

Universidad Central “Marta Abreu” de Las Villas

Facultad de Ciencias Agropecuarias

Centro de Estudios Jardín Botánico de Villa Clara



Tesis en opción al Título Académico de Máster en Conservación de la Biodiversidad

Mención (*Flora y Vegetación*)

Influencia del efecto de borde en la población de *Encyclia sabanensis* Vale,  
Pérez-Obr. & Faife de Cayo Santa María

Autor: Rafael Alejandro Pérez Obregón

Tutor: Dr. C. Michel Faife Cabrera

Santa Clara, 2017

## Resumen

El efecto de borde es una consecuencia directa de la fragmentación que genera condiciones adversas para las especies dentro de los fragmentos. Entre las plantas más afectadas están, las pertenecientes a la Familia Orchidaceae. Para la población de *Encyclia sabanensis* de Cayo Santa María el aumento del efecto de borde constituye una amenaza real. Por tal motivo nos propusimos determinar su impacto en la distribución, abundancia y el éxito reproductivo de la población. Para ello se identificaron y cuantificaron las clases de vida y los forófitos, y se calcularon sus respectivas frecuencias de ocupación y ocupación media en 24 parcelas de 25 m<sup>2</sup>, a diferentes distancias del borde. Se evaluó el impacto del efecto de borde en la fructificación a través de un índice para cada distancia al borde y se determinó el sistema reproductivo de la especie mediante cuatro tratamientos de polinización. Se encontró una densidad de  $0,51 \pm 0,31$  individuo/m<sup>2</sup> con predominio de adultos hacia el centro de los parches. Se identificaron nueve especies de forófitos con preferencia por *Coccothrinax litoralis*, *Sideroxylon americanum* y *Reynosia septentrionalis*, donde al parecer prevalecen las condiciones favorables para la germinación y desarrollo de las semillas. *E. sabanensis* mostró un bajo índice de fructificación que decrece con la cercanía al borde. La especie es autocompatible e incapaz de autopolinizarse, siendo necesario un polinizador para su reproducción. Se concluyó que la abundancia y distribución de *Encyclia sabanensis* varían respecto al borde y que tiene un efecto negativo sobre el éxito reproductivo de la especie.

# Índice

I. ....	Introducción	1
II. Revisión bibliográfica .....		4
2.1 Características generales de la distribución y abundancia de las poblaciones de plantas.....		4
2.1.1 Distribución de las orquídeas en su ambiente.....		5
2.2 Efecto de borde.....		6
<i>Consecuencias ecológicas del efecto de borde</i> .....		7
2.2.1 Influencia del efecto de borde sobre las poblaciones de las plantas.....		8
<i>Influencia del efecto de borde sobre las poblaciones de orquídeas</i> .....		10
2.3 Biología reproductiva en las orquídeas .....		12
2.3.1 Biología floral.....		12
2.3.2 La polinización por engaño en las orquídeas.....		13
2.3.3 Sistemas reproductivos .....		15
2.4 Características generales en el género <i>Encyclia</i> .....		16
2.4.1 Biología reproductiva del género <i>Encyclia</i> .....		17
2.5 Caracteres generales de <i>Encyclia sabanensis</i> .....		18
III. Materiales y Métodos.....		21
3.1 Área de estudio .....		21
3.2 Caracterización de la distribución y abundancia.....		22
3.3 Evaluación del efecto de borde en la estructura poblacional de <i>Encyclia sabanensis</i> .....		23
3.4 Influencia del efecto de borde en el éxito reproductivo de <i>E. sabanensis</i> .....		23
3.5 Determinación del sistema reproductivo de <i>E. sabanensis</i> .....		23
IV. Resultados .....		25
4.1 Distribución y abundancia de <i>E. sabanensis</i> en el matorral xeromorfo costero sobre arena humificada .....		25
4.2 Efecto de borde y estructura poblacional de <i>Encyclia sabanensis</i> .....		28
4.3 Éxito reproductivo y efecto de borde en <i>E. sabanensis</i> .....		29
4.4 Sistema reproductivo de <i>E. sabanensis</i> .....		29
V. Discusión.....		31
5.1 Distribución y abundancia.....		31
5.2 Impacto del efecto de borde en la estructura poblacional de <i>Encyclia sabanensis</i> .....		33
5.3 Afectaciones del efecto de borde al éxito reproductivo.....		34
5.4 Sistema reproductivo de <i>Encyclia sabanensis</i> .....		36
VI. Conclusiones.....		37
VII. Recomendaciones.....		378
Referencias bibliográficas.....		39

## **I. Introducción**

La biodiversidad comprende a toda la variabilidad de organismos vivos presentes en el planeta, así como la variedad de ecosistemas y de información genética. Constituye, de esta forma, la base de la evolución y el sustento de la especie humana, por lo que su preservación es una premisa para nuestra generación. Sin embargo, ha sido el ser humano con su accionar, el principal causante de su deterioro actual.

Las principales afectaciones al ambiente han estado protagonizadas por el efecto de las especies invasoras, la extracción de organismos de hábitats naturales y la contaminación de los ambientes naturales con su consecuente cambio climático (Begon *et al.*, 2006). No obstante, se ha reconocido que la principal amenaza de origen antrópico, que atentan contra la conservación de las especies y de los ecosistemas, lo constituye la pérdida de hábitat provocada por la fragmentación y su consecuente efecto de borde (Aguilar *et al.*, 2006).

El efecto de borde genera una banda perimetral de hábitat con condiciones adversas para muchas de las especies que se localizan en el interior del fragmento, provocando una zonificación. El grado y la magnitud del efecto están condicionados por el tipo de matriz y la capacidad de resistencia al cambio que presenta el ecosistema dañado. Además, siempre se afecta de algún modo la calidad del hábitat y por ende la supervivencia de las especies (Santos y Tellería, 2006).

Los ambientes dañados se pueden perjudicar como consecuencia del efecto de borde según tres formas: el efecto abiótico, el efecto biológico directo y el efecto biológico indirecto. El efecto abiótico incluye cambios en las condiciones ambientales como resultado de la proximidad a la matriz. El efecto biológico directo se manifiesta cuando se afecta la abundancia y distribución de las especies debido a la cercanía al borde. Por último, el efecto biológico indirecto se refiere a los cambios que afectan las interacciones naturales entre las especies, principalmente depredación, parasitismo, competencia, herbivoría, así como la polinización y la dispersión de las semillas (Murcia, 1995).

Al afectarse las interacciones entre los organismos, como un efecto indirecto, se desarrolla una cadena de eventos que pueden conducir incluso a la extinción de animales y plantas. Por tal

motivo, los estudios sobre el efecto de los disturbios de origen antrópico sobre las plantas, y en especial las afectaciones sobre su polinización, son de vital importancia (Aizen, 2007).

Mientras más especializadas sean las plantas en sus interacciones, más sufrirán los efectos de borde (Aizen y Feinsinger, 1994). Entre el grupo de plantas que han evolucionado hacia una mayor especialización hacia sus polinizadores y lugar de crecimiento, se encuentra la Familia Orchidaceae. Es conocido que este grupo de plantas se ha especializado en ser polinizada por uno o muy pocos polinizadores. De ahí que cualquier alteración o disturbio que afecte el ensamblaje de sus polinizadores, atentará contra la fructificación y por ende contra el éxito reproductivo del grupo.

Sin embargo, el efecto de borde de tipo indirecto no es el único que pudiera afectar esta familia botánica. Como consecuencia directa del efecto de borde están los cambios en las variables ambientales: luz, humedad y temperatura, requisitos indispensables para la presencia de las micorrizas que necesitan las semillas de las orquídeas para su germinación y establecimiento de las plántulas. Por tal motivo, presentan una alta especificidad respecto a las condiciones ambientales para su establecimiento. En su conjunto hacen que el grupo sea muy vulnerable a las variaciones del ecosistema en que se encuentren (Meekers y Honay, 2011).

Cuba cuenta con una representación de 330 especies de orquídeas autóctonas (Dietrich, 2007), y la mayoría confinada a áreas naturales. Al igual que en los demás representantes del Neotrópico, las principales amenazas que presentan sus poblaciones están propiciadas por la extracción de ejemplares de su medio natural y la pérdida de sus hábitats (Aide *et al.*, 2013; Vale *et al.*, 2014). Entre las especies cubanas, *Encyclia sabanensis* Vale, Pérez-Obr. y Faife experimenta una pérdida gradual de su hábitat. Esta especie se encuentra restringida a unos pocos cayos del noreste de Cuba. En Cayo Santa María, Villa Clara, se localiza la población más grande de esta especie, zona que constituye un área para el desarrollo del turismo. Es por ello que parte de la localidad donde se distribuye la especie ha sido empleada para la construcción de hoteles y viales, por lo que ha aumentado la fragmentación y como consecuencia el efecto de borde, lo cual constituye un riesgo para esta población de *Encyclia sabanensis*.

Es conocido que especies de orquídeas como esta presentan polinización por engaño. Dichas especies no producen recompensa floral (néctar) pero imitan a otras que sí. Por tanto, se ha demostrado que un elevado *display* floral conduce al aprendizaje de los polinizadores, que llegan a identificar estas especies sin recompensa. De ahí que el aumento del *display* floral, durante los picos de floración, disminuya el éxito reproductivo de estas especies.

Por otra parte, la fragmentación y el efecto de borde tienden a disminuir o aumentar la producción de flores. Por tanto, la disminución de la cantidad de flores producidas conllevaría a la reducción del *display* floral. Con ello se incrementaría el éxito reproductivo, al disminuir la competencia por el polinizador con capacidad de aprender a identificar cierta densidad de flores sin recompensa. Por tanto, resultaría contradictorio e impredecible el posible efecto de la proximidad al borde sobre especies de orquídeas como *E. sabanensis*. Por ende, se plantea como problema científico: El efecto de borde provocado por la fragmentación existente a causa de la actividad constructiva de viales constituye un riesgo para el éxito reproductivo y estructura poblacional de *Encyclia sabanensis* en Cayo Santa María, Villa Clara.

### **Objetivo general**

Determinar el impacto del efecto de borde sobre la estructura poblacional y el éxito reproductivo de *Encyclia sabanensis* en Cayo Santa María, Villa Clara.

### **Objetivos específicos**

1. Caracterizar la distribución y abundancia de *Encyclia sabanensis* en Cayo Santa María.
2. Identificar los impactos del efecto de borde que afectan la estructura poblacional y el éxito reproductivo de *Encyclia sabanensis*.
3. Caracterizar el sistema reproductivo que presenta *E. sabanensis* y su relación con el impacto del efecto de borde en el éxito reproductivo

## II. Revisión bibliográfica

### 2.1 Características generales de la distribución y abundancia de las poblaciones de plantas

La distribución de una especie se entiende como la ubicación en el espacio de los individuos que la conforman, y puede seguir un patrón dado. A partir de su organización se pueden distinguir tres patrones de distribución: 1) patrón aleatorio, 2) patrón agregado y 3) patrón regular. En el patrón aleatorio cada punto del espacio tiene igual probabilidad de estar ocupado por un individuo de la especie considerada. En el patrón agregado los individuos se encuentran agrupados. Por último en el patrón regular los individuos se ubican de forma más uniformemente de lo esperado (Matteucci y Colma, 2002). Sin embargo, su ubicación en un área dada va a estar determinada por la capacidad de adaptación de cada especie a las condiciones bióticas y abióticas de un lugar, que les permite aprovechar los recursos de una manera óptima (Díaz *et al.*, 2012). Dichos recursos, como la luz, el agua, los nutrientes, entre otros, permiten a la flora desarrollarse y reproducirse (Bazzas, 1991).

La abundancia es una medida que permite estimar cuántos organismos viven en un lugar dado y la forma más directa de demostrarlo es cuantificar cuántos hay en un área determinada (Krebs, 2008). Los valores de este atributo de la población están determinados por la tasa de natalidad, mortalidad, y migración (Krebs, 1985). La actividad reproductiva, en particular la fecundidad, determina la tasa de natalidad, mientras que la tasa de mortalidad y la migración están influenciadas por factores del ambiente que afectan a la población en estudio. La dinámica poblacional se refiere a la variación temporal del tamaño de la población y de la composición según sexo-edad (estructura demográfica), tasas de reproducción y mortalidad (Bailey, 1984).

Dicha estructura demográfica, y su variación en tiempo y espacio, provee información esencial sobre los estados cruciales del ciclo de vida, e incluso, sobre la efectividad de los diferentes tipos de manejo. La ausencia o baja representatividad de cualquier estado demográfico, especialmente de pre-reproductores, señala potenciales poblaciones en contracción o declive. Además, un gran número de juveniles y adultos jóvenes puede ser indicativo de una población estable o incluso en expansión (Primack *et al.*, 2001).

Los métodos de estudios de la estructura demográfica en las plantas son muy variables. Particularmente en las orquídeas, se establecen categorías de clases de vida en dependencia del

desarrollo vegetativo de la planta. La selección de las clases de vida varía atendiendo a las características de cada grupo de orquídeas. Generalmente en las especies que no desarrollan pseudobulbo, o este es muy pequeño, se consideran dos clases de vida: 1) inmaduros, cuando no tienen indicios de haber florecido al menos una vez y 2) adultos, cuando presentan evidencias de al menos una floración (García-González y Damon, 2013; García-González y Riverón-Giró, 2014; García-González *et al.*, 2016). En el caso de orquídeas que desarrollan pseudobulbo es posible diferenciar más clases de vida, ya que pueden discriminarse los estadios de plántulas, juveniles y adultos. Se consideran plántulas aquellos individuos que no han desarrollado pseudobulbo, juveniles los que tienen pseudobulbo, pero sin indicios de floración anterior y adultos los que siguen los mismos criterios de la clasificación anterior (García-González *et al.*, 2011).

### **2.1.1 Distribución de las orquídeas en su ambiente**

Numerosos estudios de distribución han demostrado que las características morfológicas y estructurales de los árboles (cobertura de follajes y ramas, grosor de ramas, tipo de corteza), tienen gran influencia sobre la abundancia y distribución vertical de las orquídeas, al mostrar la preferencia por algunos sustratos en el forófito (Migenis y Ackerman, 1993; Trapnell y Hamrick, 2006). Sin embargo, no son factores que intervienen en todo momento en los patrones de distribución espacial de este grupo (Santa-Jiménez *et al.*, 2009).

