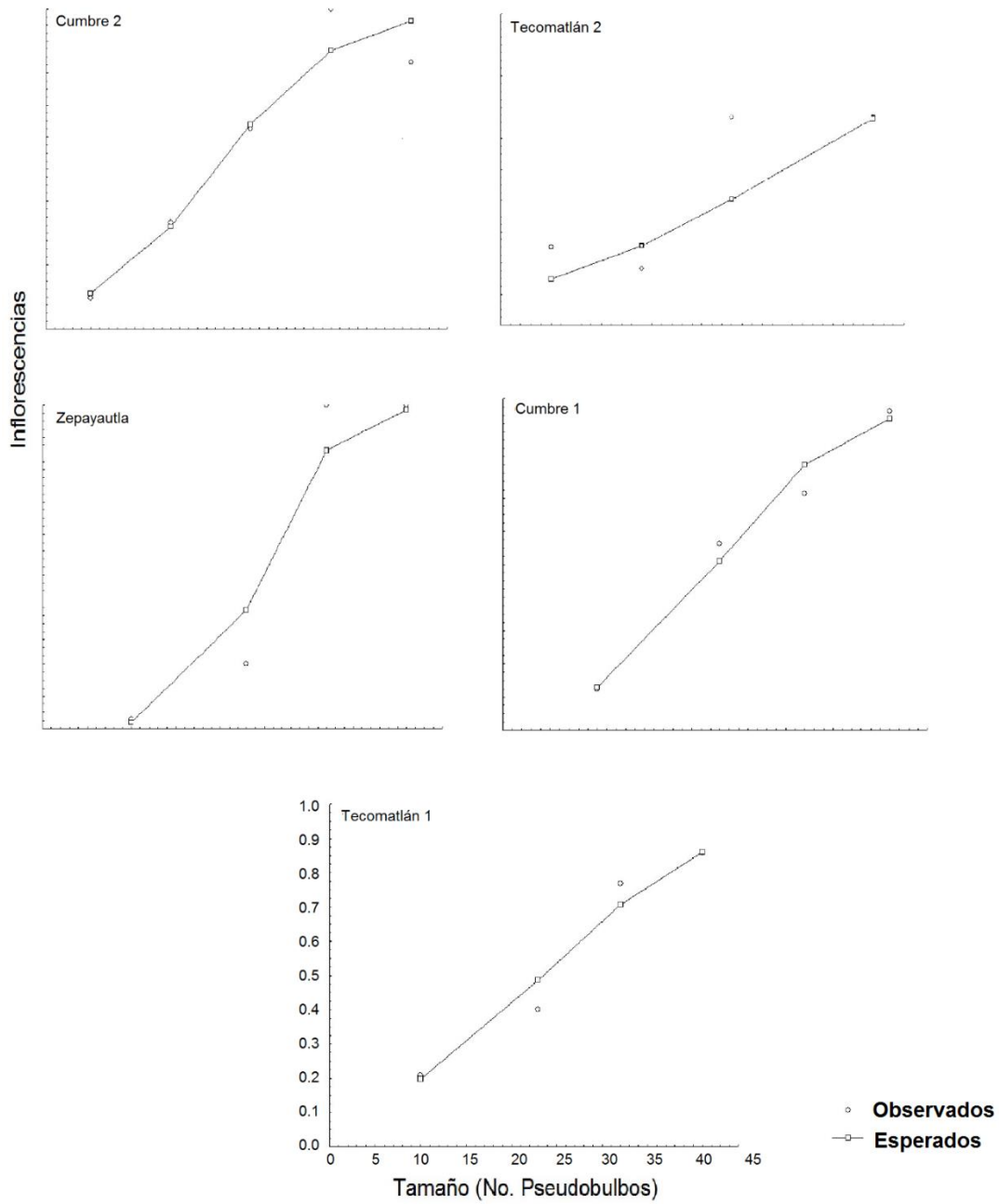


Figura 3. Relación tamaño de planta-producción de inflorescencias y producción histórica de inflorescencias, en cinco poblaciones de *L. autumnalis*, con diferentes intensidades de extracción.

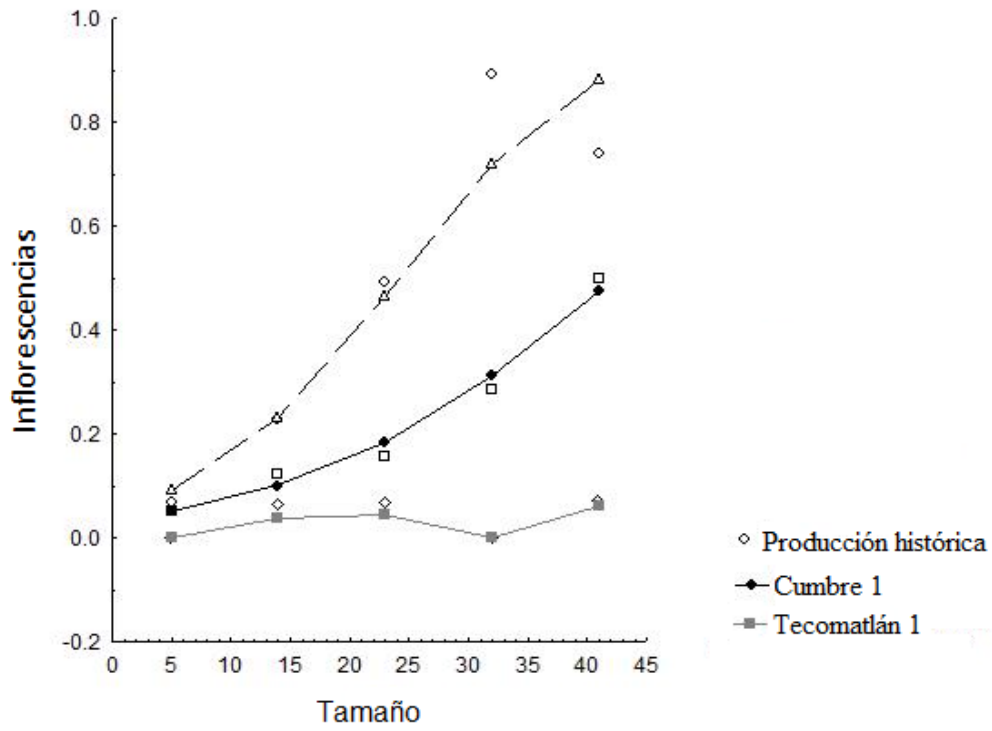


Figura 4. Relación tamaño de planta-producción de inflorescencias y floración de *L. autumnalis* en 2015 en dos poblaciones con diferente intensidad de extracción (3 y 4), comparadas con la producción histórica registrada.

Cuadro 1. Criterios utilizados para el ordenamiento de las cinco poblaciones de acuerdo a su intensidad de extracción y densidad de plantas de *Laelia autumnalis* por árbol. Letras diferentes indican diferencias entre poblaciones.

Extraction intensity	Population	Criteria		No. árboles	Orquídeas/árbol
		Mentions	Years of extraction		
0	Cumbre 2	0	0	10	9.1 ± 4.6 ^a
1	Tecomatlán 2	1	1	10	3.6± 2.1 ^b
2	Zepayautla	2	2	10	4.5 ± 2.9 ^b
3	Cumbre 1	3	2	20	8.0± 4.3 ^a
4	Tecomatlán 1	4	3	20	4.5± 4.6 ^b

Cuadro 2. Número de plantas totales, ramets y porcentaje de restos de inflorescencias por categoría de tamaño de planta, en cinco poblaciones de *Laelia autumnalis* en el Estado de México.

Tamaño	Cumbre 2			Tecomatlán 2			Zepayautla			Cumbre 1			Tecomatlán 1		
	N	Ramets	Infl. (%)	N	Ramets	Infl. (%)	N	Ramets	Infl. (%)	N	Ramets	Infl.	N	Ramets	Infl. (%)
1-9	31	7	09.7	8	5	25.0	22	6	0.0	40	5	0.0	17	8	0.0
10-18	30	14	33.3	22	6	18.2	12	2	08.3	41	15	24.0	30	2	32.0
19-27	16	6	62.5	3	0	66.7	5	1	20.0	32	9	56.0	15	1	40.0
28-36	8	2	100	2	0	100	3	0	100	21	4	71.0	13	1	77.0
>36	6	2	83.3	1	0	0.0	3	0	100	26	5	96.0	14	0	86.0
Total	91	31		36	11		45	9		160	38		90	12	

CAPÍTULO IV: Efecto de la remoción de pseudobulbos en la supervivencia, crecimiento y reproducción de *Laelia autumnalis* (La Llave & Lex.) Lindl.

Resumen

La extracción de recursos forestales no maderables como las plantas epífitas, afecta el desempeño individual de las plantas cosechadas. *Laelia autumnalis* es una orquídea epífita extraída en secciones de dos pseudobulbo subsecuentes (incluyendo el que desarrolla la inflorescencia) para ser comercializada ilegalmente. Se probó experimentalmente los efectos de la extracción en la supervivencia, crecimiento y reproducción de *L. autumnalis* y se exploró si la reintroducción de secciones confiscadas es útil para el repoblamiento. En tres poblaciones de *L. autumnalis* en el centro de México, se seleccionaron cinco plantas con 8-13 pseudobulbos, cinco con 14-26 con al menos una inflorescencia y cinco plantas <30 de pseudobulbos con al menos dos inflorescencias. Para cada planta se identificaron los 8-10 pseudobulbos anteriores a partir del que desarrollaba a la inflorescencia y de cada uno se midió el alto y ancho, así como el largo y ancho de cada hoja. Después se removieron los dos pseudobulbos subsecuentes más jóvenes, incluyendo el que desarrollaba la inflorescencia (trasplante) y se fijaron en el mismo árbol donde se desarrolla la planta original seccionada. Durante dos años (2016-2017), se registró la supervivencia y desarrollo de nuevos pseudobulbos, producción de inflorescencias y se calculó la tasa de crecimiento (RGR). No hubo muerte de plantas seccionadas y el 58% generó nuevos pseudobulbos en 2016 y 78% en 2017, sin tendencia entre poblaciones o tamaños de plantas. El 53% de las plantas grandes seccionadas generaron nuevos pseudobulbos en 2016 y el 80% en 2017; mientras que en el control fue el 86.7% en ambos años. Plantas seccionadas tuvieron RGR menores que el control en 2016, pero mayores en 2017 y los valores más altos se obtuvieron en cumbre 1. El 8.4% de los simpodios generaron inflorescencias en 2016 y el 11% dos años después (2017). El 73% de los simpodios control generaron inflorescencias en ambos periodos. En los

simpodios seccionados el porcentaje disminuyó a 6.7% y 13.3% en el 2016 y 2017, respectivamente. Las plantas seccionadas crecieron y después de dos años recuperaron los dos pseudobulbos removidos, pero el 82% de ellas no recuperaron la biomasa que se les removió.

Solo en el primer año murieron cuatro trasplantes. Tres trasplantes florecieron en 2016 y ninguna en 2017. El 46.7% de los trasplantes generaron un nuevo pseudobulbo en 2016 y 60% lo hizo en 2017; pero sólo 35.7% de ellos lo hicieron en ambos años. Cinco de 45 trasplantes, perdieron biomasa del 2015 al 2016 y 22 de 41 supervivientes lo hicieron del 2016 al 2017. La RGR del 2016 fue en promedio mucho menor que la del 2017 y solo difirió entre años. La práctica de extracción en plantas de *L. autumnalis* disminuye y altera su crecimiento y reproducción, por que independientemente del tamaño una planta a dos años del corte fue incapaz de recuperar la biomasa removida y florecer.

Palabras clave: Orchidaceae, RFNM, extracción ilegal, corte, biomasa, crecimiento, reproducción.

Introducción

En ambientes terrestres la fragmentación y el disturbio de los hábitats naturales son las principales causas de la pérdida de especies (Khera, 2001). El disturbio es una fuerza física o proceso (biótico o abiótico) que causa una perturbación o estrés en un componente o sistema ecológico, en relación a su frecuencia e intensidad (Lewontin, 1969). El disturbio crónico es frecuente, pero de baja intensidad y persiste por largos periodos de tiempo (Singh, 1998). La colecta ilegal de productos forestales no maderables (NTFP) es una forma de disturbio crónico, porque se remueven pequeñas fracciones de biomasa vegetal (e.g., hojas, flores, frutos, secciones de plantas, corteza), que al realizarse de manera constante no permiten la recuperación del sistema extraído antes de un nuevo evento de cosecha. Dentro del grupo de las plantas epífitas se encuentran las orquídeas, una de las familias con mayor número de especies amenazadas y extintas (Swarts y Dixon, 2009). En México, se han reportado 1106 especies, de las cuales 444 son endémicas (Soto-Arenas, 1996), y son el segundo grupo de plantas con más especies protegidas (Semarnat, 2010).

Laelia autumnalis (La Llave & Lex.) Lindl. es una orquídea epífita, rupícola o terrestre, endémica de México, no está en alguna categoría de protección (Semarnat, 2010) pero es extraída para su venta ilegal (Flores-Palacios y Valencia-Díaz, 2007; Emeterio-Lara et al. 2016). En algunas regiones del centro de México, es utilizada como ornamento en festividades religiosas y es la especie de mayor venta en mercados locales (Emeterio-Lara et al. 2016), pero también es llevada a otras regiones para su venta entre coleccionistas de orquídeas (Flores-Palacios y Valencia-Díaz, 2007).

Durante la colecta ilegal de *Laelia autumnalis*, al igual que en otras orquídeas (e.g., *Laelia speciosa*, Hernández-Apolinar, 1992; Flores-Palacios y Valencia-Díaz, 2007), se extraen plantas completas o sólo los dos pseudobulbos más jóvenes, incluyendo el que desarrolla la inflorescencia (Emeterio-Lara et al. 2016). Al extraer y/o cortar un pseudobulbo

de la planta se disminuye su capital de biomasa y se detiene el flujo de recursos que se usan para crecer, mantenerse y/o reproducirse, ya que estas estructuras vegetativas son órganos de almacenamiento de agua, minerales y carbohidratos (Zimmerman, 1990; Zotz, 1999), y la recuperación paulatina de la biomasa de la planta puede prolongarse a varios años (Benitez y Hernández, 2009). Al igual que otras especies del género, como *L. speciosa* (Hernández-Apolinar, 1992), *L. autumnalis* produce un pseudobulbo por simpodio o cadena simpodial cada año y éste desarrolla la inflorescencia durante la misma temporada, así que la extracción de los últimos dos pseudobulbos con la inflorescencia, tiene costos reproductivos inmediatos al disminuir el número de flores con posibilidades de ser polinizadas y con ello la potencial formación de frutos y semillas (Emeterio-Lara et al. 2018).

Por ser una actividad no regulada e ilegal, las secciones de *Laelia autumnalis* extraídas pueden ser confiscadas durante las actividades de vigilancia que realizan autoridades encargadas de la protección ambiental en México (Flores-Palacios y Valencia-Díaz, 2007) y estas plantas podrían re-insertarse en sus hábitats. A la fecha, no se conoce la respuesta de plantas de *L. autumnalis* a la remoción de pseudobulbos y se desconoce la respuesta de las secciones cortadas a la reintroducción. En este trabajo probamos experimentalmente: 1) la respuesta (supervivencia, crecimiento y reproducción) de plantas de *L. autumnalis* de diferente tamaño al corte de los dos pseudobulbos más jóvenes y 2) la respuesta de las secciones cortadas a la reintroducción inmediata. Hipotetizamos que a) la remoción de pseudobulbos ocasionará menor crecimiento y disminuirá la probabilidad de producir inflorescencia dada la pérdida de nutrientes almacenados en los pseudobulbos removidos, b) que la plantas recuperarán su biomasa después de dos años, ya que esta especie de orquídea produce un pseudobulbo al año por simpodio, y c) que la supervivencia, crecimiento y reproducción de las secciones trasplantadas serán bajas, por el pequeño tamaño de los

trasplantes. No obstante, las secciones trasplantadas pueden ser un método a largo plazo para repoblar sitios donde se ha concentrado la extracción.

Materiales y Métodos

Área de estudio. El trabajo se realizó en bosque de encino en el Municipio de Tenancingo, Estado de México (18°49' y 19°03' N; 99°30' y 99°39' W, 2200 y 2700 m s.n.m.). El clima es templado subhúmedo, con temperatura media mensual de 18 °C y una precipitación media anual de 1000 mm (INEGI, 2009). El bosque de la zona está integrado por las especies arbóreas *Pinus* sp. (Pinaceae), *Cupressus* sp. (Cupressaceae), *Clethra* sp. (Clethraceae), *Arbutus xalapensis* Hook. (Ericaceae), *Quercus castanea* G. B. Emers., *Q. deserticola* Trel., *Q. laeta* Liebm. y *Q. obtusata* Bonpl (Fagaceae) (Calderón y Rzedowski, 2001; INEGI, 2009). Entre las epífitas vasculares están los helechos *Polypodium rosei* Maxon., *Polypodium madreense* J. Sm. y *Pleopeltis* sp. En la región, la orquídea de estudio *L. autumnalis* florece de octubre a diciembre y es extraída todo el año, aunque con mayor frecuencia cuando florece.

Trabajo de campo. En noviembre de 2015, en tres poblaciones con diferente intensidad de extracción (Cuadro 1) se eligieron 45 plantas de *Laelia autumnalis*. En cada población se identificaron 15 plantas de diferente tamaño (número de pseudobulbos) con al menos una inflorescencia. Cinco plantas fueron chicas (8-13 pseudobulbos), cinco medianas (14 a 26 pseudobulbos), y cinco plantas grandes (> 30 pseudobulbos). Para cada uno de los primeros 8-10 pseudobulbos (simpodio) a partir del que desarrollaba una inflorescencia (plantas chicas y medianas) o dos (plantas grandes), se midió su diámetro (vernier, Truper, ± 0.1 mm), alto, el ancho y para cada hoja viva el largo, ancho.

A las plantas chicas y medianas se les removieron los dos pseudobulbos más jóvenes del simpodio (cadena de pseudobulbos), incluyendo el que desarrollaba la inflorescencia. En las plantas grandes se aplicó el mismo tratamiento de remoción en uno de los simpodios y el

otro simpodio se dejó intacto (control). Inmediatamente después del corte, los dos pseudobulbos removidos se fijaron con fibra de henequén al mismo árbol dónde estaba la planta seccionada. Las plantas seccionadas y los trasplantes se marcaron con etiquetas de aluminio y se monitorearon por dos años. En noviembre de los años 2016 y 2017, se registró la supervivencia de las plantas seccionadas, de los trasplantes y se repitieron las mismas mediciones, además se midieron los nuevos pseudobulbos que crecieron en los simpodios originalmente marcados.

Para conocer los nutrientes que se almacenan en los pseudobulbos de *L. autumnalis*, se tomó una muestra de plantas vivas recientemente caídas al suelo del bosque (170 pseudobulbos que tenían 46 hojas). Las estructuras fueron secadas en un horno (Binder, Modelo FD 115-UL), a 40 °C, y molidas por separado en un molino (Perkin Elmer, LM 3100). Se pesaron siete muestras homogéneas de (0.5 g) para pseudobulbos y para hojas, con estas se realizaron análisis de nutrientes. El contenido de nitrógeno se obtuvo por el método Micro Kjeldahl (Kjeldahl, 1883), de fósforo con el método Bray II (Bray y Kurtz, 1945), potasio (K) y sodio (Na) por flamometría (Galicia et al. 2012), calcio por método jabonoso (Rodríguez y Rodríguez, 2002), magnesio por el método de amarillo titán (Galicia et al. 2012), hierro por el método de ortofenantrolina (Galicia et al. 2012), manganeso por el método metaperyodato de potasio (Rodríguez y Rodríguez, 2002) y boro por el método curcumina (Galicia et al. 2012). Estos análisis se llevaron a cabo en el Laboratorio de Suelos de la Facultad de Ciencias Agrícolas, Universidad Autónoma del Estado de México.

Análisis de datos. El crecimiento de las plantas seccionadas y de los trasplantes, se obtuvo a partir del número de pseudobulbos y de la biomasa acumulada en las plantas. La biomasa del simpodio se obtuvo al sumar la biomasa de cada uno de los pseudobulbos vivos con sus respectivas hojas en el 2015 y en cada uno de los dos años posteriores. Para el cálculo de la biomasa de pseudobulbos se utilizó la fórmula: $Y = 0 + 0.903755 * \text{ancho}$. Para las hojas se

utilizaron dos fórmulas: una para hojas de pseudobulbos con altura menor a 6 cm [$Y = -4.7 + 3.6 * \ln(\text{longitud}) + 0.2612 * \text{ancho}$] y otro para hojas de pseudobulbos mayores a 6 cm de alto [$Y = -4.1 + 2.99304 * \ln(\text{longitud}) + 0.1328 * \text{ancho}$] (Emeterio-Lara et al. en proceso).

A partir de la biomasa de las estructuras nuevas (hojas y pseudobulbos) de cada año, se calcularon para cada planta, de cada tratamiento, la tasa relativa de crecimiento (RGR) con respecto a los valores del año anterior. La RGR se calculó para cada simpodio y año con la siguiente fórmula:

$$RGR_{t+1} = \frac{Biomasa_{t+1} + Biomasa_t}{Biomasa_t}$$

La biomasa al tiempo t del año 2015, para las plantas seccionados se refiere a la biomasa viva del simpodio después de remover los dos pseudobulbos.

Para probar el efecto de la remoción de pseudobulbos en el crecimiento se realizaron dos modelos lineales generales (GLM) (Crawley, 1993). En el primero se analizó si la RGR de los simpodios seccionadas difería entre poblaciones (tres poblaciones), el tamaño de la planta (chicas, medianas, grandes) y el año (2016, 2017). En este modelo la población fue un factor fijo con tres niveles, el tamaño de la planta fue un factor fijo, anidado en la población, y el año fue una medida repetida tomada a cada simpodio (Crawley, 1993).

