



# DIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN DE ORQUÍDEAS EN PLANTACIONES DE CACAO DEL SURESTE DE MÉXICO

TESIS QUE PRESENTA **JONAS MORALES LINARES**

PARA OBTENER EL GRADO DE **MAESTRO EN CIENCIAS**

Xalapa, Veracruz, México 2012

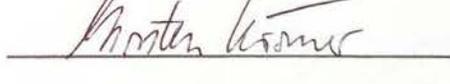
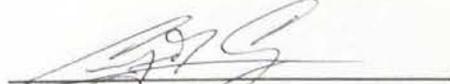
---



## Aprobación final del documento de tesis de grado:

Título de la tesis en comillas:

"DIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN DE ORQUÍDEAS EN PLANTACIONES DE CACAO DEL  
SURESTE DE MÉXICO"

	Nombre	Firma
Director	Dr. José G. García Franco	
Comité Tutorial	Dra. Tarín Toledo Aceves	
	Dr. Alejandro Flores Palacios	
	Dr. Thorsten Krömer	
Jurado	Dr. Gonzalo Castillo Campos	
	Dra. Ivón M. Ramírez Morillo	

## **RECONOCIMIENTOS**

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) quien me otorgó una beca de posgrado con número de CVU/Becario: 371611/250340.

Al Instituto de Ecología A.C., por el respaldo y facilidades otorgadas previas y durante el desarrollo de mis estudios de maestría.

Al Dr. José G. García Franco por ser mi director, y con ello ofrecerme incondicionalmente su tiempo, espacio y las herramientas necesarias para culminar con éxito mi tesis.

A mi Comité Tutorial integrado por la Dra. Tarín Toledo Aceves, el Dr. Alejandro Flores Palacios y el Dr. Thorsten Krömer por revisar, aportar y respaldar en todo momento el desarrollo de mi tesis.

Al Dr. Gonzalo Castillo Campos y a la Dra. Ivón Ramírez Morillo por integrarse al Jurado y revisar oportunamente y aportar ideas nuevas a la tesis.

A Georgina Zapet por su paciencia al ayudarme a resolver mis dudas sobre presupuestos, facturas y demás; y a Emma Gómez por su apoyo absoluto en los trámites del posgrado.

A Andrés Martínez Baldivia, Juan M. Martínez González y Moisés Aguilar de la Cruz por su valioso apoyo en el trabajo de campo.

A mis compañeros del instituto, Laura Argüello, Brenda Muñoz, Diana Vázquez, Libertad Sánchez, Matilde Altamirano, Isis de la Rosa, Natalia Cortés, Natalia Pérez, Ariadna Tobón, Sara Riviera, Monserrat Vidal, Cecilia Tobar, Gabriela Cervantes, Samuel Aréchaga, Francisco Limón, Miguel García, Omar Hernández, Arturo Ruiz, Juan Cervantes, Cristóbal Carrión, Carlos Pascacio, Pavel García, Alexander Peña... por ofrecerme su amistad y hacerme partícipe de sus conocimientos y experiencias.

A mi familia y amigos, Camilo, Karla, Sol, Honorio, Elifelet, Selene, Galim, Netzer, Monserrat, Miguel... porque son cómplices de mis logros, carencias y virtudes, en fin porque sé que cuento con ellos. De manera muy especial a mi tía Adela que siempre tiene cariño y tiempo para mí.

## DEDICACIONES

*A mis padres Carlos y Mayola,  
porque han sido guías imprescindibles en mi caminar.*

*A mis abuelos Guillermo, Amanda, Ángel y Juana,  
por haber sentado las bases de una gran familia.*

---

## DECLARACIÓN

Excepto cuando es explícitamente indicado en el texto, el trabajo de investigación contenido en esta tesis fue efectuado por el Biól. Jonas Morales Linares como estudiante de la carrera de Maestro en Ciencias entre septiembre de 2010 y agosto del 2012, bajo la supervisión del Dr. José G. García Franco.

Las investigaciones reportadas en esta tesis no han sido utilizadas anteriormente para obtener otros grados académicos, ni serán utilizadas para tales fines en el futuro.

Candidato: Biól. Jonas Morales Linares  
Director de tesis: Dr. José G. García Franco

  
\_\_\_\_\_  
  
\_\_\_\_\_

# Índice

Lista de cuadros .....	7
Lista de figuras .....	8
Resumen.....	9
Introducción .....	10
Sistemas estudiados.....	12
Orquídeas.....	19
Objetivos .....	23
Objetivo general.....	23
Objetivos particulares.....	23
Hipótesis.....	24
Método .....	24
Área de estudio .....	24
Toma de datos .....	27
Análisis de datos .....	30
Resultados .....	33
Diversidad de especies .....	33
Composición de especies.....	42
Forofitos .....	45
Distribución vertical.....	48
Estadios de vida .....	54
Discusión.....	56
Diversidad de especies .....	56
Composición de especies.....	64
Distribución vertical.....	65
Estadios de vida .....	68
Conclusiones .....	69
Literatura.....	71
Anexos .....	87

## Lista de cuadros

Cuadro 1. Estudios ecológicos realizados en plantaciones de agroecosistema cacao (ACA) de tres continentes. ....	16
Cuadro 2. Estudios ecológicos realizados en plantaciones de agroecosistema cacao (ACA) de México.....	17
Cuadro 3. Características de los sitios (plantaciones) de ACA donde se realizó el muestreo de orquídeas.....	26
Cuadro 4. Lista de especies de orquídeas y su abundancia en ACA y BTP del sureste de México. ....	33
Cuadro 5. Esfuerzo de muestreo, diversidad de orquídeas y estimador de riqueza en ACA y BTP. ....	35
Cuadro 6. Diversidad de orquídeas en cada sitio y cuadro de muestreo de ACA y BTP.....	41
Cuadro 7. Similitud de orquídeas entre sitios obtenidos por el índice Chao-Jaccard y sus promedios.....	43
Cuadro 8. Lista de forofitos y su abundancia en ACA y BTP con sus respectivos registros de abundancia y riqueza de orquídeas.....	46
Cuadro 9. Similitud Chao-Jaccard de forofitos entre sitios y sus promedios.....	47
Cuadro 10. Características físicas de los forofitos de ACA y BTP.....	48
Cuadro 11. Abundancia y riqueza total de especies de orquídeas en cada zona de Johansson en los forofitos de ACA y BTP. ....	49
Cuadro 12. Promedio ( $\pm$ E.E.) de la abundancia, riqueza y valor del índice de Shannon de cada zona de Johansson en ACA y BTP.....	49
Cuadro 13. Distribución vertical de las orquídeas en los forofitos de ACA y BTP.....	51
Cuadro 14. Frecuencias de estadios de vida de las orquídeas en ACA y BTP. ....	55

## Lista de figuras

Figura 1. Ubicación del área de estudio con los sitios de bosque tropical perennifolio (BTP) en color verde y los sitios (plantaciones) de agroecosistema cacao (ACA) en amarillo. ....	25
Figura 2. Sitios de muestreo en Teapa, Tabasco. ....	27
Figura 3. Muestreo de orquídeas. ....	29
Figura 4. Zonas de Johansson (1974) para la distribución de las epífitas en los forofitos. ....	29
Figura 5. Curvas de acumulación de especies Mao Tau (líneas continuas) para el ACA (▲) y el BTP (■) con sus respectivos intervalos de confianza del 95 % (líneas punteadas). ....	36
Figura 6. Curvas de rango-abundancia de las especies en ACA y BTP. ....	37
Figura 7. Curvas de rango-abundancia de las especies de cada sitio de ACA (a) y BTP (b). ....	38
Figura 8. Promedio ( $\pm$ E.E líneas en las barras) de la abundancia y riqueza de especies en todos los sitios de muestreo de ACA y BTP. ....	40
Figura 9. Relación entre la edad de las plantaciones de ACA y su distancia al BTP con la abundancia y riqueza de especies de orquídeas. ....	42
Figura 10. Ordenación de los sitios (a) y cuadros (b) de ACA y BTP mediante un análisis de escalamiento multidimensional (MDS). ....	44
Figura 11. Relación de la distancia entre los sitios de muestreo y su similitud mediante una prueba de Mantel. ....	45
Figura 12. Relación entre el DAP y la riqueza de orquídeas en ACA y BTP. ....	48
Figura 13. Tipo de distribución (a) y distribución preferencial (b) de las orquídeas en ACA y BTP. ....	53
Figura 14. Distribución vertical de las especies de orquídeas compartidas entre el ACA y el BTP. ....	54
Figura 15. Proporción de estadios de vida de las orquídeas en ACA y BTP. ....	55
Figura 16. Estadios de vida de las especies de orquídeas compartidas entre el ACA y el BTP. ...	56

## Resumen

La destrucción, fragmentación y/o transformación de los ecosistemas terrestres se traduce en pérdida de biodiversidad. El objetivo del presente trabajo fue comparar la diversidad de orquídeas del bosque tropical perennifolio (BTP) y el agroecosistema cacao (ACA), para evaluar la función de este agroecosistema en la conservación de dichas plantas. Los muestreos se realizaron en tres sitios de BTP y tres de ACA en el municipio de Teapa, Tabasco. En cada sitio se establecieron cuatro cuadros de 20 x 20 m y en cada uno se eligió un árbol (forofito) con un diámetro a la altura del pecho (DAP) > 30 cm el cual fue revisado por ascensos. Se midió el DAP y altura de todos los forofitos dentro del cuadro. Cada individuo de orquídea fue contado, identificado, ubicado verticalmente en una zona del árbol (*sensu* Johansson) y se verificó su estadio de vida (juvenil o maduro). Se registró un total de 48 especies y 607 individuos de orquídeas en los dos ambientes. En el BTP se registraron 32 especies de orquídeas y en el ACA 23 especies; asimismo, el BTP fue significativamente más diverso que el ACA (Shannon = 2.92 y 2.51, respectivamente;  $p < 0.001$ ). La composición de orquídeas fue muy diferente entre el ACA y el BTP (Chao-Jaccard = 0.098) ya que sólo siete especies fueron compartidas entre los ambientes. La distribución vertical de las orquídeas fue diferente entre los ambientes, en el ACA la mayor diversidad de orquídeas se encontró en las zonas Z3 y Z4 (Shannon = 2.49 y 2.23, respectivamente), mientras que en BTP la distribución fue más equitativa. En el ACA la proporción total de individuos de estadio juvenil fue del 37.3 %, siendo significativamente mayor a la proporción del 20.5 % registrada en el BTP ( $p < 0.001$ ). En cuanto a los forofitos, el BTP fue más diverso que el ACA (Shannon = 3.04 y 1.46, respectivamente;  $p < 0.001$ ), pero ninguna especie fue compartida entre dichos ambientes. El DAP de los forofitos fue menor en ACA (25.2 cm  $\pm$  2) que en BTP (53.7 cm  $\pm$  7.8); asimismo, la altura fue menor en ACA (9 m  $\pm$  0.8) que en BTP (25 m  $\pm$  2.4); lo cual indicó que los forofitos del BTP poseen troncos más gruesos y más altos que los del ACA ( $p = < 0.001$ ). La diversidad y composición de orquídeas y forofitos fue diferente entre el ACA y el BTP; asimismo la distribución vertical y los estadios de vida de las orquídeas también difirieron entre ambientes. El ACA no albergó todas las orquídeas registradas en el BTP, pero sí conserva una composición de especies que se han adecuado a las condiciones ecológicas y ambientales del agroecosistema. De este modo, en un paisaje severamente transformado como el sureste de México las plantaciones de ACA son ambientes que promueven la conservación de orquídeas.

## **Introducción**

La destrucción, fragmentación y/o transformación de los ecosistemas terrestres, principalmente por actividades agrícolas, se traduce en una pérdida importante de cobertura forestal (Hansen et al. 2010) y aunque las últimas evaluaciones internacionales revelan que en Europa y Asia se han reducido las tasas de deforestación, en América, África y Oceanía aún se mantienen a un ritmo elevado (FAO 2010), lo cual representa serias amenazas a la biodiversidad (Fahrig 2003; Laurance et al. 2011).

En el caso de México hasta el año 1930, la actividad agrícola del sureste del país (sur de Veracruz, Tabasco, norte de Chiapas y Campeche) estuvo basada en plantaciones a pequeña escala de cacao, plátano, caña de azúcar y tabaco, las cuales no representaban un impacto significativo sobre la vegetación nativa, principalmente de bosque tropical perennifolio (BTP). Sin embargo, una creciente competencia productiva con países de Centroamérica aunada a diversos problemas sanitarios y de organización interna, fomentó la búsqueda de nuevas estrategias que pudieran satisfacer las crecientes demandas económicas del país (Tudela 1989; Villafuerte et al. 1993). En 1935 la crisis en el cultivo de plátano en el estado de Tabasco propició el auge de la actividad ganadera, lo cual ocasionó la rápida sustitución de grandes plantaciones de plátano por pastizales. Sumado a esto desde 1940 hasta 1970, en gran parte del sureste mexicano, se inició también el proceso de la deforestación del BTP para incrementar la superficie de pastizales destinados a la ganadería (Tudela 1989; Villafuerte et al. 1993; Bray y Klepeis 2005; Dirzo et al. 2009). La pérdida de vegetación nativa en el sureste del país durante el periodo de 1978 al 2000 fue de 4.2 millones de has con una tasa de deforestación promedio anual de 1.1 % (Díaz-Gallegos et al. 2010). Por esta razón, el BTP de los estados de Veracruz, Tabasco y Chiapas se ha estado degradando principalmente por la ganadería extensiva, la agricultura a base de monocultivos, la apertura de nuevas carreteras (Bray y Klepeis 2005; Dirzo et al. 2009) y la actividad petrolera (Sordo y López 1988; Tudela 1989).

Las epífitas vasculares son un gremio de plantas característico de los bosques tropicales (Gentry y Dodson 1987; Kreft et al. 2004; Krömer et al. 2005) y constituyen al menos el 10 % de todas las plantas vasculares (Kress 1986). La importancia de este gremio dentro de los ecosistemas radica en su gran riqueza de especies (Gentry y Dodson 1987), en su participación en la dinámica de agua y nutrientes (Pócs 1980; Nadkarni 1984; Nadkarni y Metelson 1992), y por ser fuente de

recursos para la fauna (Nadkarni y Matelson 1989; Nadkarni y Longino 1990). Sin embargo, diversos estudios han demostrado que las epífitas vasculares son sensibles a la perturbación, ya que tomando como referencia al bosque primario, la tendencia general es que la riqueza de especies disminuya y la composición de especies cambie en fragmentos de bosque, acahuales y árboles aislados (Turner et al. 1994; Barthlott et al. 2001; Krömer y Gradstein 2003; Werner et al. 2005; Flores-Palacios y García-Franco 2008; Köster et al. 2009; Larrea y Werner 2010; Werner 2011), considerando además la edad y distancia al bosque primario de los mismos (Köster et al. 2009); aunque también algunas especies aumentan sus poblaciones en sitios perturbados (Solís-Montero et al. 2005; Werner et al. 2005; Hietz et al. 2006). De las familias que integran al gremio de las epífitas vasculares, Orchidaceae es la más diversa y además es la mejor representada en los ecosistemas tropicales de México y el mundo (Kress 1986; Gentry y Dodson 1987; Dressler 1993; Hágsater et al. 2005).

Diversos estudios concuerdan en que los agroecosistemas no sustituyen todas las características ecológicas de los ecosistemas naturales, pero algunos de ellos ayudan en la conservación de biodiversidad (Moguel y Toledo 1999; Wood et al. 2000; Rice y Greenberg 2000; Manson et al. 2008; Perfecto y Vandermeer 2008; Schroth et al. 2011). En este sentido, las orquídeas epífitas al ser organismos sésiles con procesos de establecimiento, crecimiento, reproducción y dispersión que requieren de condiciones particulares (Dressler 1981; Gentry y Dodson 1987; Hágsater et al. 2005) son mejores modelos, en comparación con otros grupos biológicos móviles (animales), para entender el funcionamiento de los agroecosistemas en la conservación. Empleando como modelo a las orquídeas se ha evaluado el aporte del agroecosistema cafetal de sombra (ACS) a la conservación biológica ante la fragmentación y perturbación principalmente del bosque mesófilo de montaña (BMM). Los resultados sugieren que dicho agroecosistema funciona como un refugio, ya que en él se ha encontrado aproximadamente el 18.5 % de las orquídeas registradas en México, creciendo principalmente sobre los árboles grandes de sombra aunque también sobre los cafetos y el suelo mismo (Espejo-Serna et al. 2005; Maldonado-Mijangos y Mondragón-Chaparro 2007; García-Franco y Toledo-Aceves 2008); además algunas especies han mostrado interacción con polinizadores y procesos de reclutamiento y recolonización (Solís-Montero et al. 2005; Toledo-Aceves et al. 2012).

En tierras bajas del sureste de México el agroecosistema homólogo al café es el agroecosistema de cacao (ACA); el cual también se ha sugerido que contribuye a la conservación de la biodiversidad, principalmente del BTP (Rice y Greenberg 2000; Schroth y Harvey 2007; Perfecto y Vandermeer 2008; Schroth et al. 2011). Sin embargo, en México son pocos los estudios ecológicos que se han desarrollado en este tipo de agroecosistema (Greenberg et al. 2000; Ibarra et al. 2001; Muñoz et al. 2006; Huerta et al. 2007; Pérez-De La Cruz et al. 2007; Salgado-Mora et al. 2007; Cortez-Madrigal et al. 2008; Pérez-De La Cruz et al. 2009).

Este estudio comparó detalladamente la diversidad de orquídeas epífitas y sus forofitos entre el ACA y el BTP para evaluar la importancia del agroecosistema en la conservación de estas plantas en una región donde el BTP ha sido severamente transformado.

## **Sistemas estudiados**

### ***Bosque tropical perennifolio***

El sureste de México se caracteriza por la presencia del tipo de vegetación llamado bosque tropical perennifolio (BTP), al cual también se le ha nombrado bosque tropical lluvioso, selva alta perennifolia y selva alta o mediana subperennifolia (Miranda y Hernández 1963; Rzedowski 2006). Este tipo de vegetación es considerado el más exuberante y complejo del planeta, ya que se establece bajo un clima donde las lluvias son persistentes y la temperatura es alta y continua, lo que permite el crecimiento constante de las plantas. Su distribución geográfica se restringe a la zona intertropical del Nuevo y Antiguo Mundo (Rzedowski 2006). En el continente Americano, el BTP alcanza su límite norte en Los Tuxtlas, Veracruz, México (Dirzo y Miranda 1991).

El BTP se establece generalmente sobre suelos cársticos someros o aluviales profundos con un buen drenaje, ya sea en terrenos planos o de pendientes pronunciadas. Se distribuye en altitudes de entre 0 y 1000 m s.n.m., con una temperatura media anual no menor a 20 °C y rara vez superando los 26 °C, y una precipitación media anual de 1500 a 3000 mm, alcanzando en algunas zonas los 4000 mm; por ello el clima más común en este tipo de vegetación es el Am (Rzedowski 2006).

El BTP se identifica por la abundancia de árboles perennes de más de 30 m de altura. Este tipo de vegetación también alberga una gran diversidad de bejucos, epífitas del tipo herbáceas como bromelias y orquídeas, hemiepífitas trepadoras como aráceas y las de tipo leñoso como *Ficus*

spp.; y además una vasta diversidad de fauna (Miranda y Hernández 1963; Flores-Villela y Gerez 1994; Rzedowski 2006; Acebey y Krömer 2008).

En México el BTP, después del BMM, es el ecosistema con mayor diversidad de especies por unidad de área. En el BTP se encuentran aproximadamente 5000 especies de plantas fanerógamas, lo cual representa el 17 % de la flora del país (Rzedowski 1991). Aun cuando el BTP alberga una gran riqueza de especies no existe un recambio (diversidad beta) importante en la composición de especies entre distintos sitios (Challenger y Soberón 2008) y además este ecosistema no posee muchas especies endémicas (Rzedowski 1991).

La distribución original del BTP era de aproximadamente 9.1 % del territorio nacional, es decir 17.82 millones de ha (INEGI 2003); en la actualidad se ha reducido a un 4.82 %, es decir 3.16 millones de ha en condición primaria y 6.31 millones en condición secundaria (INEGI 2005).

### ***Agroecosistema cacao***

El agroecosistema es un sistema de recursos biológicos y naturales manejados por el hombre con el objetivo principal de producir alimento; y al mismo tiempo poder generar bienes no alimenticios (socialmente valiosos) y servicios ambientales como alimentación, materiales para construcción y vestimenta, medicinas, purificación de agua, regulación climática, ciclaje de nutrientes, recreación, entre otros (Wood et al. 2000). El cultivo del cacao es uno de los agroecosistemas representativos del sureste de México. La planta de cacao pertenece a la especie *Theobroma cacao* L., que se clasifica dentro de la familia Malvaceae. Esta especie se considera originaria de Centroamérica y la parte norte de Sudamérica, pero fue introducida y domesticada en México por los mayas, ya que se tienen registros de su cultivo desde hace más de 1500 años (Motamayor et al. 2002; Bhattacharjee y Kumar 2007; Ogata 2010). Se sabe también que los aztecas utilizaron la semilla como moneda y que era el ingrediente principal para preparar la bebida llamada “chocolatl”, precursora del chocolate actual (Bhattacharjee y Kumar 2007; Ogata 2010).

El cacao se cultiva a nivel mundial aproximadamente entre las latitudes 20° N y 20° S, es decir dentro de la franja tropical, aunque tiende a ser más común en el intervalo de 10° N y 10° S (Bhattacharjee y Kumar 2007). En el año 2009 la superficie cosechada y la producción mundial

de cacao fueron de 8.5 millones de ha y 4.2 millones de toneladas, respectivamente; siendo Costa de Marfil, Indonesia y Ghana los países más productivos (FAOSTAT 2010).

En México el cacao es cultivado en los estados de Tabasco, Chiapas, Guerrero y Oaxaca con una superficie total de cosecha de 61187 ha y una producción de 27173 toneladas (datos del año 2010); siendo Tabasco y Chiapas los que albergan la mayor superficie de cosecha del país con el 66.9 % y 32.7 %, respectivamente (SIAP 2011). En el territorio nacional, el cacao representa el 10 % de la superficie plantada del café; sin embargo, el valor de la producción del cacao es cercano al 25 % de lo obtenido por el café (González-Lauck 2005).

#### Clasificación agroecológica

Se tiene conocimiento que el cacao fue cultivado por los indígenas de Tabasco dentro del BTP eliminando únicamente el sotobosque para proporcionarle el espacio y la sombra requerida (Tudela 1989). Rice y Greenberg (2000) clasificaron agroecológicamente al ACA en tres sistemas: *rústico*, ampliamente utilizado en la región tropical del oeste de África y Latinoamérica, se caracteriza por cultivar el cacao bajo la sombra de árboles de vegetación primaria o acahuals viejos; *plantación sombreada*, los árboles de sombra pueden ser muy variados, ya sea como los del sistema tradicional (especies nativas pero con exóticas), comerciales (frutales y maderables), e incluso especializada (sólo con una o dos especies o géneros); y *tecnificado*, sin sombra, es utilizado comúnmente en Malasia y más recientemente en algunas partes de Colombia y Perú.

#### Estudios ecológicos

Los agroecosistemas funcionan como reservorios de biodiversidad en paisajes fragmentados y además representan para el hombre una gran cantidad de beneficios y servicios ambientales (Wood et al. 2000). En este sentido el ACA se sugiere como un refugio de biodiversidad; además que este agroecosistema representa un menor impacto ecológico sobre el BTP que otras formas de agricultura y demás usos de suelo (Rice y Greenberg 2000; Schroth y Harvey 2007; Perfecto y Vandermeer 2008; Schroth et al. 2011), que en el caso del sureste mexicano son el plátano, la palma de aceite, la actividad ganadera y la petrolera.

La amplia distribución del ACA ha permitido el desarrollo de diversos estudios ecológicos en distintas partes del mundo (Cuadro 1 y 2). Para el caso de México la mayoría de los estudios ecológicos se han realizado en el estado de Tabasco (Cuadro 2). En general los estudios indican

que el ACA promueve la conservación biológica de ciertas especies/grupos/comunidades biológicas porque sirve de hábitat, fuente de alimento y/o corredor biológico (Greenberg et al. 2000; Ibarra et al. 2001; Muñoz et al. 2006; Bos et al. 2007; Huerta et al. 2007; Pérez-De La Cruz et al. 2007; Salgado-Mora et al. 2007; Schroth y Harvey 2007; Vaughan et al. 2007; Bisseleua et al. 2009; Moco et al. 2009; Pérez-De La Cruz et al. 2009; Sambuichi et al. 2012; Stenchly et al. 2012). Además, este agroecosistema puede mejorar la calidad de la matriz en paisajes fragmentados (Greenberg et al. 2000; Ibarra et al. 2001; Faria et al. 2007; Schroth y Harvey 2007; Vaughan et al. 2007; Perfecto y Vandermeer 2008; Schroth et al. 2011; Sambuichi et al. 2012).