En particular, la forma en que se distribuyen las orquídeas en sus ambientes ha sido un tema poco estudiado, por lo que los resultados no son conclusivos. Varios estudios se refieren a que existe una especificidad orquídea-forófito (Trapnell y Hamrick, 2006; Tupac *et al.*, 2007, mientras otros plantean que se comportan como generalistas al no existir dicha especificidad (Migenis y Ackerman, 1993; Llamacho y Larramendi, 2005; Mujica *et al.*, 2010). El grado de relación varía con la especie y la zona de estudio, por lo que no se puede generalizar este aspecto para la familia (Trapnell y Hamrick, 2006).

La relación orquídea-forófitos está dada por la incidencia en conjunto de factores bióticos y abióticos, que permiten la germinación de las semillas y el posterior establecimiento (Trapnell y Hamrick 2006). Entre los componentes abióticos que determinan la incidencia de luz se encuentran: la arquitectura, porte, estructura de su cobertura de copa, ramificación, tamaño y disposición de las hojas (Benzing 1979). También son relevantes las características de la corteza,

pues se relacionan con la humedad (Ter Steege y Cornelissen 1989; González *et al.*, 2007) y su composición química (González *et al.*, 2007, Mujica *et al.*, 2010). Los rangos de tolerancia que muestra las orquídeas epífitas a estos factores, van a determinar la distribución vertical sobre los forófitos (Krömer *et al.*, 2007). Mientras que el factor biótico que más influye es la posible presencia de hongos micorrícicos con los que se asocian las especies de orquídea para germinar y desarrollarse (Tupac *et al.*, 2007; Raventós *et al.*, 2011 y García-González y Riverón-Giró, 2014).

## **2.2 Efecto de borde**

El efecto de borde es resultado de la interacción entre dos ecosistemas adyacentes, donde los dos están separados por una transición abrupta dada por un proceso de fragmentación (Murcia, 1995). De esta forma, a medida que aumenta la fragmentación se incrementa el efecto de borde y el contacto relativo entre el hábitat original y el matricial (Santos y Tellería, 2006). Esta matriz es la que determina la imposición de sus condiciones desde el borde de los fragmentos hacia su interior y de esta forma incide negativamente en los ciclos de vida de los organismos de los fragmentos (Murcia, 1996).

La afectación de la calidad del hábitat, dado por el efecto de borde, está estrechamente relacionado con la relación perímetro/superficie creada por la fragmentación. A medida que aumenta el número de los fragmentos se crean mayores superficies perimetrales por las cuales penetran las condiciones creadas por la matriz (Santos y Tellería, 2006). De esta forma en todos los fragmentos se crea una banda perimetral de hábitat con condiciones adversas para muchas de las especies allí presentes, es decir, se produce una zonificación (Murcia, 1995). El efecto de las condiciones de la matriz hacia el interior del fragmento también está mediado por el tamaño de estos. A menores tamaños de fragmentos, menores áreas de interior de alta calidad, puesto que las condiciones de la matriz penetraran en igual medida e independientemente del área del fragmento (Santos y Tellería, 2006). Por ende al final, tanto la matriz como los efectos de borde, crecen simultáneamente en todos los procesos de fragmentación, con graves consecuencias para la supervivencia de las poblaciones afectadas (Murcia, 1995).

### ***Consecuencias ecológicas del efecto de borde***

Existen tres tipos de efecto de borde propuestos por Murcia (1995): efecto abiótico, efecto biológico directo y efecto biológico indirecto.

- a) Efecto abiótico: incluye cambios en las condiciones ambientales del interior del fragmento, provocado por variaciones de humedad, temperatura e intensidad de la luz. Estas variaciones pueden encontrarse hasta 50 m dentro del fragmento. Sin embargo, estas variaciones pueden extenderse una menor distancia hacia el interior del fragmento o inclusive que no haya cambios de las variables ambientales con respecto a la distancia del borde.
- b) Efecto biológico directo: los cambios en las condiciones ambientales en el borde afectan directamente a los componentes biológicos de los sistemas naturales. Algunas especies se ven favorecidas por estas condiciones de mayor radiación, temperatura, etcétera, dando lugar a especies características de las zonas de transición. De esta forma ocurren cambios en la abundancia y distribución de las especies.
- c) Efecto biológico indirecto: los cambios que se producen en los bordes de los ambientes fragmentados, afecta la dinámica de las interacciones de las especies en las proximidades del borde. Ejemplo del mismo lo constituyen la depredación, parasitismo, herbivoría, competencia, polinización y dispersión. Sobre estos dos últimos tipos de efectos biológicos (directo e indirecto), es que se centrará nuestro estudio.

En algunos estudios se ha demostrado que la condición cambiante que impone el efecto de borde puede afectar de forma negativa o positiva los atributos de una población. Los estudios de Laurence *et al.* (2001), reportan que varios grupos de animales se han favorecido con los cambios producidos por el efecto directo al experimentar cambios en sus densidades poblacionales, como son las termitas, saltamontes, áfidos, hormigas, mariposas diurnas. También se han visto favorecidas numerosas poblaciones de aves que son insectívoras. Numerosas poblaciones de murciélagos frugívoros se benefician de las facilidades de movimientos que se encuentran en las zonas limítrofes de los parches, como causa de la disminución del follaje.

Algunas especies de plantas nativas se ven afectadas, pues como consecuencia del efecto de borde al aumentar los niveles de exposición solar y en la medida que aumenta la cercanía, disminuyen los niveles de humedad. Con ello, el proceso de descomposición de la hojarasca se enlentece, lo que dificulta la germinación de las semillas y sobrevivencia de las plántulas propias del área natural. De esta forma el área limítrofe se presta para el establecimiento de especies oportunistas (Santos y Tellería, 2006).

En términos generales se puede esperar que cuando la cobertura vegetal es fragmentada, numerosos procesos ecológicos que involucran relaciones entre plantas y animales se vean afectadas. De tal manera que muchas de esas especies desaparezcan, otras aumenten o disminuyan sus números poblacionales (Dirzo y Miranda, 1991).

En el caso de las poblaciones de los polinizadores puede ocurrir una reducción de sus efectivos poblacionales con efectos negativos en su diversidad y abundancia (Gurrutxaga y Lozano, 2006). De esta forma, afectaciones en las poblaciones de los polinizadores disminuyen la disponibilidad y eficiencia de estos con resultados negativos en la fructificación (Parra-Tabla *et al.*, 2000). No obstante, puede ocurrir un efecto contrario, donde la presencia de algunas plantas acompañantes puede incrementar la diversidad de polinizadores de una planta focal. Ello permite el establecimiento, en el hábitat, de especies polinizadoras que necesitan más de una especie vegetal (Gómez y Perfectti, 2009).

### **2.2.1 Influencia del efecto de borde sobre las poblaciones de las plantas**

El efecto de borde puede influir en las poblaciones vegetales tanto en la distribución, abundancia como en el éxito reproductivo de las plantas, en forma positiva o negativa. De esta manera, se favorece el incremento demográfico de especies generalistas y el descenso de las especialistas, así como un aumento de las especies invasoras (Gurrutxaga y Lozano, 2006). Casos de estudio han mostrado que en algunas especies se beneficia su densidad poblacional, como producto de la fragmentación y por ende del efecto de borde. Tal es el caso de *Cecropia sciadophylla* Mart. la cual ha manifestado incrementos de las densidades de su población en los bosques lluviosos del Amazonas, como resultado de las nuevas condiciones creadas por la fragmentación (Laurence *et al.*, 2001).

Otros casos de estudios evidencian que la respuesta al efecto de borde no se manifiesta por igual en todas las especies afectadas por el mismo. Estudios realizados por Chacoff y Morales (2004), comprobaron que las especies *Acacia aroma* Gillies ex Hook. y Arn. y *Cercidium praecox* (Ruiz y Pav. Ex Hook.) Harms, responden de forma diferencial a los efectos de borde. La primera especie mostró una mayor proporción de semillas abortadas en las áreas continuas que en las fragmentadas, mientras que la segunda especie no mostró cambios significativos en el aborto de semillas respecto al borde de los fragmentos.

El efecto de borde también puede beneficiar a especies que se pueden comportar como oportunistas, tal es el caso de *Poa annua* L. la cual muestra un aumento en la producción de semillas a mayor cercanía del borde (Costa y Vargas, 2004). En este mismo estudio se reportó como el efecto de borde beneficia la densidad poblacional de especies del interior del fragmento como *Carex* sp. e *Hydrocotyle bonplandii* A. Rich. Estas especies se comportaban como indicadoras de borde al aumentar sus probabilidades de presencia hacia estas zonas.

Sin embargo, las principales afectaciones, debido al efecto de borde, se manifiestan en la reproducción y dispersión. En ambientes afectados las plantas experimentan una reducción en la eficiencia de la polinización y por ende de su fructificación (Parra-Tabla *et al.*, 2011). Un disturbio, ya sea de origen antrópico o natural, nunca afecta directamente el éxito reproductivo de las especies vegetales remanentes (Aizen, 2007). La alteración del hábitat desencadena una serie de cambios en un sinnúmero de variables físicas y biológicas (Aizen, 2007). Estos cambios son los que van a determinar tanto la intensidad y frecuencia de las interacciones planta-polinizador como los patrones de flujo de polen, afectándose de esta forma tanto la cantidad como calidad de las semillas producidas (Aizen y Vázquez, 2006).

La forma en que se ve afectada la reproducción se ha explicado por varias hipótesis relacionadas con la especialización de su polinización (especialistas y generalistas) y con el sistema de compatibilidad (autocompatible y autoincompatible) (Aguilar *et al.*, 2006). Las especies especialistas (con un sistema de polinización especializado) tienen más afectaciones en su éxito reproductivo respecto a las especies generalistas, como consecuencia de los cambios ambientales que afectan el ensamblaje de polinizadores (Aizen y Feinsinger, 1994). Sin embargo, los estudios de Aizen *et al.* (2002) han concluido que no es posible generalizar la susceptibilidad a los cambios producidos por el efecto de borde provocado por la fragmentación,

basándose en el sistema de compatibilidad y del sistema de polinización. Para ambos sistemas se encontró que manifestaban iguales grados de afectación indistintamente del tipo que fuesen. Esta igualdad de afectación para los sistemas de polinización ha sido explicada por Asworth *et al.* (2004). Según estos autores las alteraciones provocan cambios en el ensamblaje de polinizadores especialistas que visitan tanto plantas generalistas como especialistas, de esta forma quedan igualmente afectados ambos tipos de plantas.

La generalización de los efectos de los cambios ambientales sobre plantas con distinto sistema de compatibilidad (autocompatible y autoincompatible), planteado por Aizen *et al.* (2002), ha sido diferente en estudios que usan la herramienta del meta-análisis. En este caso las especies autoincompatibles han experimentado una mayor afectación respecto a las autocompatibles. Esto se debe a que las especies autoincompatibles requieren de polen procedente de otra planta, por lo que al verse afectado el ensamblaje de polinizadores se afectará su reproducción sexual (Gurevitch y Hedges, 2001). Este análisis demuestra que las especies autoincompatibles dependen más del número de visitas efectivas que pueda recibir que del grado de especialización de su polinización.

### ***Influencia del efecto de borde sobre las poblaciones de orquídeas***

Las orquídeas son un grupo de plantas que muestran un alto grado de especificidad por sus polinizadores (Waterman y Bidartondo, 2008; Parra-Tabla *et al.*, 2009; Pellegrino *et al.*, 2010), así como por el sustrato (suelo o forófito) donde germinarán las semillas y se establecerán las plántulas (Parra-Tabla *et al.*, 2011, Beltran-Nambo *et al.*, 2012). Estas características hacen que la familia *Orchidaceae* sea muy susceptible a los disturbios y cambios ambientales (Parra-Tabla *et al.*, 2011).

En las orquídeas el efecto de borde tiene implicaciones también sobre la distribución, abundancia y éxito reproductivo de los individuos. Las modificaciones que sufren los ambientes, como consecuencia del efecto de borde, aumentan la influencia de los eventos estocásticos y provocan variaciones de los parámetros climáticos de temperatura, humedad y luz (Guariguata y Kattan, 2002). De esta forma cambian las condiciones climáticas necesarias para el establecimiento de las nuevas plántulas. Por otro lado, se afectan negativamente las

comunidades de insectos, y con ello las poblaciones de orquídeas pues se modifica de manera significativa la interacción que establecen con las plantas (Vargas *et al.*, 2006).

El establecimiento de plántulas y el reclutamiento de categorías inferiores, así como la distribución y abundancia, también se afectan de forma proporcional al grado de alteración. Ejemplo de ello lo constituyen las especies del género *Bletia* (*Bletia purpurata* A. Rich & Galleoti y *B. punctata* Llave & Lex y *B. roezlii* Reichb.), donde Beltrán-Nambo *et al.* (2012) encontraron menor densidad de individuos en los lugares más alterados. Ello es consecuencia de las nuevas condiciones impuestas, propias del efecto de borde (*i.e.* aumento de compactación del suelo y mayor incidencia solar en áreas donde debería ser menor). Dichas condiciones pudieron afectar las poblaciones de micorrizas presentes en el área, las cuales son necesarias para la germinación de las semillas.

Algunos estudios han mostrado el grado y la manera en que se han afectado las poblaciones de orquídeas como consecuencias de los disturbios ambientales. Los estudios de Parra-Tabla *et al.* (2011) con *Myrmecophila christinae* Carnevali & Gómez-Juárez en ambientes fragmentados de la costa de Yucatán, México, corroboran lo planteado. En este caso encontraron que en las poblaciones de esta especie se afectaron las densidades poblacionales y la polinización a causa de los disturbios. Esto provocó la disminución de las tasas de visitas y, como consiguiente, disminuyó la fructificación. Además, se observó una disminución del reclutamiento de las categorías inferiores. Otro caso de estudio, con *Oncidium ascendens* Lindey, mostró que en lugares con algún grado de perturbación se manifestó un menor desarrollo vegetativo, como consecuencia de las variaciones de la intensidad lumínica recibida. También se registró un menor índice de fructificación, como resultado de las bajas tasas de visitas que se reportaron para la especie (Parra-Tabla *et al.*, 2000). Para todos los casos anteriores las mayores afectaciones se encontraron en los lugares más alterados, con mayor grado de fragmentación y mayor agudización del efecto de borde.

Similares resultados han sido reportados por Meekers y Honnay (2011) en las poblaciones de la orquídea europea *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. En esta especie también se afectó la fructificación debido a los efectos de la fragmentación. Estas poblaciones manifestaron un descenso en la producción de frutos según aumentaba el grado de fragmentación y aumentaba

la relación perímetro-borde. Sin embargo, en este mismo estudio se encontró un efecto contrario en *Orchis mascula* L, pues ocurrió un incremento de su fructificación en las áreas más afectadas.