En el segundo modelo analizamos la RGR entre el simpodio seccionado y no seccionado (control) que estaban pareados dentro de las plantas grandes. Para este análisis, la variable de respuesta fue la diferencia de la RGR del simpodio seccionado menos la RGR del simpodio control dentro de cada planta. Si la diferencia entre las RGR fue negativa, entonces el simpodio seccionado tuvo un crecimiento menor que el simpodio control; si la diferencia fue cero, los simpodios tuvieron la misma RGR y si fue mayor de cero, entonces el simpodio seccionado tuvo una RGR mayor que el simpodio control. Con un ANOVA de medidas repetidas (Zar, 2010) se probó si había diferencia entre poblaciones (tres niveles) y años (dos niveles, medida repetida) en el diferencial de la RGR.

Para probar si las plantas seccionadas pueden recuperar su biomasa después de dos años, se analizó el cociente resultante de dividir la biomasa de cada simpodio después del tratamiento de remoción de dos pseudobulbos (2015, 2016 y 2017) entre la biomasa antes de la remoción. Probamos si el cociente difería entre las poblaciones (tres poblaciones), el tamaño de la planta (chicas, medianas, grandes) y el año (2015, 2016, 2017), utilizando un modelo lineal general (Crawley, 1993). En este modelo la población fue un factor fijo con tres niveles, el tamaño de la planta fue un factor fijo, anidado en la población, y el año fue una medida repetida tomada a cada simpodio (Crawley, 1993). Para cumplir con los supuestos del análisis, la variable de respuesta fue transformada como el arcoseno de la raíz de cuadrada de la proporción de biomasa después del corte (Zar, 2010).

Para medir el éxito de los trasplantes comparamos en el tiempo su supervivencia, crecimiento y reproducción (producción de inflorescencias) en el tiempo. Con un modelo lineal general probamos si la RGR de los trasplantes difería entre las poblaciones (tres poblaciones), el tamaño de la planta de la que se originó (chicas, medianas, grandes) y el año (2016, 2017). En este modelo la población fue un factor fijo con tres niveles, el tamaño de la planta fue un factor fijo, anidado en la población, y el año fue una medida repetida tomada a cada trasplante (Crawley, 1993).

Resultados

La biomasa original antes del corte (Anova anidada, población $F = 3.1$, g.l.= 2, 6, $P = > 0.05$; tamaño $F = 1.8$, g.l.= 6, 36, $P = > 0.05$) y biomasa de la sección trasplantada (población $F = 0.5$, g.l.= 2, 6, $P = > 0.05$; tamaño $F = 1.3$, g.l.= 6, 36, $P = > 0.05$) fueron similares entre poblaciones y tamaños de las plantas (Cuadro 2). La biomasa de los simpodios de plantas grandes sometidas al corte fue diferente comparadas con el control ($t = 2.4$, $P = < 0.0001$).

Efecto de la remoción de pseudobulbos en el crecimiento y reproducción. Durante los dos años de experimento, no se observó muerte de plantas seccionadas por el tratamiento de corte. En general el 58% de los simpodios seccionados generaron nuevos pseudobulbos la siguiente temporada después del tratamiento de seccionamiento (2016) y el 78% dos años después (2017), sin una tendencia entre la intensidad de extracción de las poblaciones o tamaños de plantas.

La RGR (Figura 1) no fue diferente entre tamaños de las plantas ($F = 0.126$, g. l. = 6, 36, $P > 0.05$), ni entre años ($F = 2.011$, g. l. = 2, 36, $P = > 0.05$), pero si difirió entre poblaciones ($F = 3.32$, g. l. = 2, 6, $P = < 0.05$). En la población Cumbre 1, se observaron las mayores RGR, que difirieron de las otras dos poblaciones (Tukey, $P < 0.05$) (Cuadro 3). El seccionamiento ocasionó que sólo el 8.4% de los simpodios seccionados generaran inflorescencias en la temporada inmediata al seccionamiento (2016) y el 11% dos años después (2017), sin una tendencia entre poblaciones o tamaños de las plantas.

En plantas grandes, el 53% de los simpodios seccionados generaron nuevos pseudobulbos la siguiente temporada después del tratamiento de seccionamiento (2016) y el 80% dos años después (2017); mientras que en el simpodio control la generación de nuevos pseudobulbos fue igual (86.7%) en ambos años. En plantas grandes, la diferencia de la RGR de los simpodios seccionadas y no seccionadas (control) no fue diferente entre poblaciones ($F = 1.52$, g. l. = 2, 12, $P = > 0.05$), ni en la interacción población-año ($F = 0.10$, g. l. = 2, 12, $P = > 0.05$), pero si entre años ($F = 6.187$, g. l. = 1, 12, $P = < 0.05$). En el 2016, la diferencia de la RGR de los simpodios seccionados y no seccionadas fue negativa (-0.0420 ± 0.1154) y en el 2017 fue positiva (0.0779 ± 0.1367), lo que indica que los simpodios seccionados tuvieron RGR menores que las no seccionadas en la primera temporada, pero sus RGR fueron mayores en la segunda temporada. El 73% de los simpodios sin remoción de pseudobulbos generaron inflorescencias en el 2016 y este mismo porcentaje lo hizo en 2017 (Figura 3), mientras que

en los simpodios seccionados el porcentaje que generó inflorescencia disminuyó a 6.7% y 13.3% en el 2016 y 2017, respectivamente (Figura 3).

Recuperación de biomasa. En general todas las plantas seccionadas crecieron y después de dos años recuperaron los dos pseudobulbos removidos, pero en promedio, después de dos años la mayor parte (82%) no recuperaron la biomasa que se les removió (Cuadro 2, Figura 4). No se encontró efecto ni de la población ($F = 0.66$, g. l. = 2, 28; $P = > 0.05$), ni del tamaño de la planta ($F = 0.33$, g. l. = 6, 28; $P = > 0.05$), ni de la interacción de estos factores con el año (año por población $F = > 0.05$, g. l. = 4, 56, $P = > 0.05$; año por tamaño $F = 0.40$, g. l. = 12, 56, $P = > 0.05$) en el porcentaje de biomasa recuperada. El año fue el único factor que influyó en la recuperación de la biomasa ($F = 59.8$, g. l. = 2, 56; $P < 0.0001$). El porcentaje de biomasa recuperada difirió entre los tres años entre sí (Tukey, $P < 0.05$), en el 2015 después del tratamiento de remoción de dos pseudobulbos, las secciones tenían 69.5 ± 4.6 % (media \pm desviación estándar) de la biomasa original (Cuadro 2, Figura 4), al siguiente año tenían 77.4 ± 9.1 % de la biomasa original y sólo tres plantas habían alcanzado más del 95% de esta. En el 2017, dos años después de la remoción, los simpodios habían recuperado en promedio 88.9 ± 11.2 % de la biomasa original, cuatro plantas ya tenían más del 95% y otras ocho ya habían recuperado o sobrepasado la pérdida de biomasa (Cuadro 2, Figura 4).

Trasplante. Durante el primer año se murieron cuatro secciones trasplantadas (una chica, una mediana y dos grandes), en el siguiente año no hubo mortalidad. Tres trasplantes florecieron en el 2016 y ninguna en el 2017 (Figura 5). Casi la mitad (46.7%) de los trasplantes generaron un nuevo pseudobulbo en el 2016 y 60% lo hizo en 2017; pero sólo 35.7% de los trasplantes generaron pseudobulbos en ambos años. Así que después de dos años, el promedio de pseudobulbos por sección pasó de dos en 2015 a 3.2 ± 0.8 (media \pm desviación estándar) en 2017. Además, cinco de los 45 trasplantes, perdieron biomasa del 2015 al 2016 y 22 de 41

supervivientes lo hicieron del 2016 al 2017 (Cuadro 4). La RGR de los trasplantes fue similar entre poblaciones ($F = 0.099$, g. l. = 2, 32, $P = > 0.05$), tamaños de plantas desde las que se originaron ($F = 1.04$, g. l. = 2, 32, $P = > 0.05$), y la interacción de estos factores con el año (población por año $F = 1.02$, g. l. = 2, 32, $P = > 0.05$; tamaño por año $F = 1.33$, g. l. = 6, 32, $P = > 0.05$), sólo el año influyó en la RGR ($F = 4.67$, g. l. = 1, 32, $P = < 0.05$). La RGR del 2016 (0.076 ± 0.169), fue en promedio mucho menor que la del 2017 (0.174 ± 0.215) (Cuadro 4).

Contenido de nutrientes. Los análisis de nutrientes sugieren que en las hojas se encuentran concentraciones mayores de todos los elementos. Así mismo, tanto en hojas como pseudobulbos el elemento que se almacena en mayor cantidad fue el calcio, mientras que el boro fue el de menor cantidad (Cuadro 5).

Discusión

Las plantas perennes acumulan agua y recursos en sus tejidos que les permiten mantenerse, crecer y reproducirse, pero existe un conflicto en la asignación de estos recursos para poder cumplir con estas tres funciones (Zotz, 1999; Tremblay et al. 2005; Schmidt y Zotz, 2002; Shefferson, 2006; Zimmerman, 1990). Muchas especies de orquídeas acumulan recursos en tallos suculentos (e.g, cormos, pseudobulbos). Así que la extracción ilegal de pseudobulbos es una actividad que inicialmente disminuye el capital de recursos de las plantas. La extracción de los pseudobulbos más jóvenes junto con la inflorescencia es una práctica común en muchas especies de orquídeas (Flore-Palacios y Valencia-Díaz, 2007), aunque se ha sugerido que es una práctica sustentable de manejo en algunas poblaciones de *Laelia autumnalis* cuando se extraen solo las inflorescencias (Beltrán-Rodríguez et al. 2012). Los resultados del presente trabajo experimental claramente confirma la hipótesis 1; la remoción de pseudobulbos ocasionó menor crecimiento y disminuyó la probabilidad de producir inflorescencia dada la

pérdida de nutrientes almacenados en los pseudobulbos removidos, y la hipótesis 3; la supervivencia, crecimiento y reproducción de las secciones trasplantadas fueron bajas, por el pequeño tamaño de los trasplantes, pero éstos pueden ser un método a largo plazo para repoblar sitios donde se ha concentrado la extracción). Sin embargo, no fue así para la hipótesis 2; las plantas recuperaron su biomasa después de dos años ya que esta especie de orquídea produce un pseudobulbo al año.

El impacto del seccionamiento de una planta depende de la magnitud del corte, del tipo de tejido seccionado, la temporada del año, el tamaño y estado de salud de la planta, así como de las condiciones ambientales (Hawkes y Sullivan, 2001). Emeterio et al. (en preparación) reportaron que la biomasa de una planta de *Laelia autumnalis* está directamente relacionada con el tamaño o número de pseudobulbos totales, tal como ya ha sido reportada para otras especies de orquídeas como *Catasetum viridiflavum* (Whigham, 1984; Zimmerman, 1990; Zimmerman y Whigham, 1992; Harper y White 1974). Así que, a un mayor número de pseudobulbos vivos, habrá mayor capital de nutrimentos. Nosotros encontramos que, en un pseudobulbo con hojas, las hojas pueden aportar hasta el 39% de la biomasa, lo que coincide con los reportados en *Tipularia discolor*, en esta especie se registró 20% de biomasa aportado por las hojas (Whigham, 1984), en las cuales se almacenaba más del 40% del nitrógeno y fósforo total. Los datos de contenido de nutrimentos de *L. autumnalis* son similares a los encontrados por Jiménez-Peña (2013) para esta misma especie, a los reportados por Velásquez (2001) para *L. speciosa*, y para *Dimerandra emarginata* (Zotz, 1999), donde también muestran que las hojas concentran más nutrimentos que los pseudobulbos. De acuerdo con Yong y Hew (1995) son las hojas del pseudobulbo nuevo la principal fuente de fotoasimilados transferidos de las estructuras más viejas para el desarrollo de la inflorescencia, mientras que las hojas de los pseudobulbos anteriores son fuente secundaria. Sin embargo, los pseudobulbos tienen mayor duración que las hojas y en condiciones de

estrés en pseudobulbos viejos las hojas se secan y caen. El seccionamiento de los pseudobulbos más jóvenes, implica entonces una pérdida de biomasa clave porque estos siempre tienen hojas, son los que florecen, suelen ser los más grandes y tienen los meristemas dominantes de crecimiento.

Nuestros resultados muestran que una planta de *L. autumnalis* a la que se le remueven dos pseudobulbos tienen altas probabilidades de sobrevivir, al menos en los próximos dos años; sin embargo, esta pérdida de biomasa y nutrientes (Whigham, 1984), disminuye su recursos (nutrientes) para la reproducción y el crecimiento vegetativo. En dos especies y un híbrido natural de orquídeas terrestres del género *Cypripedium*, se ha encontrado que el efecto de la remoción de tejido depende del tamaño de la planta, plantas de menor tamaño/biomasa incrementaron la probabilidad de permanecer o entrar en latencia hasta por siete años (Shefferson, 2006). En *Catasetum viridiflavum*, el crecimiento es determinado por el tamaño de los pseudobulbos más jóvenes y el número de pseudobulbos viejos (Zimmerman, 1990). Nuestros datos sugieren que la remoción de los dos pseudobulbos más jóvenes con inflorescencia, es un impacto severo para los individuos de *L. autumnalis*, independientemente de su tamaño. Las epífitas son plantas de crecimiento lento (Zotz, 1998; Hietz et al. 2002), debido a que están limitadas por recursos, tales como la baja accesibilidad de agua y nutrientes (Zotz y Hietz, 2001; Schmidh y Zotz, 2002; Lasso y Ackerman, 2013). Por ejemplo, plantas de la orquídea epífita *Aspasia principissa*, mantenidas sin limitación de recursos (en condiciones de invernadero), tuvieron un RGR 74% mayor que plantas en su hábitat natural (Schmidt y Zotz, 2002). En este trabajo, el efecto de la remoción en la RGR fue independiente del tamaño de la planta, y diferente entre poblaciones. La variabilidad entre poblaciones sugiere que en alguna de ellas las condiciones ambientales o tal vez la historia de extracción ayudan a un mejor desempeño.

En las plantas grandes, que pueden ser comparadas directamente con un control, se observó que el principal efecto de la remoción de dos pseudobulbos ocurre en la temporada inmediata, y en ellas la RGR fue menor que el observado en el control; sin embargo, dos años después la RGR se recuperó y excedió al observado en cadenas sin remoción. Es posible que el mayor RGR en las cadenas seccionadas fue debido a que estas no florecieron, sugiriendo que las plantas de *L. autumnalis*, ante el estrés priorizan sus recursos al crecimiento e inhiben la reproducción y los costos de la reproducción minimiza la RGR.

En la reproducción es donde el efecto de la extracción de dos pseudobulbos es más severo. Mientras que más del 70% de los simpodios control florecieron en cada temporada subsecuente, el porcentaje de los simpodios seccionados que florecieron fue menor al 9% en el primer año y apenas se recuperó al 11% dos años después. Esto coincide con otros estudios, por ejemplo, en *Catasetum viridiflavum*, plantas de todos los tamaños sometidas a la remoción de pseudobulbos produjeron menor número de inflorescencias (Zimmerman, 1990), mientras que plantas de *Tipularia discolor* después de someterlas a defoliación, no florecieron (Whigham, 1984, Snow y Whigham, 1989). El desarrollo de inflorescencias y su mantenimiento está relacionado con la acumulación de agua y nutrientes (e.g., fósforo) en los pseudobulbos y hojas, estos recursos son transferidos desde los pseudobulbos viejos hacia las nuevas estructuras para ser usados, ya sea en la floración en y/o en el crecimiento vegetativo en plantas no reproductivas (Whigham, 1989; Zimmerman, 1990; Dogane y Ando, 1990; Ashmun et al. 1982). Incluso, se ha reportado que algunos recursos generados en el periodo anterior almacenados en las hojas son transferidos por el rizoma a los pseudobulbos antes de su abscisión (Zimmerman, 1990), sin embargo, no sabemos con exactitud si ocurre de la misma forma después de la abscisión provocada por el estrés de la práctica de extracción. La disminución del porcentaje de plantas que pudieron florecer en plantas de *L. autumnalis* seccionadas está relacionado con la pérdida de biomasa y nutrientes contenidos en los

pseudobulbos y hojas más jóvenes, esto sugiere que la reproducción demanda una alta cantidad de recursos (Whigham, 1989).

Las *Laelia* y otros grupos de orquídeas Epidendroideae (e.g., *Cattleya*, *Myrmecophila*) son orquídeas simpodiales que generan un pseudobulbo por simpodio al año. Así que hipotetizamos que después de dos años se recuperaría la biomasa perdida. Básicamente las plantas recuperaron el número de pseudobulbos removidos, pero después de dos años las plantas en promedio recuperan menos del 90% de la biomasa removida y menos del 20% de las plantas la habían recuperado al 100%. Esto significa que las plantas sujetas a remoción de pseudobulbos en dos años, no son capaces de recuperar la biomasa pérdida porque crecen menos de lo que habían crecido en el pasado. Datos similares se reportaron para *Tipularia discolor*, donde después de tres años de defoliación moderada (50%) la biomasa del nuevo corno disminuyó significativamente en un 48% (Whigham, 1989). Entonces, en *Laelia autumnalis*, los costos en biomasa de la remoción son mayores al tiempo en que se recupera el número de pseudobulbos removidos. En general, el déficit de recuperación en biomasa es ocasionado por la pérdida de hojas, porque el 90% de la biomasa pérdida en los siguientes dos años fue debido a la abscisión de hojas, ya que las hojas almacenan 30% más nutrientes que los pseudobulbos.

La extracción de dos pseudobulbos con su inflorescencia es una práctica ilegal en México, ya que el aprovechamiento extractivo de RFNM, está regulado y para efectuarlo es necesario un permiso (Semarnat, 2018). Así que estas secciones son susceptibles de ser confiscadas y reintroducidas. Nuestros resultados muestran que, si son reintroducidas inmediatamente, la mortalidad de las mismas será baja (menor al 10%) y sólo ocurrirá al año siguiente; y de un año al siguiente la RGR aumenta. Sin embargo, sólo el 36% de las secciones trasplantadas generaron pseudobulbos en ambos años. Esto sugiere que la

reintroducción a largo plazo podría ser exitosa, especialmente si se asiste con nutrimentos como auxinas y a las secciones trasplantadas para acelerar su recuperación.

En conclusión, la práctica de extraer secciones de plantas de *L. autumnalis* disminuye su crecimiento y reproducción, de forma similar a lo que se reportó en *Tipularia discolor* (Whigham, 1989). La reducción del número de plantas que produce inflorescencias podría tener además consecuencias a nivel poblacional, ya que al haber menos flores se disminuye la probabilidad de producción de frutos y con ello se espera bajo reclutamiento de plántulas (Emeterio-Lara et al. 2018). De hecho, en las poblaciones estudiadas, la producción natural de frutos está entre las más bajas conocidas para una orquídea autocompatible, no autógena (Emeterio-Lara et al. 2018). Mientras que el mantenimiento de la población de orquídeas epífitas depende principalmente de la supervivencia de adultos, el crecimiento poblacional depende principalmente de la producción de semillas (Mondragón et al. 2015), y este proceso poblacional disminuye con la extracción de las secciones más jóvenes de las plantas.

Otro efecto del seccionamiento es la alteración del crecimiento de la planta, ya que al activarse una yema de renuevo como sucede de manera natural, el nuevo pseudobulbo que se desarrolla será de un tamaño similar al del año anterior (Halbinger y Soto, 1997). En contraste, al promover la activación de varios meristemos de crecimiento, que en conjunto demandan mayor cantidad de recursos, aumentan la probabilidad de muerte y se promueve menor tamaño de los nuevos pseudobulbos desarrollados de estos meristemos (Hernández-Apolinar, 1992), por lo que si la práctica de extracción se realiza repetidamente y de forma constante (e.g, crónicamente) en la misma planta, ésta se convertirá en un conjunto de pseudobulbos pequeños, con varios frentes de crecimiento de menor energía y probabilidad de reproducirse. Entre las poblaciones estudiadas se ha encontrado que, en aquellas con mayor tiempo de extracción, conforme se incrementa el número de pseudobulbos las plantas

acumulan menor biomasa y tienen menores probabilidad de florecer que en poblaciones sujetas a extracción reciente (Emeterio-Lara et al. en preparación).

Laelia autumnalis, al igual que *L. speciosa* (Hernández-Apolinar, 1992), es una especie de orquídea que ejemplifica la dinámica de extracción de las orquídeas. A pesar de ser endémica de México, no es una especie amenazada y aún hay muchas poblaciones, así que es un modelo de estudio ideal para entender cómo la extracción afecta a orquídeas similares. Independientemente del tamaño, una planta de *L. autumnalis*, después de la remoción de sus dos pseudobulbos más jóvenes, es capaz de sobrevivir y con el tiempo incrementar su biomasa, pero a dos años del corte aún es incapaz de recuperar el total de la biomasa removida y florecer, si esta la remoción se realiza ocasionalmente, es probable que una vez que la planta se recupera continúe floreciendo normalmente (Halbinger y Soto, 1997). La alta sobrevivencia de los trasplantes nos permite proponer que la reintroducción de secciones de plantas de *L. autumnalis* es viable, pero su crecimiento será lento y la probabilidad de florecer al corto plazo será muy baja. Es necesario realizar planes de manejo sustentables en los cuales pueda participar la gente que extrae plantas de *Laelia autumnalis* y aprendan acerca de su biología, propagación y conservación para que contribuyan al cuidado del recurso y al mismo tiempo puedan acceder a un ingreso económico evitando la venta ilegal de la orquídea.

Agradecimientos

A Ale Emeterio Lara, por todo el gran apoyo durante el trabajo de campo. Al Cuerpo Académico de Biología del Dosel. Este trabajo fue apoyado con una beca de CONACyT y el CIβγC. Como requisito parcial para la obtención de grado de doctorado en el Doctorado en Ciencias Naturales, UAEM.

