



## Aspectos fenológicos y actividad del polinizador de una orquídea terrestre

Lilián Juárez<sup>1\*</sup>, Guadalupe Méndez-Dewar<sup>2</sup>, Martha Elena Nava-Tablada<sup>1</sup>

<sup>1</sup>El Colegio de Veracruz, Carrillo Puerto No. 26, C.P. 91000, Zona Centro, Xalapa, Veracruz, México. \*biologicaljuarez@gmail.com.

<sup>2</sup>Instituto de Ecología, A.C., Apartado Postal 63, C.P. 91000, Xalapa, Veracruz, México.

### RESUMEN

Se estudiaron aspectos de la fenología floral, vegetal y la actividad del polinizador de *Cyclopogon luteo-albus*, una orquídea terrestre asociada al bosque de niebla de la región central de Veracruz, México. Se marcaron 260 yemas florales de ocho inflorescencias en una población al interior del Parque Estatal "Francisco Javier Clavijero". El desarrollo de hojas nuevas se observó en la temporada de lluvias cuando abunda este recurso y la etapa de latencia fue más frecuente durante la época seca del año cuando hay mayor estrés hídrico. El periodo de floración fue durante el invierno cuando la caída de hojas de la mayoría de los árboles del bosque de niebla permite la entrada de luz al sotobosque. La formación de frutos de *C. luteo-albus* es relativamente rápida,  $12.5 \pm DS 6.6$  días en comparación con otras orquídeas terrestres tolerantes a la sombra lo cual podría deberse al mecanismo de autopolinización. Las flores registraron un tamaño de labelo máximo entre los días 13 y 18 de febrero, lo que coincidió con los días de mayor actividad del polinizador, la abeja *Caenaugochlora cupriventis* (Halictidae). Las abejas utilizan los mismos sitios de forrajeo para su reproducción, lo cual resalta la importancia de promover programas de conservación del hábitat, ya que de esta manera no solo se conserva a la especie focal "la orquídea", sino también a sus interacciones biológicas. Los estudios de fenología a largo plazo en *C. luteo-albus* podrían ser útiles ante los retos del cambio climático, ya que forma parte de la base de la red trófica, por lo cual, cualquier cambio en su fenología podría desencadenar otros hacia posteriores niveles tróficos.

**Palabras clave:** interacciones, hábitat, Orchidaceae, polinizador, Halictidae, latencia.

### ABSTRACT

Aspects of floral, plant phenology and pollinator activity of *Cyclopogon luteo-albus*, a terrestrial orchid associated with the Cloud Forests of the Central region of Veracruz, Mexico were studied. 260 flower buds were marked in eight inflorescences into the "Francisco Javier Clavijero" State Park population. The development of new leaves was observed in the rainy season when this resource is not limiting and latency stage was more common during the dry season when there is more water stress. The flowering period was during the winter when the leaves fall in most of the trees of the cloud forest allowing light to enter the undergrowth. Fruit formation is relatively fast,  $SD 12.5 \pm 6.6$  days compared to other shade-tolerant terrestrial orchids which could be due to the mechanism of self-pollination of *C. luteo-albus*. Flowers recorded maximum lip size between 13th and 18th February, coinciding with the highly activity days of the pollinator, the sweat bee *Caenaugochlora cupriventis* (Halictidae). This kind of bees use the same foraging area for sexual reproduction,

which highlights the importance of promoting conservation programs since the conserving the habitat of the focal species "the orchid", also retained their biological interactions. Studies of long-term phenology *C. luteo-albus* could be useful to climate change challenges, since plants are the basis of the food web which means that any changes in phenology could trigger other changes to trophic levels.

**Key words:** interactions, habitat, Orchidaceae, pollinator, Halictidae, dormancy.

## INTRODUCCIÓN

La fenología es un evento repetitivo de etapas de desarrollo que las plantas tienen como respuesta a los factores ambientales o próximos y factores bióticos o últimos (Lobo, *et al.* 2003). La fenología vegetativa, describe la temporalidad en el desarrollo de estructuras diferenciadas (botones foliares, hojas, ramas, etc., órganos de perennación o raíces) y es principalmente influenciada por los factores próximos como los cambios en la temperatura (Williams-Linera, 2003; 2007), el fotoperiodo (Rivera, *et al.* 2002) y la irradiación (Wright y van Schaik, 1994). Los factores últimos como las interacciones con los polinizadores, dispersores de frutos y semillas y patógenos, se relaciona más con la fenología floral (Mazer y Shick, 1991; Elzinga, *et al.* 2007). Los estudios fenológicos se pueden abordar en distintos niveles. A nivel de especie, se ha hipotetizado que la fenología de miembros del mismo taxa tienen patrones similares a pesar de su distribución geográfica (Kochmer y Handel, 1986). En una comunidad, el desfase en la floración se ha atribuido a variables climáticas y a mecanismos de coexistencia al disminuirse la competencia por polinizadores (Bawa, 1983). A nivel población, los factores ambientales se han relacionado directamente con la fenología vegetativa (Wells y Willems, 1991), mientras que la fenología floral con la combinación tanto de factores ambientales como los asociados con las interacciones biológicas. En este sentido, los estudios con interacciones planta-polinizador han mostrado que la frecuencia de visitas de los polinizadores responde a la abundancia de las flores (Rathcke y Lacey, 1985; Cozzolino y Widmer, 2005); esto influye en la adecuación de la planta, ya que los polinizadores promueven el flujo genético entre las poblaciones y mantienen su viabilidad a largo plazo (Brigham y Schwartz, 2003; Jersákova y Malínova, 2007; Ferrer, *et al.* 2004).

Uno de los grupos vegetales que se caracteriza por tener interacciones múltiples y marcadas fluctuaciones en sus poblaciones son las orquídeas; una de las familias de angiospermas más biodiversas (~25,000 especies), en su mayoría de hábito epífita y alrededor del 30% de hábito terrestre (Dressler, 2005). En México, la mayor diversidad de la orquideoflora (~60%) se encuentra en el bosque de niebla (Hágsater, *et al.* 2005), un tipo de vegetación que se caracteriza por una alta diversidad biológica por unidad de área y servicios ambientales que provee (Rzedowski, 1996; Martínez, *et al.* 2009; Murrieta-Galindo, *et al.* 2013), pero en la actualidad este hábitat se encuentra en peligro de desaparecer, ya que presenta uno de los niveles más elevados de pérdida a nivel mundial, ocupa menos del 1% de la superficie en el país, y en la región central de Veracruz, la superficie disminuyó en la última década, transformándose en potreros hasta el 37% de la cobertura original, a vegetación secundaria el 28%, a zonas urbanas y bosque perturbado el 18% y 17%, respectivamente (Bubb, *et al.* 2004; Williams-Linera, 2007; Muñoz-Villers y López-Blanco, 2008).