Estos autores atribuyen estos resultados a que las bajas tasa de polinización se debe a que altas densidades de flores que no ofrecen recompensas florales, como muchas de las pertenecientes a la Familia Orchidaceae tienden a tener una menor proporción de flores polinizadas. Esto se debe a la capacidad de los visitantes florales de aprender a no visitar las flores e inflorescencias que no ofrecen recompensas (Jersáková *et al.*, 2006). Al aumentar las distancias entre los fragmentos y la permeabilidad de estos, como consecuencia del efecto de borde, los polinizadores que visitan un área y no obtienen recompensas florales de las plantas que visitan, se decepcionan y se alejan de estas. Luego al visitar otros parches de vegetación, transportan las polinias del anterior y polinizan las flores de los nuevos lugares.

### **2.3 Biología reproductiva en las orquídeas**

La biología reproductiva de las plantas abarca un gran número de elementos relacionados con las características de la reproducción, que van desde el desarrollo de la flor hasta la supervivencia de las plántulas. En la misma se incluye: desarrollo de los gametos, características de la flor, edad de floración, sistema reproductivo, mecanismo de polinización, dispersión de semillas, germinación de las semillas o supervivencia de las plantas (Barrett, 1998).

En el caso de la familia *Orchidaceae*, el diseño de sus flores ha coevolucionado, en conjunto con sus agentes polinizadores, hacia una gran diversificación a través de una deposición del polen más precisa en el agente polinizador. Montalvo y Ackerman (1987) plantean que una simple visita es suficiente para que las polinias queden depositadas en el cuerpo del polinizador.

#### **2.3.1 Biología floral**

Las flores de la familia *Orchidaceae* se caracterizan por presentarse en inflorescencias del tipo racimo, espiga, panícula o solitarias. Las flores son zigomorfas, generalmente epíginas, bisexuales y raras veces unisexuales con un perianto constituido por tres sépalos y tres pétalos. Entre estos últimos se encuentra uno diferenciado, llamado labelo, el cual tiene la función de traer a los polinizadores y servirle como plataforma de aterrizaje. El androceo está formado por uno o dos estambres, con el polen agrupado en polinias. Este se halla fusionado al estilo y al estigma, formando una estructura conocida como columna, ginostemo o ginostegio. Antes de la

antes, la mayoría de las flores experimentan un giro de 180° llamado resupinación que ubica los verticilos florales en la posición óptima para la polinización (Simpson 2006). Entre los caracteres mencionados, la presencia de un ginostemo, el polen agrupado en polinias y la zigomorfa son caracteres que distinguen a la familia (Tremblay *et al.*, 2005).

### **2.3.2 La polinización por engaño en las orquídeas**

La polinización por animales es una característica generalizada en las epífitas vasculares (Madison, 1997). La existencia de recompensas florales determina los tipos de visitantes florales y las tasas de visitas de los mismos a las flores de una especie dada. De esta forma se establece un mutualismo donde las plantas son polinizadas y los animales reciben un alimento rico en azúcares: el néctar (Faegri y van der Pijl, 1979). En particular, los hábitos de crecimiento epífitos implican una serie de adaptaciones entre las cuales se incluye el desarrollo de sistemas de polinización especializados (Gravendel *et al.*, 2004). De esta manera, es frecuente encontrar sistemas de polinización especializados entre las epífitas, así como posibles relaciones coevolutivas con algunos grupos de polinizadores (Carrazana-Quinceno y Estévez-Varn, 2008). Ejemplo de esto último lo constituyen las plantas que pertenecen a la familia Orchidaceae.

Cerca de un tercio de las orquídeas no ofrecen recompensas florales (néctar, polen, ceras, aceites) (Tremblay *et al.*, 2005). Sin embargo, han desarrollado mecanismos para engañar y atraer a los visitantes florales y lograr visitas más efectivas (Jersáková *et al.*, 2006). De esta manera es posible diferenciar dos tipos generales de sistemas de polinización por engaño, por alimento (*food deceptive orchids*) y por engaño sexual (*sexually deceptive orchids*) (Jersáková *et al.*, 2006).

Existen orquídeas con mecanismos de engaño alimenticio generalizado que se basan en adoptar formas alargadas y conspicuas, similares a grupos de flores que ofrecen una verdadera recompensa (Cozzolino, 2013). Para asegurar el éxito reproductivo, debido a la ausencia de recompensa floral y a la capacidad de aprendizaje de los polinizadores, este grupo de orquídeas tiende a adoptar un mayor rango de polinizadores que las plantas que ofrecen una verdadera recompensa floral. Debido a que los insectos visitantes aprenden a evitar las flores que no ofrecen recompensa, estas llegan a recibir un menor número de visitas en total (Cozzolino, 2013). Este sistema de polinización pudiera enlentecer la selección coadaptativa hacia algún polinizador en particular. Ello significa que la polinización cruzada en especies que comparten

el mismo sistema de decepción es más probable que en las que ofrecen recompensa floral (Jersáková *et al.*, 2006).

El mecanismo por engaño alimenticio es el referido en la literatura como un caso de mimetismo Batesiano, donde las flores de las orquídeas mimetizan a un patrón de flor que ofrece recompensa (Jersáková *et al.*, 2006). En este caso las orquídeas presentan un modelo general de flor melitófila que ofrece recompensas dado sus características morfológicas, coloración y guías de néctar, al absorber la luz ultravioleta y presentar osmóforos (Borba y Braga, 2003). Por lo que al imitar solo un patrón de recompensa se aprovechan de la incapacidad de los insectos de poder diferenciar entre flores similares (Dafni *et al.*, 1981). Este tipo de mimetismo es un modelo generalizado y es el más comúnmente encontrado en Orchidaceae, al estimarse en unas 8 000 a 10 000 especies (Ackerman, 1986; Borba y Braga, 2003).

Los mecanismos de engaño sexual se encuentran en las orquídeas que mimetizan a la hembra de una especie de insecto y atraen al macho. Este último visita a la flor en un intento por efectuar la cópula, momento en el que se impregna de las polinias que deposita al visitar otra flor. Este tipo de polinización es altamente específico, debido a que cada especie va a atraer a uno o a muy pocos tipos de insectos masculinos (Cozzolino, 2013). En este tipo de atracción, por una pseudocópula, no solo se encuentran casos de imitación de la hembra de un insecto, sino que, muchas orquídeas han desarrollado formas colores y fragancias que atraen a los machos de especies de abejas cuando se encuentran durante el vuelo nupcial (Jersáková *et al.*, 2006).

Los mecanismos de polinización en las orquídeas no solo han evolucionado a través de la decepción por alimento y sexual. También se pueden encontrar otros sistemas de polinización que se aprovechan de otras conductas que muestran los insectos. Entre los casos conductuales de los cuales se beneficia la polinización de las orquídeas se encuentra el mecanismo de imitación de sitios de anidamiento. En este caso, las flores de las orquídeas imitan lugares apropiados para las ovoposiciones de los insectos. Estas flores generalmente se caracterizan por tener formas, colores y olores relacionados con carroña, estiércol o cuerpos fructíferos de hongos. Los insectos que visitan estas flores son, generalmente, dípteros y coleópteros (Jersáková *et al.*, 2006). También podemos encontrar formas tubulares que sirven como lugares de resguardo a los insectos para protegerse del viento y las lluvias (Gumprecht, 1977; Jersáková *et al.*, 2006). Además, para termorregular, pues en el interior de la flor la temperatura suele ser

3°C superior durante las horas del día (Dafni *et al.*, 1981). Estos autores señalan que, generalmente, estas flores presentan una coloración roja oscura en el interior del labelo. Este tipo de engaño se ha encontrado, mayormente, en especies de orquídeas europeas (Dafni *et al.*, 1981).

Por otra parte, la territorialidad que muestran algunos insectos también ha sido aprovechada por numerosas orquídeas. Ellas imitan a especies antagonistas y, de esta forma, atraen al visitante floral pero en una actitud defensiva. Este caso de adaptación a la polinización se conoce como antagonismo y como hipótesis aún está en duda, pues ha sido poco estudiado (Jersáková *et al.*, 2006).

### **2.3.3 Sistemas reproductivos**

En las orquídeas los mecanismos reproductivos no solo han evolucionado para atraer una gran diversidad de agentes polinizadores, sino también con el fin de disminuir los niveles de endogamia dentro de sus poblaciones. No se puede generalizar la clasificación de su sistema reproductivo como autocompatible o autoincompatible, pues se pueden encontrar ambas variantes en la familia, sin embargo, prevalece la autocompatibilidad (Tremblay *et al.*, 2005).

Para determinar el sistema reproductivo, de una planta cualquiera, se realiza un experimento de polinización donde se polinizan las flores con polen procedente de diferentes flores. Bacchetta *et al.* (2008) propone seis tipos de cruzamientos experimentales: (1) agamospermia, para evaluar la capacidad de reproducción asexual; (2) auto-polinización autónoma, para evaluar la capacidad de producción de frutos y semillas sin que median agentes externos y (3) auto-polinización (las flores se embolsan y polinizan con su propio polen), para la determinación de auto-incompatibilidad. Además, (4) geitono-polinización (las flores se emasculan, embolsan y polinizan con polen procedente de otra flor de la misma planta), para la determinación de auto-incompatibilidad y (5) polinización manual (las flores se emasculan, embolsan y polinizan manualmente con polen procedente de otra planta), para evaluar la capacidad de producción de frutos y semillas cuando median agentes externos. Por último, (6) control (las flores se marcan y dejan libres para la polinización natural) para evaluar la capacidad de producción de frutos y semillas bajo condiciones naturales. En el caso de las orquídeas hay que tener en cuenta la existencia de la agrupación del polen en polinias, lo cual puede facilitar estos experimentos.

El sistema reproductivo de la planta se evalúa en relación con el éxito reproductivo obtenido en cada ensayo de polinización, en función de la cantidad y calidad de los frutos y semillas producidos (Bacchetta *et al.*, 2008). Al final del experimento se obtiene un índice de autopolinización automática (IAS) y del índice de auto-incompatibilidad (ISI) que permiten determinar el tipo de sistema reproductivo. Valores por encima de 0,2 indican capacidad de auto-polinización autónoma y auto-compatibilidad, respectivamente (Ruiz-Zapata y Arroyo, 1978).

El experimento, en el que se manipulan las polinias de las orquídeas, permite determinar qué tipo de sistema reproductivo prevalece en una determinada especie. Además, se puede arribar a conclusiones acerca de si existe alguna limitación en la fructificación por gasto energético o por limitación polínica. Con este experimento, se ha podido concluir que la baja tasa de fructificación que prevalece en este grupo se debe a causa del déficit de polinizadores (Meléndez-Ackerman *et al.*, 2000; Tremblay *et al.*, 2005; Pansarin *et al.*, 2008). Los casos estudiados corroboran la hipótesis anterior al encontrarse en las plantas manipuladas un mayor índice de fructificación respecto a las dejadas como control en sus áreas naturales.

De modo general, para la familia Orchidaceae, se ha reportado una baja tasa de fructificación. Se ha documentado que la misma varía en dependencia de la zona geográfica y de la posibilidad de ofrecer recompensas florales. Las especies de zonas templadas presentan una producción media de frutos de  $34,6 \pm 2,3$  mientras que las especies de ambientes tropicales muestran valores de  $17,0 \pm 2,1$ . En las especies que ofrecen algún tipo de recompensa se mantiene un índice de producción media de frutos de  $37,1 \pm 3,2$  y las que presentan mecanismos de polinización por decepción de  $20,2 \pm 1,7$  (Tremblay *et al.*, 2005).

#### **2.4 Características generales del género *Encyclia***

Con más de 150 especies, *Encyclia* Hook es uno de los géneros más grandes de orquídeas (Berg y Carnevali, 2005). Se caracteriza por tener plantas epífitas o litófitas. Sus tallos se presentan en forma de pseudobulbo, por lo general piriformes. Presenta una o varias hojas conduplicadas y articuladas. La inflorescencia es terminal en forma de racimo o panícula (Mujica *et al.*, 2000). Sus flores varían mucho en formas y colores, incluso entre poblaciones. Se diferencian de géneros afines por presentar un labelo trilobado, separado de la columna (Higgins *et al.*, 2003).

El clinandrio es siempre tridentado o trilobado y el rostelo grueso, generalmente casi perpendicular al eje de la columna (Dressler y Pollard, 1974).

El género es neotropical y se distribuye desde la Florida hasta Perú y Argentina (Pupulin y Mujica, 2005), incluyendo a las Antillas (Mujica *et al.*, 2000). Dentro de estas últimas, Cuba ha sido reconocida por varios autores como la de mayor número de especies de *Encyclia* en el Caribe (Withier, 1996; Nir, 2000; Vale y Rojas, 2012). La cantidad de especies de este género, reconocidas para el archipiélago cubano, ha sido muy variable a lo largo de los años. Acuña (1938) y Schweinfurth (1946) reportaron 19 especies; Dietrich (1984) menciona un total de 22 especies, mientras que Withier (1996) solo reconoce 11 taxones. Cuando se publica *Orchidaceae Antillanae*, se reconocen 13 especies para Cuba (Nir, 2000). Posteriormente, se publica el *Catálogo de Orquídeas Cubanas* donde se refieren a este género con un total de 17 representantes (Mujica *et al.*, 2000). Luego Mujica *et al.* (2004); Pupulin y Mujica (2005) se refieren a una cifra que supera las 20 especies, pero no dan un número exacto. En la publicación donde se describe a *Encyclia sabanensis* como una nueva especie para la flora de Cuba, se hace referencia a 24 especies identificables para Cuba (Vale *et al.*, 2014). Recientemente, Greuter y Rankin (2016) reportan para nuestro país un total de 26 especies pertenecientes al género entre las que se reporta un híbrido natural.