Referencias

- Ashmun JW, Thomas RJ, Pitelka LF. 1982.** Translocation of photoassimilates between sister ramets in two rhizomatous forest herbs. *Annals of Botany*, 49 (3): 403–415.
- Beltrán-Rodríguez LA, Martínez- Rivera B, Paulo-Maya A. 2012.** “Etnoecología de la flor de catarina *Laelia autumnalis* (La Llave & Lex.) Lindl. (Orchidaceae) en una comunidad campesina al sur del estado de Morelos, México: conservando un recurso y preservando saberes populares”. *Etnobiología*, 10: 1–17.
- Benítez EM, Hernández EG. 2009.** Dinámica de cambios en la biomasa de la población de *Encyclia bocourtii* Mújica & Pupulin (Orchidaceae) y su relación con los impactos del huracán Iván en la Península de Guanahacabibes, Cuba. *Ecovida*, 1(2):47–155.
- Bray RH, Kurtz LT. 1945.** Determination of total, organic and available forms of phosphate in soils. *Soil science*. 59: 39–45.
- Calderón G, Rzedowski J. 2001.** Flora fanerogámica del Valle de México. Comisión Nacional para el Estudio de la Biodiversidad e Instituto de Ecología, AC. México.
- Crawley MJ. 1993.** GLIM for ecologists. No. 574.501519 C7.
- Dogane Y, Ando T. 1990.** An estimation of carbon evolution during flowering and capsule development in a Laeliocattleya orchid. *Scientia Horticulturae*, 42(4): 339–349.
- Emeterio LA, Palma LV, Vázquez GLM, Mejía CJ. 2016.** Usos y comercialización de orquídeas silvestres en la región sur del Estado de México. *Polibotánica*, 42: 197–214.
- Emeterio-Lara A, García-Franco JG, Hernández-Apolinar M, Mora-Herrera ME, Toledo-Hernández VH, Valencia-Díaz S, Flores-Palacios A. 2018.** Endogamy costs and reproductive biology of *Laelia autumnalis*, an endemic orchid of Mexico. *Plant Ecology*, 219(12): 1423–1434.
- Flores-Palacios A, Valencia-Díaz S. 2007.** Local illegal trade reveals unknown diversity and involves a high species richness of wild vascular epiphytes. *Biological Conservation*, 136: 372–387.
- Galicia L, Miranda A, Gutiérrez MG, Custodio O, Rosales A, Ruíz N, Palacios N. 2012.** Laboratorio de calidad nutricional de maíz y análisis de tejido vegetal: protocolos de laboratorio 2012. CIMMYT.
- Halbinger F y Soto AM. 1997.** Laelias of Mexico. Orquídea (Mex.) Volumen 15. Número único. Revista del Herbario AMO.166 pp.
- Harper J, White J. 1974.** The demography of plants. *Annual review of ecology and systematics*, 5(1): 419–463.

- Hawkes CV, Sullivan JJ. 2001.** The impact of herbivory on plants in different resource conditions: a meta-analysis. *Ecology*, 82(7): 2045–2058.
- Hernández-Apolinar AM. 1992.** Dinámica poblacional de *Laelia speciosa* (HBK) Schltr. (Orchidaceae). Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, DF, México.
- Hietz P, Ausserer J, Schindler G. 2002.** Growth, maturation and survival of epiphytic bromeliads in a Mexican humid montane forest. *Journal of Tropical Ecology*, 18(2): 177–191.
- INEGI. 2009.** Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos. Tenancingo, México. Clave geoestadística 15088.
- Jiménez-Peña N. 2013.** Sustrato, soluciones nutritivas y concentración nutrimental de las orquídeas epífitas amenazadas *Paphiopedilum insigne* y *Laelia autumnalis*. Tesis de doctorado. Colegio de postgraduados. Montecillo, Texcoco, Estado de México. 125pp.
- Khera N, Kumar A, Ram J, Tewari A. 2001.** Plant biodiversity assessment in relation to disturbances in mid elevational forest of Central Himalaya, India. *Tropical Ecology*, 42(1): 83–95.
- Kjeldahl J. 1883.** New method for the determination of nitrogen in organic substances, *Zeitschrift für analytische Chemie*, 22(1): 366–383.
- Lasso E, Ackerman JD. 2013.** Nutrient limitation restricts growth and reproductive output in a tropical montane cloud forest bromeliad: findings from a long-term forest fertilization experiment. *Oecologia*, 171(1): 165–174.
- Lewontin. 1969.** The meaning of stability. Brookhaven Symposium on Biology
- Mondragón D, Valverde T, Hernández-Apolinar M. 2015.** Population ecology of epiphytic angiosperms: A review. *Tropical Ecology*, 56(1): 1–39.
- Rodríguez FH, Rodríguez AJ. 2002.** Métodos de análisis de suelos y plantas.
- Schmidt G, Zotz G. 2002.** Inherently slow growth in two Caribbean epiphytic species: a demographic approach. *Journal of Vegetation Science*, 13(4): 527–534.
- SEMARNAT. 2010.** Norma Oficial Mexicana. NOM-059- SEMARNAT-2001. Protección Ambiental- Especies Nativas de México de Flora y Fauna Silvestres-Categorías de Riesgo y Especificaciones para su Inclusión, Exclusión o Cambio-Lista de especies en riesgo. México.
- SEMARNAT. 2018.** Autorización para el aprovechamiento de recursos forestales no maderables (RFNM).

- Shefferson RP. 2006.** Survival costs of adult dormancy and the confounding influence of size in lady's slipper orchids, genus *Cypripedium*. *Oikos*, 115(2): 253–262
- Singh SP. 1998.** Chronic disturbance, a principal cause of environmental degradation in developing countries. *Environmental conservation*, 25(1): 1–2.
- Schmidt G, Zotz G. 2002.** Inherently slow growth in two Caribbean epiphytic species: a demographic approach. *Journal of Vegetation Science*, 13(4): 527–534.
- Snow AA, Whigham DF. 1989.** Costs of flower and fruit production in *Tipularia discolor* (Orchidaceae). *Ecology*, 70(5): 86–1293.
- Soto-Arenas MA. 1996.** México (regional account). In: E. Hágsater & V. Dumont (Eds.), Orchids—Status survey and conservation action plan IUCN/SSC orchids specialist group (pp. 53–58). Cambridge, UK: UCN, Gland, Suiza.
- Swarts ND, Dixon KW. 2009.** Terrestrial orchid conservation in the age of extinction. *Annals of Botany*, 104(3): 543–556.
- Tremblay RL, Ackerman JD, Zimmerman JK, Calvo RN. 2005.** Variation in sexual reproduction in orchids and its evolutionary consequences: a spasmodic journey to diversification. *Biological Journal of the Linnean Society*, 84: 1–54.
- Velázquez VR. 2001.** Nutrición foliar en plantas de *Cattleya aurantiaca* Batem. Ex. L.ind. y *Laelia speciose* (H.B:K) Schltr., bajo cantidades de invernadero. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma Chapingo, Chapingo México. 97 pp.
- Whigham DF. 1984.** Biomass and nutrient allocation of *Tipularia discolor* (Orchidaceae). *Oikos*, 42(3): 303–313.
- Whigham DF. 1989.** The effects of experimental defoliation on the grow and reproduction of a woodland orchid *Tipularia discolor*. *Canadian Journal of Botany*, 68(8): 1812–1816.
- Yong JW H, Hew CS. 1995.** The importance of photoassimilate contribution from the current shoot and connected back shoots to inflorescence size in the thin-leaved sympodial orchid *Oncidium Goldiana*. *International Journal of Plant Sciences*, 156(4): 450–459.
- Zar JH. 2010.** *Biostatistical Analysis*. Upper Saddle River: Pearson Education Inc.
- Zimmerman JK. 1990.** Role of pseudobulbs in growth and flowering of *Catasetum viridiflavum* (Orchidaceae). *American Journal of Botany*, 77(4): 533–542.
- Zimmerman JK, Whigham DF. 1992.** Ecological functions of carbohydrates stored in corms of *Tipularia discolor* (Orchidaceae). *Functional Ecology*, (6): 575–581.
- Zotz G, Hietz P. 2001.** The physiological ecology of vascular epiphytes: current knowledge, open questions. *Journal of experimental botany*, 52(364): 2067–2078.

- Zotz G. 1998.** Demography of the epiphytic orchid, *Dimerandra emarginata*. *Journal of Tropical Ecology*, 14(6): 725–741.
- Zotz G. 1999.** What are backshoots good for? Changes in mineral, carbohydrate and water content of different organs of the epiphytic orchid *Dimerandra emarginata*. *Annals of Botany*, (84)(6): 791–798.
- Zotz, G. 2001.** Plant size an ignored parameter in epiphyte ecophysiology? *Tropical Forest Canopies: Ecology and Management*. 153: 65–72.
- Zotz G. 2016.** Plants on plants-the biology of vascular epiphytes. Heidelberg, Berlin: Springer.

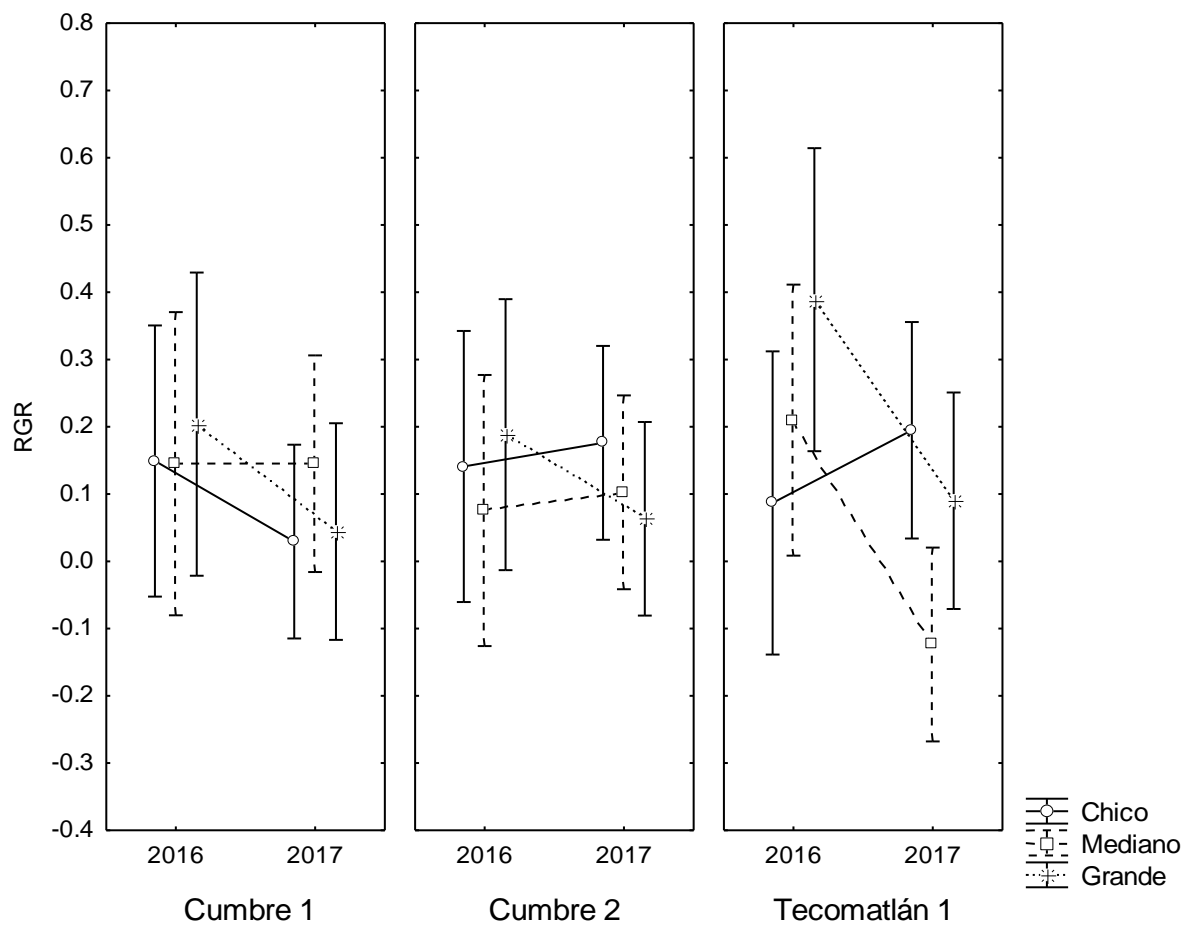


Figura 1. Tasa relativa de crecimiento de simpodios de *Laelia autumnalis* a uno y dos años después de la remoción de dos pseudobulbos en tres poblaciones (Cumbre 1, Cumbre 2 y Tecomatlán 1). Para cada población se muestra el promedio y el intervalo de confianza a 95%.

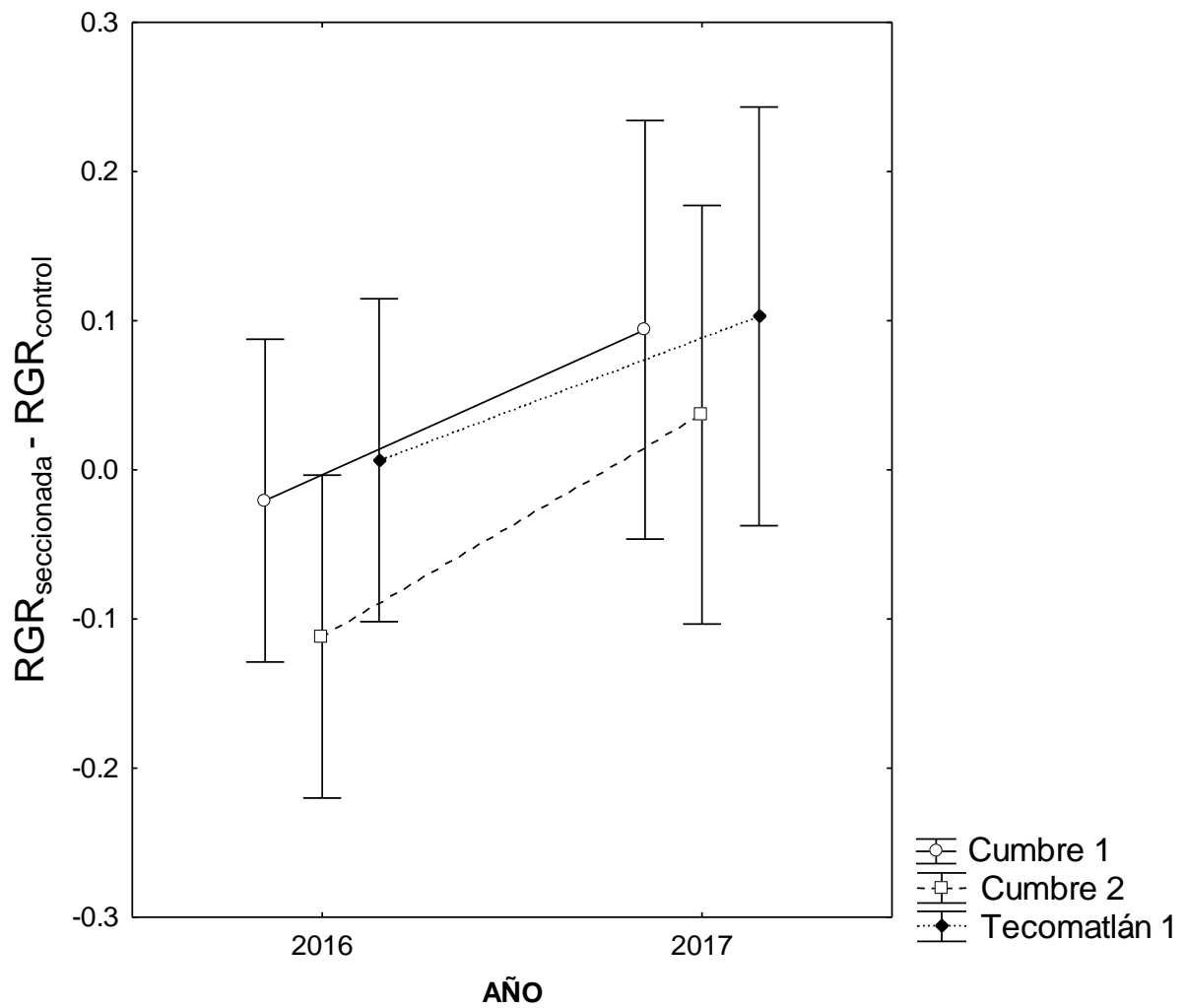


Figura 2. Diferencia de RGR entre simpodios de *L. autumnalis* con remoción de los dos pseudobulbos comparados con simpodios sin remoción a dos años del tratamiento de corte. El experimento fue desarrollado en plantas de tres poblaciones. Para cada población se muestra el promedio y el intervalo de confianza al 95%.

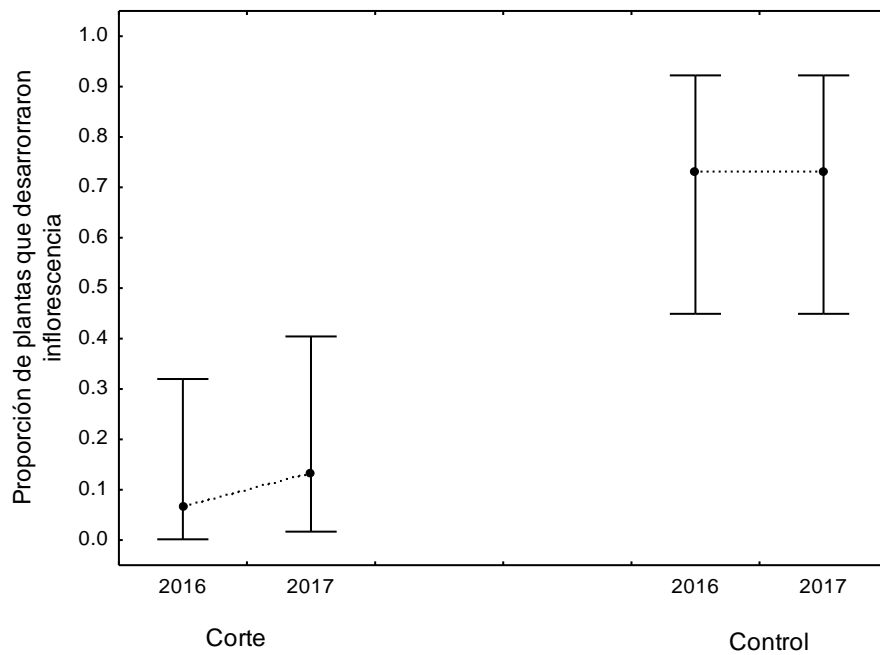


Figura 3. Proporción de simpodios que desarrollaron inflorescencias a uno (2016) y dos años después (2017) después de la remoción (corte) o no (control) de los dos pseudobulbos más jóvenes. Para cada tratamiento se muestra la proporción y el intervalo de confianza al 95%.

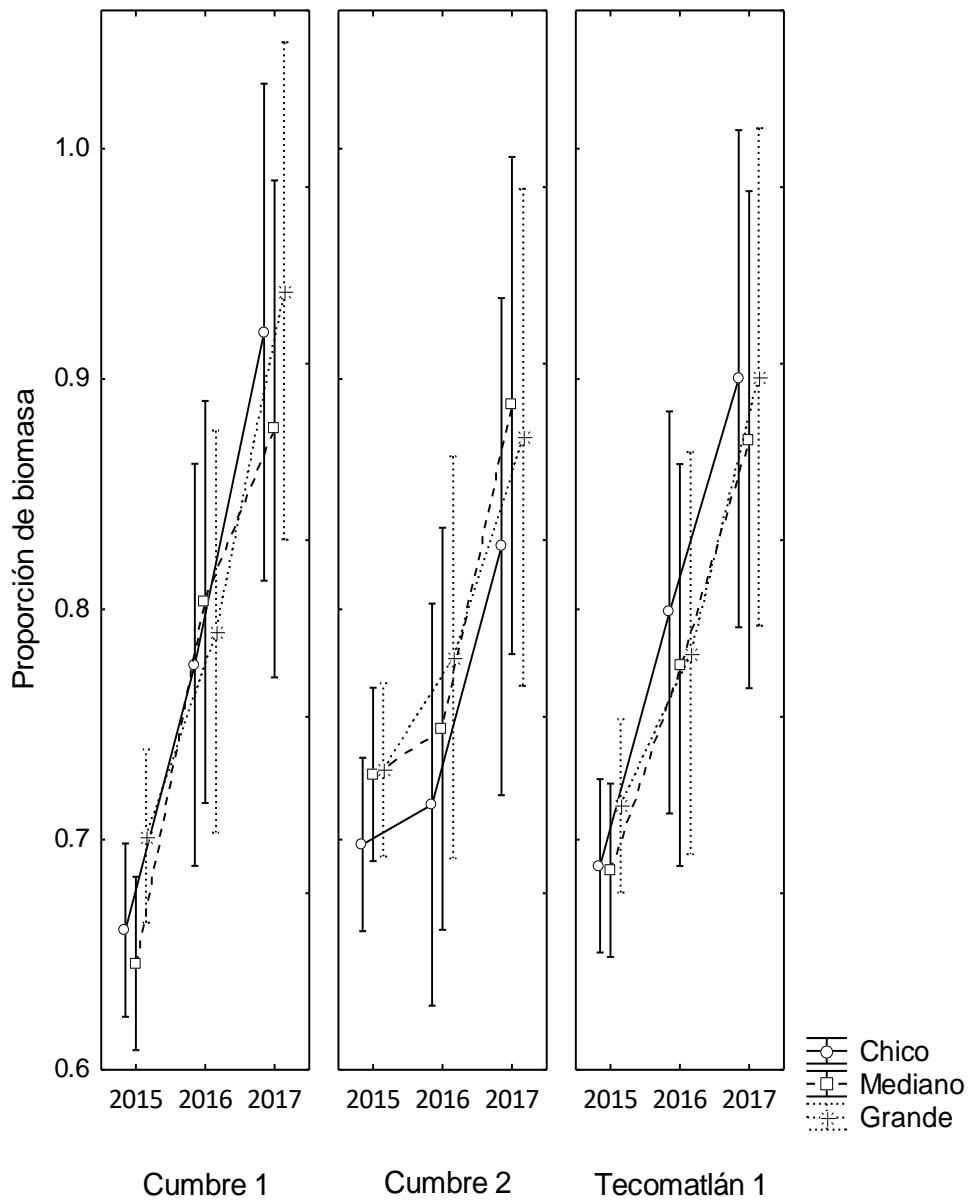


Figura 4. Proporción de biomasa ganada durante dos años en los simpodios de *L. autumnalis* después de la remoción de los dos pseudobulbos más jóvenes. Los valores de 2015 corresponden a la biomasa proporcional que quedó inmediatamente después de la remoción. Para cada tamaño de planta y población se muestra el promedio y el intervalo de confianza al 95%.