En general, las orquídeas se caracterizan por tener ciclos de vida complejos (Rasmussen, 1995). Las orquídeas terrestres por ejemplo, presentan dos etapas de desarrollo: la primera es la etapa subterránea o de latencia, un estado diferenciado por la pérdida temporal de hojas causado por daño físico o estrés ambiental, cuyas raíces tuberosas la protege de condiciones adversas (*i.e.* estrés hídrico). En esta etapa, la planta se mantiene viva de forma subterránea por meses o incluso varios años (Lesica y Steele, 1994; Kull y Kindlmann, 2006; Shefferson, *et al.* 2005). La segunda etapa es la aérea, en la cual la planta ya establecida realiza fotosíntesis, produce hojas y se reproduce aunque, de acuerdo a la especie, la planta puede transitar a

latente y regresar a la etapa aérea de forma reiterada (Wells, 1981; Hutchings, 2010). En los años en que se presenta la floración, la mayoría de las orquídeas “aseguran la producción de semillas” mediante mecanismos de autopolinización. Sin embargo, la única forma de mantener la variabilidad genética es a través del entrecruzamiento de gametos, mecanismo que sólo los polinizadores cumplen (Hartl y Clark, 2007). Evolutivamente, las orquídeas se han favorecido por el desarrollo de estructuras y mecanismos que promueven la polinización cruzada; un ejemplo es el labelo, pétalo modificado que permiten a los polinizadores posarse y posteriormente llevar a cabo la polinización (Dressler, 1981; Hágsater, *et al.* 2005). Los grupos de animales que polinizan a las orquídeas incluyen las aves, palomillas, mariposas, avispas y una gran variedad de abejas. Los Hymenóptera por sí solos polinizan alrededor del 60% de las orquídeas (Tremblay, 2005), y si bien es un grupo abundante en la naturaleza, es poco valorado para su conservación.

Si bien las orquídeas son un grupo exitoso desde un punto de vista ecológico, también es un grupo vulnerable y predispuesto a desaparecer debido a las fuertes presiones antropogénicas como, el comercio ilegal, la fragmentación de su hábitat y cambio de uso de suelo (Solís-Montero, *et al.* 2005; Swarts y Dixon, 2009). La fenología floral de grupos carismáticos como las orquídeas, permite tener información básica de especies que, por sus interacciones biológicas requieren de programas de manejo para su conservación, o bien, tienen potencial como especies bioindicadoras. Ante este panorama, la conservación de las orquídeas constituye un reto, por lo que surge la necesidad de intensificar los estudios sobre este grupo en diversos aspectos de su biología (Hágsater, *et al.* 2005).

*Cyclopogon luteo-albus* (A. Rich. y Galeotti) Schltr. 1920, es una orquídea terrestre localmente abundante en el bosque de niebla de la región central de Veracruz y se desconocen los aspectos básicos de su fenología floral por tanto, el objetivo de este trabajo es documentar la fenología floral y vegetativa, el polinizador y el mecanismo de polinización de la orquídea terrestre *C. luteo-albus*,

en un fragmento de bosque de niebla de la región central de Veracruz.

### Zona de estudio

La población de estudio se encuentra en el Área Natural Protegida Estatal “Parque Francisco Javier Clavijero”, decretada así desde 1975 (19° 31' 05" N, 96° 56' 03" O, 1,350 msnm, 1,517 mm de precipitación anual y 18 °C de temperatura media anual), un fragmento de 30 ha de bosque de niebla perturbado que se encuentra a 2.5 Km de la ciudad Xalapa, Veracruz. El clima es templado húmedo C(fm), con tres temporadas climáticas al año, una relativamente seca y fría que se extiende de noviembre a marzo con heladas entre diciembre y enero, una temporada seca-cálida de abril a mayo y una temporada húmeda-templada de junio a octubre (Angulo, 1991). Específicamente, el área que rodea la ciudad de Xalapa era la ruta de paso desde el puerto de Veracruz y la ciudad de México desde finales del siglo XVI, lo que determinó un alto crecimiento poblacional durante la época colonial y en la actualidad, el “Parque Francisco Javier Clavijero” se encuentra a 2.5 Km de la zona urbana (Florescano, 1989).

De acuerdo a los registros de colectas en herbario, *Cyclopogon luteo-albus* se distribuye en Hidalgo, Puebla, Oaxaca, Querétaro, Chiapas y Guerrero. Sin embargo, se deben corroborar algunos de ellos para determinar si el hábitat todavía existe (Espejo-Serna, *et al.* 2005; R. Solano, CIDIIR Unidad Oaxaca, IPN, com. pers.). En la región central de Veracruz, sus poblaciones se encuentran inmersas en una matriz de fragmentos de bosque de niebla, pastizales, zonas urbanas y cafetales abandonados. Específicamente, en el Área Natural Protegida Estatal “Parque Francisco Javier Clavijero”, las poblaciones de *C. luteo-albus* se distribuyen en parches o vecindarios genéticos (Juárez, *et al.* 2011). Es una hierba que forma una roseta de hasta 8 hojas pecioladas, elípticas-lanceoladas de 0.5 a 5 cm de ancho y 1 a 16 cm de largo. Presenta un sistema simple de raíces adventicias, ramificadas y tuberosas que también funcionan como tejido de perennación cuando la planta pierde todo su follaje y entra en una etapa de latencia. Las plantas que han

alcanzado un tamaño reproductivo mínimo de 26.6 cm<sup>2</sup> (de acuerdo al área foliar, Juárez, et al. 2014), producen una inflorescencia con alrededor de 50 flores.