Por otro lado, una alta diversidad de plantas, la compleja estructura arbórea y grandes extensiones de bosque circundante son factores que están relacionados positivamente con la diversidad encontrada en el ACA (Reitsma et al. 2001; Bos et al. 2007; Faria et al. 2007; Schroth y Harvey 2007; Vaughan et al. 2007; Wanger et al. 2009; Sambuichi et al. 2012; Stenchly et al. 2012). Otro factor a considerar es el aspecto social, cultural, agronómico y económico de productores, empresas y consumidores de cacao (Rice y Greenberg 2000; Schroth y Harvey 2007; Sonwa et al. 2007; Cortez-Madrigal et al. 2008; Perfecto y Vandermeer 2008; Schroth et al. 2011; Stenchly et al. 2012).

Es importante enfatizar que muchas especies especialistas de bosque, de grupos como los helechos, aves, escarabajos, anfibios y reptiles no se encuentran en el ACA; e incluso algunas de las especies encontradas en el agroecosistema son aquellas que se caracterizan por ser tolerantes al disturbio o migratorias (aves); asimismo, algunas especies tienden a ser más abundantes en ACA que en el bosque (Greenberg et al. 2000; Ibarra et al. 2001; Reitsma et al. 2001; Bos et al. 2007; Wanger et al. 2009; Faria et al. 2007).

En conclusión el ACA quizá no albergue todas las especies del BTP pero su presencia sí favorece la conservación de biodiversidad en paisajes transformados; aunque, es importante destacar que la mayoría de los estudios citados anteriormente se han realizado con animales quienes por su movilidad quizás no sean los mejores indicadores de conservación; en este sentido las plantas, al ser organismos sésiles, pudieran ser mejores indicadores.

Cuadro 1. Estudios ecológicos realizados en plantaciones de agroecosistema cacao (ACA) de tres continentes. El efecto del ACA puede ser benéfico (+) o regular ( $\pm$ ) dependiendo el objeto de estudio.

Continentes	País	Estudio	Tipo de estudio	Objeto de estudio	Efecto del ACA	Conclusión
África	Camerún	Sonwa et al. 2007	Comparación de diversidad en un gradiente económico, social y de manejo en plantaciones de ACA.	Árboles	$\pm$	Los árboles nativos se están sustituyendo por árboles exóticos, debido a la apertura de mercados y el uso intensivo de la tierra.
		Bisseleua et al. 2009	Comparación de riqueza entre plantación de ACA vieja y reciente.	Hormigas	+	La plantación vieja albergó más riqueza de especies que la reciente debido a la diversidad florística y estructural de la primera.
		Bos et al. 2007	Comparación de riqueza y composición entre plantaciones de ACA y bosque.	Escarabajos	$\pm$	La riqueza fue similar en ambos sitios pero las especies especialistas de bosque no estuvieron bien representadas en las plantaciones.
Hormigas	+			La riqueza y composición de especies fue similar en ambos sitios.		
Asia	Indonesia	Wanger et al. 2009	Registro de la diversidad en plantaciones de ACA.	Anfibios	$\pm$	La diversidad de especies especialistas de bosque fue muy baja, los ACA sólo favorecen la conservación de especies tolerantes al disturbio
				Reptiles	$\pm$	
		Stenchly et al. 2012	Comparación de diversidad a nivel de estrato, parcela y paisaje en plantaciones de ACA.	Arañas	$\pm$	La diversidad es afectada de manera distinta a cada nivel de estudio, siendo los factores determinantes la cobertura herbácea, intensidad de manejo y la distancia al bosque respectivamente.
América	Costa Rica	Reitsma et al. 2001	Comparación de diversidad entre bosque, plantación de ACA abandonada y otra activa.	Aves	$\pm$	La diversidad fue similar entre los ambientes, pero las plantaciones de ACA tienen pocas especies especialistas de bosque.
		Vaughan et al. 2007	Verificación de la utilidad de los árboles de sombra del ACA.	Perezosos	+	Los árboles funcionan como corredores y fuentes de alimento para los perezosos.
	Brasil	Faria et al. 2007	Comparación de comunidades entre un paisaje dominado por bosque intercalado con plantaciones de ACA rústicas y otro paisaje dominado por plantaciones de ACA rústicas con remanentes de bosque.	Helechos	$\pm$	En general fue mayor la diversidad en plantaciones de ACA de un paisaje dominado por bosque, lo que sugiere que una mayor cobertura de bosque en el paisaje es muy importante. Cada grupo biológico responde de manera distinta, aunque muchas especies especialistas de bosque no estuvieron presentes en ACA y otras se hicieron abundantes en ACA.
				Ranas	$\pm$	
				Lagartijas	$\pm$	
				Aves	$\pm$	
				Murciélagos	$\pm$	
Moco et al. 2009	Registro de comunidades en plantaciones de ACA.	Meso y macrofauna del suelo	+	El ACA albergó una gran diversidad de fauna en el suelo y la hojarasca.		
Sambuichi et al. 2012	Registro de la diversidad en plantaciones de ACA.	Árboles	$\pm$	Las plantaciones de ACA albergaron una gran diversidad de árboles especialistas de bosque, aunque los productores de las plantaciones los están reemplazando por especies exóticas.		

Cuadro 2. Estudios ecológicos realizados en plantaciones de agroecosistema cacao (ACA) de México. El efecto del ACA puede ser benéfico (+) o regular (±) dependiendo el objeto de estudio.

Estado	Estudio	Tipo de estudio	Objeto de estudio	Efecto del ACA	Conclusión
Tabasco	Greenberg et al. 2000	Comparación de diversidad entre dos plantaciones de ACA de dos regiones.	Aves	+	En general se encontró una gran diversidad de aves, pero ésta se vio influenciada por especies migratorias y tolerantes al disturbio.
	Ibarra et al. 2001	Comparación de diversidad entre dos plantaciones de ACA.			
	Muñoz et al. 2006	Registro del comportamiento de alimentación de una tropa en una plantación de ACA.	Monos aulladores	+	Los monos utilizaron principalmente cinco especies de árboles de sombra del ACA para alimentarse. Sugieren que con un manejo adecuado y protección de árboles de sombra del ACA se puede mantener poblaciones de monos por varias décadas.
	Huerta et al. 2007	Comparación de comunidad entre sistemas naturales y plantaciones de ACA	Lombrices de tierra	+	La mayor riqueza de lombrices se registró en un ACA rústico.
	Pérez-De La Cruz et al. 2007	Evaluación de la diversidad de insectos capturados por arañas tejedoras en una plantación de ACA	Insectos	+	Se registró una gran diversidad de arañas y de insectos presa.
	Cortez-Madrigal et al. 2008	Registro de la plaga “mosca blanca espiral” en plantaciones de ACA	Mosca	No aplica	La proliferación de la plaga se debe a la edad avanzada de las plantaciones y a la baja diversidad de enemigos naturales.
	Pérez-De La Cruz et al. 2009	Evaluación de la diversidad.	Escarabajos descortezadores	+	Se encontraron 34 especies de las cuales 22 fueron nuevos registros para el estado de Tabasco.
Chiapas	Salgado-Mora et al. 2007	Comparación de diversidad en 80 parcelas de ACA	Árboles	+	Se registraron 47 especies de árboles pertenecientes a 23 familias, siendo <i>Mangifera indica</i> y <i>Pouteria sapota</i> las especies de sombra más utilizadas. Concluyen que las parcelas albergan tanto especies comerciales como nativas.

### Aspectos básicos del manejo agronómico

El establecimiento de una plantación de ACA depende del tipo de terreno disponible, los cuales pueden ser vegetación primaria (BTP), vegetación secundaria (acahual), pastizal o una plantación de ACA vieja. Para el caso del BTP (técnica prehispánica y actualmente en desuso, al menos en Tabasco) las plantas de cacao se siembran después de eliminar el sotobosque, o bien se siembran después de dos años de haber establecido una milpa con la técnica de roza, tumba y quema. En el acahual se tienen dos variantes dependiendo de la edad del mismo: de más de tres años (viejo) se elimina toda la vegetación excepto árboles y arbustos que se utilizan como sombra; y de menos de tres años (joven) se siembran primero los árboles de sombra y poco después el cacao. Si se trata de un pastizal amacollado se usa la técnica empleada para el acahual joven y si es un pastizal estolonífero se recomienda usar maquinaria para remover el suelo. Si el terreno es una plantación de ACA vieja se usan dos variantes: la primera es con la milpa de roza, tumba y quema para luego de dos años sembrar los árboles de sombra y el cacao; y la segunda consiste en plantar el cacao y árboles de sombra en medio de las hileras de cacao y árboles de sombra que han de sustituirse para ir eliminando paulatinamente toda la plantación vieja (López-Mendoza 1987).

En la actualidad, al menos en Tabasco, lo más común al establecer una plantación de ACA es sembrar los árboles de sombra. Hay tres tipos de sombra: la inicial, la temporal y la permanente. Las dos primeras dan sombra al cacao durante las primeras etapas de desarrollo y la última se refiere a la que le proporcionará sombra el resto del tiempo. Se utilizan diferentes especies en cada tipo de sombra: en la inicial se siembra *Erythrina* spp., *Gliricidia sepium* (Jacq.) Kunth ex Walp., *Manihot esculenta* Crantz y *Cnidoscolus* sp.; en la temporal clones de *Musa* spp.; y en la permanente *Erythrina* spp., *Gliricidia sepium* (Jacq.) Kunth ex Walp., *Diphysa robinoides* Benth. y *Pithecellobium saman* (Jacq.) Benth. En las plantaciones de ACA suele haber dominancia de una o dos especies de árboles de sombra; sin embargo, hay muchas plantaciones donde también se incluyen otras especies frutales y/o maderables tanto exóticas como del BTP (López-Mendoza 1987).

La planta de cacao requiere de tres tipos de poda: 1) de formación, la cual se realiza en los primeros años de vida de la planta para procurar un porte pequeño; 2) de mantenimiento, anualmente se eliminan algunos rebrotes y ramas innecesarias; y 3) de rehabilitación, para

mejorar árboles viejos, mal conformados y/o abandonados. En una plantación en etapa productiva el manejo de la sombra permanente consiste en podar o eliminar ciertos árboles según las necesidades de luz de la plantación (López-Mendoza 1987). El tiempo de producción óptimo de los árboles de cacao es de 25 a 30 años (Tschardt et al. 2011).

#### Problemática del cacao en México

El cacao mexicano tiene potencial para obtener buenos dividendos en el mercado internacional; sin embargo, diversos factores económicos, políticos y sociales le impiden competir de manera importante a nivel internacional (González-Lauck 2005). En años recientes la producción de cacao en México ha disminuido drásticamente debido a la enfermedad llamada “moniliasis”, la cual es causada por el hongo *Moniliophthora roreri* (Cif.) H.C. Evans, Stalpers, Samson & Benny (Ogata 2010). Este hongo fue reportado por primera vez en México en el municipio de Pichucalco, Chiapas en 2005 y un mes después se registró cerca de Huimanguillo, Tabasco (Phillips-Mora et al. 2006).

Esta situación de sanidad, aunada a los factores que limitan la producción en México y a la caída de los precios internacionales, ha propiciado que los productores estén sustituyendo sus parcelas de cacao por otros cultivos que les proporcionen mejores ingresos económicos (J. Morales-Linares, obs. pers.). Un incremento sustancial en la sustitución del cacao por otros cultivos como la palma de aceite o plátano tendría severas repercusiones en la conservación de la biodiversidad, y más grave aun, si esta sustitución fuese por pastizales para la ganadería extensiva.

#### **Orquídeas**

La familia Orchidaceae probablemente posee la mayor riqueza de especies de todas las familias de plantas con flores, ya que comprende entre 20000 y 30000 especies. Asimismo presenta una amplia gama de adaptaciones morfológicas, fisiológicas y ecológicas. Las orquídeas son cosmopolitas y alcanzan su mayor diversidad en regiones tropicales, siendo América tropical la región con mayor diversidad. Esta familia es la más rica en especies dentro de las plantas epífitas y cerca del 70 % de ellas son epífitas (Dressler 1981; Gentry y Dodson 1987; Dressler 1993; Soto-Arenas y Salazar 2004; Hágsater et al. 2005).

La orquideoflora mexicana está constituida por al menos 168 géneros, 1254 especies y 21 taxa subespecíficos (Soto-Arenas et al. 2007a). Actualmente no existe un listado de las orquídeas del

sureste del país, pero puede mencionarse la riqueza de especies por estado o provincia: Veracruz, 345 especies (García-Cruz y Sosa 2011); Tabasco, 105 especies (Pérez et al. 2003); Chiapas, 568 especies (Wolf y Flamenco-S 2003); y la Península de Yucatán (Campeche, Quintana Roo y Yucatán), 117 especies (Carnevali et al. 2001). Es importante resaltar que la alta riqueza en Chiapas y Veracruz es debida principalmente a la gran variedad de tipos de vegetación que poseen, lo cual no ocurre en los demás estados de esta región del país. Asimismo, en exploraciones recientes en Veracruz se han obtenido nuevos registros de orquídeas, sugiriendo que aún hay sitios poco explorados y que albergan una gran diversidad de ellas (Castañeda-Zárate et al. 2012).

Se considera que el BTP alberga relativamente pocas especies de orquídeas, debido principalmente a que en el sur de Centroamérica y en Sudamérica el BMM es mucho más rico en especies de orquídeas. Sin embargo, en México aunque también hay mayor diversidad de orquídeas en el BMM en comparación con el BTP (Hágsater et al. 2005), en el estado de Veracruz se han registrado más orquídeas en el BTP (161 especies) que en el BMM (128 especies) (García-Cruz y Sosa 2011). Incluso se sabe que el BTP en regiones como los Chimalapas o la Selva Lacandona tiene más especies que algunos de sus homólogos de Costa Rica, Panamá, Venezuela, Guayanas, Ecuador, Brasil y Bolivia (Gentry y Dodson 1987; Kreft et al. 2004; Hágsater et al. 2005). Lo anterior contradice el patrón general de incremento de la biodiversidad con forme disminuye la latitud (Willig et al. 2003), que podría explicarse por la historia evolutiva y el origen boreotropical de los bosques tropicales de México (Soto-Arenas y Salazar 2004; Hágsater et al. 2005).

Tres estudios florísticos permiten constatar la riqueza de orquídeas del BTP en México; Soto-Arenas (1986) encontró 128 especies en la zona arqueológica de Bonampak (2827 ha, Chiapas); Carmona-Díaz (1996) identificó 117 especies en el Parque de Flora y Fauna Silvestre Tropical de Catemaco (220 ha, Veracruz); y Salazar y Hágsater (1997) registraron 134 especies en la región de Chimalapa (Oaxaca), en este último trabajo no se especifica el área de muestreo, sólo se menciona que son 590993 ha para toda la región que alberga en total ocho tipos de vegetación. Otros dos estudios afines realizados en Veracruz son el de Valdivia (1977) en la región del Río Uxpanapa quien registró todas las epífitas vasculares presentes en 129 árboles pertenecientes a 45 especies y encontró una riqueza de orquídeas de 87 especies, siendo esta familia la más

abundante; por su parte Franco-Méndez (2004) cuantificó el número de epífitas vasculares de un remanente de BTP de 20 ha en Las Choapas y encontró un total de 20 especies de orquídeas.

En México únicamente dos estudios ecológicos sobre epífitas vasculares se han realizado en el BTP, ambos en Los Tuxtlas, Veracruz. Hietz-Seifert et al. (1996) contrastaron la diversidad de epífitas vasculares entre árboles remanentes en un potrero, árboles aislados de vegetación riparia y dos parcelas de BTP. Los resultados mostraron una riqueza total de 26 orquídeas epífitas, en tanto que por ambiente la riqueza de especies fue de 16 en el potrero, 14 en vegetación riparia y nueve en el BTP. Por su parte, Pérez-Peña (2007) comparó la diversidad entre parcelas de BTP, acahuales y plantaciones de cítricos. Sus resultados revelaron que de un total de 81 especies de epífitas, 26 pertenecieron a la familia Orchidaceae y que ésta junto con Araceae fueron las más ricas del BTP con 16 especies cada una; asimismo, registró cinco especies de orquídeas en acahual y 13 en las plantaciones de cítricos.

Las epífitas se distribuyen verticalmente sobre los forofitos (árboles) obedeciendo a gradientes micro-ambientales desde nivel del suelo hasta el dosel, principalmente de luz, temperatura y humedad (Walsh 1996; Freiberg 1997; Cardelús y Chazdon 2005). Es por ello que se ha propuesto dividir verticalmente a los forofitos en zonas, ya sea por una división de base, tronco y ramas con sus subdivisiones (Johansson 1974) o dando énfasis también al diámetro de las ramas (Hietz-Seifert et al. 1996). Con estas propuestas se ha encontrado que la mayoría de las orquídeas se encuentran desde la parte media del tronco hasta la segunda ramificación de los forofitos, es decir las zonas de Johansson 2, 3 y 4 (Hietz-Seifert et al. 1996; Acebey y Krömer 2001; Krömer et al. 2007).

Asimismo, pocos estudios han evaluado el efecto de un agroecosistema sobre las orquídeas en tópicos como la proporción de individuos juveniles-maduros, polinización, reclutamiento y recolonización (Solís-Montero et al. 2005; Toledo-Aceves et al. 2012).

Al igual que otras regiones del mundo, en México la diversidad de orquídeas está en riesgo debido principalmente al efecto negativo de las actividades humanas como son la deforestación, incendios forestales, extracción de petróleo, establecimiento de presas y contaminación-degradación de los hábitats de estas especies (Hágsater et al. 2005; Soto-Arenas et al. 2007b). Aunado a esto, también existe una importante extracción ilegal de especies vistosas del medio

silvestre para satisfacer el mercado local (Soto-Arenas et al. 2007b). En este sentido, se ha reportado que en la ciudad de Xalapa se comercializan ilegalmente el 47 % de las orquídeas epífitas registradas en todo el estado de Veracruz (Flores-Palacios y Valencia-Díaz 2007).

Los efectos negativos son evidentes, ya que en los últimos dos siglos se han extinguido dos especies de orquídeas en el país y a partir del año 1998 se han extinguido al menos 22 más (Hágsater et al. 2005; Soto-Arenas et al. 2007b). Se sabe por ejemplo, que 22 especies de orquídeas registradas en el estado de Yucatán ya no han sido localizadas (Olmsted y Gómez-Juárez 1996), y que en Veracruz, aparentemente nueve especies se han extinguido localmente y una especie endémica se cree totalmente extinta (Sosa y Platas 1998).

En el escenario de la conservación diversos estudios han proporcionado información relevante acerca de las funciones que desempeñan los agroecosistemas en la conservación de las orquídeas y otras epífitas en paisajes fragmentados. Este tipo de estudios se han desarrollado principalmente en el agroecosistema cafetal de sombra (ACS), y se ha confirmado que éste sí puede servir como refugio para una parte de la diversidad de orquídeas del BMM (Espejo-Serna et al. 2005; Hietz 2005; Solís-Montero et al. 2005; García-Franco y Toledo-Aceves 2008; Moorhead et al. 2010; Scheffknecht et al. 2010). Sin embargo, investigaciones que involucren exclusivamente a las orquídeas y al ACA son prácticamente nulas, ya que aunque existen algunos trabajos con epífitas, éstos fueron con especies no vasculares y en plantaciones de Indonesia (Sporn et al. 2007; Sporn et al. 2009) y Ecuador (Andersson y Gradstein 2005). A la fecha el único estudio ecológico que aporta información sobre este tema es el de Haro-Carrión et al. (2009) quienes compararon la composición, abundancia y distribución vertical de epífitas vasculares entre plantaciones de ACA rústico y el BTP en la región de Chocó de Ecuador. Sus resultados indicaron que la riqueza global de orquídeas fue baja, ya que registraron un total de 15 especies en el BTP y seis en las plantaciones de ACA.

Considerando la gran diversidad de orquídeas del BTP en México y la deforestación y/o fragmentación a la que está expuesto, sumado al valor cultural y ecológico que representa el cultivo de cacao, resulta de gran interés e importancia generar información acerca de la ecología de las orquídeas tanto en remanentes de BTP como en el ACA, para de esta manera determinar el potencial de éste agroecosistema en la conservación de la orquideoflora del sureste de México.

Para generar la información ecológica requerida se realizó el estudio en una porción del municipio de Teapa, Tabasco que caracteriza al paisaje típico del sureste de México y que además ha sido poco estudiado. En esta zona predominan los potreros para ganadería pero también existen plantaciones de cacao (ACA), plátano, hule y parte del Parque Estatal de la Sierra que es un área natural protegida de BTP. El trabajo consistió en comparar la diversidad, composición, distribución vertical (*sensu* Johansson 1974) y los estadios de vida de las orquídeas presentes en el ACA y el BTP.

## **Objetivos**

### **Objetivo general**

Generar información que permita evaluar la función del agroecosistema cacao (ACA) en la conservación de orquídeas del bosque tropical perennifolio (BTP) en un paisaje transformado como el del sureste de México.

### **Objetivos particulares**

1. Determinar y comparar la diversidad y composición de orquídeas presentes en ACA y BTP para decretar la viabilidad del ACA como un ambiente efectivo en la conservación de orquídeas del BTP.
2. Determinar si la edad de cada sitio de ACA y su distancia al BTP tienen algún efecto sobre la abundancia y riqueza de orquídeas presente en dichos sitios.
3. Determinar y comparar la diversidad, composición y tamaño de los forofitos de ACA y BTP para comprobar su posible relación con la diversidad y composición de orquídeas en ambos ambientes.
4. Evaluar y comparar la distribución vertical de las orquídeas sobre los forofitos de ACA y BTP para determinar si hay cambios en los patrones de distribución de las orquídeas en ACA.
5. Evaluar y comparar los estadios de vida de las orquídeas en ACA y BTP para identificar el efecto del ACA sobre la abundancia de individuos juveniles y maduros de las orquídeas.

## **Hipótesis**

Si el ACA no es un ambiente efectivo para la conservación de orquídeas del BTP entonces la diversidad de especies en el ACA será menor y la composición de especies será diferente en relación al BTP.

Si la edad de un sitio de ACA y su distancia al BTP no tienen algún efecto sobre la abundancia y riqueza de orquídeas entonces la abundancia y riqueza en los sitios de ACA será similar.

Asumiendo que la diversidad, composición y tamaño de los forofitos influyen en la diversidad de orquídeas entonces, el ACA será un ambiente efectivo para la conservación de orquídeas del BTP si la diversidad, composición y tamaño de los forofitos entre ambos ambientes son similares.

Si el ACA no es un ambiente efectivo para la conservación de orquídeas del BTP entonces la distribución vertical de las orquídeas sobre los forofitos entre el ACA y el BTP será diferente.

Si el ACA no es un ambiente efectivo para la conservación de orquídeas del BTP entonces las proporciones de individuos juveniles y maduros serán diferentes entre el ACA y el BTP; de manera específica la proporción de juveniles en ACA debería ser menor a la del BTP.

## **Método**

### **Área de estudio**

El trabajo de campo se desarrolló en mayo y noviembre de 2011 en el municipio de Teapa, Tabasco en el sureste de México. Los sitios de muestreo se ubican dentro y en las inmediaciones de la Sierra Madrigal (3642 ha), la cual forma parte del área natural protegida Parque Estatal de la Sierra (PES). El PES fue creado en 1988 para conservar 15113 ha de bosque tropical perennifolio (BTP) en el estado de Tabasco (Salazar-Conde et al. 2004) (Figura 1).

Esta sierra se ubica entre los 17° 30' y 17° 32' de latitud norte y los 92° 50' y 92° 56' de longitud oeste con altitudes que oscilan entre los 60 y 500 m s.n.m. El clima es cálido húmedo con lluvias todo el año, Af (m), la temperatura media anual oscila entre 23 y 26° C, y la precipitación total anual varía entre 2900 y 3600 mm (García 1964, López-Hernández 1994). El tipo de vegetación nativa es BTP (López-Hernández 1994), aunque en la actualidad la Sierra Madrigal está inmersa

en un paisaje severamente transformado principalmente por la actividad ganadera, plantaciones de plátano, hule y en menor medida el agroecosistema cacao (ACA).