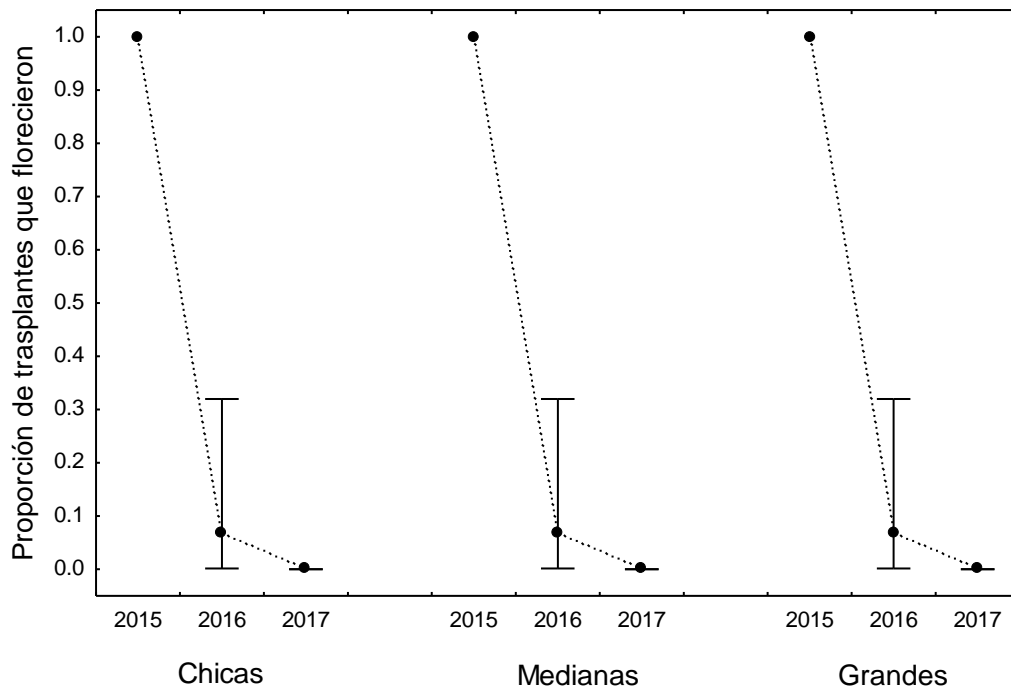


Figura 5. Proporción de secciones trasplantadas (trasplantes) de diferente tamaño (chicas medianas y grandes), que desarrollaron inflorescencias a uno (2016) y dos años después (2017) después de la remoción de los dos pseudobulbos más jóvenes. El valor de 2015 corresponde a los valores antes del simposio antes de la remoción de los dos pseudobulbos. Para cada tratamiento se muestra la proporción y el intervalo de confianza al 95%.

Cuadro 1. Criterios utilizados para el ordenamiento de tres poblaciones de *Laelia autumnalis* de acuerdo a su intensidad de extracción. Las menciones se refieren al número de vendedores que mencionaron a la población como el lugar de donde extraen el recurso y los años de extracción se refiere al tiempo desde que iniciaron a extraer en dicha población (Capítulo II).

Intensidad de extracción	Población	Criterio	
		Menciones	Años de extracción
0	Cumbre 2	0	0
1	Cumbre 1	3	2
2	Tecomatlán 1	4	3

Cuadro 2. Biomasa promedio (\pm desviación estándar) de simpodios de *L. autumnalis* antes (original) y después de haber sido sometidos a remoción o no (control) de dos pseudobulbos. Valores para cada población y cada tamaño de planta.

Población/Tamaño	n	Biomasa (g)		Biomasa removida			
		Original 2015	%	g	%	2016	2017
Cumbre 1 Seccionadas	15	22.9 \pm 2.5	15.6 \pm 2.1	7.7 \pm 1.4	33.1 \pm 5.0	18.5 \pm 2.8	21.2 \pm 3.0
Cumbre 2 Seccionadas	15	26.4 \pm 4.8	19.0 \pm 4.1	7.4 \pm 1.1	28.1 \pm 3.9	20.8 \pm 5.2	23.6 \pm 5.5
Tecomatlán1 Seccionadas	15	25.5 \pm 3.8	17.6 \pm 2.4	7.8 \pm 1.7	30.3 \pm 3.7	19.8 \pm 3.4	22.3 \pm 4.6
Chica Seccionada	15	25.3 \pm 4.2	17.3 \pm 3.2	8.0 \pm 1.6	31.8 \pm 4.0	19.4 \pm 4.1	22.3 \pm 4.8
Mediana Seccionada	15	24.0 \pm 3.0	16.6 \pm 3.0	7.4 \pm 1.1	31.3 \pm 5.2	18.7 \pm 3.8	21.2 \pm 4.1
Grande Seccionadas	15	26.4 \pm 4.9	18.9 \pm 4.0	7.5 \pm 1.5	28.5 \pm 4.2	20.6 \pm 4.5	23.8 \pm 5.3
Grande Control	15	24.0 \pm 3.7	--	--	--	27.3 \pm 4.9	29.4 \pm 5.5

Cuadro 3. Tasa relativa de crecimiento (RGR) promedio para cada tamaño de planta, cada población, después de uno y dos años de haber sido sometidas al tratamiento de seccionamiento.

Población	Tamaño	N	Tasa relativa de crecimiento (RGR)	
			2016	2017
Cumbre 1 seccionadas		17	0.19 ± 0.13	0.15 ± 0.12
Cumbre 2 seccionadas		9	0.09 ± 0.12	0.15 ± 0.12
Tecomatlán1 seccionadas		15	0.13 ± 0.09	0.12 ± 0.10
Chica seccionada		9	0.12 ± 0.13	0.16 ± 0.16
Mediana seccionada		9	0.13 ± 0.13	0.14 ± 0.09
Grande seccionadas		8	0.09 ± 0.10	0.15 ± 0.10
Grande Control		15	0.20 ± 0.10	0.11 ± 0.07
Cumbre 1	Chica	4	0.18 ± 0.17	0.20 ± 0.21
Cumbre 1	Mediana	5	0.24 ± 0.12	0.10 ± 0.06
Cumbre 1	Grande	3	0.13 ± 0.13	0.19 ± 0.07
Cumbre 1	G. control	5	0.20 ± 0.09	0.13 ± 0.08
Cumbre 2	Chica	1	0.03 ± 0.06	0.16 ± 0.17
Cumbre 2	Mediana	1	0.03 ± 0.06	0.19 ± 0.10
Cumbre 2	Grande	2	0.06 ± 0.09	0.12 ± 0.13
Cumbre 2	G. control	5	0.26 ± 0.11	0.11 ± 0.07
Tecomatlán1	Chica	4	0.16 ± 0.10	0.13 ± 0.12
Tecomatlán1	Mediana	3	0.13 ± 0.12	0.14 ± 0.10
Tecomatlán1	Grande	3	0.09 ± 0.10	0.15 ± 0.11
Tecomatlán1	G. control	5	0.13 ± 0.04	0.08 ± 0.08
Total		41	0.14 ± 0.12	0.14 ± 0.11

Cuadro 4. Tasa relativa de crecimiento (RGR) promedio de secciones trasplantadas (trasplante) de *L. autumnalis* a uno y dos años después de haber sido sometidas al tratamiento de corte, en tres poblaciones.

Población	Tamaño	N	Tasa relativa de crecimiento (RGR)	
			2016	2017
Cumbre 1		13	0.16 ± 0.18	0.07 ± 0.12
Cumbre 2		15	0.13 ± 0.17	0.11 ± 0.16
Tecomatlán1		13	0.23 ± 0.29	0.04 ± 0.22
Chica		14	0.13 ± 0.17	0.13 ± 0.19
Mediana		14	0.14 ± 0.23	0.03 ± 0.18
Grande		13	0.25 ± 0.23	0.07 ± 0.11
Cumbre 1	Chica	5	0.15 ± 0.14	0.03 ± 0.08
Cumbre 1	Mediana	4	0.15 ± 0.17	0.15 ± 0.11
Cumbre 1	Grande	4	0.20 ± 0.26	0.04 ± 0.17
Cumbre 2	Chica	5	0.14 ± 0.22	0.18 ± 0.21
Cumbre 2	Mediana	5	0.08 ± 0.17	0.10 ± 0.16
Cumbre 2	Grande	5	0.19 ± 0.14	0.06 ± 0.08
Tecomatlán1	Chica	4	0.09 ± 0.17	0.19 ± 0.26
Tecomatlán1	Mediana	5	0.21 ± 0.34	0.12 ± 0.17
Tecomatlán1	Grande	4	0.39 ± 0.29	0.09 ± 0.09
Total		41	0.17 ± 0.22	0.08 ± 0.17

Cuadro 5. Contenido de nutrientes en pseudobulbos y hojas de *Laelia autumnalis*.

Elemento	Pseudobulbo	Hoja
Nitrógeno (%)	0.33	0.79
Fósforo (ppm)	6.54	7.61
Potasio (ppm)	176.7	290.8
Calcio (ppm)	257.5	417.7
Magnesio (ppm)	51.0	66.0
Sodio (ppm)	51.2	107.0
Hierro (ppm)	50.0	67.1
Manganeso (ppm)	Trazas	1.36
Boro (ppm)	Trazas	Trazas

CAPÍTULO V: Impacto de la extracción ilegal de *Laelia autumnalis* en su dinámica poblacional

Resumen

La extracción de plantas para su comercio ilegal afecta a gran parte de las poblaciones de orquídeas como las de *Laelia autumnalis*, especie epífita endémica de México. Investigamos si el efecto de la extracción se refleja sobre la tasa de crecimiento, considerando dos poblaciones con diferente intensidad de extracción. En 2015, en cada población se ubicó una muestra de plantas de *L. autumnalis* desarrolladas sobre 20 árboles de *Quercus* spp. Para cada planta se registró el número de pseudobulbos, ancho y alto de cada pseudobulbo y hojas, si cada pseudobulbo estaba vivo, muerto, vegetativo o reproductivo. En cada uno de los siguientes dos años, para cada planta se registró el número y supervivencia de los pseudobulbos originales, y las mismas medidas de pseudobulbos y hojas nuevas. Anualmente (noviembre) se registró el número de inflorescencias, flores y en el número de frutos (mayo). Las plantas de cada población fueron agrupadas en cinco categorías de tamaño con base en su biomasa y la presencia o ausencia de estructuras reproductivas. Se construyeron matrices de transición tipo Lefkovitch, y se obtuvo la tasa de crecimiento poblacional (λ), la estructura estable (w), el valor reproductivo (v), valores de sensibilidad y de elasticidad correspondientes. El comportamiento global de las poblaciones de *L. autumnalis* se obtuvo a partir de la combinación de los modelos anuales de la especie. En Cumbre, se registraron 177 plantas y el valor promedio de lambda ($\lambda=1.545$) sugiere 50% de crecimiento anual. Sólo se registró mortalidad en plántulas. Las dos categorías de juveniles y la supervivencia (49%), junto con el crecimiento (18%) fueron los que contribuyeron en mayor medida al crecimiento poblacional. En Tecomatlán hubo 137 plantas, la fecundidad fue nula y la población decreció 0.003% ($\lambda=0.997$) anual. Individuos adultos 1 retrocedió a la categoría de juveniles 2 y la mortalidad se registró en plántulas y juveniles. El valor de lambda (λ) fue aportado en mayor

medida por los A1 y la supervivencia. La tasa de crecimiento poblacional global (λ_M) fue $\lambda = 1.197$ en el primer año y $\lambda = 1.795$ en el segundo. Los valores de elasticidad global indicaron que las mayores contribuciones a λ_M las aportaron las categorías los adultos 1, juveniles 1, así como la supervivencia primer año y el crecimiento en el segundo la población de Cumbre. La clasificación de plantas basadas en biomasa refleja la situación de la población en términos de energía (recursos), para enfrentar procesos demográficos de supervivencia, crecimiento y reproducción.

Palabras clave: biomasa, fecundidad, tasa de crecimiento, intensidad de extracción.

Introducción

El disturbio involucra procesos que alteran la estructura y funciones de los ecosistemas, comunidades o poblaciones (Pickett y White, 1985). El disturbio crónico ocurre cuando la fuerza del disturbio es constante, pero de baja intensidad, por ejemplo, la constante remoción de pequeñas fracciones de biomasa (e.g., corteza, secciones de plantas), impidiendo que las poblaciones afectadas se recuperen antes de un nuevo evento de extracción (Singh, 1998). Entre las epífitas, las orquídeas poseen características biológicas que las hacen más vulnerables al disturbio, tales como su dependencia de polinizadores y su asociación micorrízica obligada (Rasmussen, 1995), la cual restringe su establecimiento a hábitats y sustratos específicos (Kull, 2008). Además, suelen tener poblaciones pequeñas e hiperdispersas con limitación de polinizadores (Ackerman et al. 1996; Tremblay et al. 2005). A nivel mundial y debido a su gran demanda como flores de ornato, las poblaciones silvestres son sobreexplotadas y gran número de especies son comercializadas (Flores-Palacios y Valencia-Díaz, 2007; Emeterio-Lara et al. 2016, Tremblay et al. 2005). Esta demanda y la destrucción de sus hábitats (Ackerman, 1986) han puesto en peligro a muchas especies de orquídeas e incluso han sido las causas principales de la extinción de poblaciones naturales de *Laelia anceps* subsp. *dawsonii* y *L. superbiens* (Soto-Arenas et al. 2007; Salazar-Rojas et al. 2007).

La extracción y comercialización ilegal de orquídeas silvestres tiene consecuencias sobre el mantenimiento y crecimiento de las poblaciones naturales, particularmente cuando las poblaciones son pequeñas (Coates et al. 2006). *Laelia autumnalis* es una orquídea endémica de México, distribuida a lo largo de Eje Volcánico Transversal (Halbinger y Soto, 1997) y sus poblaciones están sujetas a extracción ilegal por ser utilizada como ornamento en festividades religiosas durante su temporada de floración (octubre-diciembre) (Emeterio-Lara et al. 20016). A la fecha se sabe poco acerca del impacto de la extracción constante de

individuos sobre la dinámica poblacional de orquídeas sujetas a extracción ilegal como *L. autumnalis*, lo que limita la implementación de programas sustentables de manejo del recurso.

Los estudios demográficos permiten a calcular la tasa de crecimiento y sirven para inferir qué procesos y categorías del ciclo de vida de la especie influyen en el crecimiento poblacional (Harvey, 1985; Silvertown et al. 1996; Crone et al. 2011). Con esta información se puede predecir la respuesta de las poblaciones a eventos estocásticos y antropogénicos (Hutchings, 1990; Kery and Gregg, 2003), como la extracción ilegal. Sin embargo, el estudio demográfico de las orquídeas es complejo y escaso (Kery y Gregg, 2004; McCormic y Jackermyn, 2014), y la gran mayoría se ha enfocado en especies terrestres (Hernández-Apolinar, 1992, Mondragón, 2009; Dutra-Elliott, 2014). De los pocos trabajos previos para orquídeas epífitas, casi la totalidad han delimitado la estructura de la población (estadio o categoría) con relación al tamaño de las plantas (Zotz, 1998; Tremblay, 2002; Raventos et al. 2015; Mondragón et al. 2007). Si bien esta metodología es adecuada para determinar los parámetros demográficos (Harper, 1977), especialmente en especies de vida larga (Caswell, 2001), no se ha explorado una clasificación de la estructura basada en la biomasa de las plantas. La biomasa es una variable que puede ser más precisa para describir el comportamiento demográfico en términos de energía, al ser una expresión del agua y nutrientes almacenados en la planta (Zimmerman y Whigham, 1998).

Para *Laelia autumnalis*, se sabe que la práctica común de extracción ilegal es el corte de pseudobulbos. Al hacer un análisis de la estructura estática de cinco poblaciones, se ha encontrado que conforme la intensidad de extracción es mayor, las plantas acumulan menos biomasa y disminuye su frecuencia de floración (Capítulo III). Al realizarse un experimento de corte de pseudobulbos simulando la práctica común que realizan los colectores, se encontró que esta práctica inhibe la floración y disminuye el crecimiento (Capítulo IV). La biomasa de los individuos de *Laelia autumnalis* es un indicador de su potencial de

crecimiento y floración, así que cambios en la biomasa de las plantas deben afectar la dinámica poblacional general, al afectarse procesos clave como la reproducción; sin embargo, no hay estudios demográficos que lo prueben. En orquídeas terrestres del género *Cypripedium* se sabe que la remoción de tejido afecta el desempeño individual de las plantas e incrementa la proporción de plantas que no emergen, incrementando una ruta demográfica (la dormancia) (Shefferson, 2006).

El objetivo de esta investigación fue conocer el efecto de la extracción sobre la dinámica poblacional basada en estadios de biomasa de *Laelia autumnalis*. Se hipotetiza que en la población de menor intensidad de extracción la tasa de crecimiento poblacional sería mayor a uno, en contraste, la población de mayor intensidad de extracción estaría decreciendo.

Materiales y métodos

Especie de estudio. *Laelia autumnalis* se distribuye a lo largo del Eje Volcánico Transversal a en un rango altitudinal de 1800 a 2700 m s.n.m. Es una planta perenne epífita o rupícola, que se desarrolla principalmente sobre árboles de *Quercus* spp. Las plantas tienen un crecimiento simpodial isomodular, caracterizado por una sucesión de pseudobulbos (módulos) heteroblásticos unidos por un rizoma que forman un frente de crecimiento (Andersen et al. 1988). En el pseudobulbo más joven de cada frente, anualmente (febrero) se activa una yema de renovación, adicionando un nuevo módulo en el frente de crecimiento (Halbinger y Soto, 1997). Conforme crecen los individuos de *L. autumnalis* tienen varios frentes de crecimiento, por lo que una planta puede adicionar más de un pseudobulbo al año, pero sólo uno por frente de crecimiento. En los individuos adultos, los nuevos pseudobulbos desarrollan una inflorescencia apical, con tres a 11 flores de color lila y con una a tres hojas lanceoladas, coriáceas que se estima viven de dos a tres años (Emeterio-Lara et al. 2018). Las flores de *L.*

autumnalis son polinizadas por abejas del género *Bombus*, son autocompatibles no autógamas (Emeterio-Lara et al. 2018) y las cápsulas tardan entre 5 y 7 meses en madurar, liberando las semillas en abril-mayo (Emeterio-Lara et al. 2018). Una cápsula contiene en promedio 927181 ± 14625 semillas (“dust-like seeds”), con un 43% de semillas viables (Emeterio-Lara et al. 2018). En el área de estudio, la floración ocurre de octubre a diciembre y, durante este periodo, las inflorescencias y un par de pseudobulbos son colectadas y comercializadas por ser estructuras usadas tradicionalmente como ornamento en festividades religiosas (Emeterio-Lara et al. 2016).

Poblaciones de estudio. El muestreo se realizó en dos poblaciones de *Laelia autumnalis* con diferente intensidad de extracción. La intensidad de extracción se definió con base a la información (años de extracción y número de menciones) proporcionada por los vendedores de orquídeas silvestres del área de estudio en un trabajo previo (Emeterio-Lara et al. 2016). En la primera población (Cumbre 1) con dos años de extracción, de acuerdo a tres menciones de vendedores locales de orquídeas, se ha registrado una densidad de 8.0 ± 4.3 plantas/árbol. La mayor parte de las plantas de esta población tienen pocos pseudobulbos (1-9 y 10-18) con ganancia de biomasa y floraciones más o menos constantes (Emeterio-Lara, Capítulo III). En la segunda población (Tecomatlán) con tres años de extracción, de acuerdo a cuatro menciones de vendedores. La densidad de plantas es de 4.5 ± 4.6 por árbol y la mayoría de las plantas tienen gran número de pseudobulbos (18-36), pero conforme incrementa el número de pseudobulbos las plantas acumulan menor biomasa y tienen menores probabilidad de florecer (Emeterio-Lara, Capítulo III).

Las poblaciones se desarrollan en bosque de encino en el municipio de Tenancingo, Estado de México ($18^{\circ} 49'$ y $19^{\circ} 03'$ N; $99^{\circ}30'$ y $99^{\circ}39'$ W, entre 1400 y 3800 m s.n.m.). El clima de la región es templado subhúmedo con temperatura promedio de 18°C y una

precipitación anual de 1250 mm (INEGI, 2009). Este bosque se constituye principalmente de especies de *Quercus* como *Q. obtusata* Bonpl., *Q. castanea* G. B. Emers., *Q. deserticola* Trel. Y *Q. laeta* Liebm. (Fagaceae) y otras especies arbóreas como *Arbutus xalapensis* Hook. (Ericaceae), *Pinus* sp. (Pinaceae), *Cupressus* sp. (Cupressaceae), *Garrya* sp. (Garryaceae) y *Clethra* sp. (Clethraceae) (López-Patiño et al. 2012; Calderón y Rzedowski, 2001; INEGI, 2009). Además de *L. autumnalis*, las orquídeas epífitas observadas en el bosque son *Epidendrum anisatum* La Llave & Lex. y *Prosthechea linkiana* (Klotzsch) W.E. Higgins, otras epífitas son los helechos *Polypodium rosei* Maxon., *Polypodium madrese* J. Sm. y *Pleopeltis* sp.