## METODOLOGÍA

El estudio fenológico se llevó a cabo en la época invernal cuando se ha registrado la floración de esta especie (Juárez, et al. 2011) y contempló mediciones en una población de *C. luteo-albus* ( $N = 12$ ) de las cuales se marcaron ocho plantas adultas, cada una con una inflorescencia inmadura. Se marcaron todos los botones florales de las ocho inflorescencias ( $N = 260$ ) y se registró la temporalidad, longevidad de las flores y apertura del labelo. El criterio para definir una flor abierta fue cuando el labelo alcanzaba su tamaño (ancho en mm) máximo (Sugiura, et al. 2001). Las observaciones de los polinizadores y el mecanismo de polinización, se realizaron de manera simultánea con dos personas en otra población de *C. luteo-albus* ( $N = 258$ ); para ello, se marcó un área de 10 x 10 m y se seleccionaron ocho inflorescencias con un mínimo de 20 flores abiertas. De acuerdo a observaciones previas, se registró la mayor actividad del polinizador en un total de 20 horas de observaciones diurnas establecidas de 11:00–16:00 hrs. durante 4 días consecutivos se registró la actividad de los visitantes florales (número de insectos) y se obtuvieron fotografías del polinizador con una cámara Nikon D80. Se definió como

polinizador aquel insecto que se observara portando un polinario en alguna parte de su cuerpo (Adams y Lawson, 1993). Los individuos colectados se enviaron para su determinación taxonómica con el especialista en abejas Dr. Ricardo Ayala (Juárez, et al. 2011).

## RESULTADOS

El inicio de la floración (primera flor en abrir) en *C. luteo-albus* se llevó a cabo en invierno, durante el mes de enero, y tuvo una duración de alrededor de  $40 \pm DS 3.4$  días ( $N = 260$ , Fig. 1 y 2). El desarrollo de las flores es acropétala, por lo que el tiempo total que transcurrió desde que abrió la primera flor hasta la última fue de  $27.5 \pm DS 2.4$  días ( $N = 24$ ). A partir de que abre una flor, la formación de los frutos se presentó en alrededor de  $12.5 \pm DS 6.6$  días ( $N = 24$ ) y la dispersión de la mayoría de las semillas anemócoras ocurrió desde marzo y hasta mayo (Fig. 1 y 2). El desfase temporal entre la primera planta que inició la floración con la última fue de 14 días (plantas 2 y 7, respectivamente, Fig. 3). Sin embargo, la mayoría de las flores alcanzaron su tamaño máximo del labelo entre los días 13 y 18 de febrero (Fig. 3). El desarrollo de hojas nuevas se observó en la temporada de lluvias (de mediados de mayo a octubre, con una temperatura media de 20.6°C y una precipitación acumulada de 191.7 mm) y la etapa de latencia fue más frecuente entre abril y mayo durante la época más seca y calurosa del año (Fig. 2).

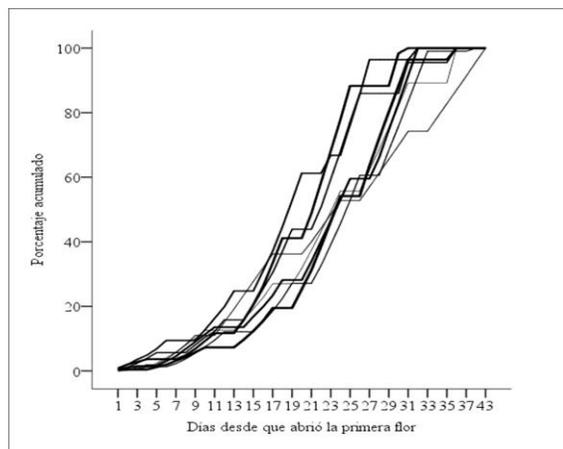


Figura 1. Porcentaje acumulado de flores abiertas en una población de *Cyclopogon luteo-albus*, durante el periodo invernal de 2013.

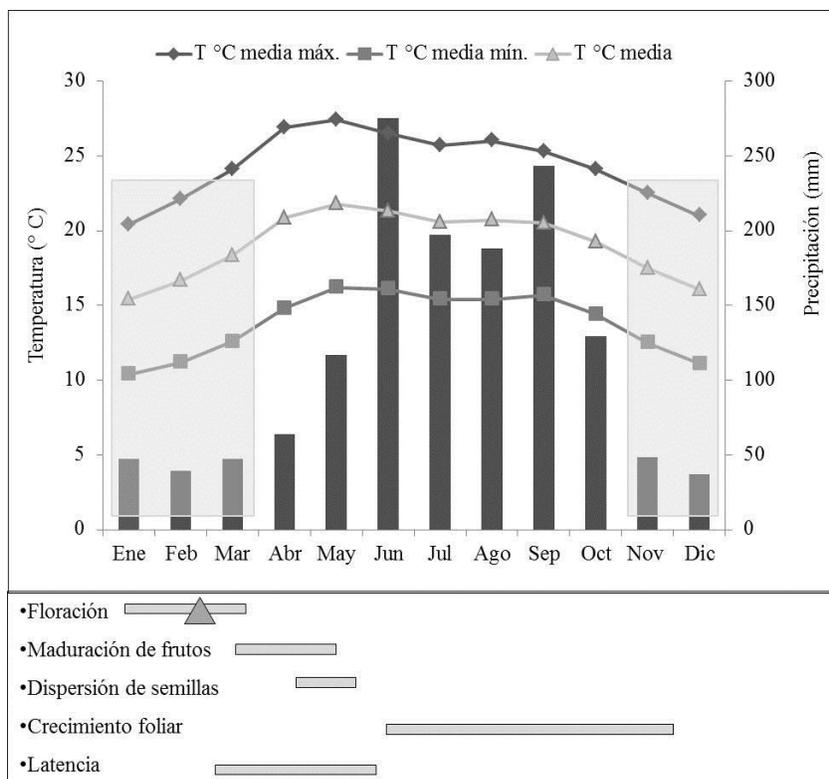


Figura 2. Datos históricos de temperatura y precipitación mensual de la estación meteorológica de Xalapa para el periodo de 1820-2011. El cuadro gris interno indica la temporada más fría y seca del año. Las barras horizontales indican las fenofases de *Cyclopogon luteo-albus* de acuerdo a los meses del año. El triángulo, indica el registro fotográfico del polinizador.