#### **2.4.1 Biología reproductiva en el género *Encyclia***

La forma de las flores para la mayoría de los géneros pertenecientes a la Subtribu Laeliinae, incluido el género *Encyclia*, han sido catalogadas como "flores de garganta", según Dressler (1981). Esta clasificación está dada por la forma de los lóbulos del labelo que envuelven a la columna. Los mismos forman una cámara donde el polinizador inserta su cuerpo en busca de los recursos florales, momento en el cual quedan depositadas las polinias en la región del dorso o del tórax (Comargo *et al.*, 2006). Estas características estructurales son las que determinan que la mayoría de los polinizadores de los géneros pertenecientes a esta subtribu sean del Orden *Hymenoptera* (van der Pijl y Dodson 1966)

En el género *Encyclia*, se han realizado escasos estudios acerca de la biología reproductiva. Janzen *et al.*, 1980 estudian el sistema reproductivo de *Encyclia cordigera* (HBK) Dressler, a partir del cual se demuestra que la especie es autocompatible. Los estudios realizados por Ackerman *et al.*, 1989, en *Encyclia krugii* (Bello) Britton & P. Wilson, demostraron que esta

especie es autoincompatible. Lo anterior confirma que dentro del mismo género pueden existir dos formas de sistema reproductivo lo cual es común en algunos linajes de la familia (Tremblay *et al.*, 2005).

La fructificación en el género *Encyclia* ha sido poco estudiada. Según Janzen *et al.* (1980) el porcentaje de fructificación de *E. cordigera*, en el Parque Nacional de Santa Rosa, Costa Rica, fue de 0,7, mientras que en un estudio similar realizado por Ackerman (1989) en *E. krugii*, se encontró un índice de fructificación de 0,4. Estos índices de fructificación se calcularon a través de la razón entre el número de frutos formados y la cantidad de flores emitidas, en poblaciones naturales sin afectaciones.

## **2.5 Caracteres generales de *Encyclia sabanensis***

Sus características vegetativas no difieren de la mayoría de las especies pertenecientes a este género. Planta herbácea, epífita, cespitosa, con una altura en su estado adulto entre los 38 - 145 cm. Rizoma oculto entre los pseudobulbos, estos a su vez cónicos de 3-7 cm de alto y con un ancho de 1,5 - 3,5 cm. Hojas de 1 - 2 (3), conduplicadas, lineal lanceoladas, coriáceas con dimensiones de 10 - 45 cm de largo y 1,5 - 3 cm de ancho. Inflorescencias en forma de racimos o panículas con dimensiones entre 30 - 150 cm de largo, llegando a portar hasta 35 flores (Vale *et al.*, 2014).

Sus flores miden de 2 - 3,5 cm de ancho, con tépalos de coloración variable, de amarillo verdoso a amarillo pálido (Figura 1). Labelo trilobado de 17 - 20,7 mm de largo, completamente blanco con líneas púrpuras en la parte central y proximal del lóbulo medio (Vale *et al.*, 2014). Su morfología floral es muy afín a la de *Encyclia plicata* (Lindl.) Britton & Millsp. y *Encyclia phoenicea* (Lindl.) Neum. Esta similitud ha ocasionado que durante mucho tiempo esta especie se encuentre en los herbarios bajo estos nombres. Las características de su labelo marcan la diferencia con respecto a las dos especies mencionadas. *E. sabanensis* tiene el largo del labelo y el ángulo que forman los lóbulos laterales, respecto al eje central del labelo, con un valor de aproximadamente 1/2 menor con respecto a las otras dos especies.

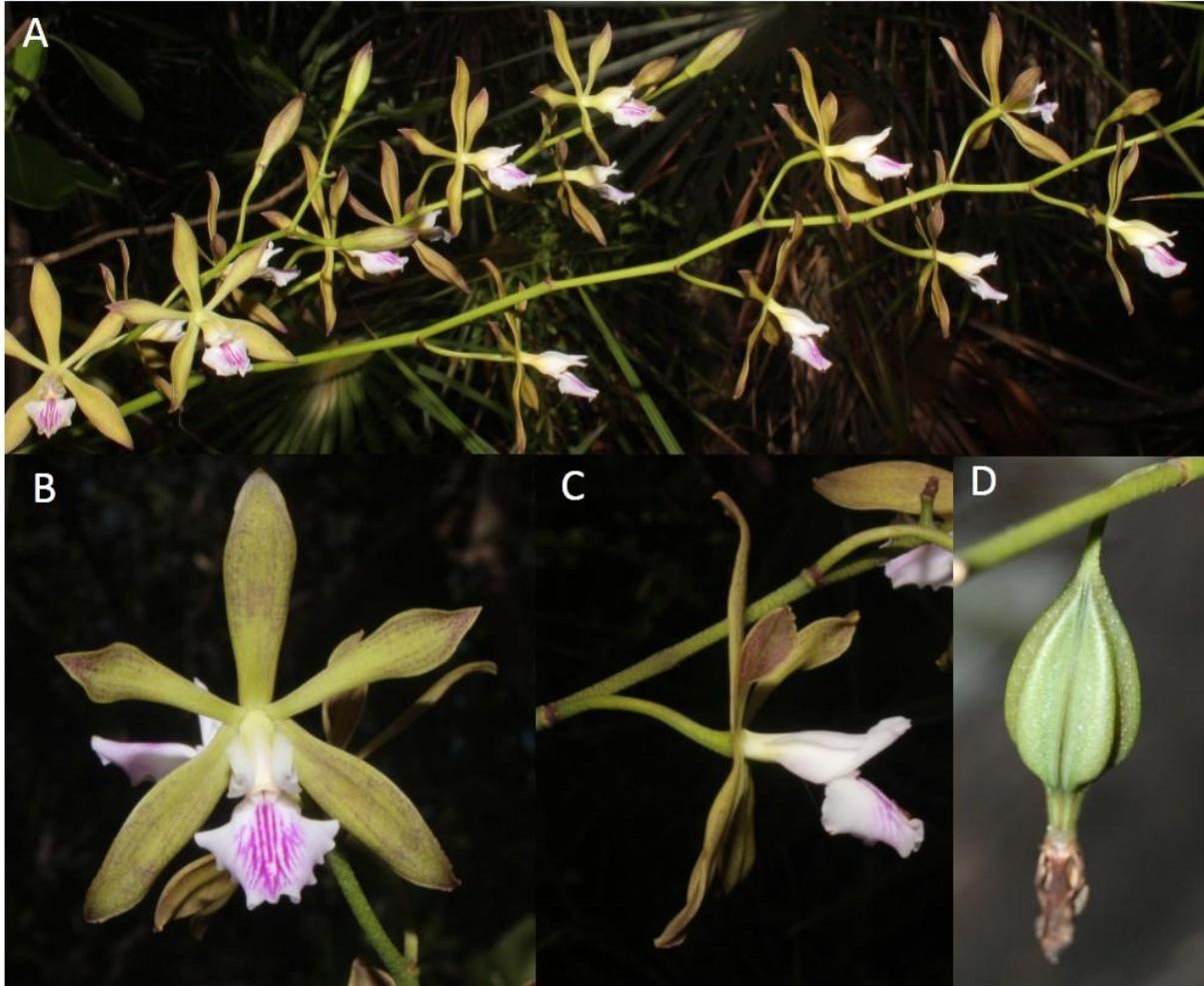


Figura 1. *Encyclia sabanensis* Vale, Pérez-Obr. y Faife. A) Imagen de la inflorescencia; B) vista frontal de la flor; C) vista lateral de la flor; D) vista del fruto.

Esta especie se encuentra en el Archipiélago Sabana-Camagüey, específicamente en Cayo Santa María, Cayo Las Brujas, Cayo Tío Pepe y Cayo Guillermo (Vale *et al.*, 2014). Según las colectas depositadas en el Herbario ULV, la especie se encuentra en las formaciones vegetales: bosque siempreverde micrófilo, bosque semidecíduo y matorral xeromorfo costero y subcostero sobre arena, siendo en esta última donde se localiza con mayor abundancia. Los forófitos sobre los que se ha reportado son: *Guaiacum sanctum* L. (*Zygophyllaceae*), *Sideroxylon americanum* (Mill.) T.D. Penn. (*Sapotaceae*), *Reynosia septentrionalis* Urb. (*Rhamnaceae*), *Coccothrinax litoralis* León (*Areaceae*), *Citharexylum fruticosum* L. (*Verbenaceae*), *Laguncularia racemosa* (L.) C.F. Gaertn. (*Verbenaceae*) y *Metopium toxiferum* (L.) Krug y Urb. (*Anacardiaceae*) (Vale *et al.*, 2014).

Las principales amenazas que se han reportado para la especie están relacionadas con la rápida pérdida, empobrecimiento y fragmentación de los hábitats, como consecuencia de la actividad antrópica del lugar. Su fácil cultivo, su colecta ilegal y comercialización con fines de ostentación constituyen otras de las amenazas que se ciernen sobre la especie. Por tales motivos ha sido propuesta para incluirse entre las especies de la lista roja de la UICN bajo los criterios de B1a+B2ab(iii); C2a(i) (Vale *et al.*, 2014).

### III. Materiales y Métodos

#### 3.1 Área de estudio

El área de estudio se ubica en Cayo Santa María, pertenece al Archipiélago Sabana-Camagüey, al noroeste de la provincia de Villa Clara (Noa *et. al.*, 2001) y ocupa un área aproximada de 21.93 km<sup>2</sup> (Rodríguez-Batista *et al.*, 2014) (Figura 2). Según Noa *et. al.* (2001), en este cayo la flora está integrada por 277 especies vegetales agrupadas en 84 familias. Este número ha aumentado, pues en los últimos años se han realizado nuevos reportes de especies vegetales, principalmente introducidas, aumentando el número en 168 (Más-Castellanos *et al.*, 2015). Su flora se distribuye por nueve formaciones vegetales, entre las que se encuentra el matorral xeromorfo costero y subcostero sobre arena. Este es el hábitat donde se encuentra mayor cantidad de individuos de *Encyclia sabanensis* (Noa *et. al.*, 2001), por tanto, constituye el área específica donde se desarrolló nuestro estudio.

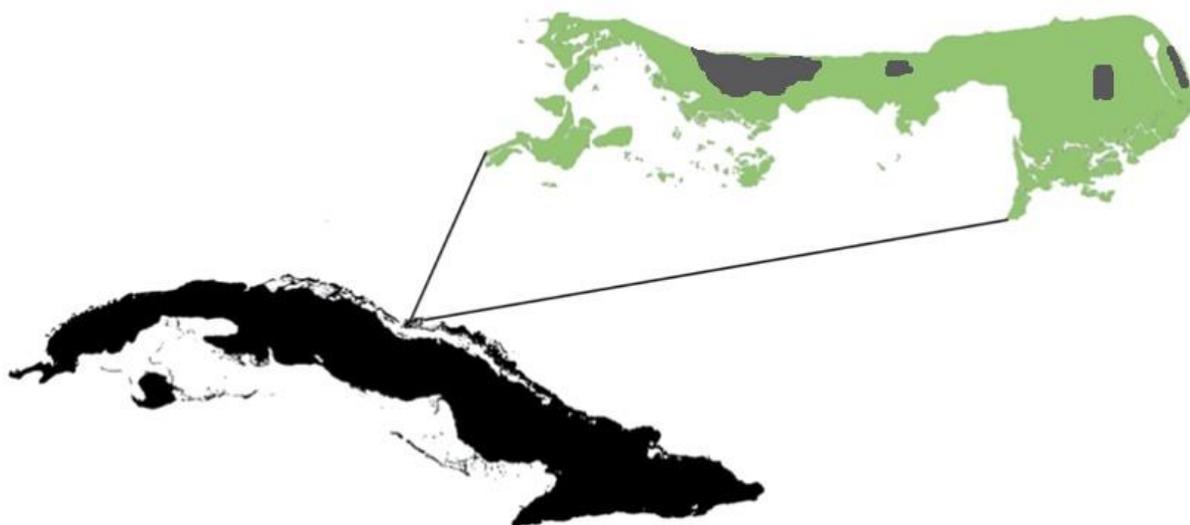


Figura 2. Ubicación geográfica de las áreas donde se encuentra *Encyclia sabanensis* en Cayo Santa María Villa Clara.

En la actualidad el cayo es objeto de la explotación turística, a raíz de lo cual han ocurrido transformaciones en su vegetación. Como resultado, se han acrecentado los impactos negativos sobre la flora y la vegetación del lugar (Más-Castellanos *et al.*, 2015).

### 3.2 Caracterización de la distribución y abundancia

En el matorral xeromorfo costero y subcostero sobre arena humificada, se establecieron 24 parcelas de 25 m<sup>2</sup> (5 m x 5 m), a diferentes distancias del borde y distribuidas aleatoriamente por toda el área de ocupación de la especie. El primer grupo de parcelas se ubicó a una distancia de 0 - 5 m, el segundo grupo de 15 - 20 m y el tercer grupo de 35 - 40 m, el cual sirvió de control. En cada parcela se identificaron, cuantificaron y marcaron cada uno de los individuos de la especie estudiada.

Cada individuo se clasificó atendiendo a su edad (clases de vida), según los criterios empleados por García-González *et al.* (2011) y García-González y Riverón-Giró (2014) en: i) plántula (cuando no presentaban pseudobulbos); ii) juvenil (en el caso de los ejemplares que presentasen pseudobulbo pero no tuviesen huella de inflorescencia anteriormente); iii) adulto no reproductivo en el caso de los que hubiesen florecido al menos una vez pero no tuviesen inflorescencia activa en la etapa del estudio y iv) adulto reproductivo para los que tuviesen inflorescencia activa en la temporada. Se calculó la densidad general de la especie para el área estudiada, así como para cada clase de vida teniendo en cuenta la cantidad de individuos en un área de 25m<sup>2</sup>.

Para determinar las características del lugar de crecimiento, por cada planta, se identificó el forófito sobre el que se encontraba. Para demostrar si hay o no selección del forófito por parte de *E. sabanensis* se comparó la frecuencia esperada (número de individuos de cada forófito entre total de forófitos) con la frecuencia observada (proporción de individuos realmente usados por la orquídea). La comparación se realizó mediante una prueba de Wilcoxon puesto que los datos no cumplían las asunciones para hacer una prueba paramétrica. Luego se determinó la frecuencia de ocupación a partir de la fórmula:

$$FO = 100 \frac{a_i}{A}$$

dónde:  $a_i$  es igual al número de apariciones de una determinada especie, y  $A$  corresponde al número de apariciones de todas las especies (Mostacedo y Fredericksen 2000).

También se determinó la ocupación media a través de la razón entre la cantidad de orquídeas encontradas sobre una especie de forófito y la cantidad de forófitos ocupados. A las ramas donde

se encontraban los individuos de *E. sabanensis* se les midió el diámetro y la altura sobre el suelo y se analizaron las especies en las que hubiese más del 5% de frecuencia de ocupación según Migenis y Ackerman (1993) y Mujica *et. al.* (2000).