Para la selección de sitios de ACA (plantaciones) se recorrieron las inmediaciones del área protegida y se obtuvo el permiso para trabajar en algunas de ellas (Figura 1 y 2). Se hizo una entrevista a los dueños/encargados de cada plantación para conocer la edad, área, árboles de sombra y manejo para determinar el tipo de sistema (plantación) *sensu* Rice y Greenberg (2000) (Cuadro 3); además se les preguntó acerca de su conocimiento sobre las orquídeas, otras plantas y animales vistos en sus plantaciones, los problemas sanitarios de las mismas y su futuro como actividad productiva. En el caso de los sitios de BTP se buscaron áreas conservadas, ya que aunque la Sierra Madrigal está protegida por el gobierno estatal, existen dentro de ella áreas perturbadas y/o cultivadas (Figura 1 y 2).

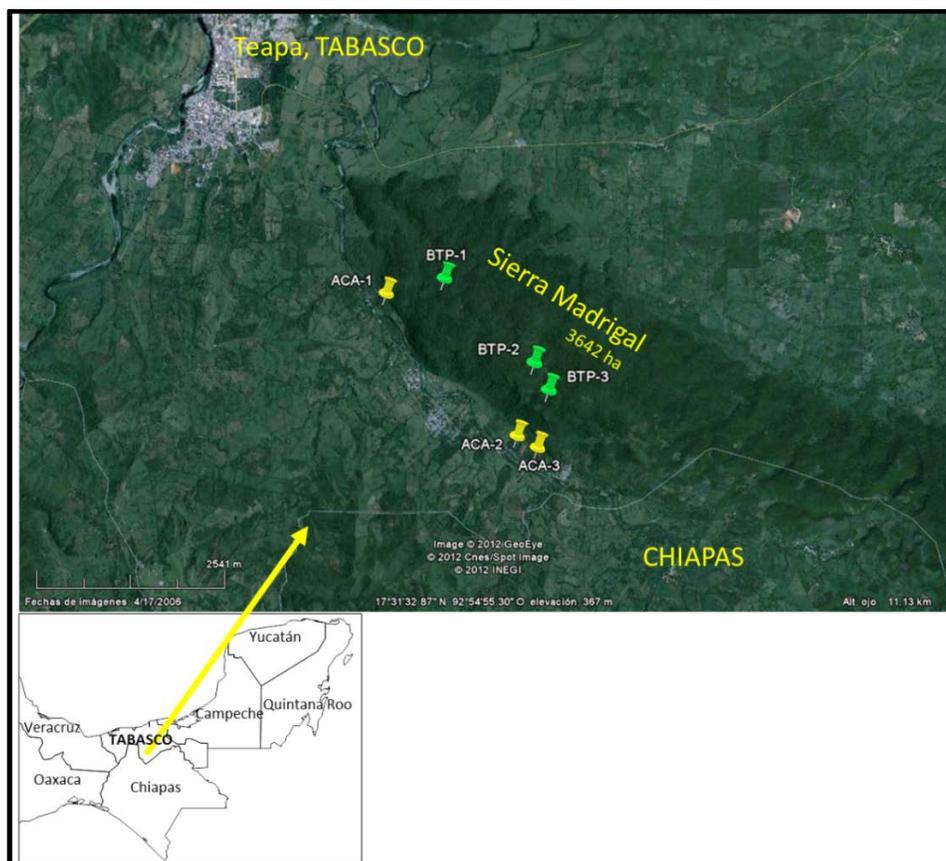


Figura 1. Ubicación del área de estudio con los sitios de bosque tropical perennifolio (BTP) en color verde y los sitios (plantaciones) de agroecosistema cacao (ACA) en amarillo. Imágenes satelitales del 2006 obtenidas de Google Earth.

Se eligieron y geoposicionaron tres sitios de ACA y tres de BTP (Figura 1), con los datos de las entrevistas los sitios de ACA fueron caracterizados (Cuadro 3). Los sitios de ACA se ubican a los 80, 98 y 100 m s.n.m., mientras que los de BTP a los 290, 490 y 510 m s.n.m., respectivamente.

Cuadro 3. Características de los sitios (plantaciones) de ACA donde se realizó el muestreo de orquídeas.

Sitio / Dueño	Edad (años)	Área (ha)	Distancia al BTP (m)	Árboles de Sombra	Sistema	Manejo	Elementos circundantes
<b>ACA-1</b> Juan Carlos Chacón Espinoza	80	4	50	<i>Erythrina</i> spp, <i>Cedrela odorata</i> , <i>Artocarpus altilis</i> , <i>Castilla elástica</i> , <i>Ficus</i> sp.	Plantación sombreada del tipo tradicional	Escaso control manual de plagas y malezas.	Río, potrero, acahual.
<b>ACA-2</b> Margarita González Cruz	40	2	200	<i>Persea americana</i> , <i>Persea schiedeana</i> , <i>Gliricidia sepium</i> , <i>Citrus sinensis</i> , <i>Pouteria sapota</i> , <i>Diphysa robinoides</i>	Plantación sombreada del tipo tradicional	Control manual de plagas y malezas.	Potrero y viviendas.
<b>ACA-3</b> Pedro Salazar Pérez	20	2.5	150	<i>Erythrina</i> spp, <i>Mangifera indica</i> , <i>Pouteria sapota</i>	Plantación sombreada del tipo tradicional	Control manual de plagas y malezas, herbicidas, fungicidas y fertilización del cacao.	Potrero, plantación de hule y viviendas.



Figura 2. Sitios de muestreo en Teapa, Tabasco. a: plantación de agroecosistema cacao (ACA); b y c: sotobosque y forofito de gran tamaño en el bosque tropical perennifolio (BTP).

### Toma de datos

Se revisaron los protocolos para el registro de epífitas vasculares propuestos por Flores-Palacios y García-Franco (2001), Gradstein et al. (2003) y Wolf et al. (2009), y se elaboró un método específico para el registro de orquídeas, que se describe a continuación.

En cada uno de los sitios se delimitaron cuatro cuadros de 20 x 20 m (seis sitios x cuatro cuadros = 24 cuadros), en los cuales se seleccionó un árbol grande, es decir con un diámetro a la altura del pecho (DAP) > 30 cm, para ser ascendido y procurando además que éste se encontrara en el centro del cuadro (Figura 3a y b). Se dejó una distancia entre cuadros de más de 50 m.

Se registraron todos los forofitos (árboles con orquídeas) con  $DAP \geq 10$  presentes en los cuadros. Cada uno se identificó, y se le midió el DAP y la altura (H) con el apoyo de una pistola Haga. Se registraron todos los individuos de orquídeas epífitas presentes en todos los forofitos (árboles y

arbustos) ubicados dentro del cuadro mediante observación directa o con binoculares (Hietz 2005; Solís-Montero et al. 2005) (Figura 3c). El árbol grande seleccionado fue ascendido mediante técnicas de una sola cuerda para complementar el registro de orquídeas (Perry 1978). La identificación de los forofitos fue verificada con los listados de Pérez et al. (2003). En este estudio se definió a un individuo de orquídea como aquella(s) planta(s) o conjunto de hojas/tallos de la misma especie que no estuviesen interconectadas (Sanford 1968; Martínez-Meléndez et al. 2008). Cada individuo registrado fue contado, identificado, ubicado verticalmente en una de las cinco zonas del forofito (*sensu* Johansson 1974) (Figura 4), y se verificó su estadio de vida (juvenil o maduro). Se consideró juvenil al individuo que no presentase indicios de haber desarrollado estructuras reproductivas hasta el momento de su registro; y maduro al que presentase estructuras reproductivas o que mostrase indicios de haberlas producido antes del registro (Solís-Montero et al. 2005; Maldonado-Mijangos y Mondragón-Chaparro 2007).

En los alrededores de los sitios de muestreo también se tomaron registros de las orquídeas epífitas presentes fuera de dichos sitios; se hizo lo mismo con las orquídeas terrestres presentes dentro de los sitios o fuera de éstos, pero únicamente para complementar el valor de riqueza de especies ya que no fueron consideradas en los análisis.

De las especies registradas se colectaron y tomaron fotografías de individuos fértiles o se cultivaron hasta su floración para preparar ejemplares de referencia que fueron depositados en el Herbario XAL del Instituto de Ecología, A.C.



Figura 3. Muestreo de orquídeas. a y b: ascenso a forofitos con DAP > 30 cm en el agroecosistema cacao (ACA) y bosque tropical perennifolio (BTP), respectivamente; c: observación directa en una plantación de ACA.

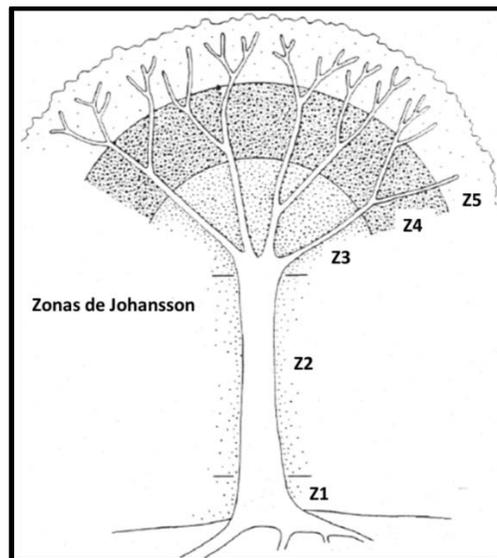


Figura 4. Zonas de Johansson (1974) para la distribución de las epífitas en los forofitos. Z1: base del forofito, Z2: fuste, Z3: primera ramificación (ramas gruesas), Z4: segunda ramificación (ramas delgadas) y Z5: tercera ramificación (copa del forofito).

## **Análisis de datos**

Todos los análisis y pruebas estadísticas que se describen a continuación fueron realizados en los programas Statistica (StatSoft 2011), EstimatesS (Colwell 2009), Past (Hammer et al. 2001) y TFPGA (Miller 1997).

### ***Diversidad de especies***

Se identificaron las especies de orquídeas usando como referencia Las Orquídeas de México-Catálogo Digital (Soto-Arenas et al. 2007a), y se revisó la distribución de las especies en listados especializados (Soto-Arenas 1988; Espejo-Serna y López-Ferrari 1997 y 1998) y en los registros de herbario en línea (REMIB 2012). Asimismo el Dr. Gerardo A. Salazar-Chávez, especialista en orquídeas, proporcionó información sobre la identificación y distribución de algunas especies. Los nombres de las especies se basaron en la nomenclatura más reciente (Blanco et al. 2007; Soto-Arenas et al. 2007a; Solano-Gómez et al. 2011) y fueron verificados en Tropicos, sistema de información botánica del Jardín Botánico Missouri (Tropicos 2012). Se evaluó la diversidad de especies para cada ambiente, sitio y cuadro mediante el índice de Shannon ( $H'$ ) (Hietz y Hietz-Seifert 1995), y se compararon los valores mediante una  $t$ -student (Zar 2010).

Se calculó la riqueza potencial con datos de abundancia (estimador Chao 1) para ambos ambientes. También se elaboraron curvas de acumulación de especies (Mao Tau) para comprobar la eficacia del muestreo de cada ambiente (Flores-Palacios y García-Franco 2001; Gradstein et al. 2003; Hietz 2005), y se evaluó gráficamente con sus intervalos de confianza (95 %) si la riqueza total observada de cada ambiente quedaba fuera de los intervalos del otro ambiente, entonces se asumía que los ambientes tenían una riqueza significativamente diferente (Haro-Carrión et al. 2009).

Se elaboraron curvas de rango-abundancia para determinar si había especies dominantes y posibles cambios en la abundancia de las especies compartidas tanto entre ambientes como entre sitios. La gráfica se elaboró con el logaritmo (base 10) de la abundancia de cada especie ordenándolas desde la más abundante hasta la menos abundante (Magurran 2004).

Para comparar la abundancia y riqueza de especies entre ACA y BTP se utilizaron los datos de los 12 cuadros totales de cada ambiente y se contrastaron con una prueba  $t$ -student, comprobando previamente la normalidad de los datos con la prueba W Shapiro-Wilk (Zar 2010). Asimismo,

para hacer comparaciones entre sitios de ACA y BTP se usó la prueba no paramétrica Kruskal-Wallis y posteriormente se hicieron comparaciones más precisas entre pares de sitios con *t*-student, comprobando previamente la normalidad de los datos (Zar 2010).

Se evaluó si la abundancia y riqueza de orquídeas estaba relacionada con la edad de los sitios de ACA y con la distancia de éstos al BTP, mediante el coeficiente de correlación de Pearson (Zar 2010). En estas pruebas se utilizaron los valores de abundancia y riqueza de orquídeas de los cuatro cuadros de cada sitio de ACA.

### ***Composición de especies***

El recambio de especies entre ambientes, sitios y cuadros de cada ambiente se midió con el índice de similitud de Chao-Jaccard obtenido con el programa EstimatesS (Colwell 2009), el cual considera los valores de abundancia de cada especie. Con el objetivo de comparar la similitud de cada sitio con los demás sitios tanto de ACA como de BTP se obtuvieron los valores de similitud promedio de cada sitio contra todos los demás sitios de ACA y BTP; con ello se obtuvieron valores promedio por cada ambiente que fueron contrastados con una prueba *t*-pareada para verificar diferencias en las similitudes entre sitios de cada ambiente (Zar 2010).

Con los mismos valores de similitud se realizó un análisis de escalamiento multidimensional (MDS), con Statistica (StatSoft 2011), y una prueba de Mantel, con TFPGA (Miller 1997). El MDS se hizo para identificar gráficamente agrupaciones de los sitios y cuadros de muestreo, donde el número de dimensiones de la ordenación fue elegido en relación al menor valor de estrés, lo cual sugiere un mejor ajuste (Kruskal 1964). La prueba de Mantel se efectuó para verificar si la composición de especies depende de la distancia existente entre todos los sitios de muestreo (Sokal y Rohlf 1995), se emplearon 999 permutaciones.

### ***Forofitos***

Se identificaron todas las especies de forofitos de cada ambiente y se agruparon por familias junto con los registros de la riqueza y abundancia de las orquídeas. Se evaluó la diversidad de forofitos para cada ambiente mediante el índice de Shannon ( $H'$ ) y también el recambio de especies de forofitos de todos los sitios mediante el índice de similitud Chao-Jaccard, con el programa EstimatesS (Colwell 2009), y se obtuvieron valores promedio como lo realizado para la

composición de orquídeas, aunque no se pudo contrastar estadísticamente dichos promedios porque se obtuvieron valores de cero.

Para comparar las variables DAP y altura de los forofitos de los ambientes se realizó la prueba U Mann-Whitney. También se evaluó la relación entre el tamaño del árbol y la riqueza de orquídeas mediante un análisis de regresión lineal simple utilizando como variables el DAP y la riqueza de especies de orquídeas (Zar 2010). Las variables fueron transformadas logarítmicamente,  $DAP = \text{Log}(DAP)$  y  $Riqueza\ de\ especies = \text{Log}(Riqueza + 1)$  (Flores-Palacios y García-Franco 2006).

### ***Distribución vertical***

Se comparó la abundancia, riqueza y valores de Shannon para cada zona de Johansson mediante pruebas Kolmogorov-Smirnov y *t*-student respectivamente (Zar 2010). Estas pruebas se realizaron comparando los datos de los cuatro cuadros de cada sitio. Considerando la presencia y abundancia de cada especie en las distintas zonas de Johansson se les clasificó en tres tipos de distribución: generalista, si tuvieron registro en tres o más zonas; especialista, si tuvieron registro en sólo una o dos zonas; y rara, cuando sólo se registraron cuatro o menos individuos. Posteriormente se determinó para cada especie su distribución preferencial, que podía ser el tronco (Z1-Z2) o el dosel (Z3-Z5), en función de la mayor proporción de individuos registrados en cada categoría; las especies de distribución tipo rara, al contar muy pocos registros, se les asignó la categoría de indefinida. La clasificación anterior fue modificada de la empleada en estudios anteriores con epífitas (Acebey et al. 2003; Krömer y Kessler 2006; Krömer et al. 2007) para adecuarla a las características de distribución de las orquídeas.

Se evaluó la distribución vertical de las especies compartidas entre los ambientes de manera gráfica puesto que los registros de sus abundancias fueron escasos y por lo tanto insuficientes para una prueba estadística.

### ***Estadios de vida***

Se realizó una prueba de Chi-cuadrada utilizando el número total de individuos juveniles y maduros del ACA y los totales correspondientes del BTP para verificar si había diferencias significativas entre las frecuencias de los estadios de vida de las orquídeas del ACA en relación a los del BTP (Zar 2010). Posteriormente se hizo un análisis de residuos ajustados para determinar si había, de manera significativa, exceso o déficit de juveniles y maduros en cada ambiente; en

donde valores superiores a  $\pm 1.96$  son considerados estadísticamente significativos a nivel 0.05 (Haberman 1973). Los estadios de vida entre las especies compartidas se compararon de manera gráfica debido a los escasos registros de sus abundancias.

## Resultados

### Diversidad de especies

Se registraron un total de 607 individuos y 48 especies de orquídeas epífitas en todos los sitios de muestreo (Cuadro 4). Las especies pertenecen a 31 géneros, siendo los mejor representados *Epidendrum* y *Prosthechea* con ocho y cinco especies respectivamente. Fuera de los sitios de muestreo se registraron otras 14 especies epífitas, mientras que dentro y/o fuera de los sitios de muestreo fueron registradas cuatro especies terrestres y una especie terrestre/epífita dando un total de 19 especies más (Anexo A). Con base en los listados disponibles (Soto-Arenas 1988; Espejo-Serna y López-Ferrari 1997 y 1998) y la información de la REMIB (2012) se sugiere que de todas las especies registradas dentro y fuera de los sitios de muestreo *Coryanthes picturata*, *Corymborkis forcipigera*, *Cycnoches ventricosum*, *Jacquinilla globosa*, *Mormolyca hedwigiae*, *Ornithocephalus bicornis* y *Stanhopea* sp., son nuevos registros para el estado de Tabasco (Cuadro 4 y Anexo A).

Cuadro 4. Lista de especies de orquídeas y su abundancia en ACA y BTP del sureste de México.

El \* indica nuevos registros para Tabasco.

Especies	ACA	BTP	Total
<i>Acianthera hondurensis</i> (Ames) Pridgeon & M.W. Chase	1	0	1
<i>Campylocentrum micranthum</i> (Lindl.) Rolfe	51	0	51
<i>Catasetum integerrimum</i> Hook.	2	0	2
<i>Christensonella macleei</i> (Bateman ex Lindl.) R. Solano	0	1	1
<i>Chysis bractescens</i> Lindl.	0	4	4
<i>Coelia triptera</i> (Sm.) G. Don ex Steud.	0	4	4
<i>Coryanthes picturata</i> Rchb. f. *	16	0	16
<i>Cycnoches egertonianum</i> Bateman	1	0	1
<i>Cycnoches ventricosum</i> Bateman *	5	0	5
<i>Dichaea panamensis</i> Lindl.	0	12	12
<i>Dimerandra emarginata</i> (G. Mey.) Hoehne	6	0	6
<i>Epidendrum cardiophorum</i> Schltr.	22	25	47
<i>Epidendrum chlorocorymbos</i> Schltr.	15	1	16

<b>Especies</b>	<b>ACA</b>	<b>BTP</b>	<b>Total</b>
<i>Epidendrum flexuosum</i> G. Mey.	22	0	22
<i>Epidendrum isomerum</i> Schltr.	0	2	2
<i>Epidendrum nocturnum</i> Jacq.	1	0	1
<i>Epidendrum pachyrachis</i> Ames	1	0	1
<i>Epidendrum polyanthum</i> Lindl.	0	1	1
<i>Epidendrum stamfordianum</i> Bateman	25	0	25
<i>Gongora leucochila</i> Lem.	0	11	11
<i>Heterotaxis crassifolia</i> Lindl.	0	4	4
<i>Ionopsis utricularioides</i> (Sw.) Lindl.	1	0	1
<i>Isochilus carnosiflorus</i> Lindl.	0	18	18
<i>Isochilus latibracteatus</i> A. Rich. & Galeotti	0	2	2
<i>Isochilus</i> sp.	0	8	8
<i>Lycaste aromatica</i> (Graham) Lindl.	0	1	1
<i>Maxillariella tenuifolia</i> (Lindl.) M.A. Blanco & Carnevali	0	21	21
<i>Maxillariella variabilis</i> (Bateman ex Lindl.) M.A. Blanco & Carnevali	0	2	2
<i>Mormolyca ringens</i> (Lindl.) Schltr.	0	14	14
<i>Nemaconia striata</i> (Lindl.) Van den Berg, Salazar & Soto Arenas	0	41	41
<i>Nidema boothii</i> (Lindl.) Schltr.	9	4	13
<i>Notylia barkeri</i> Lindl.	14	1	15
<i>Notylia</i> sp.	23	0	23
<i>Oncidium sphacelatum</i> Lindl.	5	0	5
<i>Platystele stenostachya</i> (Rchb. f.) Garay	0	42	42
<i>Polystachya foliosa</i> (Hook.) Rchb. f.	5	2	7
<i>Prosthechea chacaoensis</i> (Rchb. f.) W.E. Higgins	0	5	5
<i>Prosthechea cochleata</i> (L.) W.E. Higgins	0	19	19
<i>Prosthechea livida</i> (Lindl.) W.E. Higgins	1	0	1
<i>Prosthechea pygmaea</i> (Hook.) W.E. Higgins	0	6	6
<i>Prosthechea radiata</i> (Lindl.) W.E. Higgins	0	7	7
<i>Restrepiella ophiocephala</i> (Lindl.) Garay & Dunst.	0	6	6
<i>Rhetinantha friedrichsthalii</i> (Rchb. f.) M.A. Blanco	0	1	1
<i>Specklinia digitale</i> (Luer) Pridgeon & M.W. Chase	0	6	6
<i>Stanhopea</i> sp. *	0	6	6
<i>Trichocentrum ascendens</i> (Lindl.) M.W. Chase & N.H. Williams	81	0	81
<i>Trichocentrum luridum</i> (Lindl.) M.W. Chase & N.H. Williams	12	3	15
<i>Trigonidium egertonianum</i> Bateman ex Lindl.	5	3	8
<b>TOTAL (especies/individuos)</b>	<b>23/324</b>	<b>32/283</b>	<b>48/607</b>

La mayor riqueza de orquídeas se encontró en BTP con 32 especies contra las 23 en ACA, pero en ACA se tuvo una mayor abundancia con 324 individuos con respecto a los 283 individuos en BTP. Los valores de Shannon, 2.51 para ACA y 2.92 para BTP fueron significativamente diferentes ( $t = 4.9$ ,  $p < 0.001$ ), de este modo el BTP fue el ambiente más diverso (Cuadro 4).

El estimador Chao 1 sugiere que en ACA se registró más del 50 % de las especies esperadas, mientras que en BTP aparentemente se realizó un mejor registro, ya que se alcanzó el 88 % de las especies esperadas (Cuadro 5).

Cuadro 5. Esfuerzo de muestreo, diversidad de orquídeas y estimador de riqueza en ACA y BTP. Los valores de Shannon fueron significativamente diferentes ( $t = 4.9$ ,  $p < 0.001$ ). Los valores de Chao 1 corresponden a la riqueza estimada / porcentaje alcanzado en los muestreos.

<b>Ambiente</b>	<b>Número de Sitios / Cuadros</b>	<b>Individuos</b>	<b>Riqueza</b>	<b>Shannon</b>	<b>Chao 1 / %</b>
ACA	3 / 12	324	23	2.51	41 / 56 %
BTP	3 / 12	283	32	2.92	36.5 / 88 %

Las curvas de acumulación de especies (Mao Tau), al no alcanzar totalmente la asíntota, indican que en ambos ambientes aún faltaron especies por registrar; además, apoyándose en los intervalos de confianza (95 %) se observa que las riquezas de los ambientes fueron significativamente diferentes, ya que estos no se traslapan (Figura 5).