Trabajo de campo. En junio de 2015, en cada población se marcaron 20 árboles de *Quercus* spp., principales hospederos de *L. autumnalis*. Con el método de una sola cuerda (Jepson, 2000), se realizaron ascensos en cada árbol para marcar una muestra de plantas. Para cada planta se contó el número total de pseudobulbos, de cada pseudobulbo se midió el ancho (vernier, Truper, ± 0.1 mm) y altura (flexómetro, Stanley, 3 m, ± 1 mm), el número de hojas y de cada hoja se midió el ancho y largo, además se anotó si cada pseudobulbo estaba vivo o muerto y si tenía inflorescencia o restos de esta (reproductivo) o no (vegetativo). En el último pseudobulbo de cada frente de crecimiento se colocó una etiqueta de aluminio con el número de planta y el número del frente. Las plantas se remuestrearon en junio de 2016, junio del 2017 y para cada planta se registró la supervivencia de los pseudobulbos originales, el número y medidas de los nuevos pseudobulbos y hojas, así mismo, se etiquetaron los nuevos frentes de crecimiento. En noviembre de cada año, se registró en cada planta el número de inflorescencias y flores, y en mayo del siguiente año el número de frutos maduros. El número de semillas totales y el porcentaje de semillas viables por fruto se obtuvo en las mismas poblaciones previamente (Emeterio-Lara et al. 2018).

Germinación y supervivencia de plántulas: Los valores de germinación *in situ* correspondieron a los datos generados en un experimento realizado en 2017 (Emeterio-Lara et al. 2018) en las mismas poblaciones; en éste, lotes de semillas de 0.010 g fueron puestos a germinar sobre árboles de *Quercus* spp. Este experimento se monitoreó por un año para conocer la supervivencia de las plántulas, por lo que en septiembre de 2018 se colectaron 15 lotes que fueron revisados en laboratorio con ayuda de un microscopio estereoscópico (NIKON, C-LEDS) para cuantificar las plántulas vivas.

Análisis de datos

Primera reproducción. Al igual que *L. speciosa*, *L. autumnalis* desarrolla un pseudobulbo al año por frente de crecimiento y las plantas adultas pierden los primeros pseudobulbos durante su crecimiento, por lo que en estas especies fue necesario corregir el número de años transcurridos para su primer evento reproductivo, para con ello diferenciar los posibles efectos de la extracción sobre los tiempos de la reproducción. Con este propósito en cada población se realizó una regresión lineal entre el diámetro del pseudobulbo y su posición en el simpodio en orden ascendente, siguiendo el protocolo de Hernández-Apolinar (1992). La muestra usada para la correlación fue de 10 plantas adultas completas por población, cada una con hasta 15 pseudobulbos. En cada caso se midió el diámetro de los primeros 10 pseudobulbos. Para cada planta reproductiva se identificó el diámetro del primer pseudobulbo, y de acuerdo con este valor, se calculó el número de pseudobulbos potencialmente faltantes. Asumiendo que la producción de un pseudobulbo por año es constante (uno), se identificó la “edad” del primer pseudobulbo, con restos de inflorescencia y con base a ello se obtuvo el número de años hasta el primer evento reproductivo. En cada población se obtuvo la moda de la muestra.

Análisis matricial anual. Las plantas de las dos poblaciones estudiadas fueron estructuradas en cinco categorías de tamaño con base en la biomasa y presencia o ausencia de estructuras reproductivas (restos de pedúnculos secos de inflorescencias o inflorescencias nuevas en desarrollo) de las plantas (Tabla 1). La biomasa (pseudobulbos y hojas) de las plantas juveniles y adultos se estimó de acuerdo con la metodología usada por Emeterio-Lara, Capítulo III. Los individuos juveniles 1 (J1) no presentaron estructuras reproductivas y tenían biomasa entre <20g, los juveniles 2 son individuos pre-reproductivos que ocasionalmente presentan restos de inflorescencia y tenían biomasa entre 20 y 30 g, los adultos 1 (A1) se han reproducido de una a tres veces y tenían biomasa entre 31-50 g, mientras que los adultos 2 (A2) tenían restos de inflorescencias hasta en 12 pseudobulbos, con biomasa >50 g. Con las cinco categorías se construyeron matrices de transición tipo Lefkovitch, (Caswell, 2001; van Groenendael et al. 1988) que se estructuran con la información demográfica de cada población en los dos periodos de muestreo (2015-16 y 2016-17). En éstas, cada entrada (celda) representa la contribución de un individuo promedio a las tasas vitales (fecundidad, crecimiento, supervivencia) en las diferentes etapas del ciclo de vida de la especie y en un intervalo de tiempo (año). La estasis o permanencia, basada en los individuos que continuaron vivos y no transitaron de un año a otro, se calculó como el número de individuos en cada categoría en el año $t+1$ entre el número total de individuos de cada categoría en el año t ; el crecimiento como la probabilidad de transición calculada a partir del número de individuos que pasaron a las siguientes categorías en el año $t+1$ entre el número de individuos en el tiempo inicial (t). La probabilidad de transición de A2 a la siguiente categoría fue determinada con base en el procedimiento de Enright y Ogden (1979). La probabilidad de retroceso o retrogresión se calculó con el número de individuos que retrocedieron a categoría de tamaño en el tiempo $t+1$ entre el número de individuos en el tiempo t . La mortalidad para cada

categoría se calculó a partir del número de individuos muertos en cada categoría entre el número de individuos en el tiempo inicial t .

La fecundidad se estimó como el número promedio de plántulas que produce un individuo promedio en cada categoría adulta y se calculó de la siguiente manera:

$$F = \frac{\sum_{i=1}^n f i s v g}{n_x}$$

donde f es el número de flores por individuo, i la proporción de flores que producen frutos, s el número promedio de semillas por fruto, v la proporción de semillas viables por fruto y g la probabilidad de germinación *in situ*. Los tres últimos parámetros fueron obtenidos de Emeterio-Lara et al. (2018). Cuando las categorías reproductivas (A1 y A2) no produjeron frutos, se utilizó el valor mínimo de fecundidad 1×10^{-6} recomendado para corregir este error de observación (Caswell 2001).

Las matrices operan sobre un vector de densidad poblacional (n_t) que contiene la distribución de los individuos en la estructura de tamaños de la población en un tiempo determinado (Caswell, 2001). En el programa R, con el paquete *popbio*, cada matriz fue multiplicada por un vector n_t que representa el número de individuos en cada categoría de tamaño para cada población en el tiempo t . El resultado de esta multiplicación es un vector n_{t+1} , en el que cada entrada representa el número de individuos por categoría para cada población al tiempo $t+1$. En las dos poblaciones por separado, se obtuvo el eigenvalor dominante de la matriz, que representa la tasa anual de crecimiento poblacional (λ), y el eigenvector derecho correspondiente a la estructura poblacional estable (w) en términos de la proporción de individuos de cada categoría y el valor reproductivo (v). Se llevaron a cabo análisis prospectivos para conocer la importancia relativa de los diferentes elementos de la matriz a la tasa de crecimiento poblacional (λ), por lo que se obtuvieron las matrices anuales

de sensibilidad y elasticidad. Además de las matrices anuales, se realizaron matrices promedio para cada población.

La caracterización del comportamiento global de *L. autumnalis* en el bosque de encino de Tenancingo, Estado de México, se modeló a partir de la combinación de los modelos anuales de la especie en las dos condiciones de extracción baja (Cumbre) e intensidad de extracción máxima (Tecomatlán). Con este objetivo se integraron las matrices anuales en una megamatriz o modelo matricial complejo, cuyo arreglo fue de 2 x 2 submatrices, cada una de dimensión 5 x 5 (número de categorías de tamaño); resultando en una megamatriz (*M*) de 10 x 10 (Tabla 2).

Resultados

Primera reproducción. De acuerdo con el primer evento reproductivo, las plantas pueden iniciar su reproducción después de 10 años de haberse establecido, con una biomasa mínima de 20 g; sin embargo, el rango de la primera reproducción va de los 10 a los 18 años. *Laelia autumnalis* tarda en reproducirse 14 años en Cumbre ($F= 69.19$, g.l. = 1, 289, $p<0.001$), mientras que en Tecomatlán 15 ($F= 103.74$, g.l. = 1, 257, $p<0.001$).

Dinámica anual por población. En Cumbre se tuvo un total de 314 plantas y la tasa de crecimiento anual sugiere un incremento del 20% ($\lambda=1.197$) para el primer año y *ca.* 80% ($\lambda=1.795$) para el segundo (Tabla 3). La fecundidad varió en el tiempo, en el primer periodo la contribución fue de casi el doble (396.122 protocormos) a la observada en el segundo (201.662) (Tabla 2). Entre años hubo cambios en las categorías que más contribuyeron a la fecundidad, en 2015-16 fueron las dos categorías de adultos, mientras que en el segundo periodo la contribución se relacionó solamente con los individuos pre-reproductivos (J2). Solo se registró mortalidad de plántulas y los valores estimados de transición para los adultos 2 (Enright y Ogden, 1979). La categoría A1 (34%) y los juveniles 1 (41%) para el primer y segundo año respectivamente, mientras que a nivel de proceso la permanencia (77%) en el

primer año, así como la permanencia (41%) y crecimiento (42%) en el segundo, fueron las entradas de mayor contribución a λ , lo que implica que la mayor parte de los individuos permanecen en la misma categoría, pocos son los que transitan a la siguiente de un año a otro, siendo las plantas reproductivas de quienes depende en mayor medida el crecimiento poblacional (Figura 2, Figura 4).

La estructura estable de Cumbre estuvo caracterizada por altas proporciones (0.75, 0.93) de plántulas (P), mientras que las plantas más grandes (A2) tuvieron las proporciones más bajas (5.3E-05, 2.6E-04); en contraste, en la estructura poblacional original las plántulas estuvieron representadas con los valores más bajos y en la categoría A2 se registró la mayor cantidad de individuos (Figura 1). Los datos más altos del valor reproductivo en el primer año fueron los registrados para adultos 1 (50%), mientras que para el siguiente año fueron los registrados en J2 (88%). En promedio, la población creció un 50% ($\lambda=1.545$) anual. La matriz de elasticidad promedio sugiere que a nivel de categoría los dos juveniles (77%) y a nivel de proceso demográfico la supervivencia (49%) fueron quienes contribuyeron en mayor medida al crecimiento poblacional (Figura 2).

En la población de mayor intensidad de extracción se registraron 137 plantas y, su tasa de crecimiento fue menor a la unidad ($\lambda = 0.997$) en los dos años (Tabla 3). La fecundidad fue cero por la ausencia de frutos en todo el periodo de muestreo, por lo que se establecieron los valores propuestos por Caswell (2001). Una proporción baja de individuos adultos (A1) retrocedieron una categoría de tamaño debido a la pérdida de biomasa por la muerte de pseudobulbos (Figura 3, Tabla 3). La mortalidad en esta población, además de la observada en plántulas y A2, también se registró en juveniles 1 (0.125) y J2 (0.087) (Tabla 3). Las dos categorías de juveniles (77%) en el primer año y los adultos 2 (100 %) en el segundo año, mientras que a nivel de proceso la supervivencia (49%) y (100%) en el primer y segundo año

respectivamente, fueron las entradas de mayor contribución a lambda, lo que implica que específicamente en esta población el crecimiento es casi inexistente (Figura 2).

La estructura estable (1.0) estuvo en su totalidad representada por las plantas grandes (A2), opuestamente a lo observado en la estructura original, donde los A2 tuvieron el segundo valor más bajo (Figura 1). Los datos más altos del valor reproductivo fueron los registrados en la categoría de los juveniles 2 (33%) en el primer año y los adultos 2 (28%) el siguiente año. En promedio, la población de mayor intensidad de extracción decreció un 0.003% ($\lambda = 0.997$) anual. De acuerdo a la matriz de elasticidad promedio, en esta población la permanencia de los adultos 2, fue el proceso que contribuyó con el 99% al valor de lambda, mientras que, a nivel de proceso la supervivencia fue la de mayor contribución en la misma proporción (Figura 2).

Dinámica global: Bajo las dos condiciones de manejo reconocidas en el presente estudio se determinaron tasas de crecimiento poblacional global (λ_M) de 1.197 en el primer periodo y de 1.795 en el segundo. Los individuos A1 en el primer año y los J2 en el segundo de la población de Cumbre fueron los que aportarán la mayor descendencia poblacional. Los valores de elasticidad global indicaron que las mayores contribuciones a λ_M las aportó la población de menor intensidad (Figura 3). En esta población la permanencia de los adultos 1 (0.283) en el primer periodo y las transiciones de plántula a juvenil 1, de juvenil1 a juvenil 2, fecundidad de los J2 en el segundo periodo en las mismas proporciones (0.283) de la población de Cumbre, fueron las entradas de mayor aportación a la tasa de crecimiento. La supervivencia de Cumbre fue el proceso demográfico de mayor contribución en el periodo 2015-16 (77%), mientras que el crecimiento (42%) lo fue para el de 2016-17.

Discusión

La extracción de plantas completas y/o secciones de varias especies de orquídeas para su venta ilegal es una práctica común a nivel mundial. Intuitivamente se asume que la extracción de secciones puede tener efectos en los individuos seccionados (e.g., disminuyendo sus eventos reproductivos y su crecimiento) (Flores-Palacios y Valencia-Díaz, 2007) y estos efectos individuales afectarían la dinámica poblacional. Sin embargo, hay muy poco trabajo experimental que pruebe los efectos individuales de la extracción de secciones en las plantas (Emeterio Lara, Capítulo IV) y este es uno de los primeros trabajos que prueba que la extracción crónica de secciones de orquídeas afecta la dinámica poblacional, disminuyendo la fecundidad, aumentando la mortalidad y en ciertas poblaciones puede ocasionar decrecimiento poblacional ($\lambda < 1$).

La interacción de baja fecundidad (Mack y Pyke, 1984), banco de semillas (Boutin y Harper, 1991; Kalisz y McPeck, 1992), germinación, bajo reclutamiento, crecimiento clonal (Watson, 1984) y supervivencia (Svensson et al. 1993), determinan en gran medida la estructura de una población. En este trabajo, el antecedente de extracción de plantas en Tecamatlán pudo influir sobre estos mismos parámetros demográficos y en la disminución de plantas reproductivas, ya que la población de Cumbre estuvo representada en un 75.8% por las categorías reproductivas (J2, A1 y A2), siendo los de mayor biomasa (A2) los más abundantes (27%), mientras que en Tecamatlán el número de plantas disminuyó conforme aumenta la biomasa, las categorías reproductivas representaron el 52% y los A2 representan sólo el 12% de la población. Esto indica que en Tecamatlán las plantas independientemente del número de pseudobulbos, estos son de menor tamaño y por lo tanto menor biomasa y energía, como ya se ha reportado para poblaciones sujetas a extracción (Emeterio-Lara et al, Capítulo III).

Se ha reportado que el éxito reproductivo (producción natural de frutos) para *L. autumnalis* en el área de estudio es uno de los más bajos conocidos para orquídeas autocompatibles no autógamas (0.01%, Emeterio-Lara et al. 2018). En la población de Cumbre sólo hubo de 1-2 frutos al año en diferentes plantas, lo que indica que son escasas las plantas que producen frutos y más escasas aquellas que producen frutos en dos años consecutivos, como también lo reportó Hernández-Apolinar (1992) para *L. speciosa*. En Tecamatlán hubo floración, pero no hubo frutos, aspecto que puede estar relacionado con bajas poblaciones de polinizadores, poca oferta de flores para ser polinizadas y con la debilidad de las plantas porque al ser seccionadas procurarán destinar sus recursos al mantenimiento vegetativo para sobrevivir y no florecerán (Emeterio-Lara, Capítulo IV) y por lo tanto la probabilidad de producción de frutos y semillas disminuirá.

En general, la tasa de reclutamiento en orquídeas es baja (Rasmussen y Whigham, 1993), nosotros también registramos mayor mortalidad (94%) de protocormos que después de un año no lograron llegar a plántula en las dos poblaciones. Esto puede relacionarse con la depredación por hervíboros (Hutchings, 1991) o con la desecación, como se reportó en *D. emarginata* (Zotz, 1998), donde el mayor porcentaje de muerte ocurre en plántulas (<50%) y ocurrió en la primera temporada seca después de su germinación, cuando su tamaño pequeño las hace más vulnerables a la desecación (Zotz, 1998). El establecimiento de plántulas que depende de los adultos define en gran medida el destino de una población y en esta investigación, se reafirma que el crecimiento y mantenimiento de una población depende en gran porcentaje de los individuos reproductivos (Mondragón, 2009), como se reportó para *Erycina crista-galli* (93%), *L. eltoroensis* (90-95%) y *Prosthechea karwinskii* (31%) (Mondragón et al. 2007; Tremblay & Hutchings, 2003; Dutra-Elliott, 2014); y en menor proporción depende de las plantas juveniles (Mondragón et al. 2007) como se registró para

Artorima erubescens, *L. caritensis* y *L. speciosa* (65-75%), *Prosthechea karwinskii* (25%) (Tremblay, 1997; García-Soriano, 2003; Hernández-Apolinar, 1992; Dutra-Elliott, 2014).

En Tecamatlán para los dos años y el primer año en Cumbre, el proceso demográfico de mayor contribución a lambda fue la sobrevivencia (permanencia más retrogresión), similar a lo reportado en otras orquídeas como *Lycaste aromática*, *Jaquiniella leucomelana* y *J. teretifolia* (75%, Winkler et al. 2009), *L. speciosa* (58%, Hernández-Apolinar, 1992), *L. caritensis* (90%, Tremblay, 1997), *Prasophyllum correctum* (79%, Coates et al. 2006), *Erycina crista-galli* (75%, Mondragón et al. 2007), *L. caritensis* (89%), *L. eltoroensis* (90%), *A. erubescens* (65%, Mondragón et al. 2007); por lo que la sobrevivencia es considerada como el proceso demográfico más importante que contribuye a la tasa de crecimiento poblacional en las epífitas (Zotz et al. 2005; Zotz y Schmidt, 2006; Winkler et al. 2007). Este hecho se debe a que las epífitas, al ser plantas longevas, presentan un crecimiento lento que les permite acumular biomasa y la transición de una categoría a otra puede requerir varios años (Dresler, 1985; Benzing, 1990; Zotz, 1995; Zotz, 1998). Sin embargo, a nivel global, en el segundo año, el crecimiento (42%) fue el proceso con mayor contribución a la tasa de crecimiento, pero esta contribución fue aportada totalmente por la población de Cumbre.

Hasta ahora, la mayor parte de los estudios demográficos para orquídeas epífitas basados en clasificación de plantas de acuerdo a su tamaño, como el de *Lepanthes caritensis* ($\lambda = 0.997$, Tremblay, 1997); *Lepanthes eltoroensis* ($\lambda = 1.003$, Tremblay & Hutchings, 2003); *Artorima erubescens* ($\lambda = 1.024$, García-Soriano, 2003); *Aspasia principissa* ($\lambda = 0.92$, Zotz & Schmidt, 2006), se han realizado en poblaciones sin extracción y en su mayoría han reportado tanto tasas de crecimiento ligeramente mayores y también menores a la unidad pero cercanas al equilibrio (Tabla 4), lo que sugiere que de forma natural existen poblaciones que decrecen seguramente por otros factores (tamaño de la población, bajo número de plantas reproductivas, condiciones ambientales locales), pero también hay poblaciones de orquídeas

con tasas de crecimiento mayor a uno, aunque estas suelen crecer poco (<10%). Sin embargo, los valores de la tasa de crecimiento poblacional pueden variar entre años, porque diferentes partes del ciclo de vida de la planta responden de manera diferente anualmente (Mandujano et al. 2001; Tremblay & Hutchings, 2003). Además, estos valores también podrían cambiar si se consideraran criterios de biomasa que mostrará la condición energética de las plantas para su desempeño individual y poblacional en procesos demográficos básicos como el crecimiento supervivencia y reproducción.

La extracción ilegal como un factor de disturbio puede disminuir la tasa de crecimiento poblacional (Mondragón, 2009; Dutra-Elliott, 2014), lo cual se registró en los dos años de estudio para la población de mayor intensidad de extracción ($\lambda = 0.997$). Estos resultados también fueron similares a los encontrados en simulaciones estocásticas de intensidad de cosecha media y alta en poblaciones de *Prosthechea karwinskii*, donde la tasa de crecimiento disminuyó ($\lambda = 0.976 - 0.967$) con forme al incremento de la presión de extracción (Dutra-Elliott, 2014). En Tecamatlán, bajo condiciones de extracción los valores de lambda al estar cerca de la unidad sugieren que la población está decreciendo de forma lenta y no es capaz de producir más plantas para aumentar el tamaño poblacional (Mondragón, 2009). En contraste, la población de Cumbre obtuvo valores de lambda 20% y 80% mayores a la unidad, que sugiere plantas con ganancia de recursos y por lo tanto altos valores de crecimiento como rara vez ocurre en las poblaciones de orquídeas (Tremblay, 1997). En este caso a pesar de que también la población de Cumbre está reportada como sujeta a extracción, probablemente su alto crecimiento se deba a los mayores valores de la tasa relativa de crecimiento (RGR) en las plantas de esta población (Emeterio-Lara, Capítulo IV) y al hecho de que el mantenimiento de esta población está dada por contribuciones vegetativas (módulos) y sexuales (plántulas) comparada con Tecamatlán, donde de acuerdo a la fecundidad nula se puede decir que su mantenimiento se debe principalmente al

crecimiento vegetativo. Por otro lado, esto también puede estar relacionado con una menor frecuencia y volumen de extracción en Cumbre, aunque no hay datos específicos para cada una de las poblaciones (Emeterio-Lara et al. 2016).