### **3.3 Evaluación del efecto de borde en la estructura poblacional de *Encyclia sabanensis***

Para evaluar el impacto del efecto de borde sobre la distribución y abundancia se cuantificaron, en cada parcela, los individuos por clases de vida presentes a distintas distancias del borde. Para cada clase de vida, se compararon las tres distancias al borde en cuanto a densidad de individuos. Se utilizaron pruebas de ANOVA o de Kruskal-Wallis según la presencia o ausencia de homogeneidad de varianza y normalidad en los datos, respectivamente. En los casos donde se encontraron diferencias significativas se realizaron pruebas *a posteriori* mediante el procedimiento de LSD (diferencia mínima significativa) de Fisher para un  $\alpha = 0,05$ .

### **3.4 Influencia del efecto de borde en el éxito reproductivo de *E. sabanensis***

Para evaluar el éxito de la polinización se monitorearon las plantas desde que comienzan a emitir la inflorescencia hasta que inician el período de fructificación. En cada visita por planta se cuantificó el total de flores que produjo la inflorescencia y la cantidad de frutos formados por plantas. Con estos datos se calculó, para cada distancia del borde, un índice equivalente al éxito reproductivo dado por la proporción de flores generadas y las que llegan a convertirse en fruto. Se compararon las tres distancias al borde en cuanto a número de frutos producidos. Estos datos no presentaron distribución normal ni homogeneidad de varianza, puesto que sus valores de curtosis y sesgo estandarizados se encontraron fuera del rango de -2 a 2. Por tal motivo se realizó una prueba de Kruskal-Wallis.

### **3.5 Determinación del sistema reproductivo de *E. sabanensis***

Para determinar la importancia ecológica de los agentes polinizadores se llevó a cabo un experimento para evaluar el sistema reproductivo de la especie. El protocolo manipulativo que se desarrolló fue el propuesto por Vale *et al.* (2010) y Torreta *et al.* (2011). Se realizaron cuatro tratamientos: 1) xenogamia, para probar polinización cruzada, se depositaron cuatro polinias en la superficie estigmática de una flor de plantas diferentes; 2) geitonogamia, para probar autocompatibilidad, se depositaron cuatro polinias en una flor de la misma planta; 3) autogamia, se depositaron cuatro polinias en la superficie estigmática de la misma flor que las portaba; 4)

autopolinización autónoma, no recibieron ninguna manipulación y fueron utilizadas como control. A todas las flores tratadas se les cortó el labelo para evitar que fuesen visitadas.

Cada grupo de tratamientos se realizó una sola vez por planta y en una misma inflorescencia. Los tratamientos fueron asignados al azar a las flores de cada inflorescencia y todos los eventos de polinización manual fueron realizados luego del segundo día después de la antesis, para garantizar la madurez del polen y la receptividad del estigma. Se utilizaron un total de 64 flores pertenecientes a 16 plantas provenientes de Cayo Santa María, que llevaban cultivadas en condiciones *ex situ* más de dos años. La proporción de flores que producen frutos (tasa de fructificación) para cada tratamiento fue utilizada como una medida del éxito reproductivo.

El tipo de sistema reproductivo se clasificó según el criterio de Ruiz-Zapata y Arroyo (1978), el cual se determina a través del cálculo del índice de autopolinización autónoma (IAS) y el índice de autoincompatibilidad (ISI). El IAS se obtuvo dividiendo el porcentaje de fructificación de la autopolinización autónoma entre el porcentaje de fructificación xenógama. El ISI se calculó dividiendo el porcentaje de fructificación de la autopolinización entre el porcentaje de fructificación xenógama.

## IV. Resultados

### 4.1 Distribución y abundancia de *E. sabanensis* en el matorral xeromorfo costero sobre arena humificada

Se cuantificó un total de 306 plantas de *E. sabanensis*, en las parcelas muestreadas, con una densidad de  $0,51 \pm 0,31$  individuo/m<sup>2</sup>. Según las clases de vida se detectaron 226 adultos (102 adultos no reproductivos y 124 adultos reproductivos), 59 juveniles y 21 en estado de plántulas. Por clases de vida las densidades correspondientes fueron de  $0,03 \pm 0,07$  plántulas/m<sup>2</sup>;  $0,9 \pm 0,11$  juveniles/m<sup>2</sup>;  $0,17 \pm 0,14$  adultos no reproductivos/m<sup>2</sup> y  $0,21 \pm 0,18$  adultos/m<sup>2</sup>.

Con respecto al lugar de crecimiento, del total de plantas muestreadas, 287 se detectaron creciendo sobre algún forófito y los 19 restantes se encontraron en el suelo. En los 600 m<sup>2</sup> que se muestrearon se cuantificaron en total 641 representantes de plantas, pertenecientes a 18 especies, que constituyen forófitos potenciales de *E. sabanensis* (Tabla I). Las especies más abundantes fueron: *Coccothrinax litoralis*, *Pithecellobium keyense* Britton, *Sideroxylon americanum*, *Ateramnus lucidus* (Sw.) Rothm., *Erithalis fruticosa* L. y *Casasia clusiaefolia* (Jacq.) Urb., que representan el 88,67% de los individuos muestreados.

Se identificaron nueve especies de forófitos ocupados por *E. sabanensis*, entre los que se incluyó a *Tillandsia fasciculata* Sw., pues algunas plantas se encontraron creciendo entre sus raíces. También se incluyó entre los forófitos la categoría de árbol seco (Figura 3). En las nueve especies de forófitos identificados se contaron 113 individuos que portaban al menos una planta de *E. sabanensis*.

Se determinó que *E. sabanensis* selecciona sus forófitos ( $W = 79$   $p = 0,03$ ). Los sustratos con mayor presencia de esta orquídea fueron las especies: *Coccothrinax litoralis*, *Sideroxylon americanum* y *Reynosia septentrionalis* y árboles secos como otro tipo de sustrato, todos con más del 5% de ocupación. Estos representaban el 90,4% de los forófitos ocupados y también coinciden con la mayor frecuencia de ocupación de 92,02%. Además, *Sideroxylon americanum* y *Reynosia septentrionalis* presentaron, respectivamente, los mayores valores de ocupación media, con 3,53 y 3,36 individuos de *E. sabanensis* por forófito. Estos valores son mayores que en *Coccothrinax litoralis* donde fue de 2,27 a pesar de haber sido el forófito más abundante (Tabla I).

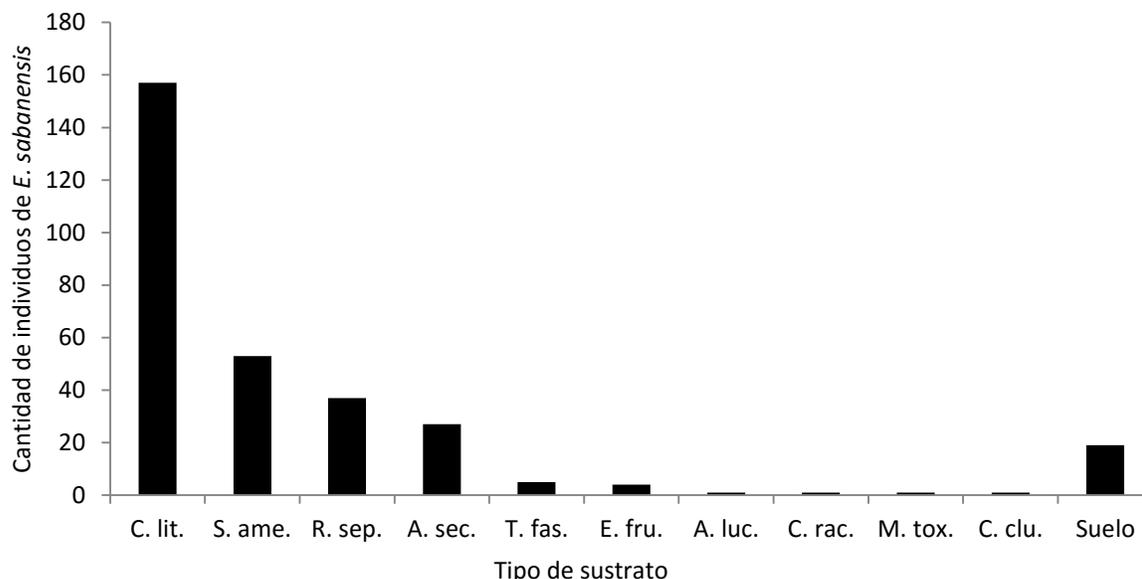


Figura 3. Cantidad de individuos de *E. sabanensis* por tipo de sustrato en parcelas del matorral xeromorfo costero y subcostero sobre arena humificada de Cayo Santa María, Villa Clara. (C. lit.: *Coccothrinax litoralis* León; S. ame.: *Sideroxylon americanum* (Mill.) Steam; R. sep.: *Reynosia septentrionalis* Urb.; A. sec.= Árbol seco; T. fas. = *Tillandsia fasciculata* Sw.; E. fru. = *Erithalis fruticosa* L.; A. luc. = *Ateramnus lucidus* (Sw.) Roth.; C. rac. = *Crossopetalum rhacoma* Crantz; M. tox. = *Metopium toxiferum* (L.) Krug y Urb.; C. clu.= *Casasia clusiaefolia* (Jacq.) Urb.)

Tabla I. Relación de la cantidad de individuos por tipos de forófitos con sus respectivas frecuencias de ocupación ( $FO = 100 \frac{a_i}{A}$ ) y ocupación media cantidad de orquídeas encontradas sobre una especie de forófito / cantidad de forófitos ocupados) en parcelas del matorral xeromorfo costero y subcostero sobre arena humificada de Cayo Santa María, Villa Clara.

Forófitos potenciales	Cantidad	Usada como forófito	Frecuencia de ocupación (%)	Forófitos ocupados por <i>E. sabanensis</i>	Ocupación media
<i>Coccothrinax litoralis</i> León	349	Sí	61,07	69	2,27
<i>Pithecellobium keyense</i> Britton ex Britt. y Rose	61	No	-	-	-
<i>Sideroxylon americanum</i> (Mill.) Steam	57	Sí	13,28	15	3,53
<i>Reynosia septentrionalis</i> Urb.	27	Sí	9,74	11	3,36
<i>Ateramnus lucidus</i> (Sw.) Roth.	26	Sí	0,88	1	1
<i>Erithalis fruticosa</i> L.	24	Sí	1,76	2	2
<i>Casasia clusiaefolia</i> (Jacq.) Urb.	18	Sí	0,88	1	1
Arbol seco	15	Sí	7,97	9	3
<i>Crossopetalum rhacoma</i> Crantz	12	Sí	0,88	1	1
<i>Metopium toxiferum</i> (L.) Krug y Urb.	10	Sí	0,88	1	1
<i>Bourreria succulenta</i> Jacq. var. <i>Succulenta</i>	10	No	-	-	-
<i>Tillandsia fasciculata</i> Sw.	8	Sí	2,66	3	1,66
<i>Krugiodendron ferreum</i> (Vahl) Urb.	7	No	-	-	-

<i>Randia aculeata</i> L.	6	No	-	-	-
<i>Guapira discolor</i> (Spreng.) Little	5	No	-	-	-
<i>Zanthoxylum flavum</i> Vahl	3	No	-	-	-
<i>Eugenia axillaris</i> (Sw.) Willd.	2	No	-	-	-
<i>Sideroxylon celastrinum</i> (Kunth) T.D. Penn	1	No	-	-	-
<b>Total</b>	<b>641</b>		<b>100</b>	<b>113</b>	<b>9</b>

Las plantas de *E. sabanensis* se encontraban en ramas con diámetros entre 2,3 y 21 cm, con una media de  $7,96 \pm 2,47$  cm. Además, se encontraban en un rango de altura comprendido entre 0 y 209 cm del suelo (con una media de 77,3 cm)(Tabla II).

Tabla II. Valores medios de alturas a las que se ubicaba *E. sabanensis* en los forófitos con más del 5% de frecuencia de ocupación, en parcelas del matorral xeromorfo costero sobre arena humificada de Cayo Santa María, Villa Clara.  $\bar{X}$ : media; *DS*: desviación estándar; *CV*: coeficiente de variación; *Min.*: mínimo y *Max.*: máximo.

Especie	Altura (cm)					
	$\bar{X}$	<i>DS</i>	<i>CV</i> (%)	<i>Min.</i>	<i>Max.</i>	<i>Rango</i>
<i>Coccothrinax.litoralis</i>	62,96	43,16	68,55	1,18	185	183,82
<i>Reynosa septentrionalis</i>	101,35	53,31	52,60	5,0	205	200
<i>Sideroxylon americanum</i>	91,0	51,78	56,90	8,0	207	199
Arboles seco	96,86	56,2	58,02	1,0	209	208

Tabla III. Valores medios de diámetros de forófitos de *E. sabanensis* con más del 5% de frecuencia de ocupación, en parcelas del matorral xeromorfo costero sobre arena humificada de Cayo Santa María, Villa Clara.  $\bar{X}$ : media; *DS*: desviación estándar; *CV*: coeficiente de variación; *Min.*: mínimo y *Max.*: máximo.

Especie	Diámetro (cm)					
	$\bar{X}$	<i>DS</i>	<i>CV</i> (%)	<i>Min.</i>	<i>Max.</i>	<i>Rango</i>
<i>Coccothrinax.litoralis</i>	7,61	2,05	26,91	2,3	14	11,7
<i>Reynosa septentrionalis</i>	9,26	2,54	27,48	3,5	14	11
<i>Sideroxylon americanum</i>	8,02	3,19	39,76	3	14	11
Arboles seco	8,07	2,87	35,55	4	21	17

#### 4.2 Efecto de borde y estructura poblacional de *Encyclia sabanensis*

La estructura demográfica de la población de esta especie se afectó debido al efecto de borde (Figura 4). Se encontró una mayor densidad de individuos en las áreas más alejadas al borde ( $F = 3,65$   $p = 0,04$ ), existiendo diferencias significativas entre las distancias de 35 - 40 m y las de 0 - 5 m ( $LSD = 0,38$   $p < 0,05$ ); no así entre la distancia intermedia y las de 0 - 5 m ( $LSD = 0,24$   $p > 0,05$ ) y de 35 - 40 m ( $LSD = 0,15$   $p > 0,05$ ). La mayoría de las categorías etario-específicas no se encontraron afectadas respecto a la distancia al borde. Los estados de plántulas ( $H = 1,15$   $p = 0,56$ ), juveniles ( $H = 2,66$   $p = 0,26$ ) y adultos reproductivos ( $F = 0,86$   $p = 0,44$ ) mantuvieron una densidad similar en las distintas distancias del borde. Sin embargo, la categoría de adultos no reproductivos mostró un aumento ( $F = 4,29$   $p = 0,03$ ) en las parcelas ubicadas de 35 a 40 m del borde. Estas resultaron diferentes de las situadas de 0 - 5 m ( $LSD = 0,17$   $p < 0,05$ ) y de 15 - 20 m ( $LSD = 0,14$   $p < 0,05$ ).