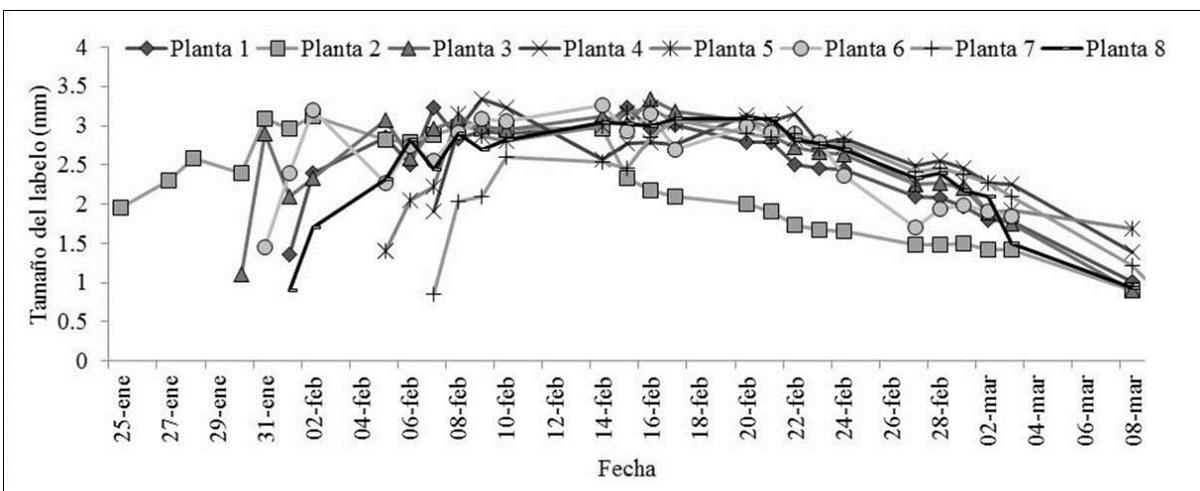


Figura 3. Tamaño del labelo en 8 inflorescencias de *Cyclopogon luteo-albus*, durante el periodo invernal de 2013.

El 14 de febrero se registraron tres visitantes florales pertenecientes a los órdenes Diptera e Hymenoptera, de los cuales sólo se obtuvieron fotografías de aquel que portó el polinario (Fig. 4). El primer visitante, una mosca del género *Drosophila* permaneció un par de segundos en una inflorescencia volando sobre una misma flor y se retiró. El segundo visitante fue una abeja del género *Augochlora* (Halictidae), la cual permaneció en tres flores de una misma inflorescencia y después se retiró. El día 16 de febrero a las 14:23 horas se registró mediante fotografías al tercer visitante, la abeja *Caenaugochlora cupriventris* (Halictidae), la cual visitó cuatro inflorescencias cercanas entre sí (menor a 3 metros) durante aproximadamente 6 segundos, hasta que finalmente se detuvo en una de ellas por alrededor de 12 segundos. Se observó a esta abeja con el polinario adherido a su cuerpo con lo que se confirma como polinizador de *C. luteo-albus* (Fig.4A).

La actividad de esta abeja fue la siguiente: una vez que la abeja llega a una inflorescencia, se posa en el labelo, intenta introducirse en la flor para alcanzar el néctar y debido a que la flor es más pequeña que la abeja, ésta introduce su cabeza forzando a los sépalos dorsales y pétalos laterales a abrirse (Fig.4B). La proximidad de las flores le permitieron a esta abeja posarse en una segunda flor mientras introducía la cabeza en la primera (Fig.4C). Cuando la abeja logra abrir la flor, abre las mandíbulas y expone las partes bucales, al mismo tiempo que presiona la superficie ventral del labro en contra del viscidio, el cual se rompe y se libera la sustancia pegajosa que fija el polinario a la superficie ventral del labro (Fig.4D). Después de unos segundos (menos de 10 segundos), cuando la abeja saca la cabeza de la flor, el polinario queda adherido al labro. La abeja se retira y vuela hacia otras dos flores de la misma inflorescencia sin dejar el polinario adentro, finalmente se retira hacia otra inflorescencia con el polinario aún adherido al cuerpo (Fig. 4D).

## DISCUSIÓN

En este estudio abordamos aspectos fenológicos de una orquídea terrestre desde el contexto de la comunidad vegetal en la que habita. Las poblaciones de *C. luteo-albus*, se distribuyen en pequeños parches o vecindarios genéticos (Juárez, et al. 2011), al interior del bosque de niebla en un estrato en el que la mayor parte del año están severamente limitadas tanto por la luz como por la presencia de niebla (Williams-Linera, 2007). Sin embargo, la floración de esta orquídea coincide con el periodo más seco y frío del año cuando la caída de hojas de la mayoría de los árboles dominantes y arbustos del bosque de niebla permite una mayor entrada de luz al sotobosque (Williams-Linera, 2007). Durante este periodo, la apertura del dosel modifica el microclima al interior del bosque: incrementa la luz y temperatura del aire, y disminuye la humedad a nivel del suelo (Vázquez-Yáñez y Orozco-Segovia, 1994). En particular, el recurso luz influye de forma diferencial a lo largo del ciclo de vida de las especies del bosque de niebla. En el caso de los helechos arborescentes, la apertura del dosel inhibe la germinación de sus



Figura 4. Actividad de la abeja Halictidae *Caenaugochloropsis cupriventris* en la inflorescencia de *C. luteo-albus*. La barra de la escala corresponde a 5 mm.

esporas (Riaño-Ospina, *et al.* 2015); mientras que en las orquídeas terrestres como *C. luteo-albus*, al parecer estimula la floración. No obstante la distancia filogenética de estas especies, la marcada respuesta que como grupo ecológico (especies tolerantes a la sombra no-pioneras) tienen a la apertura del dosel es un indicador de la diferenciación de nicho; un tema que podría abordarse en estudios posteriores (Grubb, 1977; Poorter y Arets, 2003). La orquídea *C. luteo-albus*, se distribuye en diversos tipos de vegetación como bosque de encino, pino-encino y bosque tropical caducifolio, y su presencia en fragmentos perturbados del bosque de niebla de la región central de Veracruz sugiere que, no obstante su amplia plasticidad, es en esta corta ventana invernal cuando se presentan las condiciones y recursos óptimos para la reproducción (fuerzas ascendentes - bottom-up forces, Winemiller y Polis, 1996). Asimismo, es posible que la floración de *C. luteo-albus* esté controlada por el efecto genético, ya que el hecho de que florezca durante el invierno sugiere tener requerimientos de “vernalización” o un número determinado de días con bajas temperaturas previos a la floración, como ocurre en algunas plantas con órganos de perennación adaptadas al frío (Mazer y Shick, 1991; Liang, *et al.* 2012).