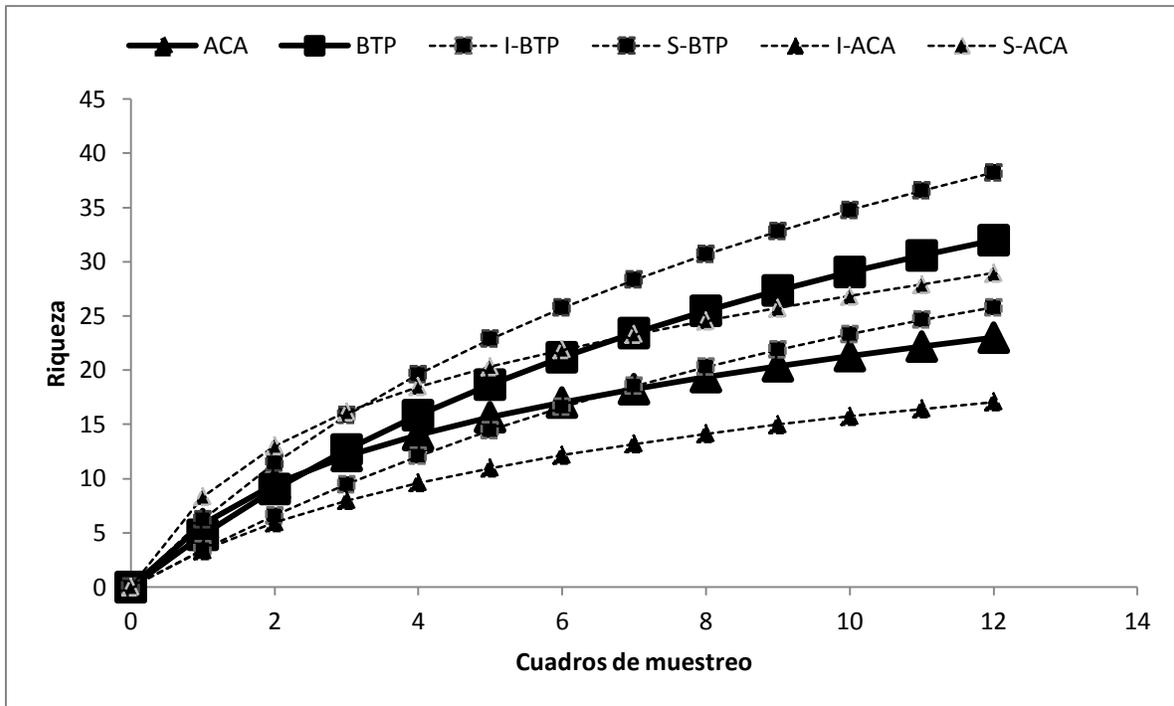


Figura 5. Curvas de acumulación de especies Mao Tau (líneas continuas) para el ACA (▲) y el BTP (■) con sus respectivos intervalos de confianza del 95 % (líneas punteadas). En los intervalos de confianza, I: límite inferior y S: límite superior.

Las curvas de rango-abundancia junto con los valores de Shannon muestran que el BTP tiene una relación riqueza-abundancia más equitativa que el ACA. Además, las especies dominantes de cada ambiente están representada por distintas especies, en ACA es *Trichocentrum ascendens* y en BTP es *Platystele stenostachya*. La abundancia de las especies compartidas fue diferente, en general fueron medianamente abundantes en ACA pero en BTP estuvieron poco representadas; *Epidendrum cardiophorum* fue la única especie con una abundancia similar entre los dos ambientes (Figura 6).

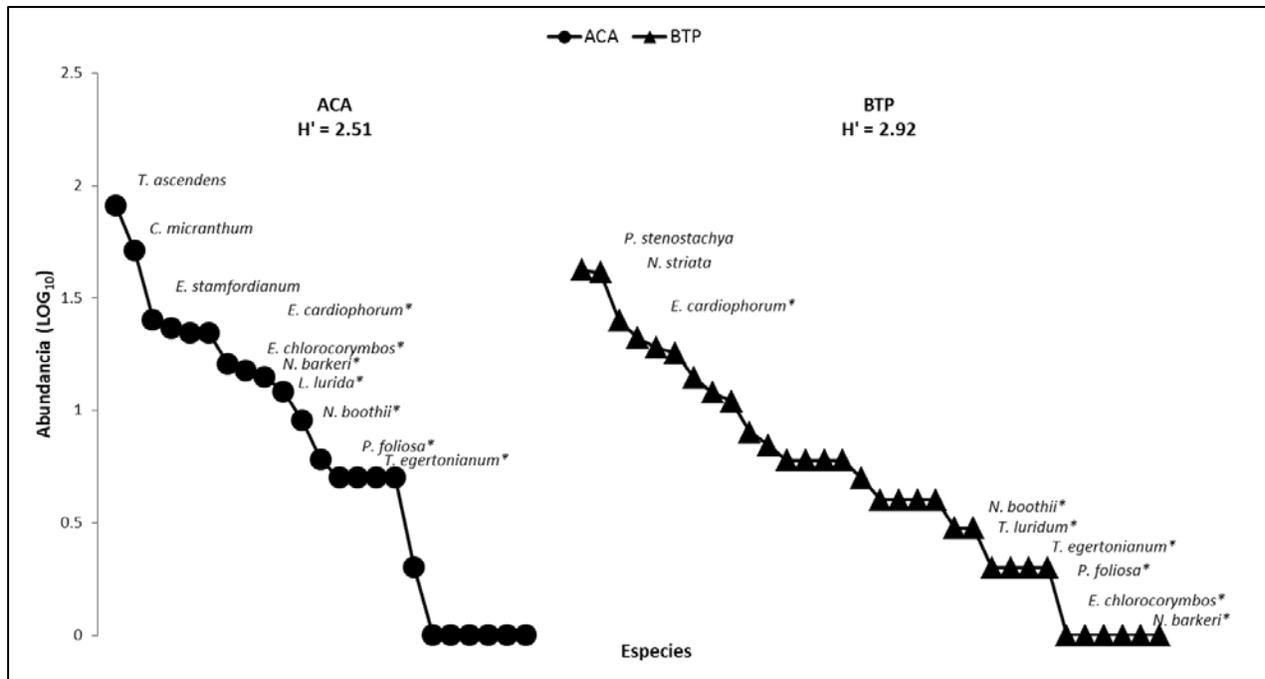


Figura 6. Curvas de rango-abundancia de las especies en ACA y BTP. Las tres primeras especies son las más abundantes de cada ambiente, el \* indica las especies que son compartidas.  $H'$  es el valor de Shannon.

Las curvas de rango-abundancia y los valores de Shannon a nivel de sitios revelan que en ACA la relación riqueza-abundancia es más equitativa en los sitios ACA-1 y ACA-2, mientras que en el BTP dicha relación es más equitativa en BTP-1 y BTP-2. En los sitios de ACA la dominancia está representada por diferentes especies, de las cuales destaca *Trichocentrum ascendens* la cual se registró en los tres sitios y siempre fue muy abundante; en BTP, las especies más abundantes de cada sitio siempre fueron diferentes. En cuanto a las especies compartidas, en ACA sólo las especies *Trichocentrum ascendens*, *Coryanthes picturata* y *Epidendrum flexuosum* tuvieron una abundancia similar entre los tres sitios; en BTP, *Nemaconia striata* fue abundante en BTP-3 y BTP-1 pero fue menos abundante en BTP-2, mientras que *Gongora leucochila* mostró una abundancia regularmente similar entre todos los sitios (Figura 7).

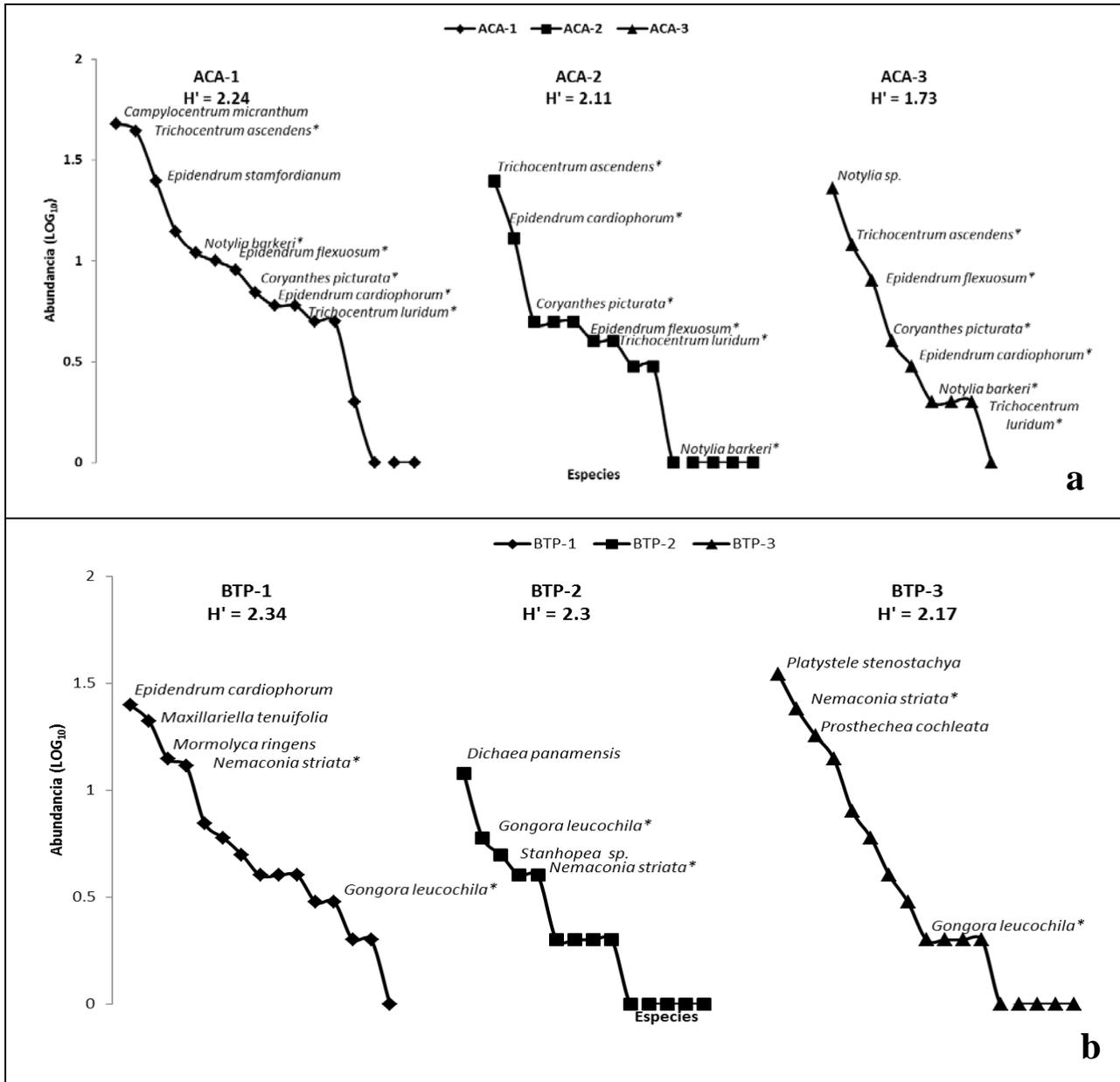


Figura 7. Curvas de rango-abundancia de las especies de cada sitio de ACA (a) y BTP (b). Las tres primeras especies son las más abundantes de cada sitio, el \* indica las especies que son compartidas.  $H'$  es el valor de Shannon.

El promedio ( $\pm$  E.E.) de individuos en ACA fue de 27 ( $\pm$  6.1) y de 23.5 ( $\pm$  8.1) en el BTP, no difirieron significativamente ( $t = 0.33$ ,  $p = 0.74$ ); lo mismo ocurrió con el promedio de la riqueza de especies con 5.8 ( $\pm$  0.9) en el ACA y 4.8 ( $\pm$  0.9) en el BTP ( $t = 0.75$ ,  $p = 0.45$ ). Del mismo modo, no se encontraron diferencias significativas en la abundancia y riqueza de orquídeas entre todos los sitios de muestreo ( $H = 5.5$ ,  $p = 0.35$  y  $H = 5.7$ ,  $p = 0.32$ , respectivamente), pero sí hubo

diferencias significativas entre la abundancia promedio del sitio ACA-1 ( $48.8 \pm 8.12$ ) y BTP-2, ( $11 \pm 2.68$ ) ( $t = 4.4$ ,  $p < 0.01$ ), de igual forma entre la riqueza promedio del sitio ACA-1 ( $8.5 \pm 1.04$ ) en relación a los sitios ACA-3 ( $3.3 \pm 0.85$ ) y BTP-2 ( $4 \pm 0.91$ ) ( $t = 3.8$ ,  $p < 0.01$  y  $t = 3.2$ ,  $p < 0.05$ , respectivamente). El sitio ACA-1 tuvo en promedio más individuos y riqueza que todos los demás sitios de ACA y BTP (Cuadro 6 y Figura 8).

La abundancia y la riqueza de orquídeas mostraron una relación positiva con la edad de las plantaciones de ACA ( $r = 0.73$ ,  $p = 0.006$  y  $r = 0.68$ ,  $p = 0.013$ , respectivamente). Asimismo, la abundancia de orquídeas en las plantaciones se relacionó de manera negativa con la distancia al BTP ( $r = -0.68$ ,  $p = 0.013$ ); mientras que la riqueza tuvo una relación negativa baja y no significativa ( $r = -0.47$ ,  $p = 0.122$ ) con dicha distancia (Figura 9).

Los valores de Shannon de los sitios no mostraron diferencias significativas entre ellos a excepción de ACA-3 (Pruebas  $t$ ,  $p < 0.05$ ), y fue el de menor diversidad. Hubo diferencias significativas entre la mayoría de los cuadros (Pruebas  $t$ ,  $p < 0.05$ ), pero ninguno fue diferente a todos por ello sólo se muestra el orden jerárquico de los mismos (Cuadro 6).

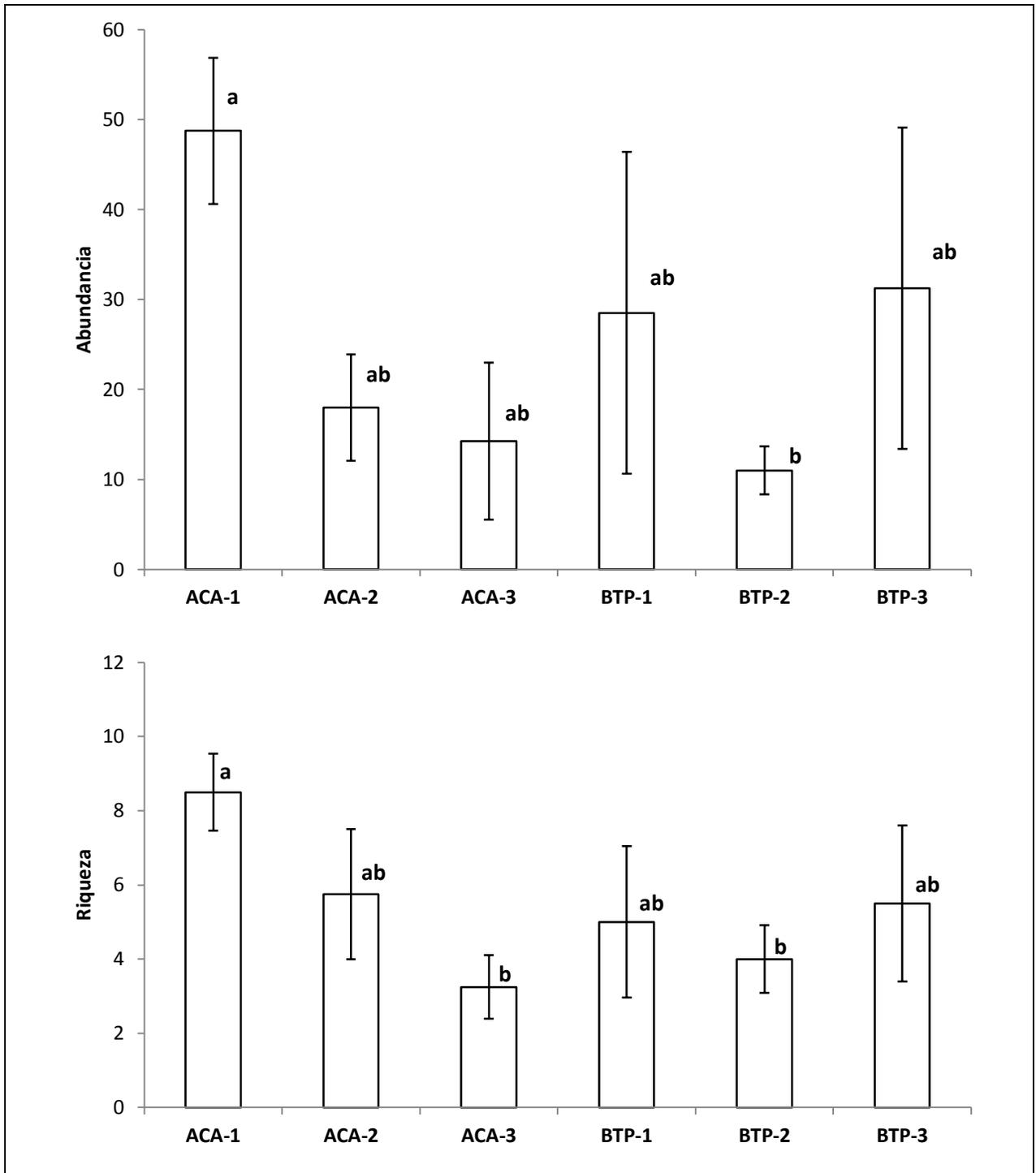


Figura 8. Promedio ( $\pm$  E.E líneas en las barras) de la abundancia y riqueza de especies en todos los sitios de muestreo de ACA y BTP. Letras diferentes indican diferencias significativas (Pruebas t,  $p < 0.05$ ).

Cuadro 6. Diversidad de orquídeas en cada sitio y cuadro de muestreo de ACA y BTP. Los números ordinales en superíndice señalan el orden jerárquico de los valores de Shannon en los cuadros; el \* indica diferencia significativa entre los valores de Shannon H' de los sitios (t-student). Nota: los cuadros ACA-32, BTP-13 y BTP-33 tuvieron valores de Shannon de 0, y para seguir el orden jerárquico se le dio más importancia al valor de abundancia seguido del orden alfabético.

Ambiente	Sitio #	Cuadro #	Abundancia por			Riqueza por			H' por	
			Cuadro	Sitio	Ambiente	Cuadro	Sitio	Ambiente	Cuadro	Sitio
ACA	1	1	44	195	324	11	16	23	2.1 <sup>1°</sup>	2.24
		2	70			9			1.75 <sup>7°</sup>	
		3	31			8			1.84 <sup>5°</sup>	
		4	50			6			1.19 <sup>14°</sup>	
	2	1	11	72	324	7	14	23	1.79 <sup>6°</sup>	2.11
		2	35			10			1.98 <sup>3°</sup>	
		3	17			4			1.25 <sup>12°</sup>	
		4	9			2			0.52 <sup>21°</sup>	
	3	1	40	57	324	5	9	23	1.26 <sup>11°</sup>	1.73*
		2	2			1			0 <sup>22°</sup>	
		3	6			4			1.24 <sup>13°</sup>	
		4	9			3			1.09 <sup>15°</sup>	
BTP	1	1	77	114	283	9	15	32	1.94 <sup>4°</sup>	2.34
		2	2			2			0.69 <sup>19°</sup>	
		3	1			1			0 <sup>24°</sup>	
		4	34			8			1.99 <sup>2°</sup>	
	2	1	14	44	283	6	14	32	1.56 <sup>10°</sup>	2.3
		2	17			5			0.99 <sup>17°</sup>	
		3	7			3			0.79 <sup>18°</sup>	
		4	6			2			0.63 <sup>20°</sup>	
	3	1	79	125	283	10	17	32	1.71 <sup>8°</sup>	2.17
		2	38			8			1.6 <sup>9°</sup>	
		3	2			1			0 <sup>23°</sup>	
		4	6			3			1.01 <sup>16°</sup>	
<b>TOTAL</b>					607			48		

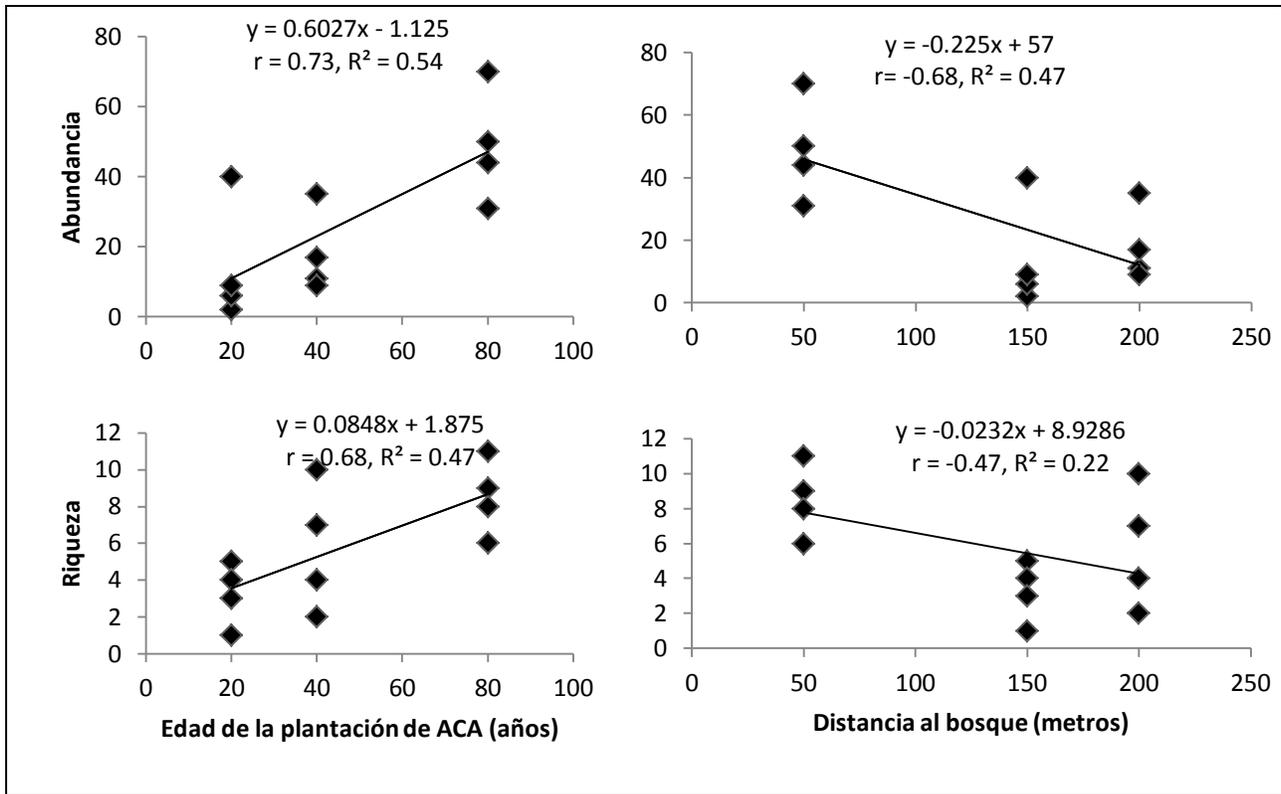


Figura 9. Relación entre la edad de las plantaciones de ACA y su distancia al BTP con la abundancia y riqueza de especies de orquídeas.

### Composición de especies

A nivel ambiente el ACA y el BTP sólo compartieron siete especies por lo que tuvieron un valor de similitud muy bajo (Chao-Jaccard = 0.098), lo cual implica un alto recambio de especies.

A nivel de sitios sólo el ACA-1 y ACA-2 pueden considerarse más similares (Chao-Jaccard = 0.697), ya que los demás tienen valores de similitud bajos ( $\leq 0.45$ ). En general, los sitios de ACA tuvieron valores de similitud bajos, pero fueron aún más bajos entre sólo sitios de BTP. La similitud promedio de cada sitio de ACA fue más similar entre los mismos sitios de ACA (0.488) que contra los sitios de BTP (0.048) ( $t$ -pareada = 9.32,  $p = 0.011$ ). Asimismo, la similitud promedio de cada sitio de BTP fue más similar entre los mismos sitios de BTP (0.217), aunque no significativa, que contra los sitios de ACA (0.048) ( $t$ -pareada = -3.65,  $p = 0.06$ ) (Cuadro 7).

Cuadro 7. Similitud de orquídeas entre sitios obtenidos por el índice Chao-Jaccard y sus promedios. El número de especies por sitio está subrayado y el número especies compartidas entre sitios está en cursiva.