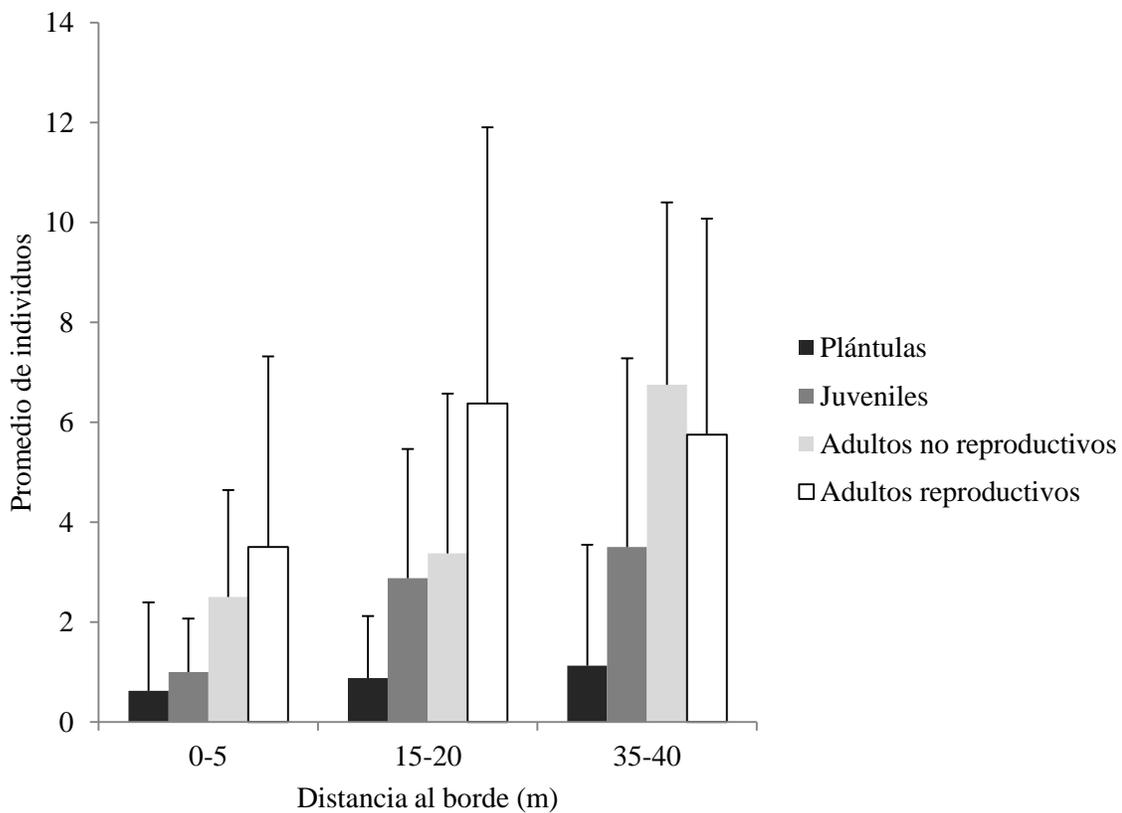


Figura 4. Estructura poblacional de *E. sabanensis* con relación a distintas distancias del borde, en el matorral xeromorfo costero y subcostero sobre arena humificada de Cayo Santa María, Villa Clara

### 4.3 Éxito reproductivo y efecto de borde en *E. sabanensis*

La especie presenta bajo éxito reproductivo, de 1485 flores producidas por las plantas monitoreadas en la población solo se formaron 32 frutos, para un índice de fructificación de 2,15. Los menores valores de éxito reproductivo se obtuvieron en las parcelas ubicadas a una distancia de 0 a 5 metros del borde (Figura 5), sin embargo, estadísticamente no existieron diferencias significativas ( $H = 3,53$ ;  $p = 0,17$ ).

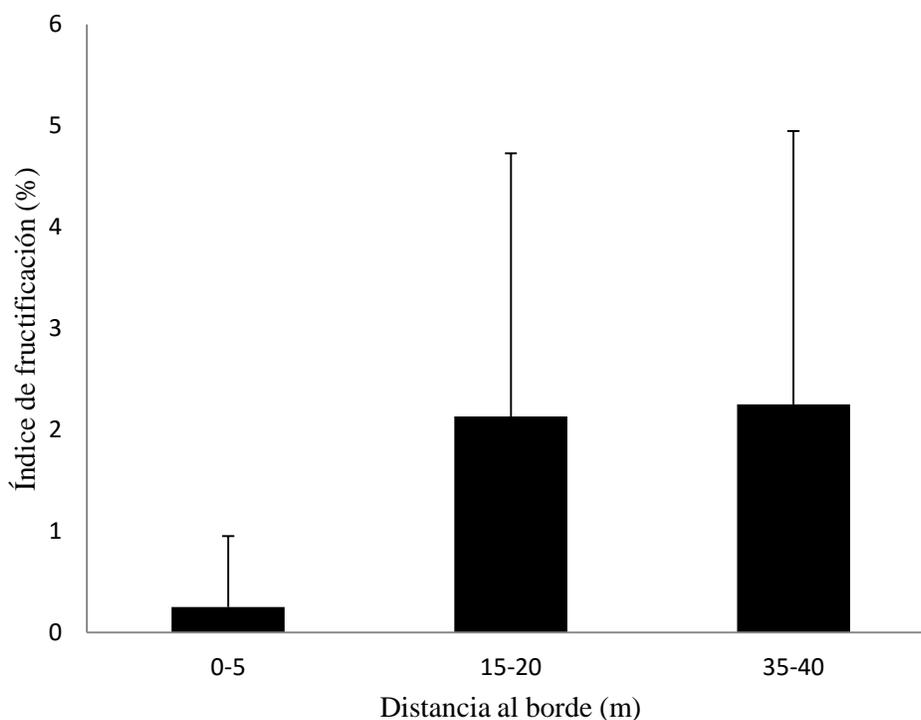


Figura 5. Índice de fructificación (cantidad de frutos / cantidad de flores formadas) de *Encyclia sabanensis* a diferentes distancias del borde, en Cayo Santa María, Villa Clara, de septiembre a diciembre de 2017.

### 4.4 Sistema reproductivo de *E. sabanensis*

Los resultados de los experimentos de polinización manual se muestran en la Figura 6. Al analizar el sistema reproductivo se comprobó que la especie es autocompatible pues mostró un índice de autoincompatibilidad mayor a 0,2 (ISI = 1,08). Ninguna de las flores que se dejaron sin manipular y aisladas formó fruto, por lo que la especie no es capaz de autopolinizarse (IAS = 0).

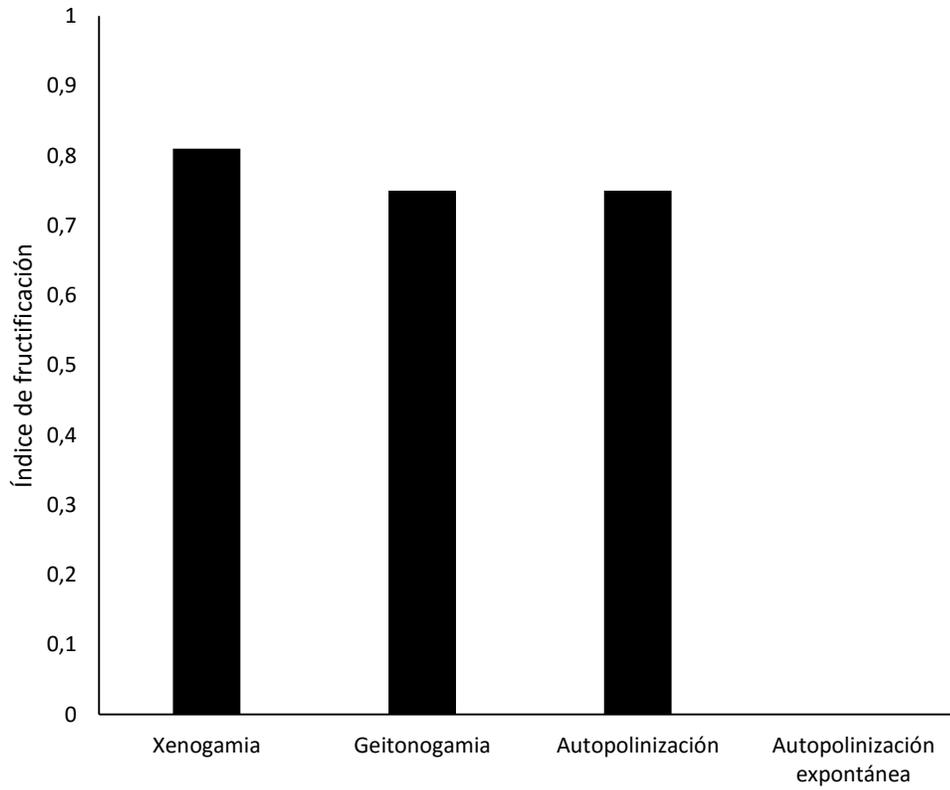


Figura 6. Índice de fructificación (cantidad de flores tratadas / cantidad de frutos formados) de *Encyclia sabanensis* según los experimentos de polinización, en condiciones *ex situ* entre julio y agosto de 2016. (N = 16)

## V. Discusión

### 5.1 Distribución y abundancia

*Encyclia sabanensis* se encontró en varias especies de árboles usados como sustrato de crecimiento, pero con diferentes frecuencias de ocupación para cada una de ellas. Por tanto, se puede decir que presenta una afinidad específica por los forófitos que presentaron una mayor frecuencia de ocupación. De esta manera se evidencia una selección preferencial por los sustratos de crecimiento correspondientes a las especies: *Coccothrinax litoralis*, *Sideroxylon americanum*, *Reynosisia septentrionalis* y árboles secos.

El hecho de no haber encontrado ninguna plántula, ni estadios juveniles sobre los árboles secos, sugiere que las plantas de *E. sabanensis* encontradas sobre los mismos se habían establecido cuando aún estaban vivos. Al analizar la arquitectura de los mismos, así como la corteza de estos, se infiere que correspondían a las formas vivas de *S. americanum* y *R. septentrionalis*. Por tanto, se reduce a solo tres especies las que presentan mayor frecuencia de aparición de *E. sabanensis*.

De las tres especies anteriores, *C. litoralis* resultó la especie con mayor frecuencia de ocupación sobre la que se localiza *E. sabanensis*. Teniendo en cuenta que es la más abundante en el área, aumenta la probabilidad de que las semillas de *E. sabanensis* lleguen hasta este forófito, lo que explicaría este resultado. Los resultados corroboran lo encontrado por Mujica (2007) en estudios con *Encyclia bocourtii* Mujica et Pupulin, donde detectaron una mayor presencia de esta especie sobre *Erythroxyllum areolatum* L. y *Chrysobalanus icaco* L., que correspondían a las especies más abundantes en las áreas estudiadas. En el mismo estudio también detectaron mayor ocupación de *Broughtonia cubensis* sobre *Plumeria tuberculata* Lodd. y *Erythroxyllum areolatum*, las cuales eran las más dominantes en el lugar del estudio. Esto parece indicar que las especies más abundantes y dominantes juegan un papel clave para el establecimiento de las especies de orquídeas en un área determinada.

Los resultados tienden a indicar que sobre *C. litoralis* es donde se crean con mayor frecuencia las condiciones bióticas y abióticas idóneas para la germinación y desarrollo de las semillas de esta especie. Según Trapnell y Hamrick (2006) el establecimiento de las semillas de las orquídeas en cualquier medio depende tanto de factores bióticos como abióticos. El factor

biótico que más influye es la presencia de la micorriza y dentro de los abióticos la luz y la humedad (Migenis y Ackerman, 1993). En *C. litoralis* las vainas de los peciolo permanecen remanentes durante largos períodos de tiempo, lo que pudiera crear las condiciones de luz y humedad para que se desarrolle la micorriza y se establezcan las semillas de *E. sabanensis*. De esta forma se reafirma lo planteado por Benzing (1979), que le atribuye a la forma del forófito un papel clave para la determinación de las condiciones abióticas. Con este resultado se demuestra que los remanentes del peciolo complementan la función de retención de la humedad que siempre se le había atribuido a la corteza (Ter Steege y Cornelissen 1989; González *et al.*, 2007). El grado de afinidad que demuestra *E. sabanensis* por este tipo de forófito, indica que la conservación de la especie puede depender, en buena medida, también de la conservación de esta especie de palma.

Otro aspecto relacionado con la presencia de *E. sabanensis* es el tipo de corteza que presentan los forófitos. Las ramas con cortezas rugosas retienen durante un mayor período de tiempo la humedad, lo que favorece el establecimiento de las semillas (Tupac *et al.*, 2007b). *S. americanum* y *R. septentrionalis* presentan una corteza más rugosa en comparación con los demás forófitos. Esto pudiera justificar los mayores valores de ocupación media presentes en estas especies respecto a los demás forófitos. Este es un aspecto que debe ser evaluado en futuros estudios.

La influencia de los factores bióticos también explica los valores de frecuencia de ocupación. En la misma parcela, y con edades semejantes, existen individuos de las mismas especies que no se comportan como forófitos. Ante esta situación se plantean dos hipótesis (Mujica *et al.*, 2010; Migenis y Ackerman, 1993). La primera es que no hayan llegado, hasta estos potenciales forófitos, las semillas de la orquídea, lo que parece improbable dada la gran abundancia de los mismos. La segunda es que en dichos forófitos potenciales no se ha establecido el hongo micorriza necesario para el establecimiento de las semillas (Mujica *et al.*, 2010). Por tanto, la presencia de *E. sabanensis* sobre determinados forófitos podría estar determinada por una asociación previa entre estos y las micorrizas.