En *C. luteo-albus*, el desarrollo floral es de forma acropétala; es decir, las flores comienzan a abrir desde la base hacia el ápice; por lo cual en una misma inflorescencia se encuentran flores y frutos al mismo tiempo. Las semillas se dispersan tan pronto los frutos maduran; esto ocurre en  $12.5 \pm DS$  6.6 días, un lapso de tiempo relativamente rápido en comparación con otras orquídeas terrestres tolerantes a la sombra como, *Cypripedium acaule*, *C. calceolus* y *Tiularia discolor*, cuyos frutos maduran entre 1 y 3 meses. Este contraste podría deberse al sistema reproductivo, ya que *C. luteo-albus* cuenta con mecanismos de autopolinización (Hágsater, *et al.* 2005), mientras que en las otras especies su mecanismo de polinización favorece la exocruza (Gutiérrez-Paredes, 2000; Blinova, 2002; Marchin, *et al.* 2014). La fenología y el modo reproductivo autógeno de las especies, es un reflejo de los rasgos de historias de vida. Por un lado, el mecanismo de autopolinización de *C. luteo-albus* permite “asegurar la producción de semillas”

(Dressler, 2005; Hartl y Clark, 2007), y por otro, las primeras semillas en dispersarse (a partir de los frutos que maduraron al inicio), sugiere una estrategia bet-hedging (el antónimo a “poner todos los huevos en la misma canasta”), que minimiza la mortalidad a través de repartir “el riesgo” de dispersar las semillas en una ventana de tiempo amplia (finales de enero hasta mayo) y no así en una sola temporada (Bolmgren, 1998). Asimismo, el sitio de dispersión de las semillas es crítico, ya que si caen cerca de la planta madre en los “sitios seguros”, incrementan la probabilidad de encontrar al hongo mutualista necesario para la germinación y establecimiento de las plántulas (Jacquemyn, *et al.* 2007; Arditti, *et al.* 1986). En *C. luteo-albus*, las semillas colonizadas por el hongo micorrízico forman una pequeña raíz tuberoide que le permite acumular recursos y vivir en forma “latente” durante varios meses debajo del suelo (Juárez, *et al.* 2011).

En general, la latencia se presenta a lo largo del ciclo de vida de las orquídeas terrestres, en la transición de semilla a plántula y también en plantas ya establecidas (Tamm, 1956; Wells, 1981). La temporalidad de esta etapa (época del año en que se presenta y número de días en latencia) es muy variable entre las especies (Hutchings, 1989). De acuerdo a nuestras observaciones, *C. luteo-albus* transita a latente en cualquier etapa de desarrollo (plántula, juvenil o adulto), y en cualquier temporada del año, aunque es más frecuente durante la estación seca cuando hay mayor estrés hídrico (Juárez, *et al.* 2014). Algunos estudios muestran que las causas de la latencia se relacionan con los factores externos como, herbivoría, defoliación o clima adverso; por ejemplo, las orquídeas terrestres de regiones templadas, entran en latencia durante el invierno y pueden permanecer debajo del suelo durante años (Wells y Willems, 1991). En las orquídeas terrestres neotropicales, los estudios son aún incipientes pero se ha mostrado que la latencia tiene una gran influencia en la adecuación (supervivencia y reproducción) de las especies (Shefferson y Tali, 2007). Los experimentos de defoliación en las orquídeas terrestres *Cypripedium calceolus* y *Cephalanthera longifolia*, mostraron altos costos en su adecuación debido a que las plantas en latencia tienen menor probabilidad de

sobrevivir y una nula oportunidad de reproducirse en los años posteriores (Shefferson, 2001; 2005). Sin embargo, desde una perspectiva poblacional, la influencia de la latencia en la adecuación de *C. luteo-albus*, se considera como una ventaja a largo plazo ya que amortigua a la población ante cambios ambientales (Juárez, et al. 2014).

Uno de los aspectos más complejos de la biología floral de las orquídeas son las interacciones biológicas. En este estudio observamos a la abeja *Caenaugochlora cupriventis* MICHENER, 1954 (Hymenoptera: Halictidae: Augochlorini) portando el polinario de *C. luteo-albus*, con lo cual se confirma como su polinizador. La interacción orquídea-polinizador, es una de las más claras formas en que los atributos relacionados con la morfología floral (*e.i.* longitud del tubo floral), coinciden con respecto a la del polinizador (*i.e.* tamaño de la lengua) (Hipótesis Darwiniana, Tremblay, 1992). Los estudios con *Cyclopogon diversifolius*, *C. elatus*, y en este estudio *C. luteo-albus*, han mostrado que el tamaño del tubo floral coincide con el tamaño y forma de las partes bucales de abejas Halictidae (Singer y Coccuci, 1999; Benítez-Vieyra, et al. 2006), por lo cual se ha propuesto a los miembros de esta familia de abejas como los principales polinizadores del género *Cyclopogon*.

La mayoría de las orquídeas (~60%) son polinizadas por avispa o abejas (Dressler, 1981), las cuales responden a distintas señales para realizar sus servicios de polinización. Se ha observado que la abundancia y temporalidad de las flores abiertas, se relacionan con la oportunidad de atraer a los polinizadores. En las orquídeas que ofrecen recompensa (néctar) como *C. luteo-albus*, el hecho de concentrar el recurso en vecindarios genéticos con flores abiertas de forma simultánea o en sincronía (Juárez, et al. 2011), permite al polinizador forrajear durante más tiempo (hipótesis del forrajeo óptimo, Charnov, 1976). No obstante que, sería deseable probar la sincronía floral con métodos cuantitativos como los sugeridos por Elzinga y colaboradores (2007); tanto la alta tasa de exocruza encontrada en *C. luteo-albus* en la misma zona (Juárez, et al. 2011), como el comportamiento de forrajeo de la abeja Halictidae, observado en este

estudio apoyan el supuesto de la sincronía floral y la hipótesis del forrajeo óptimo para *C. luteo-albus*.