	Similitud de orquídeas entre sitios						Promedios			
	ACA-1	ACA-2	ACA-3	BTP-1	BTP-2	BTP-3	Sitio vs Ambiente	Ambiente vs Ambiente		
<b>ACA-1</b>	<u>16</u>	0.697 <i>10</i>	0.316 <i>6</i>	0.097 <i>3</i>	0.032 <i>2</i>	0.026 <i>3</i>	0.507	0.052		
<b>ACA-2</b>	0.697	<u>14</u>	0.45 <i>6</i>	0.117 <i>2</i>	0.056 <i>2</i>	0.013 <i>2</i>	0.574	0.062	ACA - BTP	0.048
<b>ACA-3</b>	0.316	0.45	<u>9</u>	0.068 <i>2</i>	0.02 <i>1</i>	0.007 <i>1</i>	0.383	0.032	ACA - ACA	0.488
<b>BTP-1</b>	0.097	0.117	0.068	<u>15</u>	0.118 <i>3</i>	0.254 <i>6</i>	0.094	0.186		
<b>BTP-2</b>	0.032	0.056	0.02	0.118	<u>14</u>	0.278 <i>7</i>	0.036	0.198	ACA - BTP	0.048
<b>BTP-3</b>	0.026	0.013	0.007	0.254	0.278	<u>17</u>	0.015	0.266	BTP - BTP	0.217

El MDS por sitios sólo necesitó dos dimensiones para realizar la ordenación (estrés = 0.0000045), por lo que pudo observarse gráficamente que los sitios de ACA estuvieron más agrupados que los de BTP. Por otro lado, el MDS por cuadros requirió de tres dimensiones para hacer la ordenación (estrés = 0.14), pero se utilizaron las dimensiones 1 y 2 para la representación gráfica debido a que los cuadros mostraron agrupaciones mejor definidas. Esta ordenación mostró una agrupación entre los cuadros del ACA pero los del BTP estuvieron más dispersos, lo cual concuerda con el MDS por sitios y ambos remarcan un mayor recambio de especies de orquídeas en BTP (Figura 10).

La prueba de Mantel indicó que la composición de orquídeas de cada sitio de muestreo fue independiente de la distancia que existe entre dichos sitios (Mantel  $r = 0.15$ ,  $p = 0.358$ ) (Figura 11).

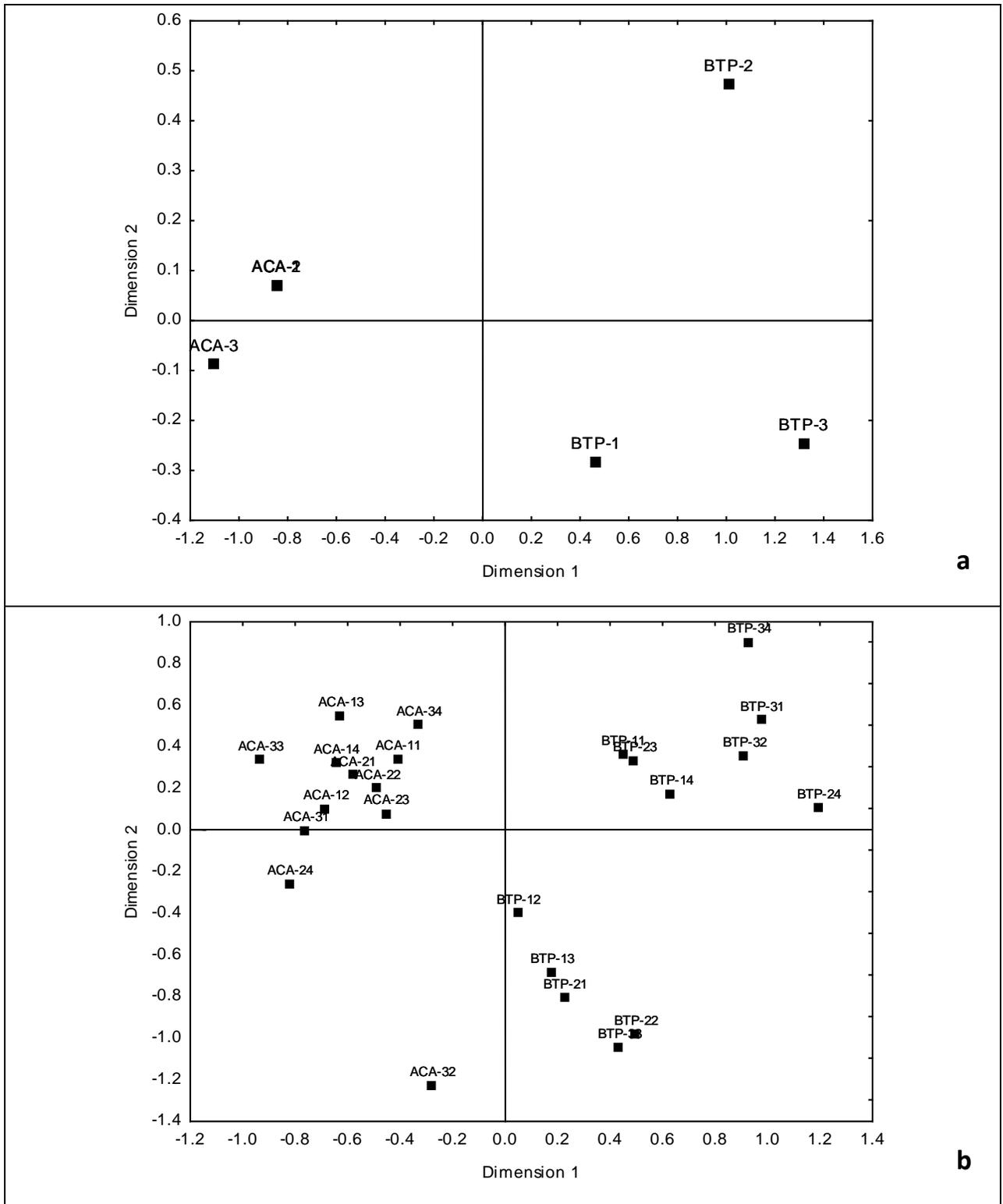


Figura 10. Ordenación de los sitios (a) y cuadros (b) de ACA y BTP mediante un análisis de escalamiento multidimensional (MDS).

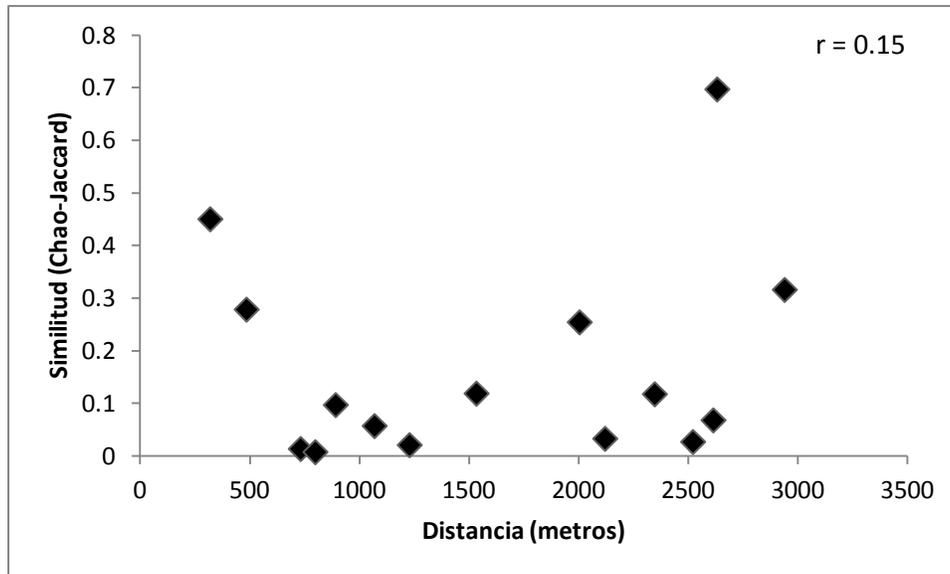


Figura 11. Relación de la distancia entre los sitios de muestreo y su similitud mediante una prueba de Mantel.

### Forofitos

En total se cuantificaron 110 forofitos, 78 en ACA y 32 en BTP. La riqueza total de forofitos fue de 37 especies, 13 en ACA y 24 en BTP (8 no identificadas). Se lograron identificar 16 familias en ambos ambientes siendo Fabaceae y Moraceae las mejor representadas. El valor de Shannon en ACA fue de 1.46 mientras que en BTP fue de 3.04, y fueron significativamente diferentes ( $t = 5.89$ ,  $p < 0.001$ ) por lo que el BTP fue más diverso que el ACA (Cuadro 8).

En ACA, la especie de forofito con más registros fue *Theobroma cacao* (50 individuos) que también albergó la mayor abundancia (180 individuos) y riqueza (11 especies) de orquídeas; mientras que en BTP *Dialium guianense* fue el forofito más registrado (5 individuos), aunque un solo individuo de *Gutteria anomala* registrado fue el forofito que albergó la mayor abundancia (77 individuos) y riqueza (9 especies) de orquídeas (Cuadro 8).

Cuadro 8. Lista de forofitos y su abundancia en ACA y BTP con sus respectivos registros de abundancia y riqueza de orquídeas. Los valores de Shannon fueron significativamente diferentes ( $t = 5.89, p < 0.001$ ).

Forofitos de ACA		Orquídeas		
Familia	Especie	Abundancia	Abundancia	Riqueza
Anacardiaceae	<i>Mangifera indica</i> L.	1	1	1
Boraginaceae	<i>Cordia alliodora</i> (Ruiz & Pav.) Oken	1	1	1
Fabaceae	<i>Erythrina</i> spp.	7	37	5
Fabaceae	<i>Gliricidia sepium</i> (Jacq.) Kunth ex Walp.	3	14	5
Lauraceae	<i>Cinnamomum zeylanicum</i> Blume	1	1	1
Lauraceae	<i>Persea americana</i> Mill.	3	36	9
Malvaceae	<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.	1	15	4
Malvaceae	<i>Theobroma cacao</i> L.	50	180	11
Meliaceae	<i>Cedrela odorata</i> L.	4	10	6
Moraceae	<i>Artocarpus altilis</i> (Parkinson) Fosberg	3	12	4
Moraceae	<i>Castilla elastica</i> Sessé ex Cerv.	1	6	2
Moraceae	<i>Ficus</i> sp.	1	4	2
Rutaceae	<i>Citrus sinensis</i> (L.) Osbeck	2	7	1
Total		78		
Shannon		1.46		
Forofitos de BTP		Orquídeas		
Familia	Especie	Individuos	Abundancia	Riqueza
Anacardiaceae	<i>Spondias mombin</i> L.	1	1	1
Annonaceae	<i>Guatteria anomala</i> R.E. Fr.	1	77	9
Araliaceae	<i>Dendropanax arboreus</i> (L.) Decne. & Planch.	2	3	1
Arecaceae	<i>Astrocaryum mexicanum</i> Liebm. ex Mart.	1	1	1
Burseraceae	<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.	1	9	3
Euphorbiaceae	<i>Alchornea latifolia</i> Sw.	1	1	1
Fabaceae	<i>Dialium guianense</i> (Aubl.) Sandwith	5	25	8
Fabaceae	<i>Lonchocarpus</i> sp.	1	29	6
Fabaceae	<i>Ormosia macrocalyx</i> Ducke	1	39	6
Lauraceae	<i>Nectandra sanguinea</i> Rol. ex Rottb.	1	1	1
Malvaceae	<i>Sterculia apetala</i> (Jacq.) H. Karst.	1	1	1
Meliaceae	<i>Guarea</i> sp.	1	1	1
Moraceae	<i>Brosimum alicastrum</i> Sw.	2	41	5
Piperaceae	<i>Piper tuberculatum</i> Jacq.	1	1	1
Sapotaceae	<i>Manilkara zapota</i> (L.) P. Royen	2	29	6
Violaceae	<i>Rinorea guatemalensis</i> (S. Watson) Bartlett	1	5	3
Sin identificar	Ocho especies	9	19	9
Total		32		
Shannon		3.04		

La riqueza de forofitos por sitios fue menor en ACA, ya que en este ambiente los valores fueron de 4-8 especies; mientras que en BTP fueron de 8-10 especies. En cuanto a la composición de especies de los forofitos, a nivel de sitios los ACA-1 y ACA-3 fueron los más similares (Chao-Jaccard = 0.691), siendo todos los sitios de ACA los más similares entre sí ( $\geq 0.45$ ). Sin embargo, los sitios de BTP, tuvieron valores muy bajos o en su mayoría de cero, siendo el BTP-1 y BTP-2 (0.24) los únicos que compartieron especies. La similitud promedio de cada sitio ACA fue únicamente similar entre ellos mismos (0.578) ya que no compartieron especies con los sitios de BTP (0); asimismo, la similitud promedio de cada sitio de BTP fue poco similar entre los mismos sitios de BTP (0.08) (Cuadro 9).

El DAP y la altura de los forofitos entre los ambientes mostraron diferencias significativas ( $U = 583.5$ ,  $p = < 0.001$  y  $U = 346$ ,  $p = < 0.001$ , respectivamente), demostrando que los forofitos del BTP poseen troncos más gruesos y son más altos que los del ACA (Cuadro 10).

En ACA y BTP los árboles de mayor tamaño tendieron a albergar una mayor riqueza de orquídeas; sin embargo, en ACA la correlación Log DAP-Log (Riqueza+1) fue baja ( $r = 0.3$ ,  $p = 0.006$ ) mientras que en BTP fue mayor ( $r = 0.61$ ,  $p = 0.002$ ). Las pendientes de las líneas de regresión fueron estadísticamente diferentes entre los ambientes ( $t = 2.23$ ,  $p = 0.05$ ) (Figura 12).

Cuadro 9. Similitud Chao-Jaccard de forofitos entre sitios y sus promedios. El número de especies por sitio está subrayado y el número especies compartidas entre sitios está en cursiva.

	Similitud de forofitos entre sitios						Promedios			
	ACA-1	ACA-2	ACA-3	BTP-1	BTP-2	BTP-3	Sitio vs. Ambiente	Ambiente vs. Ambiente		
<b>ACA-1</b>	<u>8</u>	0.466 2	0.691 2	0 0	0 0	0 0	0.579	0		
<b>ACA-2</b>	0.466	<u>6</u>	0.576 2	0 0	0 0	0 0	0.521	0	ACA vs BTP	0
<b>ACA-3</b>	0.691	0.576	<u>4</u>	0 0	0 0	0 0	0.634	0	ACA vs ACA	0.578
<b>BTP-1</b>	0	0	0	<u>2</u>	0.24 3	0 0	0	0.12		
<b>BTP-2</b>	0	0	0	0.24	<u>10</u>	0 0	0	0.12	ACA vs BTP	0
<b>BTP-3</b>	0	0	0	0	0	<u>8</u>	0	0	BTP vs BTP	0.08

Cuadro 10. Características físicas de los forofitos de ACA y BTP. Los valores de DAP y altura corresponden al promedio ( $\pm$  E.E) y los de p se basan en pruebas U Mann-Whitney.

	ACA	BTP	p
<b>DAP (cm)</b>	25.2 $\pm$ 2	53.7 $\pm$ 7.8	< 0.001
<b>Altura (m)</b>	9 $\pm$ 0.8	25 $\pm$ 2.4	< 0.001

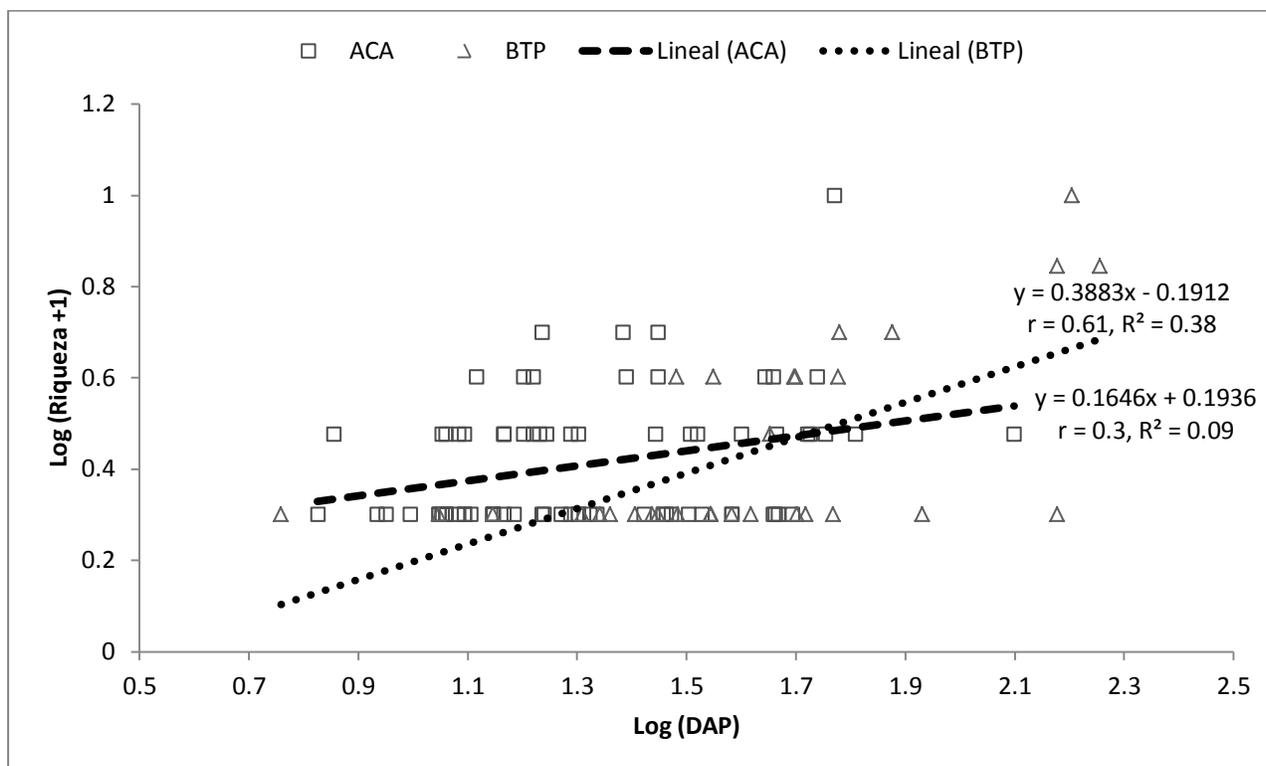


Figura 12. Relación entre el DAP y la riqueza de orquídeas en ACA y BTP. Los cuadros y la línea de regresión con guiones corresponden a la relación DAP-riqueza en ACA, los triángulos y la línea de regresión con puntos corresponden a la relación DAP-riqueza en BTP.

### Distribución vertical

Es importante aclarar que las especies *Coryanthes picturata*, *Epidendrum flexuosum* y *Epidendrum pachyrachis* no se registraron habitando directamente sobre la corteza de los forofitos; estas orquídeas fueron registradas en jardines de hormigas (Hölldobler y Wilson 1990). Los jardines de hormigas se establecen sobre los forofitos, por lo que la presencia de estas orquídeas fue considerada en los análisis de distribución vertical. Las tres especies juntas representaron 12 % de todos los individuos de orquídeas en ACA.

En los forofitos de ACA el mayor número de individuos se contabilizó en las ramas delgadas (Z4) y la mayor riqueza en las ramas gruesas (Z3), mientras que en BTP la mayor abundancia y riqueza de especies se encontró sobre los fustes (Z2). Las copas exteriores de los forofitos (Z5) no presentaron orquídeas en BTP y las bases de los forofitos (Z1) no presentaron en ningún ambiente (Cuadro 11).

El promedio ( $\pm$  E.E.) de las abundancias fueron distintas entre los ambientes, pero sólo la Z4 mostró diferencias significativas. En cuanto a la riqueza, las Z3 y Z4 fueron estadísticamente diferentes, mientras que el índice de Shannon indicó que la Z2 en BTP fue significativamente más diversa que la Z2 en ACA (Cuadro 12).

Cuadro 11. Abundancia y riqueza total de especies de orquídeas en cada zona de Johansson en los forofitos de ACA y BTP.

Zonas	Abundancia		Riqueza	
	ACA	BTP	ACA	BTP
<b>Z1</b>	0	0	0	0
<b>Z2</b>	33	129	9	17
<b>Z3</b>	89	72	19	16
<b>Z4</b>	176	82	15	12
<b>Z5</b>	26	0	7	0

Cuadro 12. Promedio ( $\pm$  E.E.) de la abundancia, riqueza y valor del índice de Shannon de cada zona de Johansson en ACA y BTP (N = 12 cuadros por ambiente). Los valores p son de las pruebas Kolmogorov-Smirnov (abundancia y riqueza) y t-student (Shannon). Las letras N.A. significan no aplica, y el símbolo \* indica diferencia significativa.

Zonas	Abundancia			Riqueza			Shannon		
	ACA	BTP	p	ACA	BTP	p	ACA	BTP	p
<b>Z1</b>	0	0	N.A.	0	0	N.A.	N.A.	N.A.	N.A.
<b>Z2</b>	2.8 $\pm$ 1.3	10.8 $\pm$ 4.2	0.433	1.2 $\pm$ 0.5	2.2 $\pm$ 0.7	0.991	1.88	2.28	0.005*
<b>Z3</b>	7.4 $\pm$ 2	6 $\pm$ 2.1	0.433	3.3 $\pm$ 0.5	2 $\pm$ 0.5	0.019*	2.49	2.23	0.118
<b>Z4</b>	14.7 $\pm$ 3.7	6.8 $\pm$ 5	0.019*	4.1 $\pm$ 0.8	1.2 $\pm$ 0.6	0.019*	2.23	2.07	0.111
<b>Z5</b>	2.2 $\pm$ 1.1	0	N.A.	1.1 $\pm$ 0.3	0	N.A.	1.38	N.A.	N.A.

El tipo de distribución de las orquídeas fue diferente entre los ambientes, en ACA la mayoría de las especies fueron generalistas (10 especies) y en menor medida especies raras (siete) seguidas

de las especialistas (seis). Por el contrario, en BTP la mayoría fueron especies raras (16) y especialistas (15) y sólo *Restrepiella ophiocephala* fue generalista. Por otro lado, en ACA la gran mayoría de las orquídeas prefieren el dosel (15) ya que sólo *Trigonidium egertonianum* mostró preferencia por el tronco; sin embargo, siete especies se les considero de preferencia indefinida. La distribución preferencial en BTP fue distinta, ya que hubo una preferencia ligeramente mayor por el dosel (nueve) en relación al tronco (siete), aunque la gran mayoría de especies (16) fueron consideradas de preferencia indefinida debido a sus pocos registros (especies raras) (Cuadro 13 y Figura 13).

Cuadro 13. Distribución vertical de las orquídeas en los forofitos de ACA y BTP.