Esto representa mayores riesgos para la población de Tecamatlán, por que la persistencia de cualquier población depende de la capacidad de sus individuos de reproducirse sexual o asexualmente (Mondragón et al. 2015). La reproducción a su vez estará determinada por la cantidad de biomasa/recursos que almacena la planta (Zotz, 1999), y cuando el éxito reproductivo y la supervivencia son bajos, la población estaría en declive (Tremblay, 1997). Una ventaja es que Tecamatlán se ha mantenido por la sobrevivencia de sus individuos en un 99%, pese a ello, la población depende de las plantas de mayor biomasa (A2), las cuales tan sólo constituyen el 12% de la abundancia total, probablemente por la extracción de individuos reproductivos durante la época de floración (Emeterio-Lara et al. 2016, 2018). Sin embargo, la presencia del 17.6% de plantas juveniles 2, que tienen el potencial de producir semillas durante varios años bajo diferentes condiciones, representa una oportunidad para el establecimiento de nuevos individuos (Bierzychudek, 1982; Mondragón & Calvo-Irabién, 2006).

Al analizar a *Laelia autumnalis* en sus poblaciones individuales, aquellas sujetas a mayor impacto de extracción, con plantas de menor biomasa (débiles) estarán destinadas a decrecer como se observó en Tecamatlán, pero al analizar en conjunto a las dos poblaciones (análisis global) a pesar de tener una dinámica poblacional heterogénea (poblaciones con diferente intensidad de extracción) en el bosque de *Quercus* estudiado, en el enfoque espacial (Zotz & Schimth, 2006) se registró un crecimiento anual promedio de $\lambda = 1.545$, sugiriendo que *L. autumnalis* en el área de estudio tiene altas probabilidades de crecer y mantenerse a mediano o largo plazo bajo las condiciones actuales. Sin embargo, es importante considerar que la comercialización ilegal está incrementando y los vendedores locales constantemente

están en la búsqueda de nuevas poblaciones para abastecer la demanda de plantas, por lo tanto, las condiciones actuales no se mantendrán iguales, más bien, la práctica continua de extracción promoverá que Cumbre se encamine a la situación actual de Tecamatlán. Por otro lado, la población de Tecamatlán al continuar con los impactos negativos de la extracción, las plantas seguirán perdiendo biomasa, se debilitarán y la población puede desaparecer sin un costo regional notable. No obstante, esta población podría persistir si se protege y se llevan a cabo procesos continuos de semillas y transferencia de polen desde Cumbre u otras poblaciones de *L. autumnalis* en la región y/o colonizar nuevos sitios que le permitirán fundar nuevas poblaciones (Tremblay y Hutchings, 2003).

En este contexto, la clasificación de plantas basadas en biomasa nos permitió conocer el comportamiento demográfico de *L. autumnalis* en términos de recursos y a partir de ello fue posible identificar que a mayor biomasa acumulada, las plantas tienen más probabilidades de sobrevivir, crecer y reproducirse. A pesar de que la biomasa y el tamaño están directamente relacionados (Shefferson, 2006), cuando hay efectos de disturbio como los de la extracción este patrón puede alterarse y ocultar detalles importantes de la situación real de las poblaciones como la energía de la planta para responder a eventos estocásticos. Sin embargo, una mayor biomasa también representa individuos de mayor tamaño (edad), que una vez que inician su floración (J2, A1 y A2) son más vulnerables a la extracción ilegal para su comercialización.

El presente estudio proporciona una base demográfica clave que considera el capital de biomasa de las plantas y que se refleja en su desempeño poblacional e identifica las etapas críticas de las que depende el crecimiento poblacional de *Laelia autumnalis*. Esta información es valiosa para establecer programas de manejo que promuevan la polinización natural y asistida en ambas poblaciones para incrementar los porcentajes de reclutamiento, considerando el manteniendo de la diversidad genética dentro de las poblaciones.

Agradecimientos

A Ale Emeterio Lara, por todo el gran apoyo durante el trabajo de campo. Al Cuerpo Académico de Biología del Dosel. Este trabajo fue apoyado con una beca de CONACyT y el CIβγC. Como requisito parcial para la obtención de grado de doctorado en el Doctorado en Ciencias Naturales, UAEM.

Referencias

- Ackerman JD, Sabat A, Zimmerman JK. 1996.** Seedling establishment in an epiphytic orchid: an experimental study of seed limitation. *Oecologia*, 106(2): 192–198.
- Ackerman JD. 1998.** Evolutionary potential in orchids: patterns and strategies for conservation. *Selbyana*, 19:8–14
- Andersen TF, Johansen B, Lund I, Rasmussen H, Rensen. 1988.** Vegetative architecture of *Eria Lindleyana*, 3(3):117-132
- Arditti J. 1967.** Factors affecting the germination of orchid seeds. *The Botanical Review*, 33(1): 1–97.
- Benzing DH. 1990.** Vascular Epiphytes: general biology and related biota. Cambridge University Press, England. 354 p.
- Bierzychudek P. 1982.** The demography of jack-in-the-pulpit, a forest perennial that changes sex. *Ecological monographs*, 52(4): 335–351.
- Bohrer GIL, Nathan RAN, Volis S. 2005.** Effects of long-distance dispersal for metapopulation survival and genetic structure at ecological time and spatial scales. *Journal of Ecology*, 93(5):1029–1040.
- Boutin C, Harper JL. 1991.** A comparative study of the population dynamics of five species of *Veronica* in natural habitats. *The Journal of Ecology*, 79: 199–221.
- Calder D, Cropper SC, Tonkinson D. 1989.** The ecology of *Thelymitra epipactoides* F Muell (Orchidaceae) in Victoria, Australia, and the implications for management of the species. *Australian Journal of Botany*, 37(1): 19–32.
- Calderón RG, Rzedowski J. 2001.** Flora Fanerogámica del valle de México, 2ª ed. Instituto de Ecología, A. C., Centro Regional del Bajío y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Pátzcuaro, Michoacán, México. 1406 p
- Calvo RN. 1990.** Four-year growth and reproduction of *Cyclopogoncranichoides* (Orchidaceae) in South Florida. *American Journal of Botany*, 77(6): 736–741
- Caswell H. 2001. Construction, analysis, and interpretation. Sunderland: Sinauer. 713p.
- Coates F, Lunt ID, Tremblay RL. 2006.** Effects of disturbance on population dynamics of the threatened orchid *Prasophyllumcorrectum* DL Jones and implications for grassland management in south-eastern Australia. *Biological Conservation*, 129(1): 59–69.
- Crone EE, Menges ES, Ellis MM, Bell T, Bierzychudek P, Ehrlén J, Oostermeijer G. 2011.** How do plant ecologists use matrix population models? *Ecology letters*, 14(1): 1–8.

- Dressler RL. 1993.** Phylogeny and classification of the orchid family. Dioscorides Press, Oregon. 301p.
- Dutra-Elliott DD. 2014.** Demography, wild harvest patterns and trade of culturally important species: priorities for management and conservation. Tesis de doctorado, Honolulu: Universidad de Hawaii, Manoa.
- Emeterio-Lara A, García-Franco JG, Hernández-Apolinar M, Mora-Herrera ME, Toledo-Hernández VH, Valencia-Díaz S, Flores-Palacios A. 2018.** Endogamy costs and reproductive biology of *Laelia autumnalis*, an endemic orchid of Mexico. *Plant Ecology*, 219(12):1423–1434.
- Emeterio-Lara A, Palma-Linares V, Vázquez-García LM, Mejía-Chávez J. 2016** Usos y comercialización de orquídeas silvestres en la región sur del Estado de México. *Polibotánica*, 42: 197–214.
- Enright NJ, Franco M, Silvertown J. 1995.** Comparing plant life histories using elasticity analysis: the importance of life span and the number of lifecycle stages. *Oecologia*, 104: 79–84.
- Enright NJ, Ogden J. 1979.** Applications of transition matrix models in forest dynamics: Araucaria in New Guinea, and Nothofagus in New Zeland. *Australian Journal of Ecology*, 4, 3–23.
- Falb DL, Leopold DJ. 1993.** Population dynamics of *Cypripedium candidum* Muhl. ex Willd., small white lady slipper, in a western New York fen. *Natural Areas Journal*, 13(2), 76–86.
- Flores-Palacios A, 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.
- García-González A, Damon A, Raventós J, Riverón-Giró FB, Mújica E, Solís-Montero L. 2017.** Impact of different shade coffee management scenarios, on a population of *Oncidium poikilostalix* (Orchidaceae), in Soconusco, Chiapas, Mexico. *Plant Ecology & Diversity*, 10(2-3): 185–196.
- García-Soriano R. 2003.** Demografía, manejo y conservación de *Artorima erubescens* en Oaxaca, orquídea endémica del sur de México. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma de Yucatán.
- Gravendeel B. 2013.** Collection and trade of wild-harvested orchids in Nepal. *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine*, 9(1): 64.

- Hágsater E, Soto-Arenas MA, Salazar-Chávez G, Jiménez-Machorro R, López-Rosas MA, Dressler RL. 2005.** Las Orquídeas de México. México, DF, 304 pp.
- Halbinger F, Soto AM. 1997.** Laelias of Mexico. Orquídea (Mex.) Volumen 15. Numero único. Revista del Herbario AMO.166 p.
- Harper JL. 1977.** Population biology of plants. *Population biology of plants*.
- Harvey HF. 1985.** Population biology and the conservation of rare plant species. Studies in plant demography: In White J(Ed)
- Hernández-Apolinar M. 1992.** Dinámica poblacional de *Laelia speciosa* (HBK) Schltr. (Orchidaceae). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, DF, México.
- Hernández-Apolinar M, Valverde T, Purata S. 2006.** Demography of *Bursera glabrifolia*, a tropical tree used for folk woodcrafting in southern Mexico: an evaluation of its management plan. *Forest Ecology and Management*, 223(1-3): 139–151.
- Hietz P, Briones O. 1998.** Correlation between water relations and within-canopy distribution of epiphytic ferns in a Mexican cloud forest. *Oecologia*, 114(3): 305–316.
- Hutchings MJ. 1991.** Monitoring plant populations: census as an aid to conservation. In *Monitoring for conservation and ecology*. Springer, Dordrecht. 61–76.
- Hutchings. 1987.** The population biology of the early spider orchid *ophrys sphegodes*
- INEGI. 2009.** Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos. Tenancingo, México. Clave geoestadística 15088.
- Jepson J. 2000.** The tree climber's companion. J. Jepson, Rt. 1. Box 546, Longville, USA.
- Kalish S, McPeck MA. 1993.** Extinction dynamics, population growth and seed banks. *Oecologia*, 95(3): 314–320.
- Kéry M, Gregg KB. 2003.** Effects of life - state on detectability in a demographic study of the terrestrial orchid *Cleistes bifaria*. *Journal of Ecology*, 91(2): 265–273.
- Kull T. 1998.** Fruit-set and recruitment in populations of *Cypripedium calceolus* L. in Estonia. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 126(1-2), 27–38.
- Larson RJ. 1992.** Population dynamics of *Encyclia tampensis* in Florida. *Selbyana*, 50–56.
- Mandujano MC, Montaña C, Franco M, Golubov J, Flores MA. 2001.** Integration of demographic annual variability in a clonal desert cactus. *Ecology*, 82(2): 344–359.
- Mildén M, Münzbergová Z, Herben T, Ehrlén J. 2006.** Metapopulation dynamics of a perennial plant, *Succisa pratensis*, in an agricultural landscape. *Ecological modelling*, 199(4): 464–475.

- Mondragon D, Calvo-Irabien, ML. 2006.** Seed dispersal and germination of the epiphyte *Tillandsia brachycaulos* (Bromeliaceae) in a tropical dry forest, Mexico. *The Southwestern Naturalist*, 51(4): 462–470.
- Mondragón D, Maldonado C, Aguilar SR. 2007.** Life history and demography of a twig epiphyte: a case study of *Erycina crista-galli* (Orchidaceae). *Selbyana*, 137–144.
- Mondragón D, Valverde T, Hernández AM. 2015.** Population ecology of epiphytic angiosperms: A review. *Tropical Ecology*, 56(1):1–39.
- Mondragón D. 2009.** Population viability analysis for *Guarianthe aurantiaca*, an ornamental epiphytic orchid harvested in Southeast México. *Plant species biology*, 24(1): 35–41.
- Mújica E, Raventós J, González E, Bonet A. 2013.** Long-term hurricane effects on populations of two epiphytic orchid species from Guanahacabibes Peninsula, Cuba. *Lankesteriana International Journal on Orchidology*, 13(1–2).
- Mújica EB. 2007.** Ecología de las orquídeas epífitas *Broughtonia cubensis* (Lindley) Cogniaux. *Dendrophylax lindenii* (Lindley) Bentham et Rolfe y *Encyclia bocourtii*. Mújica et Pupulin en el Cabo San Antonio, Península de Guanahacabibes, CUBA. Análisis espacio-temporal e implicaciones del impacto de un fenómeno atmosférico severo. Tesis Doctoral.
- Primack R, Stacy E. 1998.** Cost of reproduction in the pink lady's slipper orchid (*Cypripedium acaule*, Orchidaceae): an eleven-year experimental study of three populations. *American Journal of Botany*, 85(12): 1672–1679.
- Rasmussen HN. 1995.** Terrestrial orchids: from seed to mycotrophic plant. Cambridge University Press.
- Rasmussen HN, Whigham DF. 1993.** Seed ecology of dust seeds in situ: a new study technique and its application in terrestrial orchids. *American Journal of Botany*, 1374–1378.
- Raventós J, González E, Mújica E, Bonet A. 2015.** Transient population dynamics of two epiphytic orchid species after Hurricane Ivan: Implications for management. *Biotropica*, 47(4): 441–448.
- Salazar-Rojas V, Herrera-Cabrera E, Flores-Palacios A, Ocampo-Fletes I. 2007.** Traditional use and conservation of the “Calaverita” *Laelia anceps* subsp. *dawsonii* f. *chilapensis* Soto-Arenas at Chilapa, Guerrero, México. *Lankesteriana*, 7(1-2): 368–370.
- Schmidt G, Zotz G. 2000.** Herbivory in the epiphyte, *Vriesea sanguinolenta* Cogn. & Marchal (Bromeliaceae). *Journal of Tropical Ecology*, 16.6 (2000): 829–839.

- Shefferson RP. 2006.** Survival costs of adult dormancy and the confounding influence of size in lady's slipper orchids, genus *Cypripedium*. *Oikos*, 2: 253–262.
- Silvertown J, Franco M, Menges E. 1996.** Interpretation of elasticity matrices as an aid to the management of plant populations for conservation. *Conservation Biology*, 10(2): 591–597.
- Singh SP. 1998.** Chronic disturbance, a principal cause of environmental degradation in developing countries. *Environmental conservation*, 25(1):1–2.
- Solano Gómez R, Cruz Lustre G, Martínez Feria A, Lagunez Rivera L. 2010.** Plantas utilizadas en la celebración de la semana santa en Zaachila, Oaxaca, México. *Polibotánica*, (29): 263–279.
- Soto-Arenas MA, Solano-Gómez R, Hágsater E. 2007.** Risk of extinction and patterns of diversity loss in Mexican orchids. *Lankesteriana International Journal on Orchidology*, 7(1–2).
- Swa RM, Regan HM, Keith DA, Regan TJ, Ooi MKJ. 2012.** Niche models tell half the story; spatial context and life-history traits influence species responses to global change.
- Tremblay RL, Hutchings MJ. 2003.** Population dynamics in orchid conservation: a review of analytical methods based on the rare species *Lepanthes eltoroensis*. *Orchid conservation. Kota Kinabalu: Natural History Publications (Borneo)*, 183–204.
- Tremblay RL, Ackerman JD. 2001.** Gene flow and effective population size in *Lepanthes* (Orchidaceae): a case for genetic drift. *Biological Journal of the Linnean Society*, 72(1): 47–62.
- Tremblay RL, Bateman AP, Brown A, Hachandourian M, Hutchings MJ, Kell S, Whigham DF. 2007.** Density induced rates of pollinaria removal and deposition in the purple enamel orchid *Elythranthera brunonis* (Endl.) AS George.
- Tremblay RL, Hutchings MJ. 2003.** Population dynamics in orchid conservation: a review of analytical methods based on the rare species *Lepanthes eltoroensis*. *Orchid conservation. Kota Kinabalu: Natural History Publications (Borneo)*, 183–204.
- Tremblay RL. 1997.** *Lepanthes caritensis*, an endangered orchid: no sex, no future?. *Selbyana*, 160-166.
- Tremblay RL. 1997.** Morphological variance among populations of three tropical orchids with restricted gene flow. *Plant Species Biology*, 12(2-3): 85–96.
- van Groenendael J, de Kroon H, Caswell H. 1988.** Projection matrices in population biology. *Trends in ecology & evolution*, 3(10): 264–269.

- Volis S, Bohrer G, Oostermeijer G, Van Tienderen P. 2005.** Regional consequences of local population demography and genetics in relation to habitat management in *Gentiana pneumonanthe*. *Conservation Biology*, 19(2): 357–367.
- Watson MA. 1984.** Developmental constraints: effect on population growth and patterns of resource allocation in a clonal plant. *The American Naturalist*, 123(3): 411–426.
- Wells TCE. 1991.** Demographic and biological studies on *Ophrys apifera*: some results from a 10 years study. *Population ecology of terrestrial orchids*.
- Wheeler BD, Lambley PW, Geeson J. 1998.** *Liparis loeselii* (L.) Rich. in eastern England: constraints on distribution and population development. *Botanical journal of the Linnean Society*, 126(1-2): 141–158.
- Whigham DF, O'Neill JP. 1991.** Dynamics of flowering and fruit production in two eastern North American terrestrial orchids, *Tipularia discolor* and *Liparis lilifolia*.
- White PS, Pickett ST. 1985.** Natural disturbance and patch dynamics: An introduction. *Unknown Journal*, 3–13.
- Winkler M, Hülber K, Hietz P. 2007.** Population dynamics of epiphytic bromeliads: life strategies and the role of host branches. *Basic and Applied Ecology*, 8(2): 183–196.
- Winkler M, Hülber K, Hietz P. 2009.** Population dynamics of epiphytic orchids in a metapopulation context. *Annals of Botany*, 104(5): 995-1004.
- Zimmerman JK, Whigham DF. 1992.** Ecological functions of carbohydrates stored in corms of *Tipularia discolor* (Orchidaceae). *Functional Ecology*, 575–581.
- Zimmerman JK. 1990.** Role of pseudobulbs in growth and flowering of *Catasetum viridiflavum* (Orchidaceae). *American Journal of Botany*, 533–542
- Zotz G, Schmidt G. 2006.** Population decline in the epiphytic orchid *Aspasia principissa*. *Biological Conservation*, 129(1): 82–90.
- Zotz G. 1995.** How fast does an epiphyte grow?. *Selbyana*, 150–154.
- Zotz G. 1998.** Demography of the epiphytic orchid, *Dimerandra emarginata*. *Journal of Tropical Ecology*, 14(6): 725–741.
- Zotz G. 2005.** Vascular epiphytes in the t'lemperate zones, a review. *Plant Ecology*, 176(2): 173–183.

Tabla 1. Categorías definidas de acuerdo a la biomasa acumulada en plantas de *L. autumnalis*

Categoría	Estadio	Intervalos de tamaño para las categorías (g)
P	Plántulas	Un sólo pseubulbo
J1	Juveniles 1	< 20 g
J2	Juveniles 2	20-30 g
A1	Adulto 1	31-50 g
A2	Adulto 2	>50 g

Tabla 2. Modelo megamatricial, donde F = fecundidad de cada categoría; L = número de individuos que permanecen en una misma categoría; G = número de individuos que transitaron a la siguiente categoría; R = número de individuos que retroceden a una categoría anterior.

Población Categoría (n_{t+1})	Cumbre					Tecomatlán				
	P	J1	(n_t)			P	J1	(n_t)		
			J2	A1	A2			J2	A1	A2
P	L_{PP}	F_{J1}	F_{J2}	F_{A1}	F_{A2}	0	0	0	0	0
J1	G_{PJ1}	L_{J1J1}	R_{J2J1}	R_{A1J1}	R_{A2J1}	0	0	0	0	0
J2	G_{PJ2}	G_{J1J2}	L_{J2J2}	R_{A1J2}	R_{A2J2}	0	0	0	0	0
A1	G_{PA1}	G_{J1A1}	G_{J2A1}	L_{A1A1}	R_{A2A1}	0	0	0	0	0
A2	G_{PA2}	G_{J1A2}	G_{J2A2}	G_{A1A2}	L_{A2A2}	0	0	0	0	0
P	0	0	0	0	0	L_{PP}	F_{J1}	F_{J2}	F_{A1}	F_{A2}
J1	0	0	0	0	0	G_{PJ1}	L_{J1J1}	R_{J2J1}	R_{A1J1}	R_{A2J1}
J2	0	0	0	0	0	G_{PJ2}	G_{J1J2}	L_{J2J2}	R_{A1J2}	R_{A2J2}
A1	0	0	0	0	0	G_{PA1}	G_{J1A1}	G_{J2A1}	L_{A1A}	R_{A2A1}
A2	0	0	0	0	0	G_{PA2}	G_{J1A2}	G_{J2A2}	G_{A1A2}	L_{A2A2}

Tabla 3. Matrices anuales de transición y tasa de crecimiento en dos años de muestreo para dos poblaciones de *Laelia autumnalis*.