En la actualidad, se reconoce a las abejas silvestres como una prioridad de conservación debido a su función ecológica en los ecosistemas tropicales (Michener, 2007). La principal contribución de este grupo es que polinizan alrededor del 50% de las plantas silvestres, lo cual permiten mantener la biodiversidad de las comunidades vegetales naturales; y polinizan alrededor del 35 % de los cultivos de consumo humano y agroecosistemas como cafetales (Vergara, et al. 2008, Reyes-Novelo, et al. 2009). Las abejas Halictidae “sweat bees”, se llaman así debido al hábito de recolectar productos que contengan cloruro de sodio (NaCl) como superficies húmedas, sudor de animales o cadáveres; y también son atraídas por los aromas tipo almizcle como los que producen los *Cyclopogon* (Benítez-Vieyra, et al. 2006). La tribu a la que pertenece el polinizador de *C. luteo-albus* es Augochlorini, es de origen Neotropical y se distinguen por su color verde metálico (Engel, 2007). El modo de polinización de las Halictidae, es a través de zumbido (“buzz pollination”) pero en los *Cyclopogon*, utilizan las mandíbulas para forzar la apertura de la flor y alcanzar el néctar; en este trayecto, el polinario se adhiere a su cuerpo (Singer y Coccuci, 1999; Benítez-Vieyra, et al. 2006). El hábitat que utilizan para forrajear o alimentarse, es el mismo para llevar a cabo la reproducción. Algunas especies hacen sus nidos en galerías preexistentes de troncos y otras los cavan en el suelo donde alimentan a las larvas con provisiones de polen o néctar. Por lo general, los nidos en el suelo son vulnerables a escarabajos y hormigas (Moisset y Buchmann, 2011), y hongos patógenos; sin embargo, las abejas defienden el nido ante estos depredadores y los mantienen limpios de hongos gracias a la simbiosis que tienen con ácaros específicos (Llorente-Bousquets, et al. 1996). Si las condiciones del nido son exitosas (*i.e.* humedad relativa del suelo), será reutilizado por una segunda generación de abejas hijas con sus larvas, de lo contrario, será abandonado (Michener, 2007; Llorente-Bousquets et al. 1996). Asimismo, se ha observado que una de las principales amenazas al hábitat de las abejas es la fragmentación, ya que al incrementar la distancia entre los sitios de forrajeo o

anidación, las visitas son cada vez más escasas (Lovejoy, et al. 1986; Jacquemyn, et al. 2007).

La información generada sobre la fenología vegetal que relacionan a las interacciones biológicas y el hábitat de grupos predispuestos a desaparecer como las orquídeas, podrían ser clave para desarrollar programas de conservación de la biodiversidad (Koopowitz, et al. 2003; Enges y Concalves, 2010). En México, los planes nacionales de las Áreas Naturales Protegidas, escasamente valoran el servicio de los polinizadores en comparación con otros países como India y sureste de Asia (SEMARNAT, 2015; Nogo, et al. 2012). En el ANP “Parque Francisco Javier Clavijero”, el bosque de niebla está seriamente impactado debido a la extracción ilegal de leña, hojarasca y suelo, lo cual amenaza el hábitat de las orquídeas, los sitios de apareamiento y anidación de los polinizadores y otras interacciones aún sin explorar, como el sistema orquídea-micorriza o abeja-ácaros. Además, la incesante fragmentación del bosque de niebla de la región central de Veracruz, es una amenaza latente a la integridad de los ecosistemas y de su diversidad biológica.

## CONCLUSIONES

En este estudio concluimos que, 1) aún cuando ya existe un análisis de viabilidad poblacional de la especie focal *C. luteo-albus*, es importante considerar la ecología de sus interacciones biológicas, ya que el hecho de compartir los sitios de forrajeo, anidación y apareamiento con su polinizador, resalta la importancia de conservar el hábitat para asegurar la continuidad del ciclo de vida de ambas especies, 2) de acuerdo a las observaciones en la fenología e interacciones biológicas de *C. luteo-albus*, la principal función de los polinizadores es asegurar la reproducción sexual de las plantas, principal vía para generar progenie novedosa, y por ende, con variabilidad genética sobre la que puede actuar la selección natural. Ante los actuales efectos del cambio climático, es posible que exista un desfase entre la fenología de las plantas con respecto a sus polinizadores. Los estudios de fenología a largo plazo en *C. luteo-albus*, podrían ser útiles ante este hecho, ya que las plantas son la base de la red trófica, lo que implica que cualquier cambio en su fenología podría

desencadenar otros hacia otros niveles tróficos, 4) asimismo, se recomienda realizar trabajos multidisciplinarios para evaluar el potencial de la abeja *C. cupriventis* para formar parte de un grupo biondicador en el bosque de niebla en la región central de Veracruz, y 5) en este estudio registramos a una sola especie de abeja *C. cupriventis* portando el polinario de *C. luteo-albus*, sin embargo para descartarla como el único polinizador; es recomendable realizar observaciones en otras poblaciones a lo largo de su distribución, ya que podría tener otro o más polinizadores de la familia Halictidae.

Las historias de vida de las orquídeas han sido un claro ejemplo de cómo los procesos evolutivos interactúan con el ambiente con la única finalidad de maximizar su adecuación (selección natural). Sin embargo, se recomienda hacer experimentos para comprobar algunas hipótesis mencionadas en este estudio, ya que la fenología es un proceso complejo que continúa intrigando a la Ciencia.

## AGRADECIMIENTOS

A las doctoras Miriam Ferrer-Ortega, Susana Zuloaga, Dánae Cabrera-Toledo, Lizette Cicero por los comentarios al manuscrito: A Phil Brewster por las fotografías de los polinizadores, al Dr. Ricardo Ayala en la determinación taxonómica de las abejas. A El Colegio de Veracruz por las facilidades otorgadas.

## BIBLIOGRAFÍA

- Adams, P.B., S.D. Lawson. 1993. Pollination in Australian Orchids: a Critical-Assessment of the Literature 1882-1992. *Australian Journal of Botany*, 41(5): 553-575.
- Angulo, M. J. 1991. Atlas climático de los municipios: Rafael Lucio, Banderilla y Tlalnehuayocan (Estado de Veracruz). *Serie estudios climáticos No. 10*. Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, Veracruz, México.