Especies	Abundancia en zonas Johansson					Totales		Proporción		Distribución		
	ACA	Z1	Z2	Z3	Z4	Z5	Zonas	Individuos	Tronco	Dosel	Tipo	Preferencial
<i>Acianthera hondurensis</i>	0	0	1	0	0	1	1	0 %	100 %	Rara	Indefinida	
<i>Campylocentrum micranthum</i>	0	1	3	32	15	4	51	2 %	98 %	Generalista	Dosel	
<i>Catasetum integerrimum</i>	0	0	2	0	0	1	2	0 %	100 %	Rara	Indefinida	
<i>Coryanthes picturata</i>	0	3	1	9	3	4	16	19 %	81 %	Generalista	Dosel	
<i>Cycnoches egertonianum</i>	0	0	1	0	0	1	1	0 %	100 %	Rara	Indefinida	
<i>Cycnoches ventricosum</i>	0	0	5	0	0	1	5	0 %	100 %	Especialista	Dosel	
<i>Dimerandra emarginata</i>	0	0	1	5	0	2	6	0 %	100 %	Especialista	Dosel	
<i>Epidendrum cardiophorum</i>	0	1	7	14	0	3	22	5 %	95 %	Generalista	Dosel	
<i>Epidendrum chlorocorymbos</i>	0	4	10	1	0	3	15	27 %	73 %	Generalista	Dosel	
<i>Epidendrum flexuosum</i>	0	0	3	18	1	3	22	0 %	100 %	Generalista	Dosel	
<i>Epidendrum nocturnum</i>	0	0	1	0	0	1	1	0 %	100 %	Rara	Indefinida	
<i>Epidendrum pachyrachis</i>	0	0	0	1	0	1	1	0 %	100 %	Rara	Indefinida	
<i>Epidendrum stamfordianum</i>	0	9	7	9	0	3	25	36 %	64 %	Generalista	Dosel	
<i>Ionopsis utricularioides</i>	0	0	0	0	1	1	1	0 %	100 %	Rara	Indefinida	
<i>Nidema boothii</i>	0	1	4	4	0	3	9	11 %	89 %	Generalista	Dosel	
<i>Notylia barkeri</i>	0	0	3	8	3	3	14	0 %	100 %	Generalista	Dosel	
<i>Notylia sp.</i>	0	0	2	20	1	3	23	0 %	100 %	Generalista	Dosel	
<i>Oncidium sphacelatum</i>	0	0	2	3	0	2	5	0 %	100 %	Especialista	Dosel	
<i>Polystachya foliosa</i>	0	0	4	1	0	2	5	0 %	100 %	Especialista	Dosel	
<i>Prosthechea livida</i>	0	1	0	0	0	1	1	100 %	0 %	Rara	Indefinida	
<i>Trichocentrum ascendens</i>	0	8	25	46	2	4	81	10 %	90 %	Generalista	Dosel	
<i>Trichocentrum luridum</i>	0	0	7	5	0	2	12	0 %	100 %	Especialista	Dosel	
<i>Trigonidium egertonianum</i>	0	5	0	0	0	1	5	100 %	0 %	Especialista	Tronco	
<b>BTP</b>												
<i>Christensonella macleei</i>	0	0	1	0	0	1	1	0 %	100 %	Rara	Indefinida	
<i>Chysis bractescens</i>	0	2	2	0	0	2	4	50 %	50 %	Rara	Indefinida	
<i>Coelia triptera</i>	0	2	2	0	0	2	4	50 %	50 %	Rara	Indefinida	

Especies BTP	Abundancia en zonas Johansson					Totales		Proporción		Distribución	
	Z1	Z2	Z3	Z4	Z5	Zonas	Individuos	Tronco	Dosel	Tipo	Preferencial
<i>Dichaea panamensis</i>	0	12	0	0	0	1	12	100 %	0 %	Especialista	Tronco
<i>Epidendrum cardiophorum</i>	0	0	0	25	0	1	25	0 %	100 %	Especialista	Dosel
<i>Epidendrum chlorocorymbos</i>	0	0	0	1	0	1	1	0 %	100 %	Rara	Indefinida
<i>Epidendrum isomerum</i>	0	2	0	0	0	1	2	100 %	0 %	Rara	Indefinida
<i>Epidendrum polyanthum</i>	0	1	0	0	0	1	1	100 %	0 %	Rara	Indefinida
<i>Gongora leucochila</i>	0	9	2	0	0	2	11	82 %	18 %	Especialista	Tronco
<i>Heterotaxis crassifolia</i>	0	4	0	0	0	1	4	100 %	0 %	Rara	Indefinida
<i>Isochilus carnosiflorus</i>	0	13	5	0	0	2	18	72 %	28 %	Especialista	Tronco
<i>Isochilus latibracteatus</i>	0	0	2	0	0	1	2	0 %	100 %	Rara	Indefinida
<i>Isochilus sp.</i>	0	0	3	5	0	2	8	0 %	100 %	Especialista	Dosel
<i>Lycaste aromatica</i>	0	1	0	0	0	1	1	100 %	0 %	Rara	Indefinida
<i>Maxillariella tenuifolia</i>	0	0	13	8	0	2	21	0 %	100 %	Especialista	Dosel
<i>Maxillariella variabilis</i>	0	0	2	0	0	1	2	0 %	100 %	Rara	Indefinida
<i>Mormolyca ringens</i>	0	0	0	14	0	1	14	0 %	100 %	Especialista	Dosel
<i>Nemaconia striata</i>	0	17	24	0	0	2	41	41 %	59 %	Especialista	Dosel
<i>Nidema boothii</i>	0	0	4	0	0	1	4	0 %	100 %	Rara	Indefinida
<i>Notylia barkeri</i>	0	0	1	0	0	1	1	0 %	100 %	Rara	Indefinida
<i>Platystele stenostachya</i>	0	35	0	7	0	2	42	83 %	17 %	Especialista	Tronco
<i>Polystachya foliosa</i>	0	2	0	0	0	1	2	100 %	0 %	Rara	Indefinida
<i>Prosthechea chacaoensis</i>	0	5	0	0	0	1	5	100 %	0 %	Especialista	Tronco
<i>Prosthechea cochleata</i>	0	18	0	1	0	2	19	95 %	5 %	Especialista	Tronco
<i>Prosthechea pygmaea</i>	0	0	0	6	0	1	6	0 %	100 %	Especialista	Dosel
<i>Prosthechea radiata</i>	0	0	0	7	0	1	7	0 %	100 %	Especialista	Dosel
<i>Restrepiella ophiocephala</i>	0	4	1	1	0	3	6	67 %	33 %	Generalista	Tronco
<i>Rhetinantha friedrichsthalii</i>	0	1	0	0	0	1	1	100 %	0 %	Rara	Indefinida
<i>Specklinia digitale</i>	0	0	0	6	0	1	6	0 %	100 %	Especialista	Dosel
<i>Stanhopea sp.</i>	0	0	6	0	0	1	6	0 %	100 %	Especialista	Dosel
<i>Trichocentrum luridum</i>	0	0	2	1	0	2	3	0 %	100 %	Rara	Indefinida
<i>Trigonidium egeronianum</i>	0	1	2	0	0	2	3	33 %	67 %	Rara	Indefinida

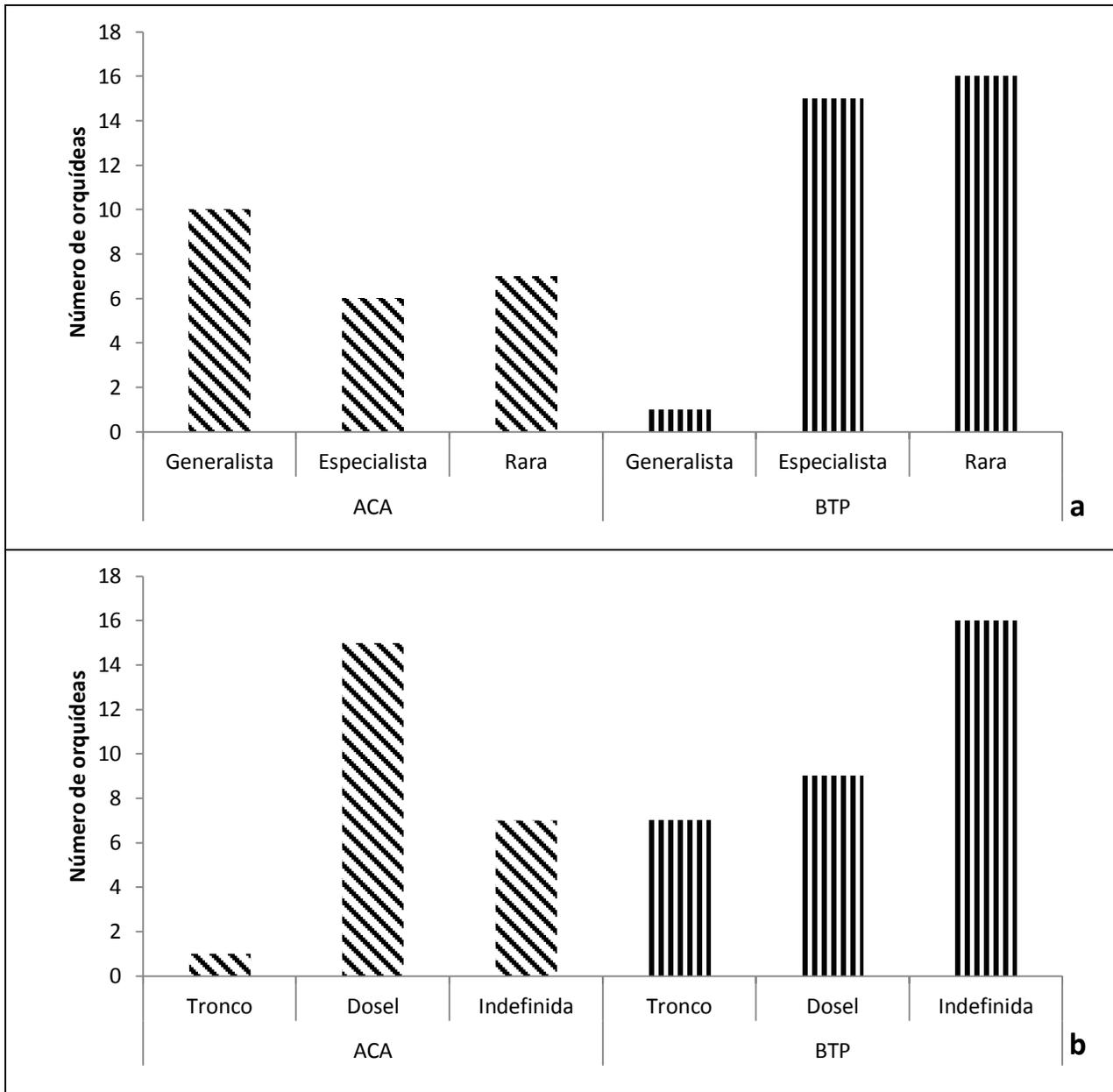


Figura 13. Tipo de distribución (a) y distribución preferencial (b) de las orquídeas en ACA y BTP.

La distribución de las especies de orquídeas compartidas fue diferente entre los dos ambientes. Todas las especies, excepto *Epidendrum cariophorum*, fueron más abundantes en ACA que en BTP. En ACA cuatro especies fueron generalistas y tres especialistas, mientras que en BTP sólo *Epidendrum cariophorum* puede considerarse especialista del dosel, puesto que las demás fueron muy raras (pocos registros) pero tendieron a preferir una sola zona (Figura 14).

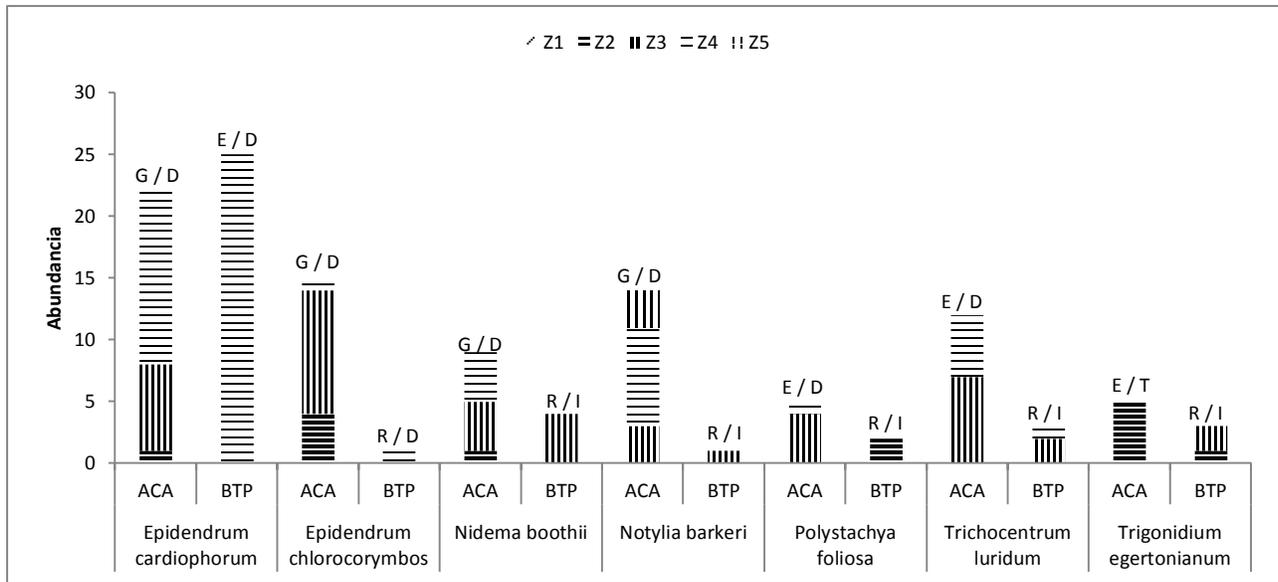


Figura 14. Distribución vertical de las especies de orquídeas compartidas entre el ACA y el BTP.

Los tipos de distribución son G: generalista, E: especialista, R: rara y las categorías de distribución preferencial son D: dosel, T: tronco e I: Indefinida.

### Estadios de vida

De las 23 de especies de orquídeas del ACA, 15 especies (65 %) presentaron individuos juveniles, 21 especies (91 %) presentaron maduros y 13 especies (56.5 %) presentaron individuos juveniles y maduros; en BTP de las 32 especies registradas, 18 especies (56 %) presentaron individuos juveniles, 29 especies (91 %) registraron maduros y 15 especies (47 %) presentaron individuos juveniles y maduros (Anexo B).

La frecuencias totales de individuos juveniles y adultos fueron diferentes entre los ambientes sugiriendo que dichas frecuencias dependen del ambiente (Chi-cuadrada = 20.6, g.l. = 1  $p < 0.001$ ). En ACA se contabilizó una mayor proporción de individuos juveniles (37.3 %) que en el BTP (20.5 %) (Figura 15), por ello en ACA hubo un exceso significativo de juveniles y un déficit de adultos, mientras que en BTP ocurrió lo contrario (residuos de Haberman) (Cuadro 14).

Cuadro 14. Frecuencias de estadios de vida de las orquídeas en ACA y BTP.

	ACA	BTP	Total general
<b>Juvenil</b>	121	58	179
<b>Maduro</b>	203	225	428
<b>Total general</b>	324	283	607
<b>Residuos de Haberman</b>			
<b>Juvenil</b>	3.68	- 3.94	
<b>Maduro</b>	- 2.38	2.55	

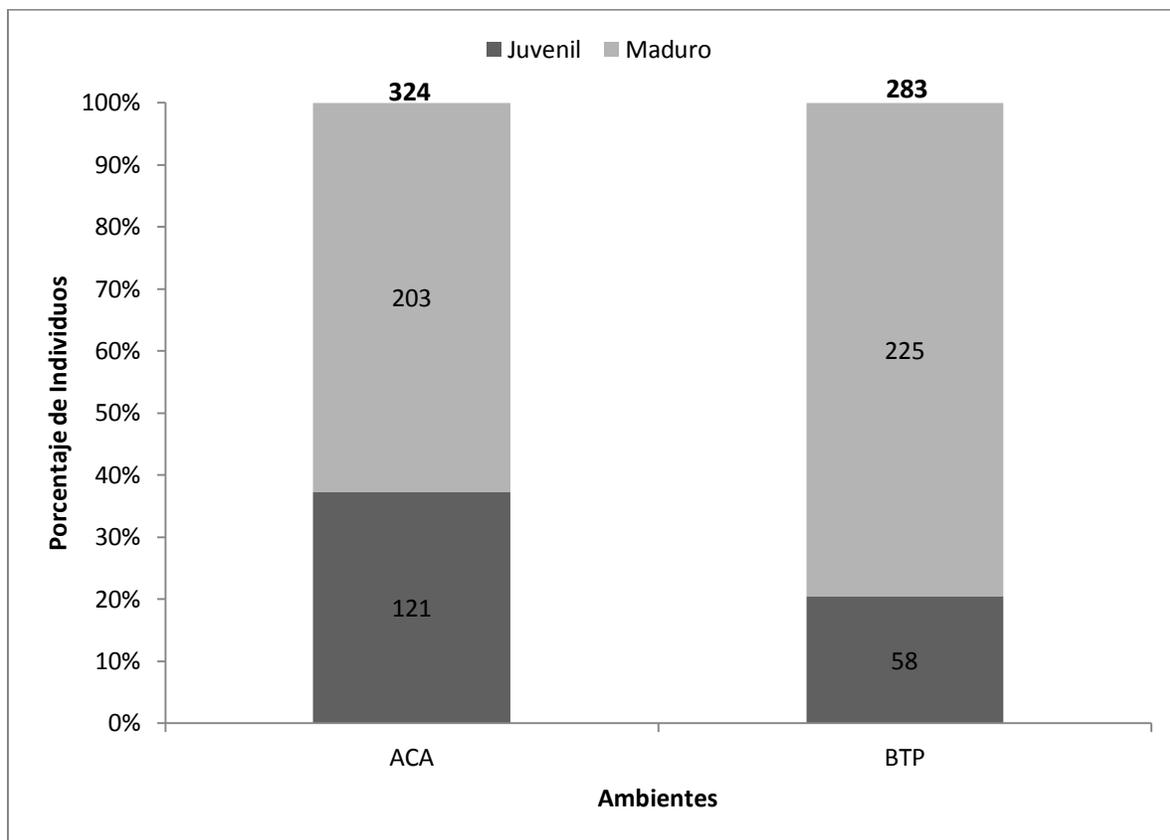


Figura 15. Proporción de estadios de vida de las orquídeas en ACA y BTP. Dentro de las barras se muestra el número de individuos maduros y juveniles, y en la parte superior el total de individuos.

Las especies compartidas entre los ambientes tuvieron más individuos juveniles en ACA, ya que de sólo las especies *Trigonidium egertonianum* y *Polystachya foliosa* se encontraron juveniles en

BTP. Asimismo, la mayoría de las especies compartidas tuvieron más individuos maduros en ACA que en BTP, con la única excepción de *Epidendrum cardiophorum* (Figura 16).

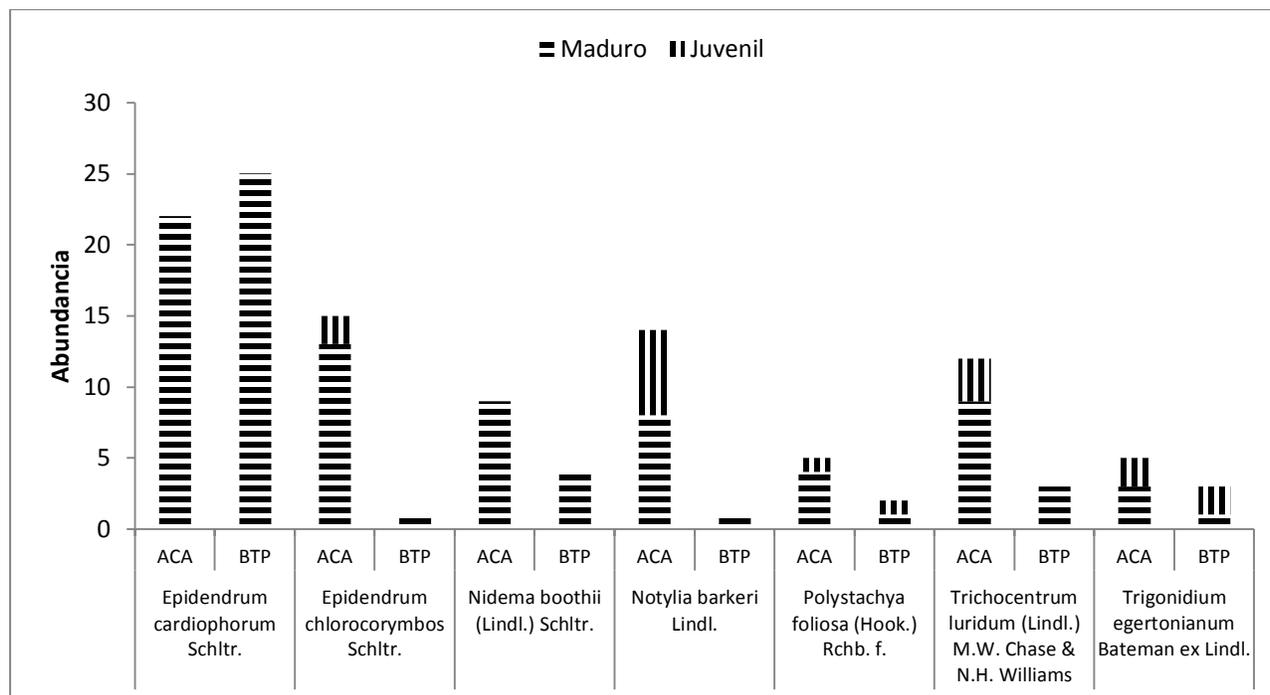


Figura 16. Estadios de vida de las especies de orquídeas compartidas entre el ACA y el BTP.

## Discusión

### Diversidad de especies

#### *Valoración de la riqueza de orquídeas*

Las 48 especies de orquídeas totales registradas en los sitios de agroecosistema cacao (ACA) y bosque tropical perennifolio (BTP) representan el 3.8 % de las orquideoflora de México (Soto-Arenas et al. 2007a) y el 45.7 % de la reportada para el estado de Tabasco (Pérez et al. 2003). Sin embargo, es importante destacar que estos porcentajes no consideran los tres nuevos registros para Tabasco y las 19 especies anexas, en las cuáles hay otras cuatro especies sin registro previo en el Estado. De este modo sumando la riqueza de los sitios de muestreo y la riqueza encontrada en los alrededores dan un total de 67 especies de orquídeas, de las cuales hay siete especies que son nuevos registros para Tabasco.

Las especies *Chysis bractescens* y *Cycnoches ventricosum* están en la NOM-059-ECOL-2010 en la categoría de Amenazada (SEMARNAT 2010). La primera es una especie con flores blancas muy vistosas de la que sólo se registraron cuatro individuos en BTP, y la segunda es una especie con flores unisexuales (atípico en orquídeas) de color verde muy vistosas y que sólo se registraron cinco individuos en ACA; además de que es un nuevo registro para Tabasco. Las dos especies son raras, pero de *C. ventricosum* se sabe que prefiere troncos en descomposición de claros (sitios con alta incidencia de luz) en BTP (Soto-Arenas y Solano-Gómez 2007), en este sentido el ACA podría ser un ambiente efectivo para conservar este tipo de orquídeas del BTP. Lo anterior también podría explicar el que dicha especie no fuese encontrada en los sitios conservados de BTP donde se hicieron los muestreos.

Las orquídeas *Isochilus* sp., *Notylia* sp. y *Stanhopea* sp., no se pudieron identificar a nivel de especie. Las dos primeras orquídeas tienen características florales distintivas de otros individuos del mismo género pero se necesita disponer de más flores para el análisis. En el caso de *Stanhopea* sp., no se tuvieron flores, lo cual es muy necesario para las identificaciones en este género.

En el ACA se registraron 23 especies mientras que en el BTP 32, lo cual significa que el primero no alberga tantas especies como el BTP; sin embargo, la diversidad (abundancia y riqueza de especies) encontrada en ACA no debe despreciarse ya que se trata de un agroecosistema. El único referente para comparar este estudio es el de Haro-Carrión et al. (2009) en Ecuador, quienes registraron un total de seis especies en plantaciones de ACA y 15 especies en BTP contra las 23 especies en ACA y 32 en BTP registradas en este trabajo, mostrándose en ambos que en el ACA hay una menor riqueza de orquídeas. El reporte de una mayor riqueza de orquídeas en el presente trabajo puede deberse a un esfuerzo mayor de muestreo (área), ya que se muestreó un área de 0.48 ha con 12 forofitos ascendidos tanto para ACA como para BTP, contra las 0.18 ha y 18 forofitos ascendidos para cada ambiente en el trabajo realizado en Ecuador. Además, dicho trabajo es más general ya que registraron a todas las epífitas vasculares y éste sólo se centró en las orquídeas. Sin considerar el esfuerzo de muestreo, la mayor riqueza encontrada también podría explicarse por algunos antecedentes que sugieren que el BTP en Centroamérica y Suramérica es menos diverso en orquídeas epífitas que en México (Gentry y Dodson 1987; Acebey y Krömer 2001; Kreft et al. 2004; Hágsater et al. 2005).

El ACA (con 23 especies) también puede compararse con los valores de riqueza de seis plantaciones del agroecosistema café de sombra (ACS) del centro de Veracruz, que fueron de cuatro a 15 especies pero con un esfuerzo de muestreo mucho menor (García-Franco y Toledo-Aceves 2008) (Anexo C). Lo anterior sugiere que de los tipos de agroecosistemas existentes, el ACA en México registra una riqueza importante de orquídeas. Sin embargo, en el centro de Veracruz es común la colecta ilegal de orquídeas (Flores-Palacios y Valencia-Díaz 2007) lo cual también debe ser un factor limitante para el establecimiento y reproducción de las orquídeas en las plantaciones de ACS; por el contrario, la colecta ilegal aparentemente no es común en el área de estudio de este trabajo por lo que al menos para las plantaciones de ACA muestreadas puede descartarse dicho factor.

La riqueza registrada en el BTP estudiado es menor que la de los estudios florísticos previos (Soto-Arenas 1986; Carmona-Díaz 1996; Salazar y Hágsater 1997), pero debe considerarse que dichos estudios representan un esfuerzo de muestreo mucho mayor. El único estudio que difiere de esta tendencia es el de Franco-Méndez (2004) quien encontró una riqueza de orquídeas menor, lo cual puede deberse a que el área de su estudio (25 ha) fue un remanente muy aislado de BTP y a que sus registros se hicieron únicamente desde el suelo (Anexo C).

Con respecto a los estudios ecológicos previos con epífitas vasculares de BTP y ambientes transformados de tierras bajas en México, el presente estudio reporta al menos el doble de la riqueza de orquídeas reportada en los otros BTP; asimismo el ACA también es más rico en especies que los otros ambientes transformados (Hietz-Seifert et al. 1996; Pérez-Peña 2007). Es interesante que Pérez-Peña (2007) en su BTP, con exactamente la mitad del esfuerzo de muestreo de este estudio, registró exactamente la mitad de la riqueza de especies reportadas en este estudio (Anexo C).