En la formación vegetal donde se localiza *E. sabanensis* las alturas máximas del dosel oscilan entre 3 – 5 m (Noa *et al.*, 2001). Sin embargo, no se reportó ningún individuo por encima de los 3 m. La especie se encontró en un rango de distribución vertical comprendido entre 0 - 2.09

m del suelo, con la mayoría de los individuos ubicados en el tronco. De esta forma se contradice el planteamiento sostenido por Orta y López (2013), de que la verticalidad del sustrato no permite el fácil anclaje y establecimiento de propágulos y plántulas. Al parecer, es en el tronco donde se localizan las condiciones idóneas de luz, temperatura y humedad para que germinen las semillas y se establezcan las plantas de *E. sabanensis*.

La especificidad que muestra *E. sabanensis* por un grupo de forófitos, así como el rango de distribución vertical y el diámetro de las ramas, son componentes de la vegetación que determinan las características microecológicas que benefician el desarrollo de la especie. Por tanto, constituyen elementos no despreciables para cualquier acción dirigida hacia la conservación de la especie.

## **5.2 Impacto del efecto de borde en la estructura poblacional de *Encyclia sabanensis***

La estructura poblacional también se manifestó influenciada por el efecto de borde, lo cual influye en el éxito reproductivo de la especie. En este caso *E. sabanensis* mostró una estructura poblacional similar a la encontrada por Vale *et al.* (2013) y Tremblay *et al.* (2005) para otras orquídeas epífitas del Neotrópico. Tanto en los estudios mencionados como en esta investigación existió un predominio en la abundancia de los individuos adultos, ya sean vegetativos o reproductivos, y en menor medida los juveniles y plántulas. Esto indica que es una población envejecida, con un bajo valor de reclutamiento de las categorías inferiores, posiblemente como consecuencia de los bajos índices de fructificación y por ende de la fragmentación que ha sufrido el área. De esta forma se justifican la baja cantidad de individuos de las categorías inferiores, lo cual pudiera comprometer el futuro de esta población.

En relación a las densidades de cada clase de vida, con respecto al borde, no se encontraron diferencias estadísticas. Sin embargo, la densidad de la población, en sentido general, disminuyó con la proximidad al borde. Esto pudiera deberse a dos causas, una de origen natural y otra de origen antrópico. Para el primer caso se considera causado por una agudización de los efectos biológicos indirectos debido al efecto de borde (Murcia, 1995). Puede que hayan ocurrido cambios de humedad, temperatura e intensidad de la luz. De esta forma desaparecerían las condiciones ambientales propicias para el establecimiento de las micorrizas necesarias para la

germinación de las semillas (Migenis y Ackerman, 1993). Esto explicaría la baja cantidad de plántulas y juveniles encontradas.

Otra de las causas que pudiera haber ocasionado los bajos niveles de adultos encontrados en las cercanías al borde pudiera estar asociado a las modificaciones que sufre la vegetación en las zonas periféricas de los bordes (efecto biológico directo) como respuesta a las variaciones climáticas (efectos abióticos). En estas zonas, con una mayor exposición solar, la vegetación tiende a manifestar un mayor desarrollo vegetativo (Murcia, 1995) lo cual disminuye la incidencia de la luz hacia el interior de estos lugares. *E. sabanensis* es una orquídea que se desarrolla en áreas donde recibe exposición solar (Vale *et al.*, 2014), por lo que al verse alterado este componente climático la floración de la especie en estos lugares se ve comprometida. De esta forma ocurre un retardo en el reclutamiento de la categoría juvenil a la categoría de adultos no reproductivos.

Por otra parte, la acción antrópica pudiera ser también la causa de la baja cantidad de plantas adultas, debido a la cercanía con que se encuentran del borde de los fragmentos. Esto las hace estar muy visibles y de fácil acceso para las personas que visitan el lugar, propicio para la sustracción de sus hábitats naturales.

### **5.3 Afectaciones del efecto de borde al éxito reproductivo**

Aunque estadísticamente los valores correspondientes al índice de fructificación no mostraron diferencias significativas respecto a la distancia al borde, llama la atención el bajo índice de fructificación de la población. El valor del índice de fructificación total fue de 2,15, por debajo de la fecundidad reportada por Tremblay *et al.*, (2005) para las orquídeas tropicales que no ofrecen recompensa floral ( $17,0 \pm 2,1$ ).

La permanencia de todos los frutos obtenidos en las plantas sometidas a los experimentos de polinización manual, indica que la baja fructificación de la especie no se puede adjudicar al alto costo energético que este proceso representa. En lugar de ello, parece ser la limitación polínica la causa del bajo éxito reproductivo, característica típica de la mayoría de las orquídeas tropicales que no ofrecen recompensa floral (Tremblay *et al.*, 2005). Esto parece ser el resultado de la baja frecuencia de visita de polinizadores, lo que explicaría el hallazgo de una

fructificación por debajo de la media correspondiente a las orquídeas del Neotrópico (Tremblay *et al.*, 2005).

En comparación con estudios precedentes, los valores de fructificación también están muy por debajo de los encontrados en otras especies afines. Tal es el caso de *Pseudolaelia corcovadensis* Porto y Brade con un índice de fructificación de 18,3 (Borba y Brade, 2003); *Encyclia cordigera* con un índice de 7 (Janzen *et al.*, 1980) y *Encyclia krugii* con un índice de 4 (Ackerman, 1989). Sin embargo, similar resultado al encontrado en este trabajo, fue encontrado por Parra-Tabla *et al.* (2011) con *Myrmecophila christinae* donde se obtuvo un índice de 1-9. En este caso, al igual que en *E. sabanensis*, los menores valores de fructificación correspondieron a las áreas con mayor grado de alteración de su hábitat naturales. Ello podría evidenciar un impacto sobre el éxito reproductivo, debido a la degradación del hábitat de la especie estudiada.

Por otra parte, la baja fecundidad de *E. sabanensis* pudiera deberse a afectaciones con su ensamblaje de polinizadores, provocadas por las alteraciones en esta localidad de Cayo Santa María. Según Parra-Tabla *et al.* (2011) los cambios en los ecosistemas afectan de forma negativa la relación polinizador-planta. No obstante, no se observó ningún caso de herbivoría floral ni de depredación de frutos pre-dispersión que atentara contra la fructificación. Por tanto, se asume que esta baja fructificación está provocada por bajas tasas de visitas de los polinizadores. Sólo se observó en una ocasión a *Chlorostilbon recordii* visitando a una flor. Además, aunque en el área de estudio se observó en varias ocasiones a *Xylocopa cubaecula* Lucas y *Centris* sp. visitando a otras especies, nunca visitó a *E. sabanensis*. Estas especies de insectos se comportan como visitantes florales de otras especies de este género de orquídeas (Díaz y Vale, 2001). Estudios de la ecología de la polinización de *E. sabanensis* podrían esclarecer los polinizadores y las tasas de visitas, y de esta forma explicar la baja fecundidad en esta especie.

La afectación en la relación orquídea-polinizador puede estar dada, *a priori*, por varias razones. El paso continuo de vehículos, la emisión de gases producto de la combustión de estos, y los sucesos de fumigación en las áreas turísticas, pudieran afectar de forma directa la densidad de las poblaciones de polinizadores al aumentar los niveles de mortalidad. También, como consecuencia de lo anterior, el efecto de borde pudo agudizarse, y como consiguiente, producirse un aumento de los efectos biológicos asociados al mismo.

Otro aspecto, que pudiera justificar los bajos índices de fructificación, es el aumento de la flora exótica introducida en el cayo, la cual supera las 90 especies (Más-Castellanos *et al.*, 2015). Estas nuevas especies, que en su mayoría son ornamentales y con gran atractivo en sus flores, pudieran estar desviando la atención de los polinizadores. Ello conllevaría a una disminución de las visitas a las especies nativas del lugar y por ende a *E. sabanensis*.

#### **5.4 Sistema reproductivo de *E. sabanensis***

Al realizar los experimentos de cruzamiento se demostró que la especie es autocompatible pues presentó un ISI = 1,08. Sin embargo, no es capaz de autopolinizarse de forma espontánea pues ninguna de las flores sometidas al tratamiento de autopolinización formó frutos (IAS = 0). Esto indica que la especie necesita de un polinizador para la formación de frutos. Trabajos anteriores corroboran este resultado, pues ocurre de forma similar en otras especies. Algunos de los estudios donde se manifiesta un sistema reproductivo muy similar ha sido con las especies: *Phaius delavayi* (Finet) P. J. Cribb & Perner (Li *et al.*, 2010); *Pseudolaelia corcovadensis* Porto y Brade (Borba y Braga, 2003) y *Broughtonia lindenii* (Lindl.) Dressler (Vale *et al.*, 2010).

Los resultados corroboran lo planteado por Borba y Braga (2003) y Tremblay *et al.*, (2005), en relación con que las plantas que no ofrecen recompensa floral, y principalmente las de la Subtribu Laeliinae, son autocompatibles. Esta autocompatibilidad que se manifiestan la especie de estudio, lejos de ser una desventaja adaptativa por disminuir la variabilidad genética, constituye una ventaja al garantizar la formación de frutos y semillas al menos de manera autógena. Esto está igualmente asociado con el mecanismo de polinización basada en la decepción, presente en muchas orquídeas. Como esta especie no ofrece ninguna recompensa floral, los visitantes que realizan las visitas y no obtienen beneficios se alejan de estas plantas y visitan luego otras que se encuentren más alejadas. De esta forma las bajas tasas de visitas favorecen la polinización por xenogamia de forma natural y compensa los bajos valores de geitonogamia y autogamia.

Pero esta característica del sistema reproductivo, de ser dependiente exclusivo de un vector para que se realice la polinización, la convierte en una especie susceptible a los efectos biológicos indirectos, principalmente los relacionados con los polinizadores. La baja tasa de fructificación que se obtuvo unido a la especificidad de la especie constituyen ha sido interpretada por Aizen

(2007) como una evidencia de limitación reproductiva por falta de una adecuada polinización provocada por las alteraciones del medio.

## **VI. Conclusiones**

1. *Encyclia sabanensis* en el matorral xeromorfo costero y subcostero sobre arena humificada de Cayo Santa María, muestra una preferencia por determinadas especies de forófitos que se convierten en esenciales para la preservación de la especie.
2. *Encyclia sabanensis* manifiesta una estructura poblacional afectada por el efecto de borde, donde la distribución de sus clases de vida depende de la distancia al borde.
3. El efecto de borde afecta negativamente el éxito reproductivo de *E. sabanensis*, pues es más baja la fructificación y el establecimiento de plántulas con la cercanía a los bordes de los parches de vegetación, por lo que la reproducción sexual de la especie y el reclutamiento de las nuevas categorías etarias se encuentra comprometida.
4. El sistema reproductivo de la especie muestra una dependencia obligada de los agentes polinizadores, esto provoca que en la misma se acentúe el efecto de borde, por lo que cualquier afectación sobre estos impactaría de forma directa la reproducción y por ende la perpetuación de la especie.

## VII. Recomendaciones

1. Determinar las especies de hongos micorrizas existentes en el matorral xeromorfo costero y subcostero sobre arena humificada de Cayo Santa María y su relación con la germinación de las semillas de *Encyclia sabanensis*.
2. Realizar observaciones de visitantes florales para determinar las especies capaces de polinizar a *E. sabanensis*.
3. Determinar posibles efectos de la endogamia en la población mediante la cantidad y viabilidad de las semillas producidas por los distintos tratamientos de polinización.
4. Realizar un estudio *a posteriori* de la supervivencia de las categorías de plántulas y juveniles en relación con las distancias del borde, para determinar su posible efecto a largo plazo.

## Referencias bibliográficas

- Ackerman, J.D. 1986. Mechanisms and evolution of food deceptive pollination systems in orchids. *Lindleyana* 1:108-113.
- Ackerman, J.D. 1989. Limitationst of sexual reproduction in *Encyclia krugii* (Orchidaceae). *Systematic Botany* 14: 101- 109.
- Acuña, G. J. 1938. Catálogo Descriptivo de las Orquídeas Cubanas. Boletín No.60 de la Estación Agronómica de Santiago de las Vegas. La Habana.
- Aizen, M.A. 2007. Enfoques en el estudio de la reproducción sexual de las plantas en ambientes alterados: limitaciones y perspectivas. *Ecología Austral* 17, 7-19.
- Aizen, M.A., P. Feinsinger 1994. Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a Chaco dry forest, Argentina. *Ecology* 75, 330–351.
- Aizen, M.A., D.P. Vazquez 2006. Flower performance in human-altered habitats. En: Harder, L.D. & Barrett, S. C. H. (eds.). *Ecology and evolution of flowers*. Oxford, RU: Oxford University Press. 159-179.
- Aizen, M.A., L. Ashworth, L. Galeto 2002. Reproductive success in fragmented habitats: do compatibility systems and pollination specialization matter? *Journal of Vegetation Science* 13: 885-892.
- Asworth, R., L. Aguilar, L. Galeto, M.A. Aizen 2004. Why do pollination generalist and specialist plant species show similar reproductive susceptibility to habitat fragmentation? *Journal of Ecology* 92: 717-719.
- Beltrán-Nambo M.A., P.O. Larrocea, R.Salgado-Garciglia, J.O. Tupac, M. Martínez- Trujillo, Y.Carreón-Abud 2012. Distribution and abundance of terrestrial orchids of the genus *Bletia* in sites with different degrees of disturbance, in the Cupatitzio Natural Reserve, México. *International Journal of Biodiversity and Conservation*. Vol. 4(8): 316-325.
- Benzing, D. H. 1979. Alternative interpretations for the evidence that certain orchids and bromeliads act as shoot parasites. *Selbyana* 5: 135-144.
- Berg, C.V.D., G. Carnevali 2005. *Encyclia Hook.* En: Pridgeon, A.M., Cribb, P.J., Wchase, M. & Rausmussen, F.N. (eds.) *Genera Orchidacearum*. Oxford: Oxford University. 232-236.
- Borba, E.L., P.I.S. Braga 2003. Biología reproductiva de *Pseudolaelia corcovadensis* (Orchidaceae): melitofilia e autocompatibilidade em uma Laeliinae basal. *Revista Brasileira de Botânica*, 26, 541–549.
- Bustamante, R., A. Grez 1995. Consecuencias ecológicas de la fragmentación de los bosques nativos. *Ambiente y Desarrollo* 11, 58-63.
- Camargo E.S., V. Silva-Pereira, E.L. Borba 2006. Reproductive biology of two *Cattleya* (Orchidaceae) species endemic to north-eastern Brazil. *Plant Species Biology* 21, 85–91