- Arditti, J., M. Arditti, R. Ernest. 1986. Some structural and physiological features which facilitate the survival of orchids. In: Kamazo S. y Tanaka R. (eds.) *Proceedings of the 11th World Orchid Conference*. p: 102-105.
- Bawa, K.S. 1983. Patterns of flowering in tropical plants. In: C.E. Jones and R. Little. (eds.) *Handbook of experimental pollination Biology*. Van Nostrand, New York. p: 394-410.
- Benítez-Vieyra, S. A.M. Medina, E. Glinos, A.A. Cocucci. 2006. Pollinator-mediated selection on floral traits and size of floral display in *Cyclopogon elatus*, a sweet bee-pollinated orchid. *Functional Ecology*. 20: 948-957.
- Blinova, I. 2002. A northernmost population of *Cypripedium calceolus* L. (Orchidaceae): demography, flowering, and pollination. *Selbyana*. 23: 111-120.
- Brigham, C. A., M.W. Schwartz. 2003. *Population viability in plants: conservation, management, and modeling of rare plants*. Springer Science & Business Media. 369 p.
- Cozzolino, S., A. Widmer. 2005. Orchid diversity: an evolutionary consequence of deception?. *Trends in Evolutionary Ecology*. 20(9): 487-94.
- Bolmgren, K. 1998. The use of synchronization measures in studies of plant reproductive phenology. *Oikos*. 82: 411-415.
- Bubb, P., I. May, L. Miles, J. Sayer. 2004. Cloud Forest Agenda. UNEP-WCMC, Cambridge, UK. <https://archive.org/details/cloudforestagenda04bubb>. Actualizado 10 de mayo 2015.
- Charnov, E.L. 1976. Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology*. 9: 129-136.
- Dressler, R.L. 2005. How many orchid species? *Selbyana*. 26: 155-158.
- Dressler, R.L. 1981. The orchids. Natural history and classification. Harvard University Press. 332 p.
- Enges, M.S., R.B. Concalves. 2010. A revised key to the species of *Caenaugochlora* (*Caenaugochlora*), with the description of a new species from Costa Rica (Hymenoptera: Apoidea: Augochlorini). *Genus*. 21: 101-110.
- Elzinga, J.A., A. Atlan, A. Biere, L. Gigord, A.E. Wesi, G. Bernasconi. 2007. Time after time: flowering phenology and biotic interactions. *Trends in Ecology and Evolution*. 22(8): 433-439.
- Espejo-Serna, A., A.R. López-Ferrari, R. Jiménez-Machorro. 2005. Las orquídeas de los cafetales de México: una opción para el uso sostenible de ecosistemas tropicales. *Journal of Tropical Biology*. 53: 73-84.
- Ferrer, M. M., L. Eguiarte, C. Montana. 2004. Genetic structure and outcrossing rates in *Flourensia cernua* (Asteraceae) growing at different densities in the South-western Chihuahuan Desert. *Annals of Botany*. 94(3): 419-426.
- Florescano, M.S. 1989. El agua y la industrialización de Xalapa y su región durante el siglo XIX. *La Palabra y el Hombre*. 70: 175-192.
- Grubb, P.J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of regeneration niche. *Biological Reviews*. 52: 107-145.
- Gutiérrez-Paredes, C.C. 2000. *Estudio demográfico de Cypripedium irapeanum (Orchidaceae) en el valle de Valsequillo, Puebla*. Tesis de Licenciatura, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, Puebla, México.
- Hágsater, E., M. Á. Soto-Arenas, G. A. Salazar-Chávez, R. Jiménez-Machorro, M. A. López-Rosas, R. L. Dressler. 2005. *Las orquídeas de México*. Instituto Chinoín, México. 302 p.
- Hutchings, M.J. 2010. The population biology of the early spider orchid *Ophrys sphegodes* Mill. III.

- Demography over three decades. *Journal of Ecology*. 98: 867-878.
- Hartl, D. L., A.G. Clark. 2007. *Principles of Population Genetics*. Sinauer, Sunderland, MA. 565 p.
- Jacquemyn H., R. Bryns, M. Hermy, J.H. Willems. 2005. Does nectar reward affect rarity and extinction probabilities of orchid species? An assessment using historical records from Belgium and the Netherlands. *Biological Conservation*. 121: 257-263.
- Jersákova J., T. Malínova. 2007. Spatial aspects of seed dispersal and seedling recruitment in orchids. *New Phytologist*. 176:237-241.
- Juárez, L., C. Montaña, M. Ferrer. 2011. Spatial population genetic structure of the terrestrial orchid *Cyclopogon luteoalbus* (Orchidaceae) in the cloud forest in central Veracruz, Mexico. *Plant Systematics and Evolution*. 297: 237-251.
- Juárez, L., C., Montaña, M., Franco. 2014. The viability of two populations of the terrestrial orchid *Cyclopogon luteo-albus* in a fragmented tropical mountain cloud forest: Dormancy delays extinction. *Biological Conservation*. 170: 162-168.
- Kochmer, J.P., S.N. Handel. 1986. Constraints and competition in the evolution of flowering phenology. *Ecological Monographs*. 56: 303-325.
- Koopowitz, H., P.S. Lavarack, K.W. Dixon. 2003. The nature of threats to orchid conservation In: Dixon, K.W., S.P. Kell, R.L. Barret, P.J. Cribb (eds.). *Orchid Conservation, Natural History Publications (Borneo)*. Kota Kinabalu, Sabah.
- Kull, T., P. Kindlmann. 2006. Conservation Biology of orchids: Introduction to the special issue. *Biological Conservation*. 129: 1-3.
- Lesica, P., M. B. Steele. 1996. A method for monitoring long-term population trends: an example using rare arctic-alpine plants. *Ecological Applications*. 6: 879-887.
- Liang, S., Q.S. Ye, R.H. Li, J.Y. Leng, M.R. Li, X.J. Wang, H.Q. Li. 2012. Transcriptional regulations on the low-temperature-induced floral transition in an Orchidaceae species, *Dendrobium nobile*: an expressed sequence tags analysis. *Comparative and functional genomics*. 2012, 14, doi: 10.1155/2012/757801.
- Lobo, J.A., M. Quesada, K.E. Stoner, E.J. Fuchs, Y. Herrerías-Diego. 2003. Factors affecting phenological patterns of Bombacaceous trees in seasonal forest in Costa Rica and Mexico. *American Journal of Botany*. 90: 1054-1063.
- Llorente-Bousquets, J.E., A. N. García-Aldrete, E. González-Soriano. 1996. *Biodiversidad de insectos y biogeografía de artrópodos de México, hacia una síntesis de su conocimiento*. Capítulo 4. Apartado 27. Apoidea (Hymenoptera). Ricardo Ayala, T.L. Griswold y D. (eds.) Yanega. pag 423.
- Marchin, R.M., R.R. Dunn, W.A. Hoffmann. 2014. Are Winter-active species vulnerable to climate warming? A case study with the wintergreen terrestrial orchid, *Tipularia discolor*. *Oecologia*. 176: 1161-1172.
- Martínez, M. L., O. Pérez-Maqueo, G. Vázquez, G. Castillo-Campos, J. García-Franco, K. Mehltreter, R. Landgrave. 2009. Effects of land use change on biodiversity and ecosystem services in tropical montane cloud forests of Mexico. *Forest Ecology and Management*. 258(9): 1856-1863.
- Mazer, S. T.C. Schick. 1991. Constancy of population parameters for life-history and floral traits in *Raphanus sativus* L. II Effects of plant density of phenotype and hereditability estimates. *Heredity*. 45: 1880-1907.
- Michener, C.D. 2007. *The Bees of the World*, 2<sup>nd</sup> ed. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland. 953 p.