El valor de la riqueza de orquídeas encontrada en BTP (32 especies) es similar a la registrada en bosque mesófilo de montaña (BMM) de otros estudios ecológicos en México (Veracruz). Se tienen registros de 32 especies de orquídeas en 0.3 ha (con 108 forofitos) (Flores-Palacios y García-Franco 2008), y de 25 y 35 especies en 0.32 ha (con cuatro forofitos ascendidos) (Viccon-Esquivel 2009). Estos valores equiparables tanto en riqueza como en esfuerzo de muestreo corroboran que los tipos de vegetación en México que albergan la mayor diversidad de orquídeas

son el BMM y el BTP (Hágsater et al. 2005), siendo menores en riqueza el bosque de *Quercus*, el bosque tropical caducifolio y el bosque de coníferas (Hietz y Hietz-Seifert 1995).

Este estudio se centró en las orquídeas epífitas, pero también fueron registradas cinco especies de hábito terrestre en BTP, de las cuales *Oeceoclades maculata* es una especie autógena y exótica de origen africano que ha empezado a invadir los bosques del Neotrópico (Hágsater et al. 2005; Cohen y Ackerman 2009); en ACA sólo en una plantación se registraron dos individuos de dicha especie (Anexo A). En total sólo fueron registradas cinco especies de orquídeas terrestres, lo cual reafirma que la gran mayoría de las orquídeas del BTP son epífitas (Hágsater et al. 2005). Cabe mencionar que en el BTP la especie *O. maculata* se observó solamente y de manera muy abundante en áreas perturbadas (claros, veredas, entre otros) lo cual concuerda con lo propuesto por Cohen y Ackerman (2009); mientras que las demás especies se observaron en sitios bastante conservados. Se pudieron observar varios individuos de *Prescottia stachyodes*, por el contrario de *Platythelys maculata*, *Corymborkis forcipigera* y sobre todo *Beloglottis* sp., muy pocos individuos fueron observados; por lo que sus poblaciones podrían estar muy dispersas.

### ***Diversidad de orquídeas***

La diversidad de orquídeas fue significativamente mayor en BTP que en ACA, considerando además que el estimador Chao 1 y las curvas de acumulación de especies indicaron que faltan más especies por registrar. Lo que sugiere que un muestreo mayor puede incrementar considerablemente el registro de especies. Una explicación a la falta de representatividad del muestreo es que en los sitios de ambos ambientes hay muchas especies con pocos individuos (singletons y/o doubletons) lo que se refleja en un valor de riqueza potencial superior al registrado. Tanto en ACA como en BTP, la presencia de especies con pocos individuos es debido a que muchas orquídeas son especies naturalmente raras, con poblaciones muy dispersas y/o de pocos individuos (Nieder et al. 2000), y además con interacciones ecológicas y requerimientos ambientales muy específicos (Dressler 1981; Hágsater et al. 2005), lo cual puede constatar con las 19 especies encontradas fuera de los sitios de muestreo (Anexo A).

Las curvas de rango-abundancia y los valores de Shannon por ambiente demostraron que el conjunto de orquídeas del BTP es más equitativo en su relación de individuos por especie que las orquídeas del ACA, siendo en este sentido el BTP el ambiente más diverso. También es claro que si bien existen especies dominantes en ambos ambientes, ésta dominancia está representada por

especies diferentes. En ACA *Trichocentrum ascendens* es por mucho la más dominante, en cambio en BTP *Platystele stenostachya* y *Nemaconia striata* pueden considerarse codominantes. Las especies compartidas mostraron patrones de abundancia distintos, ya que en BTP fueron poco frecuentes (con excepción de *Epidendrum cardiophorum*), mientras que en ACA mostraron una frecuencia media. Este cambio de patrón puede explicarse por el hecho de que las especies registradas como compartidas son frecuentes en claros de BTP o sitios perturbados del mismo (J. Morales-Linares, obs. pers.); pero como los muestreos en BTP se hicieron en sitios conservados dichas especies fueron poco frecuentes. Mientras que el ACA al ser un ambiente con características de sitio perturbado (mayor incidencia de luz), dichas especies fueron más abundantes. El patrón descrito anteriormente ya se ha reportado en epífitas vasculares de árboles aislados donde la diversidad disminuye pero ciertas especies tolerantes tienen a volverse abundantes (Flores-Palacios y García-Franco 2008). En este sentido también se ha documentado específicamente que algunas orquídeas pueden proliferar en ambientes perturbados (Solís-Montero et al. 2005; Werner et al. 2005; Hietz et al. 2006; Flores-Palacios y García-Franco 2008).

A nivel de sitios las curvas de rango-abundancia también muestran que los sitios de BTP son en general más equitativos que los de ACA. Es importante destacar que *Trichocentrum ascendens* fue la especie más abundante en los tres sitios de ACA, mientras que en cada sitio de BTP la dominancia estuvo representada por una especie diferente; lo cual permite inferir que la composición de especies es más homogénea en los sitios de ACA que en los de BTP.

La abundancia y riqueza promedio de orquídeas entre ACA y BTP no fueron diferentes, esto significa que en un cuadro de 20 x 20 m, ya sea en ACA o en BTP, podrá encontrarse una abundancia y riqueza promedio de orquídeas muy similar. Asimismo, la abundancia y riqueza promedio de orquídeas entre sitios de ACA y BTP no mostraron diferencias significativas entre ellos, es decir cada sitio de ACA y BTP albergó en promedio una cantidad de individuos y especies de orquídeas similares. Sin embargo, al hacer comparaciones más puntuales puede apreciarse que el ACA-1 destaca como un sitio de gran abundancia y riqueza de orquídeas. En este sentido, aunque los sitios de BTP albergaron en promedio un poco menos de individuos y especies de orquídeas, la relación individuos por especie es más equitativa por lo que la gran diversidad de BTP es debida a la complementariedad de la diversidad de cada sitio. Los valores

de Shannon confirman lo anterior, ya que los sitios de BTP fueron los que tuvieron valores mayores, aunque no significativos, de diversidad. Asimismo, la mayoría de los valores de Shannon a nivel de cuadros fueron significativamente diferentes, lo cual implica que cada cuadro representa un conjunto de orquídeas con relaciones de individuos por especie muy diferentes entre sí.

La abundancia y riqueza de orquídeas en plantaciones de ACA se correlacionó de manera positiva con la edad de las plantaciones y de manera negativa con la distancia de dichas plantaciones al BTP, lo cual sugiere que una plantación de ACA tenderá a albergar una mayor abundancia y riqueza de orquídeas cuanto más antigua sea y cuanto más cerca esté del BTP. Esto debe considerarse lógico, ya que teóricamente dicha plantación tendría un mayor tiempo de estar siendo colonizada y su cercanía con el BTP debería estar facilitando la llegada de semillas. En este sentido, se ha reportado que la población de una especie de orquídea se establecerá eficazmente en un sitio cuando su producción de frutos y posterior dispersión de semillas no se vean limitados (Ackerman et al. 1996); es por ello que la edad y distancia al bosque de las plantaciones pueden estar restringiendo la llegada de semillas y de esta manera afectando el establecimiento de ciertas orquídeas, lo que explicaría en parte la diversidad encontrada en las plantaciones de ACA.

La correlación negativa entre la distancia de una plantación agroforestal al bosque y la diversidad sea ha documentado previamente para epífitas vasculares en plantaciones de café (Moorhead et al. 2010). Estos autores destacan también la importancia del tipo de sombra de las plantaciones, ya que de tres sitios de muestreo en una plantación con sombra diversificada ubicados a 100 m, 200 m y 400 m del bosque, el sitio ubicado a 200 m registró la mayor riqueza de epífitas, y por el contrario en una plantación con una sola especie de sombra la disminución de la riqueza fue muy evidente al incrementarse la distancia al bosque. Considerando lo anterior, las plantaciones de ACA donde se hicieron los muestreos la sombra era diversificada, lo cual podría estar facilitando el establecimiento de más orquídeas. Asimismo, se ha determinado que la riqueza de epífitas disminuye en árboles aislados cuanto más lejos se encuentran del bosque (Hietz-Seifert et al. 1996). Contrario a lo anterior también se ha documentado que la distancia entre fragmentos de bosque y bosque continuo no tiene un efecto significativo sobre diversidad de epífitas, pero que la diversidad de epífitas puede aumentar en bosques secundarios viejos (Köster et al. 2009) y en

sitios con fuentes de humedad cercanas (Flores-Palacios y García-Franco 2008). Estos factores parecen influir en la plantación de ACA-1 que siendo la más antigua, la más cercana al BTP y ubicada junto a un río, fue el sitio de ACA que registró la mayor abundancia y riqueza de orquídeas. Por el contrario el ACA-3 siendo la plantación menos antigua y la segunda más alejada del BTP fue el sitio menos diverso, por lo que puede sugerirse que la edad de una plantación de ACA es un factor igual o más importante para la diversidad de orquídeas que la distancia al BTP.

Considerando las características estructurales del ACA y el BTP puede inferirse que las condiciones microclimáticas son diferentes entre los ambientes, lo cual también debe influir sobre la diversidad de orquídeas (Hietz-Seifert et al. 1996; Krömer y Gradstein 2003). En el ACA, al haber más incidencia de luz las orquídeas presentes deben tolerar mayor radiación solar que en el BTP. Asimismo, los sitios de BTP se ubican a mayor elevación (290-510 m s.n.m.) que los de ACA (80-100 m s.n.m.), por lo que probablemente se encuentren en condiciones de menor temperatura y mayor humedad, lo cual podría estar favoreciendo el aumento de la diversidad de orquídeas. Este patrón altitudinal que sugiere que la diversidad de orquídeas aumenta conforme aumenta la altitud, teniendo un máximo de diversidad a los 1500 m s.n.m., ha sido documentado en los Andes (Krömer et al. 2005).

Además del factor espacial, temporal y altitudinal de los sitios de muestreo, la diversidad y características físicas de los forofitos deben ser factores fundamentales para la diversidad de orquídeas en cualquier tipo de ambiente, ya sea natural (tipos de vegetación) o transformado (agroecosistemas). En este sentido, la diversidad de orquídeas en ACA se albergó en los 78 forofitos registrados, pero en BTP sólo 32 forofitos albergaron una mayor diversidad de orquídeas. Lo anterior también es consecuencia de que el BTP tiene más riqueza de forofitos que el ACA, por lo que en términos de diversidad de forofitos el BTP también es mucho más diverso que el ACA. La mayor diversidad de forofitos en BTP significa una mayor heterogeneidad ambiental asociada a las características (grosor, altura, tipo de corteza y ramificación, composición química, entre otras) propias de las numerosas especies de forofitos presentes en dicho ambiente, que a su vez generan gran cantidad de micro-hábitats (Krömer y Gradstein 2003) que pueden ser utilizados por un mayor número de orquídeas. Las diferencias significativas entre la diversidad de forofitos de cada ambiente también pueden entenderse con el recambio de

especies. Los resultados indican que los sitios de ACA tienen una composición de forofitos similar entre sí, pero entre los de BTP dicha composición difiere mucho y además no hubo especies compartidas entre los dos ambientes. Considerando la efectividad del establecimiento de las orquídeas en los forofitos, se ha sugerido que hay forofitos limitantes y facilitadores (Vergara-Torres et al. 2010); lo cual podría ligarse con la diversidad y composición de especies de forofitos de cada ambiente y de este modo explicar que el ACA tiene menos diversidad de orquídeas que el BTP porque tiene una menor diversidad de forofitos, una composición de especies de forofitos similar entre las plantaciones y además muchos de sus forofitos podrían ser limitantes para las orquídeas.

Considerando el DAP y la altura de los forofitos se reafirma la idea de que los forofitos del BTP al ser más grandes y/o viejos pueden ofrecer a las orquídeas más micro-hábitats y tiempo para su establecimiento. El ACA al poseer forofitos más pequeños y/o jóvenes es comprensible que alberguen una diversidad de orquídeas menor. El tamaño de los forofitos es un factor determinante para la riqueza de epífitas (Flores-Palacios y García-Franco 2006), la correlación entre el DAP y la riqueza de orquídeas sugiere que sin importar el ambiente los forofitos con más DAP (mayor tamaño y/o edad) tenderán a albergar una mayor riqueza de orquídeas. Sin embargo, dicha correlación fue menor en ACA por lo que la acumulación de orquídeas es más lenta que en BTP y puede deberse a que los micro-hábitats ofrecidos por los pequeños forofitos en ACA se estén ocupando o incluso ya saturando por aquellas orquídeas capaces de adaptarse a las condiciones de los forofitos de ACA; situación que se ha documentado para árboles aislados (Flores-Palacios y García-Franco 2008). Con base en lo anterior puede decirse que el tamaño de los forofitos sí es un factor importante en la disponibilidad de espacios para el establecimiento de las orquídeas, y aunque en ACA los forofitos tengan teóricamente menos espacios que los de BTP, algunas especies sí logran establecer en ellos.

Es claro que la diversidad de forofitos es un factor clave para albergar la diversidad de orquídeas; sin embargo, los dueños/encargados de las plantaciones de ACA, con el objetivo de combatir al hongo que provoca la moniliasis (enfermedad del cacao), han estado eliminando paulatinamente parte de los árboles de sombra para reducir la humedad en la plantación. Lo anterior es negativo para las orquídeas ya que disminuye la riqueza y cantidad de forofitos en la plantación; y también altera las condiciones microclimáticas dentro de la misma. Sin embargo, es más preocupante que

los dueños/encargados de las plantaciones al no contar con una solución efectiva (hasta el momento) contra la moniliasis estén optando por sustituir sus plantaciones por otro tipo de cultivos o incluso eliminar toda la plantación y establecer potreros con el objetivo de obtener mejores ingresos económicos. Asimismo, algunos dueños/encargados de plantaciones de ACA y pobladores de esta región mostraron cierto conocimiento acerca de la importancia de dichas plantaciones para la conservación de flora y fauna, pero también expresaron claramente que conservarían sus plantaciones de una mejor manera si contaran con algún tipo de apoyo económico.

### **Composición de especies**

La similitud de especies entre ambientes fue muy baja, de las 48 especies de orquídeas registradas en ACA y BTP sólo siete se compartieron; esto implica que el ACA alberga una composición de orquídeas muy diferente de la registrada en BTP. Sin embargo, lo anterior no significa que la gran mayoría de las orquídeas del ACA no puedan encontrarse en BTP, si no que en general dichas orquídeas muestran preferencia por lugares con cierto grado de perturbación, y los muestreos en BTP se realizaron en sitios donde la perturbación era mínima. Por ello algunas orquídeas raras en BTP pueden encontrar en plantaciones de ACA condiciones más favorables y por ello son más abundantes. En este sentido, estudios ecológicos con otros grupos biológicos como aves, escarabajos, anfibios, entre otros, también han encontrado este patrón, acerca de que hay especies especialistas de bosque pero también hay especies de bosque que tienden a proliferar en el ACA (Greenberg et al. 2000; Ibarra et al. 2001; Reitsma et al. 2001; Bos et al. 2007; Wanger et al. 2009; Faria et al. 2007).

El que la composición de especies de ACA y BTP sean muy diferentes sugiere que para poder registrar todas las orquídeas del BTP se tendría que incluir sitios de acahual, claros, vegetación riparia, entre otros. En este contexto, aunque el ACA no albergue la mayoría de las especies de orquídeas de los sitios de BTP, tampoco es una razón para descartar su efectividad como un ambiente de conservación de orquídeas; principalmente de aquellas que han logrado adecuarse a las características ambientales y estructurales del agroecosistema.

La similitud de especies entre sitios de ACA fue mayor entre sí que la encontrada entre sitios de BTP; lo cual confirma que diferentes plantaciones de ACA comparten generalmente las mismas especies de orquídeas, mientras que cada sitio de BTP tiene una composición particular de

orquídeas. Esta homogeneidad en la composición de especies en ACA también se ha reportado para todas las epífitas vasculares en plantaciones de ACS del centro de Veracruz (Hietz 2005). Asimismo, la gran diversidad del BTP se debe al gran recambio de especies (alta diversidad beta) que ocurre en distancias muy cortas a lo largo de este ecosistema; patrón que ha sido documentado en BMM del centro de Veracruz (Flores-Palacios y García-Franco 2008). El recambio de especies pudo observarse gráficamente con el análisis de escalamiento multidimensional (MDS), mientras que la prueba de Mantel sugirió que la composición de orquídeas de cada sitio de ACA y BTP es independiente de la distancia entre ellos mismos. Por lo que puede argumentarse que la composición de las orquídeas puede estar más influenciada por aspectos ecológicos como sus capacidades de dispersión y establecimiento, así como la presencia de polinizadores y micorrizas. Asimismo, también es probable que el recambio importante de orquídeas que ocurrió en los sitios de BTP también haya sido consecuencia del gran recambio de forofitos que se dio en dichos sitios.

### **Distribución vertical**

Estudios previos mencionan que las orquídeas se distribuyen principalmente desde la parte superior del tronco hasta la segunda ramificación de los forofitos (Z2-Z4) (Hietz-Seifert et al. 1996; Acebey y Krömer 2001; Krömer et al. 2007), lo que concuerda claramente con los resultados obtenidos en este trabajo. Sin embargo, hay diferencias en cuál o cuáles son las zonas con mayor riqueza de orquídeas, en BMM de Bolivia la mayor riqueza se registró en las Z3 y Z4 (Krömer et al. 2007), mientras que en BTP del mismo país la Z3 con 23 especies fue la zona con más riqueza (Acebey y Krömer 2001). El presente trabajo indica que en BTP la Z2 con 17 especies fue la zona con más especies seguida de la Z3 con 16 especies, e incluso la mayor abundancia de orquídeas también fue en la Z2. Una explicación a lo anterior es que en los estudios previos en Bolivia los géneros registrados de orquídeas tuvieron muchas especies, y asumiendo que un género tiende a preferir una sola zona es congruente un incremento sustancial en la riqueza de dicha zona. Por el contrario, en este estudio se registraron varios géneros con pocas especies, lo que sugiere la presencia de orquídeas con características vegetativas y requerimientos ecológicos más contrastantes, lo que se ve reflejado en que la distribución de orquídeas en las zonas sea más equitativa. Por otro lado, el que la Z2 haya tenido gran abundancia de orquídeas es debido principalmente a que en la Z2 de un sólo forofito se contabilizaron muchos individuos (35) de *Platystele stenostachya* (la especie más abundante del

BTP), la cual es una orquídea muy pequeña de poblaciones muy dispersas pero de muchos individuos que comúnmente cubren grandes secciones de sus forofitos.

Previamente se han reportado cambios importantes en la distribución vertical de todas las epífitas vasculares (aráceas, bromelias, orquídeas, entre otras) entre plantaciones de ACA y el BTP de Ecuador (Haro-Carrión et al. 2009), lo cual concuerda con este trabajo. En BTP la Z1 no tuvo ningún registro de orquídeas; sin embargo, en un forofito que estaba fuera de los sitios de muestreo se encontró un individuo de *Beloglottis* sp., habitando en los contrafuertes. En ACA tampoco hubo orquídeas en Z1, quizás porque en ambientes naturales las especies que logran establecerse en esta zona requieren condiciones de más sombra y humedad (Hágsater et al. 2005) que el agroecosistema no posee. La Z5 tampoco tuvo registro de orquídeas en BTP, y concuerda con otro trabajo en BTP (Acebey y Krömer 2001). Esta zona sólo puede ser habitada por especies llamadas comúnmente “orquídeas de ramitas”, caracterizadas por ser pequeñas, poseer ciclos de vida cortos (Hágsater et al. 2005), preferir forofitos jóvenes en claros de bosque, y ser más abundantes en ambientes más húmedos como BMM (Krömer et al. 2007). Las dos últimas características explican el por qué no fueron registradas en los sitios de muestreo de BTP (conservados). En ACA sí se encontraron algunas orquídeas de ramitas en la Z5, tales como *Ionopsis utricularioides*, *Notylia barkeri* y *Campylocentrum micranthum*, esta última fue la más abundante y se caracteriza por ser muy ligera, colgante y con raíces adventicias que le permiten permanecer casi suspendida en el aire. En este sentido, se ha reportado que en ACS la poda anual a los arbustos de café favorece la presencia de ramas delgadas y con ello el patrón de distribución de la orquídea de ramitas *Erycina crista-galli* (Rchb. f.) N.H. Williams & M.W. Chase se ve fuertemente determinado (Maldonado-Mijangos y Mondragón-Chaparro 2007); en las plantaciones de ACA es probable que esta práctica también tenga un efecto sobre este tipo de orquídeas.

Al comparar por zonas la abundancia, riqueza y diversidad de orquídeas entre ACA y BTP se encontraron algunas diferencias significativas. Lo destacable es que en ACA la Z4 tuvo significativamente más individuos y la Z3 más riqueza que sus correspondientes en BTP. Lo anterior hace evidente que la distribución vertical de la mayor parte de la diversidad de orquídeas del ACA se concentra en la corona (Z3 y Z4) de los forofitos; por el contrario, en el BTP la distribución vertical de al menos la riqueza de orquídeas está repartida de manera más equitativa.

Las diferencias en la distribución vertical de las orquídeas entre ACA y BTP son influenciadas por la diversidad, composición, y características físicas de los forofitos de cada ambiente. Sumado a lo anterior, las orquídeas que logran establecerse en ACA es porque son especies tolerantes a la perturbación y pueden establecerse y proliferar en los micro-hábitats que los forofitos del ACA puedan ofrecer; como ya ha sido reportado para algunas bromelias y helechos en plantaciones de ACA (Haro-Carrión et al. 2009).

A nivel de especies, el ACA se caracterizó por orquídeas de distribución generalista, en cambio en el BTP hubo más orquídeas raras y especialistas, incluso las especies compartidas tuvieron un comportamiento similar. Lo anterior reafirma que en ACA las orquídeas al ser más tolerantes a la perturbación pueden explotar más micro-hábitats y tener una distribución vertical menos restringida; lo cual ha sido reportado para algunas bromelias y helechos en plantaciones de ACA de Ecuador (Haro-Carrión et al. 2009). En cambio en el BTP, el que las especies sean del tipo especialista o rara obedece a historias evolutivas y ecológicas que les han permitido especializarse en micro-hábitats muy específicos que sólo pueden encontrar en este ambiente. Los factores físicos como luz, temperatura y humedad influyen en la distribución vertical de todas las epífitas (Walsh 1996; Freiberg 1997; Cardelús y Chazdon 2005), pero también es importante considerar que las orquídeas no son las únicas epífitas sobre los forofitos (Krömer et al. 2007). La competencia de las orquídeas con otros grupos de epífitas también debería influir en la distribución vertical de las mismas. En ACA la competencia podría ser principalmente con las bromelias, mientras que en el BTP sería principalmente con las aráceas. Se sabe que tapetes de epífitas no vasculares favorecen el establecimiento de las orquídeas (Krömer y Gradstein 2003; Scheffknecht et al. 2010), por lo que es muy probable que también influyan en su distribución vertical.

Las tres orquídeas registradas en jardines de hormigas (*Coryanthes picturata*, *Epidendrum flexuosum* y *Epidendrum pachyrachis*) se encontraron exclusivamente en ACA; lo cual concuerda con que dichos jardines han sido reportados preferentemente en zonas con alta intensidad de luz, como claros en el bosque, vegetación riparia, sitios perturbados (Kleinfeldt 1978; Davidson 1988; Yu 1994; Dejean et al. 2000; Nieder, et al. 2000) y también en plantaciones agrícolas (Catling 1997). Solamente en un claro fuera de los sitios de muestreo de BTP fue observado un jardín de hormigas con orquídeas; en cambio en ACA son abundantes, pudiendo haber más de uno en un

sólo forofito. Las orquídeas de estos jardines no se observaron creciendo libremente, lo que sugiere que son especies exclusivas de los mismos (Hágsater et al. 2005); además su distribución vertical es de tipo generalista aunque mostraron preferencia por la Z4 (dosel). Es claro que la distribución vertical y abundancia de estas orquídeas está ligada a la presencia de los jardines de hormigas, incluso se ha documentado que estos jardines podrían regular la composición de epífitas en los ambientes donde se encuentran (Nieder et al. 2000). En este sentido, las tres especies exclusivas de jardines representaron el 12 % de todos los individuos de ACA, por lo que dichos jardines desempeñan deben desempeñar funciones importantes para la diversidad de orquídeas de este ambiente. En el caso de *C. picturata* se ha especulado que las hormigas podrían acarrear las semillas de la orquídea a sus jardines (Gerlach 2011), si esto fuese comprobado las hormigas estarían regulando directamente la distribución vertical y horizontal de esta orquídea.