	Categoría (n_{t+1})	Cumbre (3)					λ	Tecomatlán (4)					Λ
		Categoría (n_t)						Categoría (n_t)					
		P	J1	J2	A1	A2		P	J1	J2	A1	A2	
2015-2016	P	0.000	0.000	0.000	211.265	184.857	1.197	0.000	0.000	0.000	1.00E-06	1.00E-06	0.997
	J1	0.064	0.960	0.000	0.000	0.000		0.064	0.813	0.000	0.000	0.000	
	J2	0.000	0.040	0.977	0.000	0.000		0.000	0.063	0.875	0.032	0.000	
	A1	0.000	0.000	0.023	0.997	0.000		0.000	0.000	0.125	0.903	0.000	
	A2	0.000	0.000	0.000	0.003	0.997		0.000	0.000	0.000	0.065	0.997	
	Qx	0.936	0.000	0.000	0.000	0.003		0.936	0.125	0.000	0.000	0.003	
2016-2017	P	0.000	0.000	201.662	1.00E-06	1.00E-06	1.795	0.000	0.000	0.000	1.00E-06	1.00E-06	0.997
	J1	0.064	0.875	0.000	0.000	0.000		0.064	0.846	0.000	0.000	0.000	
	J2	0.000	0.125	0.818	0.000	0.000		0.000	0.154	0.739	0.032	0.000	
	A1	0.000	0.000	0.182	0.872	0.000		0.000	0.000	0.174	0.871	0.000	
	A2	0.000	0.000	0.000	0.128	0.997		0.000	0.000	0.000	0.097	0.997	
	Qx	0.936	0.000	0.000	0.000	0.003		0.936	0.000	0.087	0.000	0.003	
Promedio	P	0.000	0.000	100.831	105.632	92.428	1.545	0.000	0.000	0.000	1.00E-06	1.00E-06	0.997
	J	0.064	0.918	0.000	0.000	0.000		0.064	0.828	0.000	0.000	0.000	
	Pr	0.000	0.082	0.898	0.000	0.000		0.000	0.103	0.809	0.032	0.000	
	A1	0.000	0.000	0.102	0.889	0.000		0.000	0.000	0.149	0.887	0.000	
	A2	0.000	0.000	0.000	0.111	0.997		0.000	0.000	0.000	0.081	0.997	
	Qx	0.936	0.000	0.000	0.000	0.003		0.936	0.069	0.043	0.000	0.003	

Tabla 4. Estudios demográficos realizados en diferentes especies de orquídeas donde se ha determinado la tasa de crecimiento poblacional y poblaciones con diferente presión de colecta.

Especie	Lambda (λ)	Situación de la población	Autor(es)
<i>Prosthechea karwinskii</i>	0.966	Presión de colecta alto	Dutra-Elliot, 2014
<i>Prosthechea karwinskii</i>	1.024	Presión de colecta medio	Dutra-Elliot, 2014
<i>Prosthechea karwinskii</i>	1.110	Presión de colecta bajo	Dutra-Elliot, 2014
<i>Lepanthes caritensis</i>	0.995	--	Tremblay, 1997
<i>Lephanthes eltoroensis</i>	1.003	--	Tremblay y Hutchings, 2003
<i>Guaianthe aurantiaca</i>	0.988	--	Mondragón, 2009
<i>Aspasia principissa</i>	0.920	--	Zotz & Schmidt, 2006
<i>Aartorima erubescens</i>	1.024	--	García-Soriano, 2003
<i>Laelia speciosa</i>	1.170	--	Hernández-Apolinar, 1992

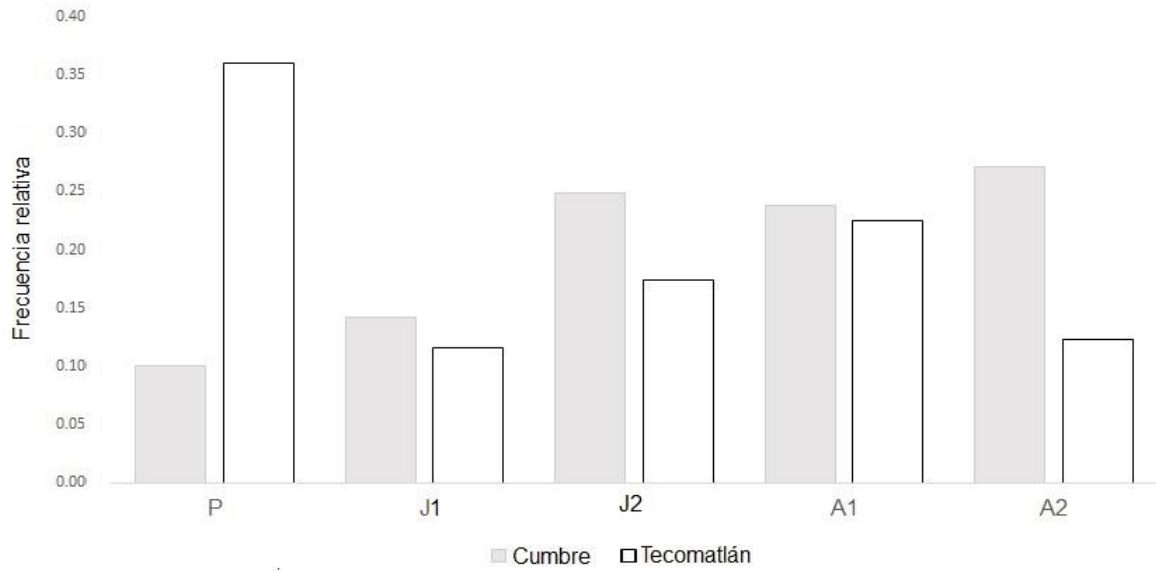


Figura 1. Estructura poblacional de *Laelia autumnalis* en dos poblaciones con diferente intensidad de extracción Cumbre y Tecamatlán, en dos periodos de muestreo 2015-2017.

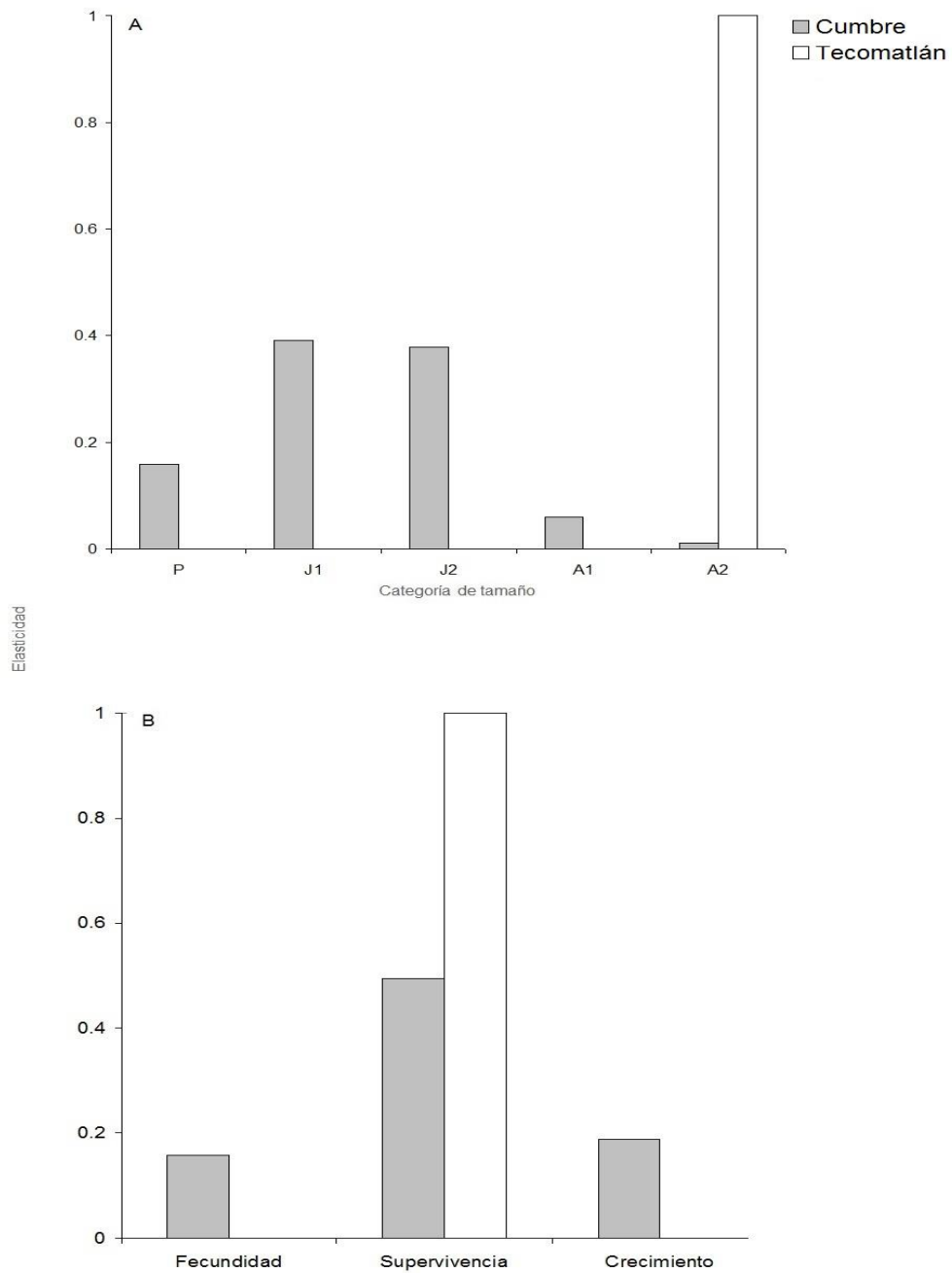


Figura 2. Valores promedio de elasticidad por categoría de tamaño (A) y proceso demográfico (B) para las matrices de transición poblacional (con diferentes intensidades de extracción) de *L. autumnalis*.

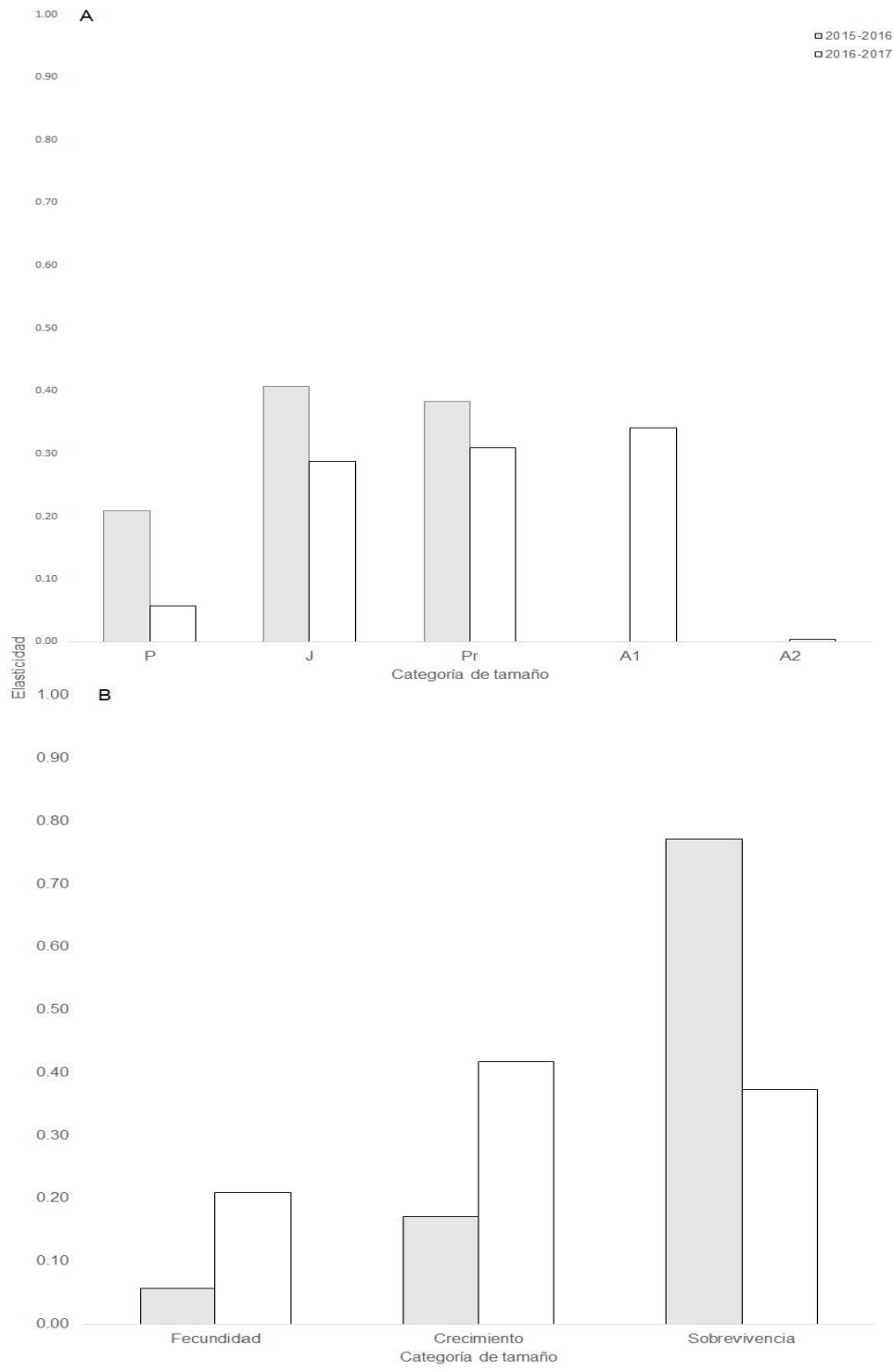


Figura 3. Valores promedio de elasticidad global por categoría de tamaño (A) y proceso demográfico (B) en dos periodos de muestreo para la población de *L. autumnalis* en el Estado de México.

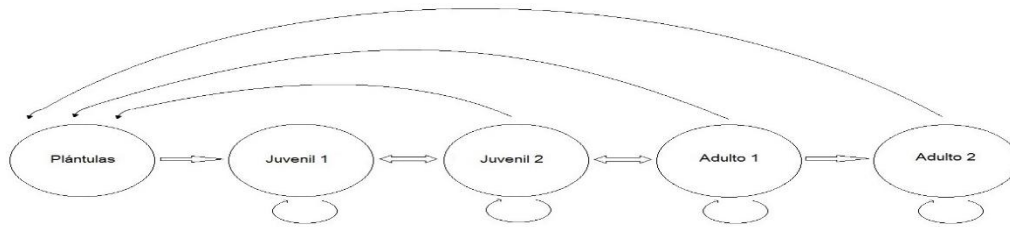


Figura 4. Ciclo de vida de *Laelia autumnalis* con base a categorías de plantas basadas en biomasa, considerando eventos demográficos de poblaciones con diferente intensidad de extracción en dos temporadas de muestreo. Flechas superiores delgadas muestran las categorías que produjeron semillas y por lo tanto plántulas, flechas gruesas entre círculos (categorías) indican: a) flecha con una sola dirección indica el paso de la categoría a una siguiente y b) flecha con dos direcciones indica probabilidades de transición a la siguiente categoría, pero también probabilidades de retrogresión a una categoría anterior en el siguiente periodo. Semi círculo abierto debajo de las categorías indica permanencia en el mismo estadio en la siguiente temporada de muestreo.

CAPÍTULO VI

DISCUSIÓN GENERAL

La extracción crónica de RFNM puede ocasionar la desaparición de estos productos, para evitarla, es necesario entender los efectos de la extracción en los individuos y en las poblaciones. Este trabajo, constituye una investigación completa para entender aspectos básicos de la biología de *Laelia autumnalis* y proponer estrategias de manejo, que podrían ser usadas en otras orquídeas epifitas.

En el área de estudio, las poblaciones de *Laelia autumnalis* han sido y son actualmente afectadas por la extracción ilegal, con base en esto la hipótesis general fue que las poblaciones naturales de *Laelia autumnalis*, han sido afectadas por factores antropogénicos como la extracción ilegal, lo cual probablemente ha influido en su desempeño individual, así como en su distribución, abundancia y dinámica poblacional. En general, los resultados de esta investigación sugieren efectos negativos de la extracción sobre el desempeño individual y la dinámica poblacional de *Laelia autumnalis*.

Se sabe que la familia Orchidaceae está ampliamente distribuida en todo el mundo (Dressler, 1993), pero sus especies tienen poblaciones pequeñas y se distribuyen de forma aislada y dispersa (Ackerman, 1986). Por otro lado, requieren de una asociación micorrízica obligada para germinar y sobrevivir (Rasmussen, 1995), tienen sistemas de polinización especializados (Van der Pijl y Dodson, 1996; Tremblay et al. 2005) y las poblaciones de sus polinizadores generalmente son reducidas, agregado a ello, sus flores en su gran mayoría no ofrecen recompensa, por lo que la producción de frutos también es baja (Neiland y Wilcock, 1998). Además de las características biológicas propias de la familia,

este grupo de plantas es vulnerable al disturbio (Turner et al. 1994; Wolf, 2005), especialmente a la sobreexplotación de sus poblaciones (Mondragón, 2009), por ser ampliamente utilizadas en todo el mundo para fines ornamentales principalmente (Ghorbani et al. 2014; Subedi et al. 2013; Singh, 2008; Phelps y Webb, 2015; Vermeulen et al. 2014; Hinsley et al. 2015; Flores-Palacios y Valencia-Díaz, 2007; Cruz-García et al. 2015; Emeterio-Lara et al. 2016), y este factor ha puesto en peligro la existencia de varias especies de orquídeas. *Laelia autumnalis* al ser una especie con valor cultural en México (Halbinger y Soto, 1997) enfrenta problemas de conservación de sus poblaciones porque éstas están sujetas a extracción, y a pesar de que se distribuye a lo largo del Eje Volcánico Transversal (Halbinger y Soto, 1997) y no se encuentra dentro de alguna categoría de riesgo, en el sur del Estado de México es la especie de mayor demanda y por lo tanto la más extraída de su hábitat natural (Emeterio-Lara et al. 2016), incluso para ser comercializada en otros estados de la república (Flores-Palacios y Valencia-Díaz, 2007).

Los resultados obtenidos en el presente estudio evidencian que la extracción constante de plantas de *L. autumnalis* tiene como consecuencias inmediatas, primero al extraer plantas reproductivas completas se disminuye el tamaño de las poblaciones naturales, razón por la cual seguramente en Tecamatlán 1, población con mayor intensidad de extracción (4), la densidad de plantas por árbol (4.5 ± 4.6 / árbol) fue una de las más bajas, comparada con la población de cumbre 2 (9.1 ± 4.6 / árbol), sitio con menor intensidad de extracción (0). Datos similares reportó Hernández-Apolinar (1992), en la población de extracción alta (Tecamatlán 1), donde registró la densidad más baja (0.34 plantas / m^2). Al disminuir el número de plantas reproductivas, a su vez disminuye la probabilidad de producción de flores y frutos, seguramente esta ha sido una de las razones por las cuales en la población de mayor intensidad de extracción (Tecamatlán 1), no hubo

producción de frutos. Sin embargo, es necesario considerar que la fecundidad también está relacionada con diversos factores como el sistema reproductivo de *Laelia autumnalis*, que al ser una especie autocompatible alógama, necesita de polinizadores y en el área de estudio presenta baja producción natural de frutos (0.01%). Este factor, está regulado por la ausencia de recompensas para los polinizadores, como se ha reportado en otras especies de orquídeas Epidendroideae (Neiland y Wilcock, 1998), como *Laelia speciosa* (Kunth) Schltr con 15% (Hernández-Apolinar 1992), *Lepanthes wendlandii* Reichb. f. (11.6%), *Epidendrum ciliare* L. (8.6%), *Stelis* sp. (8.0%), *Encyclia cordigera* (H.B.K) Dressler (7.0%), *Ionopsis utricularioides* (Sw.) Lindl. (6.1%), *Dendrobium infundibulum* Lindl. (3.4%) (Neiland y Wilcock, 1998) y *Cyrtopodium polyphyllum* (1-2%) (Pansarin et al. 2008). Así mismo, las poblaciones naturales de las abejas de género *Bombus*, que son los insectos polinizadores de *L. autumnalis*, pueden estar afectadas por el uso generalizado de insecticidas utilizados en la intensa actividad florícola del área de estudio, lo cual se ha registrado en otras regiones (Desneux et al. 2007; Pauw & Bond, 2011).

En segundo lugar, al fraccionar y extraer los dos pseudobulbos más jóvenes de plantas reproductivas, nuestros resultados revelan que la planta pierde biomasa y los recursos almacenados en las estructuras removidas (Zimmerman, 1990; Zimmerman y Whigham, 1992), seguramente por ello en este trabajo encontramos que en el sitio de mayor extracción (Tecomatlán) conforme crecen las plantas acumulan menor biomasa. La práctica constante de extracción debilita a la planta y disminuye sus probabilidades de supervivencia hasta en 50% como se reportó en *Tipularia discolor* (Snow & Whigham, 1989) después de una severa defoliación. Una planta de *L. autumnalis* fragmentada, con al menos seis pseudobulbos restantes, tienen altas probabilidades de sobrevivir. En el caso del crecimiento la RGR fue baja y a pesar de que las plantas una vez seccionadas utilizan sus

recursos para crecer, la recuperación en dos años aún está por debajo de la biomasa removida. Datos similares se reportaron para *Tipularia discolor*, donde después de tres años de defoliación moderada (50%), la biomasa del nuevo cormo disminuyó significativamente en un 48% (Whigham, 1989). Sin embargo, el efecto inmediato más importante de la práctica de extracción fue a nivel de reproducción, ya que después del seccionamiento, las plantas disminuyeron su probabilidad de florecer a sólo 6.7%. Considerando que las plantas de Tecamatlán, acumulan menor biomasa, entonces tardarán más tiempo en reproducirse. Resultados similares se reportaron en *Catasetum viridiflavum*, donde las plantas produjeron menor número de inflorescencias (Zimmerman, 1990), de igual forma, Whigham (1984) reportó producción nula de flores en *Tipularia discolor*.