- Michener, C.D. 1954. *In: The Bees of the World*, 2<sup>nd</sup> ed. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland. 953 p.
- Muñoz-Villers, L.E., J. López-Blanco. 2008. Land use/cover changes using landsat tm/etm images in a tropical and biodiverse mountainous area of central-eastern Mexico. *International Journal of Remote Senses*. 29:71-93.
- Murrieta-Galindo, R., A. González-Romero, F. López-Barrera, G. Parra-Olea. 2013. Coffee agrosystems: an important refuge for amphibians in central Veracruz, Mexico. *Agroforestry systems*. 87(4): 767-779.
- Poorter, L., E.J. Arets. 2003. Light environment and tree strategies in a Bolivian tropical moist forest: an evaluation of the light partitioning hypothesis. *Plant Ecology*. 166(2): 295-306.
- Rasmussen, H.N. 1995. *Terrestrial orchids. From seed to micoheterotrophy*. Cambridge University Press. NY.
- Reyes-Novelo, E., V. M. Ramírez, H.D. González, R. Ayala. 2009. Abejas silvestres (Hymenoptera: Apoidea) como bioindicadores en el neotrópico. *Tropical and subtropical agroecosystems*. 10(1): 1-13.
- Rzedowski, J. 1996. Análisis preliminar de la flora vascular de los Bosques Mesófilos de Montaña. *Acta Botánica Mexicana*. 35: 25-44. *Journal of Tropical Ecology*. 29(3): 217-228.
- Riaño-Ospina, K. O. Briones. 2013. Leaf physiological response to light environment of three tree fern species in a Mexican cloud forest.
- Riaño-Ospina, K. O. Briones, B. Pérez-García. 2015. Spore germination on three fern species in response to light, water potential and canopy openness. *American Fern Journal*. 105:59-72.
- Rivera, G., S. Elliot, L.S. Caldas, G. Nicolossi, V.T.R. Coradin, R. Borchert. 2002. Increasing day-length induces spring flushing of tropical dry forest trees in the absence of rain. *Trees*. 16: 445-456.
- SEMARNAT. Secretaría de Medio Ambiente. 2015. Programa de Pago por Servicios Ambientales. <http://www.conanp.gob.mx/acciones/programa.php>. Actualizado 17 julio 2015.
- Shefferson, R. P., B.K. Sandercock, J. Proper, J. S.R. Beissinger. 2001. Estimating dormancy and survival of a rare herbaceous perennial using mark-recapture models. *Ecology*. 82: 145-156.
- Shefferson R. P., T. Kull, and T. Kadri. 2005. Adult whole-plant dormancy induced by stress in long-lived orchids. *Ecology*. 86: 3099-3104.
- Shefferson, R.P. K. Tali. 2007. Dormancy is associated with decreased survival in the burnt orchid, *Neotinea ustulata*. *Journal of Ecology*. 95: 217-225.
- Singer, R.B., A.A. Coccuci. 1999. Pollination mechanism in southern Brazilian orchids are exclusively or mainly pollinated by halictid bees. *Plant Systematics and Evolution*. 217: 101-117.
- Solís-Montero, L., A. Flores-Palacios, A. Cruz-Angón. 2005. Shade-Coffee Plantations as Refuges for Tropical Wild Orchids in Central Veracruz, Mexico. *Conservation Biology*. 19(3): 908-916.
- Sugiura, N., T. Fujie, K. Inoue, K. Kitamura. 2001. Flowering, phenology, pollination, and fruit set of *Cypripedium macranthos* var. *Rebunense*, a threatened Lady Slipper (Orchidaceae). *Journal of Plant Research*. 114: 171-178.
- Swarts, N.D., K.W. Dixon. 2009. Terrestrial orchid conservation in the age of extinction. *Annals of Botany*. 104: 543-556.
- Tamm, C.O. 1956. Further observation on the survival and flowering of some perennial herbs. *Oikos*. 7: 274-292.

Tremblay R.L. 1992. Trends in pollination biology of the Orchidaceae. *Evolution and Systematics. Canadian Journal of Botany*. 70:642–650.

Nogo, H.T., B. Gemmil-Herren, N. Azzu., L. Packer. 2012. The economic valuation of pollinator of southeast Asia: Phillipines and Vietnam. <http://www.unep.or/documents.multilingual/Actualizado> 15 de marzo de 2015.

Vergara, C., J. Contreras, R. Ferrari, J. Paredes. 2008. Polinización entomófila. *In: Manson, R. H., V. Hernández-Ortiz, S. Gallina, K. Mehlreter (eds.) Agroecosistemas cafetaleros de Veracruz: biodiversidad, manejo y conservación.* Instituto Nacional de Ecología-SEMARNAT. México.

Vázquez-Yanes, C., A. Orozco-Segovia. 1994. Signals for seeds to sense and response to gaps. *In: M.M. Caldwell and R.W. Pearcy (eds.) Exploitation of Environmental Heterogeneity by plants: Ecophysiological processes above and belowground.* Academic Press, New York.

Williams-Linera, G. 2003. Temporal and spatial phenological understory shrubs in a Tropical Montane Cloud Forest. *Biotropica*. 35: 28-36.

Winemiller, K. O., G.A. Polis. 1996. Food webs: what can they tell us about the world?. *In Food Webs.* Springer US. pp. 1-22.

Williams-Linera, G. 2007. *El bosque de niebla del centro de Veracruz: Ecología, historia y destino en tiempos de fragmentación y cambio climático.* INECOL, A.C., CONABIO, Xalapa, Veracruz, México. 204 p.

Wright, S.J., C.P. Van Schaik. 1994. Light and the phenology of tropical trees. *American Naturalist*. 143: 192-199.