- Carrazana-Quinceno, J. A., J. Estévez-Varn 2008. Ecología de la polinización de Bromeliaceae en el dosel de los bosques neotropicales de montaña. *Boletín Científico del Museo de Historia Natural*, 12, 38-47.
- Constantino R., R. Miranda de Britez, R. Cerqueira, E.L.G. Espindola, C.E.V. Grelle, A.T.L.Lopes, M.T. Nascimento, O. Rocha, A.A.F. Rodrigues, A. Scariot, A.C. Sevilha, G. Tiepolo 2005. Causas da fragmentação. En: Denise Marçal Rambaldi, Daniela América Suárez de Oliveira (ed.) *Fragmentação de Ecossistemas: Causas, efeitos sobre a biodiversidade e recomendações de políticas públicas*. Brasília – DF. 41-99.
- Cozzolino, S. 2013. Linking pollination biology and hybrid zones for disclosing the genetic bases of reproductive isolation in deceptive orchids. *30º Encontro Sobre Temas de Genética e Melhoramento*, 30, 4-11.
- Dafni, A., Y. Ivri, N.B.M. Brantjes 1981. Pollination of *Serapias vomeracea* Briq. (Orchidaceae) by imitation of holes for sleeping solitary male bees (Hymenoptera). *Acta Botanica Neerlandica* 30, 69–73.
- Diamond, J.D. 1975. The island dilemma. Lessons of modern biogeographic studies for the design of natural reserves. *Biological Conservation*, 7, 129-146.
- Dietrich, H. 1984. Vorläufiges Gattungs- und Artenverzeichnis cubanischer *Orchidaceae*. - *Wiss.Z Friedrich-Schiller-Universität de Jena, Math.-Naturwiss. Reihe 33: 707-721*.
- Dirzo, R., A. Miranda 1991. *Plant-animal interactions, evolutionary ecology in tropical and temperate regions*, John Wiley & Sons, Inc. 148
- Dressler, R. L 1981. *The orchids: natural history and classification*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Dressler, R. L., G.E. Pollard 1974. El Género *Encyclia* en México, Asociación Mexicana de Orquideología, A. C., México, 158.
- Empresa Nacional para la Protección de la Flora y la Fauna. 2008. Refugio de Fauna Santa María; estrategia para su conservación y el fomento del turismo especializado. Villa Clara. ENPFF. Informe.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review in Ecology and Systematics*, 34, 487-515.
- Forman, R.T.T. 1995. *Land Mosaics: the Ecology of Landscapes and Regions*. Cambridge University Press, Cambridge, 632.
- García-González, A., A. Damon., L.G. Esparza, J. Valle-Mora 2011. Population structure of *Oncidium poikilostalix* (Orchidaceae), in coffee plantations in Soconusco, Chiapas, México. *Lankesteriana* 11: 23-32.
- García-González, A., F.B. Riverón-Giró 2014. Organización espacial y estructura de una población de *Ionopsis utricularioides* (Orchidaceae) en un área suburbana de Pinar del Río, Cuba. *Lankesteriana* 13(3): 419—427.

- González, E., J. Raventós, E.B. Mújica, A. Bonet 2007. Estructura y ecología de la población del endemismo cubano *Broughtonia cubensis* (Orchidaceae), en Cabo San Antonio, Península de Guanahacabibes, provincia de Pinar del Río, Cuba. *Lankesteriana* 7: 469-478.
- Gravendel, B., A. Smithson, F. Sliki, A. Schuiteman 2004. Epiphytism and pollinator specialization: drivers for orchid diversity? . *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, 359, 1523-1535.
- Guariguata, M.L., G.H. Kattan 2002. Ecología y conservación de bosques neotropicales. *LUR*, 272-273.
- Guerra, M.M.D.L., J.V.D.L. Fernández, C.M. Alandi, P.S. Olmos, J.A. Atauri-Mezquida, C.M.D. Olmo 2002. *Integración territorial de espacios naturales protegidos y conectividad ecológica en paisajes mediterráneos*, 127.
- Gumprecht, R. 1977. Seltsame Bestäubungsvorgänge bei Orchideen. *Die Orchidee* 28, 1–23.
- Higgins, W.E., C.V.D. Berg, W.M. Whitten 2003. A combined molecular phylogeny of *Encyclia* (Orchidaceae) and relationships within Laeliinae. *Selbyana*, 24, 165-179.
- Hobbs, R.J., A.M. Wilson 1998. Corridors: Theory, Practice and Achievement of Conservation Objectives. In: DOVER & BUNCE (eds.) *Key Concepts in Landscape Ecology*. Preston (UK).
- Janzen, D.H., P. Devries, D.E. Gladstone, M.L. Hig-Gs, T.M. Lewinsohn 1980. Self- and cross-pollination of *Encyclia cordigera* (Orchidaceae) in Santa Rosa National Park, Costa Rica. *Biotropica* 12: 72- 74.
- Jersákova, J., S.D. Johson, P. Kindlamann 2006. Mechanisms and evolution of deceptive pollination in orchids. *Biol. Rev.* , 81, 219–235.
- Krömer, T., M. Kessler. S.R. Gradstein 2007. Vertical stratification of vascular epiphytes in submontane and montane forest of the Bolivian Andes: the importance of the understory. *Plant Ecol.* 189: 261-278.
- Llamacho, J.A., J.A. Larramendi 2005. Las orquídeas de Cuba. Greta, Sevilla, España. 289
- Madison, M. 1997. Vascular epiphytes: their systematic and salient features. *Selbyana*, 5, 207-213.
- Más-Castellanos, L., M. Romero-Jiménez, I. Castañeda-Noa, M.E. Perdomo, I. Arredondo-Quevedo, R. Rodríguez-Alfonso 2015. Caracterización de la flora introducida en los cayos Las Brujas y Santa María, Villa Clara. *Revista Jardín Botánico Nacional* 36: 163-172.
- Migenis, L.E., J.D. Ackerman 1993. Orchid-epiphyte relationships in a forest watershed in Puerto Rico. *Journal of Tropical Ecology* . 9: 231-240.

- Mostacedo, B., T.S. Fredericksen 2000. Manual de Métodos de Básicos de Muestreo y Análisis en Ecología Vegetal. En: Nash D (Ed.), *Proyecto de Manejo de Flora Sostenible*. Santa, Cruz Bolivia, 87.
- Mujica, E.B., R. Pérez-Márquez, J.L. Bocourt-Vigil, P.J. López-Trabanco, T.M. Ramos-Calderón 2000. *Géneros de Orquídeas de Cuba*, "Félix Varela". 268.
- Mujica, E.B., J.L. Bocourt-Vigil, F. Pupulin 2004. *Encyclia cajalbanensis* (Orchidaceae), una especie nueva de la flora cubana. *Lankesteriana* 4: 209–211.
- Mujica, E.B., J. Raventós, E. González 2010. Análisis de la selección de sustrato por parte de *Dendrophylax lindenii* (Orchidaceae) en Cabo San Antonio, Península de Guanahacabibes, Pinar del Río, Cuba. *Lankesteriana* 9(3): 533—540.
- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forest: implications for conservation. *Ecology and Evolution*, 10, 62-68.
- Murcia, C. 1996. Forest fragmentation and the pollination of Neotropical plants. En: Schelhas, J.R.G. (Ed.), *Forest patches in tropical landscapes*. Island Press, Covelo.
- Nir, M.A. 2000. *Orchidaceae Antillanae*. DAG Media Publishing, Inc. New York.
- Noa, A.M., I. Castañeda-Noa, J.M. Matos 2001. Flora y Vegetación de Cayo Santa María (Archipiélago Sabana-Camagüey). *Revista del Jardín Botánico Nacional*. 22(1): 67-84.
- Parra-Tabla, V., C.F. Vargas, S. Magana-Rueda, J. Navarro 2000. Female and male pollination success of *Oncidium ascendens* Lindey (Orchidaceae) in two contrasting habitat patches: forest vs agricultural field. *Biological Conservation*. 94, 335-340
- Parra-Tabla, V., L. Abdala-Roberts, J. Rojas, J. Navarro, L. Salinaspeba 2009. Floral longevity and scent chemistry respond to reproductive success and resource status in the tropical orchid *Myrmecophila christinae*. *Plant Systematics and Evolution*. 282: 1–11.
- Parra-Tabla, V., C.F. Vargas, C. Naval, L.M. Calvo, J. Ollerton 2011. Population Status and Reproductive Success of an Endangered Epiphytic Orchid in a Fragmented Landscap. *Biotropica*, 43, 640-647.
- Pupulin, F., E.B. Mujica 2005. Another new species of *Encyclia* (Orchidaceae: Laeliinae) from Cuba. *Harvard Papers in Botany* 10(2): 227-230.
- Ramiro A., L. Ashworth, L. Cagnolo, M. Jausoro, M. Quesada, L. Galetto 2009. Dinámica de interacciones mutualistas y antagonistas en ambientes fragmentados. En: Medel R., Aizen M.A., Zamora R. (eds.) *Ecología y evolución de interacciones planta-animal*. Editorial Universitaria, Santiago de Chile. 199-231.
- Raventós, J., E.B. Mujica, T. Wiegand, A. Bonet 2011. Analyzing the spatial structure of *Broughtonia cubensis* (Orchidaceae) populations in the dry forests of Guanahacabibes, Cuba. *Biotropica* 43: 173-182.

- Rodríguez-Batista, D., A. Arias-Barreto, E. Ruiz-Rojas 2014. Fauna terrestre del Archipiélago de Sabana-Camagüey, Cuba. Editorial Academia, la Habana, 444.
- Ruíz-Zapata, T.R., M.T.K. Arroyo 1978. Plant reproductive ecology of a secondary deciduous tropical forest in Venezuela. *Biotropica*. 10: 221-230.
- Santa-Jiménez, N.N., T.G. Rodríguez, G.D. Marn 2009. Estructura y composición de la comunidad de orquídeas en dos zonas de la Reserva Natural “La montaña del Ocaso” Quimbaya-Quindío. *Rev. Invest. Univ. Quindío* 19, 122-134.
- Santos, T., J.L. Tellería 2006. Pérdida y fragmentación del hábitat: efecto sobre la conservación de las especies. *Ecosistemas* 15(2): 3-12
- Schemske, D.W. 1980. Evolution of floral display in the orchid *Brassavola nodosa*. *Evolution* 34: 489-493.
- Schweinfurth, Ch. 1946. Familia 2. – Orquídeas. En: León, Hno. 1946: *Flora de Cuba*. Contribuciones Ocasiones del Museo de Historia Natural del Colegio de La Salle 8(1): 341-404.
- Stort, M.N.S., G.L. Galdino 1984. Self and cross-pollination in some species of the genus *Laelia* Lindl. (Orchidaceae). *Revista Brasileira de Genética*, 7, 671–676.
- Ter Steege, H., J.H.C. Cornelissen 1989. Distribution and Ecology of vascular epiphytes in lowland rain forest of Guyana. *Biotropica* 21: 331-339.
- Torreta, J.P., N.E. Gomiz, S.S. Aliscioni, M.E. Bello 2011. Biología Reproductiva de *Gomesia bifoliata* (Orchidaceae, Cymbidieae, Oncidiinae). *Darwiniana* 49(1): 16-24.
- Trapnell, D.W., J.L. Hamrick 2006. Variety of phorophyte species colonized by the neotropical epiphyte, *Laelia Rubescens* (Orchidaceae). *Selbyana* 27(1): 60–64.
- Tremblay, R.L., J.D. Ackerman, J.K. Zimmerman, R.N. Calvo 2005. Variation in sexual reproduction in orchids and its evolutionary consequences: a spasmodic journey to diversification. *Biological Journal of Linnean Society* 84: 1-54.
- Trujillo, H. 1998. Geomorfología en Estudio de Línea base ambiental de Cayo Santa María. GEOCUBA, Villa Clara.
- Tupac, J.O., J.D. Ackerman, P. Bayman 2004. Differences in mycorrhizal preferences between two tropical orchids. *Molecular Ecology* 13: 2393-2404.
- Tupac, J.O., S. Aragón, J.D. Ackerman 2007a. Site variation in spatial aggregation and phorophyte preference in *Psychilis monensis* (Orchidaceae). *Biotropica* 39(2): 227–231
- Tupac, J.O., N.S. Flanagan, A.E. Herre, J.D. Ackerman, P. Bayman 2007b. Widespread mycorrhizal specificity correlates to mycorrhizal function in the neotropical, epiphytic orchid *Ionopsis utricularioides* (Orchidaceae). *American Journal of Botany* 94: 1944-1950.

- Vargas, C.F., V. Parra-Tabla 2002. Floral abundance, territoriality, and the importance of *Echeveria gibbiflora* to *Cynanthus latirostris* (Apodiformes: Trochilidae) during winter. *Southwestern Naturalist* 47: 623-626
- Vargas, C.F., V. Parra-Tabla, P. Feinsinger, J. Leirana 2006. Genetic diversity and structure in fragmented populations of the tropical orchid *Myrmecophila christinae* var *christinae*. *Biotropica* 38: 754-763
- Vale, Á., D. Rojas, J.C. Álvarez, L. Navarro 2010. Breeding system and factors limiting fruit production in the nectarless orchid *Broughtonia lindenii*. *Plant Biology* 1-11.
- Vale, Á., D. Rojas 2012. *Encyclia navarroi* (Orchidaceae), a new species from Cuba. *Annals of Botany Fennici* 49: 83-86.
- Vale, Á., R.A. Pérez-Obregón, M. Faife-Cabrera, J.C. Álvarez, D. Rojas 2014. A new orchids species from the keys of central Cuba and a checklist of cuban *Encyclia* (Orchidaceae, Laeliinae). *Systematic botany*, 39(4).
- van der Pijl L., C.H. Dodson C. H. 1966. *Orchid Flowers: Their Pollination and Evolution*. University of Miami Press, Coral Gables.
- Walter, D.S. 1991. Orchidaceae. En: Janzen, D.H. (edit.). *Historia natural de Costa Rica*. Editorial de la Universidad de Costa Rica. 104
- Watson, D.M. 2002. A conceptual framework for studying species composition in fragments, islands and other patchy ecosystems. *Journal of Biogeography*, 29, 823-834.
- Wiss. Z., Friedrich-Schiller-Univ. Jena, Math.-Naturwiss. Reihe 33: 707-721.
- Withier, C. L. 1996. *The Cattleyas and their Relatives. 4. The Bahamian and Caribbean Species*. Timber Press. Portland. Oregon