Nuestros resultados sugieren que estos efectos individuales pueden influir en el comportamiento demográfico de las poblaciones de orquídeas sujetas a más de cuatro años de extracción continua. En algunas especies de orquídeas terrestres se han visto que el disturbio las favorece, pero en estas especies el disturbio que las favorece disminuye la abundancia o la capacidad competitiva de otras herbáceas (Coates et al. 2006; Calder et al. 1989; Wheeler et al. 1998), en cambio, la extracción de pseudobulbos en orquídeas epífitas es una forma de disturbio crónico que actúa directamente sobre las plantas (no sobre su entorno) y puede disminuir la tasa de crecimiento poblacional, como se registró en este trabajo para la población de Tecamatlán, que a pesar de tener una tasa de crecimiento cercana al equilibrio ($\lambda = 0.997$), presenta decrecimientos anuales del 0.3%. De igual forma, la tasa de crecimiento de *Prosthechea karwinskii* disminuyó ($\lambda = 0.976 - 0.967$) conforme aumentó la presión de colecta (Dutra-Elliott, 2014). Resultados similares se registraron en otros trabajos donde las poblaciones enfrentan algún tipo de disturbio; por ejemplo, en *Oncidium poikilostalix*, lambda decrece a valores menores a uno ($\lambda = 0.843 -$

0.966) conforme incrementó la remoción de plantas de los cafetos, práctica común en agroecosistemas (García-González et al. 2017). Otro ejemplo es en la orquídea *Broughtonia cubensis* (0.998), la cual también disminuyó su tasa de crecimiento después del huracán Ivan (Mujica et al. 2013).

A pesar del valor menor a uno de lambda en Tecomatlán, la sobrevivencia fue el proceso demográfico con mayor contribución a la tasa de crecimiento, como ya se ha reportado para epífitas (Zotz et al. 2005; Zotz y Schmidt, 2006; winkler et al. 2007), así que esta población podría mantenerse en el tiempo; sin embargo la mortalidad de plantas juveniles, la baja densidad (12%) de adultos 2 y las retrogresiones de adultos 1 que se observaron, podrían representar riesgos si los valores incrementan. La baja densidad de adultos reproductivos puede estar regulada por la extracción en al menos los últimos cinco años, aspecto que al mismo tiempo influye en la disminución de las inflorescencias potenciales a ser polinizadas. Este hecho, aumenta las posibilidades de que se presenten cruza endógamas y los frutos de autocruza tienen menor número de semillas viables y en ellos disminuye la adecuación hasta en un 63% en el número de plántulas (Bowles et al. 2002; Emeterio-Lara et al. 2018).

Aún después del establecimiento, las plántulas enfrentan el reto de la supervivencia definida por factores como el daño mecánico, depredación (Hutchings, 1989) o por desecación, como se reportó en *D. emarginata*, debido a que el mayor porcentaje de muerte de orquídeas (<50%) en esta categoría ocurre en la primera temporada seca después de la germinación (Zotz, 1998). Las plantas en condiciones de estrés hídrico pueden sacrificar ciertas estructuras como hojas o pseudobulbos viejos, sin embargo las plantas pequeñas no tienen esta opción por lo que son las más vulnerables a la desecación (Zotz, 1998). Esto

coincide con lo obtenido en este trabajo, donde la mayor mortalidad (94%) se observó en plántulas que no lograron sobrevivir un año después de haber germinado.

Nuestros resultados sugieren que el mantenimiento de la población de mayor intensidad de extracción depende en mayor medida del crecimiento vegetativo, a diferencia de Cumbre, donde la población se está manteniendo tanto por crecimiento vegetativo (módulos) como por plántulas. Aunque este comportamiento demográfico podrían ser diferente entre diferentes épocas, nuestro diseño permite sugerir que las diferencias entre poblaciones son ocasionadas por el manejo extractivo ya que: i.- se compararon las dinámicas poblacionales simultáneamente entre dos poblaciones con extracciones, ii.- el experimento de extracción muestra que la extracción inhibe la reproducción y disminuye el crecimiento, lo que explicaría porque en la población de mayor intensidad de extracción hay retrocesos en tamaño y la menor oferta de flores ocasiona una menor probabilidad de producir al menos un fruto. De continuar con la extracción en la zona, las poblaciones estarían más amenazadas, como ya ha sucedido con poblaciones de *L. speciosa*, *Barkeria scandens* y *Laelia superbiens* en otras regiones de México (Hágsater et al. 2005; Soto-Arenas et al. 2007; Salazar-Rojas et al. 2007).

El manejo de los recursos naturales requiere tomar medidas basadas en estudios científicos. Sin embargo, nunca hay suficientes estudios. Michael Soule (1986), en su libro “Conservation Biology: the science of Scarcity and diversity, señala que los biólogos de la conservación deben tomar las mejores medidas para la conservación, basados en los mejores conocimientos disponibles. Aunque hacen falta más estudios, los resultados aquí obtenidos demuestran parte del efecto de la extracción sobre el desempeño individual y poblacional de *L. autumnalis*. Asimismo, se puede recomendar:

1.- Ejecutar un plan de trabajo con las autoridades responsables de la vigilancia ambiental en la zona, los colectores y comerciantes de *Laelia autumnalis*, para mostrar los efectos de las prácticas de extracción que están realizando y proponer las siguientes medidas de mitigación y manejo.

2.- Armonizar la extracción con los tiempos de recuperación de las plantas, dando ciclos de cuatros años entre cosechas y restringiendo la cosecha a plantas grandes que tengan varios frentes de crecimiento.

3.- Confiscar las secciones de plantas de *Laelia autumnalis* de los comerciantes que no cuenten con permisos de extracción.

4.- Reintroducir al bosque las secciones confiscadas. Para mejorar el éxito de éstas, estudiar mecanismos de abonado *in situ*. En su defecto, promover el cultivo en traspatio de secciones confiscadas.

5.- Para ayudar a la recuperación de poblaciones donde la intensidad de colecta ha sido alta, vedar estas por al menos 5 años y en ellas, asistir la producción de frutos con cruza manuales entre plantas genéticamente diferentes.

6.- Continuar el monitorear de las poblaciones aquí estudiadas y de otras, para su vigilancia y garantizar la permanencia de la especie en la zona.

Referencias

- Ackerman J. 1986.** Systems in orchids. *Lindleyana*, 1(2): 108–113
- Bowles ML, Jacobs KA, Zettler LW, Delaney TW. 2002.** Crossing effects on seed viability and experimental germination of the federal threatened *Platanthera leocophea* (Orchidaceae). *Rodora*. 14:30
- Calder D, Cropper SC, Tonkinson D. 1989.** The ecology of *Thelymitra epipactoides* F Muell (Orchidaceae) in Victoria, Australia, and the implications for management of the species. *Australian Journal of Botany*, 37(1): 19–32.
- Coates F, Lunt ID, Tremblay RL. 2006.** Effects of disturbance on population dynamics of the threatened orchid *Prasophyllum correctum* DL Jones and implications for grassland management in south-eastern Australia. *Biological Conservation*, 129(1): 59–69.
- Cruz-García G, Lagunez-Rivera L, Chavez-Angeles MG, & Solano-Gomez R. 2015.** The Wild Orchid Trade in a Mexican Local Market: Diversity and Economics. *Economic Botany*, 4: 291–305.
- Desneux N, Decourtye A, Delpuech JM. 2007.** The sublethal effects of pesticides on beneficial arthropods. *Annu Rev Entomol* 52:81–106.
- Dressler RL. 1993.** Phylogeny and classification of the orchid family. Dioscorides Press, Oregon. 301p.
- Emeterio-Lara A, Palma-Linares V, Vázquez-García LM, Mejía-Chávez J. 2016** Usos y comercialización de orquídeas silvestres en la región sur del Estado de México. *Polibotánica*, 42: 197–214.
- Emeterio-Lara A, García-Franco JG, Hernández-Apolinar M, Mora-Herrera ME, Toledo-Hernández VH, Valencia-Díaz S, Flores-Palacios A. 2018.** Endogamy costs and reproductive biology of *Laelia autumnalis*, an endemic orchid of Mexico. *Plant Ecology*, 219(12):1423–1434
- Flores-Palacios A, 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.
- García-González A, Damon A, Raventós J, Riverón-Giró FB, Mújica E, Solís-Montero L. 2017.** Impact of different shade coffee management scenarios, on a population of

- Oncidium poikilostalix* (Orchidaceae), in Soconusco, Chiapas, Mexico. *Plant Ecology & Diversity*, 10(2-3): 185–196.
- Ghorbani A, Gravendeel B, Naghibi F, de Boer H. 2014.** Wild orchid tuber collection in Iran: a wake-up call for conservation. *Biodiversity and conservation*, 23(11):2749–60.
- Hágsater E, Soto-Arenas MA, Salazar-Chávez G, Jiménez-Machorro R, López-Rosas MA, Dressler RL. 2005.** Las Orquídeas de México. México, DF, 304 pp.
- Halbinger F, Soto M. 1997.** Laelias of Mexico. *Orquídea* (México, DF), 15: 1–160.
- Hernández-Apolinar M. 1992.** Dinámica poblacional de *Laelia speciosa* (HBK) Schltr. (Orchidaceae). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, DF, México.
- Hinsley A, Verissimo D, Roberts DL. 2015.** Heterogeneity in consumer preferences for orchids in international trade and the potential for the use of market research methods to study demand for wildlife. *Biological Conservation*, 190: 80-86.
- Hutchings MJ. 1991.** Monitoring plant populations: census as an aid to conservation. In *Monitoring for conservation and ecology*. Springer, Dordrecht. 61–76.
- Mondragón D. 2009.** Population viability analysis for *Guarianthe aurantiaca*, an ornamental epiphytic orchid harvested in Southeast México. *Plant species biology*, 24(1): 35–41.
- Mujica E, Raventós J, González E, Bonet A. 2013.** Long-term hurricane effects on populations of two epiphytic orchid species from Guana hacabibes Peninsula, Cuba. *Lankesteriana International Journal on Orchidology*, 13(1-2): 47–55.
- Neiland MRM, Wilcock CC. 1998.** Fruit set, nectar reward, and rarity in the Orchidaceae. *American Journal Botany*, 85:1657–1671.
- Pansarin LM, Pansarin ER, Sazima M. 2008.** Reproductive biology of *Cyrtopodium polyphyllum* (Orchidaceae): a Cyrtopodiinae pollinated by deceit. *Plant Biology* 10:650–659.
- Pauw A, Bond WJ. 2011.** Mutualisms matter: pollination rate limits the distribution of oil-secreting orchids. *Oikos*, 120:1531–1538.
- Phelps J, Webb EL. 2015.** “Invisible” wildlife trades: Southeast Asia’s undocumented illegal trade in wild ornamental plants. *Biological Conservation*, 186: 296-305.

- Rasmussen HN. 1995.** Terrestrial orchids: from seed to mycotrophic plant. Cambridge University Press.
- Salazar-Rojas V, Herrera-Cabrera E, Flores-Palacios A, Ocampo-Fletes I. 2007.** Tradicional use and conservation of the “Calaverita” *Laelia anceps* subs. *dawsonii* f. *chilapensis* Soto-Arenas at Chilapa, Guerrero, México. *Lankesteriana*, 7(1-2): 368–370.
- Singh SP. 1998.** Chronic disturbance, a principal cause of environmental degradation in developing countries. *Environmental conservation*, 25(1):1–2.
- Snow AA, Whigham DF. 1989.** Costs of flower and fruit production in *Tipularia discolor* (Orchidaceae). *Ecology*, 70(5):86–1293.
- Soto-Arenas MA, Solano-Gómez R, Hágsater E. 2007.** Risk of extinction and patterns of diversity loss in Mexican orchids. *Lankesteriana International Journal on Orchidology*, 7(1–2).
- Subedi A, Kunwar B, Choi Y, Dai, Y, van Andel T, Chaudhary RP, de Boer HJ, Gravendeel B. 2013.** Collection and trade of wild-harvested orchids in Nepal. *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine*, 9(1): 64.
- Tremblay RL, Ackerman JD, Zimmerman JK, Calvo RN. 2005.** Variation in sexual reproduction in orchids and its evolutionary consequences: a spasmodic journey to diversification. *Biological Journal of the Linnean Society*, 84:1–54.
- Turner IM, Tan HT, Wee YC, Ibahim AB, Chew PT y Vliet G, Van. 1994.** C.I.T.E.S. and orchids a conflict between conservation an international trade. UK. pp 188–194.
- Van der Pijl L, Dodson CH. 1966.** Orchid flowers: their polli- nation and evolution. University of Miami Press, Miami
- Vermeulen JJ, Phelps J, Thavipoke P. 2014.** Notes on *Bulbophyllum* (Dendrobiinae; Epidendroideae; Orchidaceae): two new species and the dilemmas of species discovery via illegal trade. *Phytotaxa*, 184(1):012-022.
- Wheeler BD, Lambley PW, Geeson J. 1998.** *Liparis loeselii* (L.) Rich. in eastern England: constraints on distribution and population development. *Botanical journal of the Linnean Society*, 126(1-2): 141–158.

- Whigham DF. 1989.** The effects of experimental defoliation on the growth and reproduction of a woodland orchid *Tipularia discolor*. *Canadian Journal of Botany*, 68(8): 1812-1816.
- Winkler M, Hülber K, Hietz P. 2007.** Population dynamics of epiphytic bromeliads: life strategies and the role of host branches. *Basic and Applied Ecology*, 8(2): 183–196.
- Wolf JHD. 2005.** The response of epiphytes to anthropogenic disturbance of pine-oak forests in the highlands of Chiapas, Mexico. *Forest Ecology and Management*, 1: 376–393.
- Zimmerman JK, Whigham DF. 1992.** Ecological functions of carbohydrates stored in corms of *Tipularia discolor* (Orchidaceae). *Functional Ecology*, 575–581.
- Zimmerman JK. 1990.** Role of pseudobulbs in growth and flowering of *Catasetum viridiflavum* (Orchidaceae). *American Journal of Botany*, 533–542.
- Zotz G. 2005.** Vascular epiphytes in the temperate zones, a review. *Plant Ecology*, 176(2):
- Zotz G, Schmidt G. 2006.** Population decline in the epiphytic orchid *Aspasia principissa*. *Biological Conservation*, 129(1): 82–90.
- Zotz G. 1998.** Demography of the epiphytic orchid, *Dimerandra emarginata*. *Journal of Tropical Ecology*, 14(6): 725–741.



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS
DOCTORADO EN CIENCIAS NATURALES

Cuernavaca, Morelos a 6 de febrero de 2019

COMITÉ DE REVISION DE TESIS

Dr. Alejandro Flores Palacios (Tutor)
Dra. Mariana Hernández Apolinar
Dr. José Guadalupe García Franco
Dra. Susana Valencia Díaz
Dr. Víctor Hugo Toledo Hernández
Dr. Jonás Morales Linares
Dr. Rodolfo A. Solano Gómez

Tesis: Efecto de la extracción sobre la dinámica poblacional y desempeño individual de *Laelia autumnalis* (La Llave & Lex.) Lindl. en Tenancingo, Estado de México.

Alumno que la presenta a revisión: AUCENCIA EMETERIO LARA

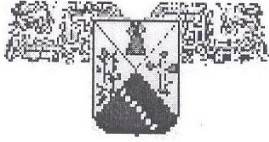
Programa: DOCTORADO EN CIENCIAS NATURALES

VOTO

El documento ha sido revisado y reúne los requisitos para editarse como TESIS por lo que es **APROBADO**

ATENTAMENTE


DR. JONAS MORALES LINARES



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS

DOCTORADO EN CIENCIAS NATURALES

Cuernavaca, Morelos a 7 de febrero de 2019

COMITÉ DE REVISION DE TESIS

Dr. Alejandro Flores Palacios (Tutor)
Dra. Mariana Hernández Apolinar
Dr. José Guadalupe García Franco
Dra. Susana Valencia Díaz
Dr. Víctor Hugo Toledo Hernández
Dr. Jonás Morales Linares
Dr. Rodolfo A. Solano Gómez

Tesis: Efecto de la extracción sobre la dinámica poblacional y desempeño individual de *Laelia autumnalis* (La Llave & Lex.) Lindl. en Tenancingo, Estado de México.

Alumno que la presenta a revisión: AUCENCIA EMETERIO LARA

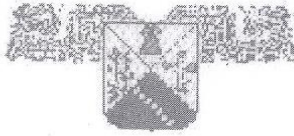
Programa: DOCTORADO EN CIENCIAS NATURALES

VOTO

El documento ha sido revisado y reúne los requisitos para editarse como TESIS por lo que es **APROBADO**

ATENTAMENTE


DRA. SUSANA VALENCIA DIAZ



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS

DOCTORADO EN CIENCIAS NATURALES

Cuernavaca, Morelos a 7 de Febrero de 2019

COMITÉ DE REVISION DE TESIS

Dr. Alejandro Flores Palacios (Tutor)
Dra. Mariana Hernández Apolinar
Dr. José Guadalupe García Franco
Dra. Susana Valencia Díaz
Dr. Víctor Hugo Toledo Hernández
Dr. Jonás Morales Linares
Dr. Rodolfo A. Solano Gómez

Tesis: Efecto de la extracción sobre la dinámica poblacional y desempeño individual de *Laelia autumnalis* (La Llave & Lex.) Lindl. en Tenancingo, Estado de México.

Alumno que la presenta a revisión: AUCENCIA EMETERIO LARA

Programa: DOCTORADO EN CIENCIAS NATURALES

VOTO

El documento ha sido revisado y reúne los requisitos para editarse como TESIS por lo que es **APROBADO**

ATENTAMENTE

DR. JOSE GUADALUPE GARCIA FRANCO



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS

DOCTORADO EN CIENCIAS NATURALES

Cuernavaca, Morelos a 8/02/2019

COMITÉ DE REVISION DE TESIS

Dr. Alejandro Flores Palacios (Tutor)
Dra. Mariana Hernández Apolinar
Dr. José Guadalupe García Franco
Dra. Susana Valencia Díaz
Dr. Víctor Hugo Toledo Hernández
Dr. Jonás Morales Linares
Dr. Rodolfo A. Solano Gómez

Tesis: Efecto de la extracción sobre la dinámica poblacional y desempeño individual de *Laelia autumnalis* (La Llave & Lex.) Lindl. en Tenancingo, Estado de México.

Alumno que la presenta a revisión: AUCENCIA EMETERIO LARA

Programa: DOCTORADO EN CIENCIAS NATURALES

VOTO

El documento ha sido revisado y reúne los requisitos para editarse como TESIS por lo que es **APROBADO**

ATENTAMENTE

DR. RODOLFO A. SOLANO GOMEZ



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS

DOCTORADO EN CIENCIAS NATURALES

Cuernavaca, Morelos a 8 de febrero de 2019

COMITÉ DE REVISION DE TESIS

Dr. Alejandro Flores Palacios (Tutor)

Dra. Mariana Hernández Apolinar

Dr. José Guadalupe García Franco

Dra. Susana Valencia Díaz

Dr. Víctor Hugo Toledo Hernández

Dr. Jonás Morales Linares

Dr. Rodolfo A. Solano Gómez

Tesis: Efecto de la extracción sobre la dinámica poblacional y desempeño individual de *Laelia autumnalis* (La Llave & Lex.) Lindl. en Tenancingo, Estado de México.

Alumno que la presenta a revisión: AUCENCIA EMETERIO LARA

Programa: DOCTORADO EN CIENCIAS NATURALES

VOTO

El documento ha sido revisado y reúne los requisitos para editarse como TESIS por lo que es **APROBADO**

ATENTAMENTE

DR. VICTOR HUGO TOLEDO HERNANDEZ



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS
DOCTORADO EN CIENCIAS NATURALES

Cuernavaca, Morelos a 8 febrero de 2019

COMITÉ DE REVISION DE TESIS

Dr. Alejandro Flores Palacios (Tutor)
Dra. Mariana Hernández Apolinar
Dr. José Guadalupe García Franco
Dra. Susana Valencia Díaz
Dr. Víctor Hugo Toledo Hernández
Dr. Jonás Morales Linares
Dr. Rodolfo A. Solano Gómez

Tesis: Efecto de la extracción sobre la dinámica poblacional y desempeño individual de *Laelia autumnalis* (La Llave & Lex.) Lindl. en Tenancingo, Estado de México.

Alumno que la presenta a revisión: AUCENCIA EMETERIO LARA

Programa: DOCTORADO EN CIENCIAS NATURALES

VOTO

El documento ha sido revisado y reúne los requisitos para editarse como TESIS por lo que es **APROBADO**

ATENTAMENTE

DRA. MARIANA HERNANDEZ APOLINAR



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS

DOCTORADO EN CIENCIAS NATURALES

Cuernavaca, Morelos a 11 de Febrero 2019

COMITÉ DE REVISION DE TESIS

Dr. Alejandro Flores Palacios (Tutor)

Dra. Mariana Hernández Apolinar

Dr. José Guadalupe García Franco

Dra. Susana Valencia Díaz

Dr. Víctor Hugo Toledo Hernández

Dr. Jonás Morales Linares

Dr. Rodolfo A. Solano Gómez

Tesis: **Efecto de la extracción sobre la dinámica poblacional y desempeño individual de *Laelia autumnalis* (La Llave & Lex.) Lindl.en Tenancingo, Estado de México.**

Alumno que la presenta a revisión: AUCENCIA EMETERIO LARA

Programa: DOCTORADO EN CIENCIAS NATURALES

VOTO

El documento ha sido revisado y reúne los requisitos para editarse como TESIS por lo que es **APROBADO**

ATENTAMENTE

DR. ALEJANDRO FLORES PALACIOS