En resumen, existen diferencias importantes en la distribución vertical de las orquídeas entre ambos ambientes. Estas diferencias se deben principalmente a la composición peculiar de orquídeas de cada ambiente y a las características de los forofitos; además de otros factores ecológicos que podrían ser el microclima, los jardines de hormigas, la competencia con otras epífitas, entre otros. Pero lo importante es que aunque existan diferencias entre el ACA y el BTP, el primero sí podrá conservar a las orquídeas del BTP que no tengan un patrón de distribución vertical restringido o que sean capaces de cambiar dicho patrón para adecuarse a las condiciones ambientales y ecológicas del ACA.

### **Estadios de vida**

Los porcentajes del número de especies que tuvieron registros de individuos juveniles y maduros fueron similares entre ACA y BTP; sin embargo, tanto en ACA como en BTP casi todas las especies tuvieron individuos maduros, pero sólo poco más de la mitad de las especies presentaron juveniles. Lo anterior permite visualizar cuántas especies de orquídeas están encontrando en el ACA un ambiente con las condiciones adecuadas para establecerse, tal como se ha documentado para algunas orquídeas en plantaciones de café (Solís-Montero et al. 2005). Por ejemplo, *Notylia* sp., una orquídea de ramitas encontrada en el sitio ACA-3, tuvo un registro de 21 individuos juveniles y sólo dos maduros. Con esta información podría plantearse que esta orquídea tiene pocos años de haber germinado y que los juveniles son descendientes de los dos individuos maduros. La orquídea *Trichocentrum ascendens* con 42 juveniles y 39 maduros fue registrada en

todos los sitios de ACA y siempre fue una de las especies dominantes. Esta especie al tener un número de juveniles y maduros muy similares sugiere que está bien adaptada a las plantaciones de ACA, ya que es evidente que se reproduce de manera muy efectiva. Por su parte *Epidendrum chlorocorymbos* fue localizada en ACA-2 con un solo individuo maduro y en ACA-1 con dos juveniles y 12 maduros, éstos últimos registrados en un sólo forofito. Lo anterior sugiere que la especie se estableció en ACA-1 hace varios años pero ha tenido problemas para reproducirse, quizás por la falta de su polinizador (Solís-Montero et al. 2005).

El exceso de individuos juveniles y un déficit de maduros en ACA, sugiere que las poblaciones de las orquídeas podrían estar en crecimiento; mientras que en BTP, el tener déficit de juveniles y un exceso de maduros podría ser indicativo de que las orquídeas tienen poblaciones más estables. Aparentemente las poblaciones de orquídeas en ACA no están saturadas, y la presencia de muchos juveniles puede significar que las especies presentes no tienen limitaciones para su establecimiento. Por el contrario, el déficit de juveniles y el alto valor de diversidad en BTP, sugiere que las poblaciones de orquídeas están saturadas, ya que deben estar reguladas por los factores ecológicos inherentes al propio ambiente.

Las diferencias importantes en los estadios de vida de las orquídeas entre el ACA y el BTP se deben a que la composición de orquídeas es diferente y por ello es de esperarse que cada especie de orquídea tenga estructuras poblacionales distintas. Asimismo, el que el ACA tenga muchos juveniles es un indicio de que varias especies se están reproduciendo, incluso más que dentro del BTP, por lo que este ambiente sí puede favorecer la conservación de ciertas orquídeas.

## **Conclusiones**

Este estudio aporta información florística y ecológica suficiente para hacer una valoración objetiva acerca de la función del agroecosistema cacao (ACA) en la conservación de las orquídeas del bosque tropical perennifolio (BTP). Dicha información se desglosa a continuación.

En el ACA se registraron 23 especies de orquídeas y en el BTP 32 especies, sólo siete especies fueron compartidas entre los ambientes por lo que se tuvo un registro total de 48 especies. De todos los estudios ecológicos realizados en ACA y BTP la riqueza registrada es la más alta reportada para dichos ambientes.

El BTP fue más diverso que el ACA pero la diversidad encontrada en ACA también es valiosa ya que se trata de un agroecosistema.

La abundancia y riqueza de orquídeas en una plantación de ACA tenderá a ser mayor cuanto más antigua sea y cuanto más cerca esté del BTP, ya que la llegada de semillas se verá favorecida.

La composición de especies de orquídeas entre ACA y BTP fue significativamente diferente, el ACA no albergó a la mayoría de las especies de orquídeas del BTP y viceversa. Sin embargo la importancia del ACA en la conservación recae precisamente en ser un ambiente que mantiene una composición peculiar de orquídeas.

La diversidad, composición y tamaño de los forofitos son factores clave para entender la diversidad, composición y distribución vertical de las orquídeas tanto en ACA como en BTP. La importancia de los forofitos del ACA es que, aunque no posean las mismas características de los forofitos del BTP, sí favorecen el establecimiento de algunas orquídeas.

La distribución vertical de las orquídeas fue diferente entre el ACA y el BTP, lo cual no es debido sólo a las características de los forofitos si no también a la composición peculiar de orquídeas de cada ambiente; y a otros factores ecológicos que podrían ser el microclima, la presencia de jardines de hormigas y la competencia entre todas las epífitas. El ACA se caracterizó por presentar orquídeas de distribución vertical generalista y el BTP por especies de distribución rara y especialista, por ello el ACA sí conserva orquídeas de distribución vertical poco restringida.

En el ACA se registraron significativamente más juveniles que en el BTP, lo cual es un indicio de que varias especies se están reproduciendo dentro de las plantaciones, incluso algunas lo hacen de manera más efectiva que dentro del BTP.

Los recorridos complementarios fuera de los sitios de muestreo deben considerarse importantes, ya que permitieron registrar 19 especies más, con lo cual se obtiene un total de 67 especies de orquídeas, de las cuales la gran mayoría son epífitas y sólo cinco especies son de hábito terrestre. Además siete especies son nuevos registros para el estado de Tabasco.

Considerando todo lo anterior se concluye que el ACA no es un ambiente efectivo para conservar a todas las orquídeas del BTP, pero sí conserva eficazmente una composición peculiar de

orquídeas que muestran patrones de distribución vertical y estructuras poblaciones particulares que les permiten establecerse en dichas plantaciones de ACA. De este modo, en un paisaje severamente transformado como el sureste de México las plantaciones de ACA son ambientes que promueven la conservación de orquídeas aunque la permanencia del BTP es vital para la orquideoflora de la región.

## **Literatura**

- Acebey, A. y T. Krömer. 2001. Diversidad y distribución vertical de epífitas en los alrededores del campamento río Eslabón y de la laguna Chalalán, Parque Nacional Madidi, Dpto. La Paz, Bolivia. *Revista de la Sociedad Boliviana de Botánica* 3:104-123.
- Acebey, A. y T. Krömer. 2008. Diversidad y distribución de Araceae de la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas, Veracruz, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 79:465-471.
- Acebey, A., S.R. Gradstein y T. Krömer. 2003. Species richness and habitat diversification of bryophytes in submontane rain forest and fallows of Bolivia. *Journal of Tropical Ecology* 19:9-18.
- Ackerman, J.D., A. Sabat y J.K. Zimmerman. 1996. Seedling establishment in an epiphytic orchid: an experimental study of seed limitation. *Oecologia* 106:192-198.
- Andersson, M.S. y S.R. Gradstein. 2005. Impact of management intensity on non-vascular epiphyte diversity in cacao plantations in western Ecuador. *Biodiversity and Conservation* 14:1101-1120.
- Barthlott, W., V. Schmit-Neuerburg, J. Nieder y S. Engwald. 2001. Diversity and abundance of vascular epiphytes: a comparison of secondary vegetation and primary montane rain forest in the Venezuelan Andes. *Plant Ecology* 152:145-156.
- Bhattacharjee, R. y P. Lava-Kumar. 2007. Cacao. En C. Kole (ed). *Technical Crops*. Springer Berlin Heidelberg.
- Bisseleua, D.H.B., A.D. Missoup, y S. Vidal. 2009. Biodiversity conservation, ecosystem functioning, and economic incentives under cocoa agroforestry intensification. *Conservation Biology* 23:1176-1184.

- Blanco, M. A., G. Carnevali, W. M. Whitten, R. B. Singer, S. Koehler, N. H. Williams, I. Ojeda, K. M. Neubig y L. Endara. 2007. Generic realignments in Maxillariinae (Orchidaceae). *Lankesteriana* 7:515-537.
- Bos, M. M., I. Steffan-Dewenter y T. Tschardtke. 2007. The contribution of cacao agroforests to the conservation of lower canopy ant and beetle diversity in Indonesia. *Biodiversity and Conservation* 16:2429-2444.
- Bray, D.B. y P. Klepeis. 2005. Deforestation, Forest transitions, and institutions for sustainability in Southeastern Mexico, 1900-2000. *Environment and History* 11:195-223.
- Cardelús, C.L. y R.L. Chazdon. 2005. Inner-crown microenvironments of two emergent tree species in a lowland wet forest. *Biotropica* 37:238-244.
- Carmona-Díaz, G. 1996. Las orquídeas del parque de flora y fauna silvestre tropical, Catemaco, Veracruz, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Veracruzana (UV). Xalapa, Ver.
- Carnevali, G., J. Tapia-Muñoz, R. Jiménez, L. Sánchez-Saldaña, L. Ibarra-González y M. Gómez. 2001. Notes on the flora of the Yucatan Peninsula II: A synopsis of the orchid flora of the Mexican Yucatan Peninsula and a tentative checklist of the Orchidaceae of the Yucatan Peninsula Biotic Province. *Harvard Papers in Botany* 5:383-466.
- Castañeda-Zárate, M., J. Viccon-Esquivel, S.E. Ramos-Castro y R. Solano-Gómez. 2012. Registros nuevos de Orchidaceae para Veracruz, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83:281-284.
- Catling, P. M. 1997. Influence of aerial Azteca nests on the epiphyte community of some Belizean orange orchards. *Biotropica* 29:237-242.
- Challenger, A. y J. Soberón. 2008. Los ecosistemas terrestres. En: J. Soberón, G. Halffter y J. Llorente-Bousquets (eds). *Capital Natural de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F. pp. 87-108.
- Cohen, I. M. y J. D. Ackerman. 2009. *Oeceoclades maculata*, an alien tropical orchid in a Caribbean rainforest. *Annals of Botany* 104:557-563.

- Colwell, R.K. 2009. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Versión 8.2. Información en <http://viceroy.eeb.uconn.edu/EstimateS/>; última visita 03-VII-2012.
- Cortez-Madriral, H., C. Martínez-López, F. Reyes-Izquierdo y L.D. Ortega-Arenas. 2008. Primer registro de *Lecanoideus floccissimus* (Hemiptera: Aleyrodidae) en cacao de Tabasco, México. *Revista Colombiana de Entomología* 34:33-40.
- Davidson, D. W. 1988. Ecological studies of neotropical Ant Gardens. *Ecology* 69:1138-1152.
- Dejean, A., B. Corbara, J. Orivel, R. R. Snelling, J. H. C. Delabie y M. Belin-Depoux. 2000. The importance of ant gardens in the pioneer vegetal formations of French Guiana (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 35:425-440.
- Díaz-Gallegos, J. R., J-F. Mas y A. Velázquez. 2010. Trends of tropical deforestation in Southeast Mexico. *Singapore Journal of Tropical Geography* 31:180-196.
- Dirzo, R. y A. Miranda. 1991. Rescate y restauración ecológica de la selva de Los Tuxtlas. *Interciencia* 16:240-247.
- Dirzo, R., A. Aguirre y J.C. López. 2009. Diversidad florística de las selvas húmedas en paisajes antropizados. *Investigación Ambiental* 1:17-22.
- Dressler, R. 1981. *The orchids: natural history and classification*. Harvard University Press, Cambridge.
- Dressler, R. 1993. *Phylogeny and classification of the orchid family*. Dioscorides Press, Portland.
- Espejo-Serna, A. y A. R. López-Ferrari. 1998. Las monocotiledóneas mexicanas: una sinopsis florística. 1. Lista de referencia. Parte VIII. Orchidaceae 2. Consejo Nacional de la Flora de México A.C., Universidad Autónoma Metropolitana Iztapalapa, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México D.F.
- Espejo-Serna, A. y A. R. López-Ferrari. 1997. Las monocotiledóneas mexicanas: una sinopsis florística. 1. Lista de referencia. Parte VII. Orchidaceae 1. Consejo Nacional de la Flora

de México A.C., Universidad Autónoma Metropolitana Iztapalapa, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México D.F.

Espejo-Serna, A., A. R. López-Ferrari, R. Jiménez-Machorro y L. Sánchez-Saldaña. 2005. Las orquídeas de los cafetales en México: una opción para el uso sostenible de ecosistemas tropicales. *Revista de Biología Tropical* 53:73-84.

Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34:487-515.

FAO (Food and Agriculture Organization). 2010. Evaluación de los recursos forestales mundiales 2010. Informe Principal. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación, Roma. Disponible en [http://foris.fao.org/static/data/fra2010/FRA2010\\_Report\\_es\\_WEB.pdf](http://foris.fao.org/static/data/fra2010/FRA2010_Report_es_WEB.pdf)

FAOSTAT (Food and Agriculture Organization, Statistics Division). 2010. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. <http://faostat.fao.org/>; última consulta 03-VII-2012.

Faria, D., M.L.B. Paciencia, M. Dixo, R. R. Laps y J. Baumgarten. 2007. Ferns, frogs, lizards, birds and bats in forest fragments and shade cacao plantations in two contrasting landscapes in the Atlantic forest, Brazil. *Biodiversity and Conservation* 16:2335-2357.

Flores-Palacios, A. y J.G. García-Franco. 2006. The relationship between tree size and epiphyte species richness: testing four different hypotheses. *Journal of Biogeography* 33:323-330.

Flores-Palacios, A. y J.G. García-Franco. 2001. Sample methods of vascular epiphytic plants: their effects on recording species richness and frequency. *Selbyana* 22(2): 181-191.

Flores-Palacios, A. y J.G. García-Franco. 2008. Habitat isolation changes the beta diversity of the vascular epiphyte community in lower montane forest, Veracruz, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 17:191-207.

Flores-Palacios, A. y S. Valencia-Díaz. 2007. Local illegal trade reveals unknown diversity and involves a high species richness of wild vascular epiphytes. *Biological Conservation* 136:372-387.

- Franco-Méndez, M.A. 2004. Flórmula epifítica de un remanente de bosque tropical perennifolio en las Choapas, Veracruz. Tesis de Licenciatura. Instituto Tecnológico Agropecuario de Oaxaca No. 23. Xoxocotlán, Oax.
- Freiberg, M. 1997. Spatial and temporal pattern of temperature and humidity of a tropical premontane rain forest tree in Costa Rica. *Selbyana* 18:77-84.
- García, E. 1964. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). 2a Edición. Universidad Nacional Autónoma de México, México. D.F.
- García-Cruz, C. J. y V. Sosa. 2011. Las orquídeas. En: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). La biodiversidad en Veracruz: Estudio de Estado. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), Gobierno del Estado de Veracruz, Universidad Veracruzana (UV), Instituto de Ecología, A.C. (INECOL), México.
- García-Franco, J.G. y T. Toledo-Aceves. 2008. Epífitas vasculares (bromelias y orquídeas). En: R. H. Manson, V. Hernández-Ortiz, S. Gallina y K. Mehlreter (eds). Agroecosistemas cafetaleros de Veracruz: biodiversidad, manejo y conservación. Instituto de Ecología A.C. (INECOL) e Instituto Nacional de Ecología (INE-SEMARNAT), México.
- Gentry, A. H. y C. H. Dodson. 1987. Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 74:205-233.
- Gerlach, G. 2011. The genus *Coryanthes*: A paradigm in ecology. *Lankesteriana* 11:253-264.
- González-Lauck, V. 2005. Cacao en México: competitividad y medio ambiente con alianzas (Diagnóstico rápido de producción y mercadeo). Agencia para el Desarrollo Internacional de Estados Unidos (USAID). Disponible en [http://pdf.usaid.gov/pdf\\_docs/PNADE176.pdf](http://pdf.usaid.gov/pdf_docs/PNADE176.pdf)
- Gradstein, S.R., N.M Nadkarni, T. Krömer, I. Holz y N. Nöske. 2003. A protocol for rapid and representative sampling of vascular and non-vascular epiphyte diversity of tropical rain forests. *Selbyana* 24: 105-111.

- Greenberg, R., P. Bichier y A.C. Angon. 2000. The conservation value for birds of cacao plantations with diverse planted shade in Tabasco, Mexico. *Animal Conservation* 3:105-112.
- Haberman, S. J. 1973. The analysis of residuals in cross-classified tables. *Biometrics* 29:205-220.
- Hágsater, E., M.A. Soto-Arenas, G. Salazar, R. Jiménez, M.A. López y R. Dressler. 2005. *Las orquídeas de México*. Instituto Chinoín, México. D.F.
- Hammer, Ø., D. A. T. Harper y P. D. Ryan. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4:1-9. Versión 2.15. Información en <http://folk.uio.no/ohammer/past/>; última visita 03-VII-2012.
- Hansen, M., S. Stehman, y P. Potapov. 2010. Quantification of global gross forest cover loss. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107:8650–8655.
- Haro-Carrión, X., T. Lozada, H. Navarrete y G.H.J. De Koning. 2009. Conservation of vascular epiphyte diversity in shade cacao plantations in the Chocó Region of Ecuador. *Biotropica* 41:520-529.
- Hietz, P. 2005. Conservation of vascular epiphyte diversity in Mexican coffee plantations. *Conservation Biology* 19(2): 391-399.
- Hietz, P. y U. Hietz-Seifert. 1995. Composition and ecology of vascular epiphyte communities along an altitudinal gradient in central Veracruz, Mexico. *Journal of Vegetation Science* 6:487-498.
- Hietz, P., G. Buchberger y M. Winkler. 2006. Effect of forest disturbance on abundance and distribution of epiphytic bromeliads and orchids. *Ecotropica* 12:103-112.
- Hietz-Seifert, U., P. Hietz y S. Guevara. 1996. Epiphyte vegetation and diversity on remnant trees after forest clearance in southern Veracruz, Mexico. *Biological Conservation* 75:103-111.
- Hölldobler, B. y E. O. Wilson. 1990. *The ants*. Harvard University Press. Cambridge, Mass.

- Huerta, E., J. Rodríguez-Olan, I. Evia-Castillo, E. Montejó-Meneses, M. de la Cruz-Mondragón, R. García-Hernández y S. Uribe. 2007. Earthworms and soil properties in Tabasco, Mexico. *European Journal of Soil Biology* 43:S190-S195.
- Ibarra, A., S. Arriaga y A. Estrada. 2001. Avifauna asociada a dos cacaotales tradicionales en la Región de la Chontalpa, Tabasco, México. *Universidad y Ciencia* 17:101-112.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática). 2003. Conjunto de datos vectoriales de la carta de vegetación primaria 1:1000 000. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI), Aguascalientes.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática). 2005. Conjunto de datos vectoriales de la carta de uso del suelo y vegetación: escala 1:250 000. Serie III (continuo nacional). Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI), Aguascalientes.
- Johansson, D. 1974. Ecology of vascular epiphytes in West African rain forest. *Acta Phytogeographica Suecica* 59: 1–136.
- Viccon-Esquivel, J. 2009. Riqueza y composición florística de las epifitas vasculares del bosque mesófilo de montaña de las localidades de Atzalán y Zongolica, Veracruz. Tesis de Licenciatura. Tesis de Licenciatura. Universidad Veracruzana (UV). Xalapa, Ver.
- Kleinfeldt, S. E. 1978. Ant-Gardens: The Interaction of *Codonanthe Crassifolia* (Gesneriaceae) and *Crematogaster Longispina* (Formicidae). *Ecology* 59:449-456.
- Köster, N., K. Friedrich, J. Nieder y W. Barthlott. 2009. Conservation of epiphyte diversity in an Andean landscape transformed by human land use. *Conservation Biology* 23:911-919.
- Kreft, H., N. Köster, W. Küper, J. Nieder y W. Barthlott. 2004. Diversity and biogeography of vascular epiphytes in Western Amazonia, Yasuní, Ecuador. *Journal of Biogeography* 31:1463-1476.
- Kress, W.J. 1986. The systematic distribution of vascular epiphytes: an update. *Selbyana* 9(1): 2-22.

- Krömer, T. y M. Kessler. 2006. Filmy ferns (Hymenophyllaceae) as high-canopy epiphytes. *Ecotropica* 12:57-63.
- Krömer, T. y S.R. Gradstein. 2003. Species richness of vascular epiphytes in two primary forests and fallows in the Bolivian Andes. *Selbyana* 24:190-195.
- Krömer, T., M. Kessler, S.R. Gradstein y A. Acebey. 2005. Diversity patterns of vascular epiphytes along an elevational gradient in the Andes. *Journal of Biogeography* 32:1799-1809.
- Krömer, T., M. Kessler y S.R. Gradstein. 2007. Vertical stratification of vascular epiphytes in submontane and montane forest of the Bolivian Andes: the importance of the understory. *Plant Ecology* 189:261-278.
- Kruskal, J. 1964. Nonmetric multidimensional scaling: A numerical method. *Psychometrika* 29:115-129.
- Larrea, M. L. y F. A. Werner. 2010. Response of vascular epiphyte diversity to different land-use intensities in a Neotropical montane wet forest. *Forest Ecology and Management* 260:1950-1955.
- Laurance, W., J. Camargo, R. Luizão, S. Laurance, S. Pimm, E. Bruna, P. Stouffer, B. Williamson, J. Benítez-Malvido, H. Vasconcelos, K. Van Houtan, C. Zartman, S. Boyle, R. Didham, A. Andrade y T. Lovejoy. 2011. The fate of Amazonian forest fragments: A 32-year investigation. *Biological Conservation* 144:56-67.
- López-Hernández, E.S. 1994. La vegetación y la flora de la Sierra de Tabasco (municipios de Tacotalpa y Teapa), México. Universidad Juárez Autónoma de Tabasco (UJAT). Villahermosa, Tabasco.
- López-Mendoza, R. 1987. El cacao en Tabasco. Universidad Autónoma Chapingo (UACH), Texcoco, Méx.
- Magurran, A.E. 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell Science, Oxford.

- Maldonado-Mijangos, C. y D. Mondragón-Chaparro. 2007. Distribución de *Erycina crista-galli* (Orchidaceae) sobre arbustos de café. *Naturaleza y Desarrollo* 5:5-10.
- Manson R.H., A. Contreras-Hernández y F. López-Barrera. 2008. Estudios de la biodiversidad en cafetales. En: Manson, R.H., V. Hernández-Ortiz, S. Gallina y K. Mehlreter (eds). *Agroecosistemas cafetaleros de Veracruz: Biodiversidad, Manejo y Conservación*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), Instituto de Ecología, A.C. (INECOL). pp. 1-14.
- Martínez-Meléndez, N., M. A. Pérez-Farrera y A. Flores-Palacios. 2008. Estratificación vertical y preferencia de hospedero de las epífitas vasculares de un bosque nublado de Chiapas, México. *Revista de Biología Tropical* 56:2069-2086.
- Miller, M.P. 1997. Tools for population genetic analyses (TFPGA). Versión 1.3. Información en <http://www.marksgeneticsoftware.net/tfpga.htm>
- Miranda, F. y X. Hernández. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 28:29-179.
- Moco, M.K.D., E.F. da Gama-Rodríguez, A.C. da Gama-Rodríguez, R.C.R. Machado y V. C. Baligar. 2009. Soil and litter fauna of cacao agroforestry systems in Bahia, Brazil. *Agroforestry Systems* 76:127-138.
- Moguel, P. y V. M. Toledo. 1999. Review: Biodiversity conservation in traditional coffee systems of Mexico. *Conservation Biology* 13:11-21.
- Moorhead, L.C., S.M. Philpott y P. Bichier. 2010. Epiphyte biodiversity in the coffee agricultural matrix: Canopy stratification and distance from forest fragments. *Conservation Biology* 24:737-746.
- Motamayor, J. C., A. M. Risterucci, P. A. Lopez, C. F. Ortiz, A. Moreno, and C. Lanaud. 2002. Cacao domestication I: the origin of the cacao cultivated by the Mayas. *Heredity* 89:380-386.

- Muñoz, D., A. Estrada, E. Naranjo y S. Ochoa. 2006. Foraging ecology of howler monkeys in a cacao (*Theobroma cacao*) plantation in Comalcalco, Mexico. *American Journal of Primatology* 68:127-142.
- Nadkarni, N.M. 1984. Epiphyte biomass and nutrient capital of a Neotropical elfin forest. *Biotropica* 16:249-256.
- Nadkarni, N.M. y J. T. Longino. 1990. Invertebrates in canopy and ground organic matter in a Neotropical montane forest, Costa Rica. *Biotropica* 22:286-289.
- Nadkarni, N.M. y T. J. Matelson. 1989. Bird use of epiphyte resources in Neotropical trees. *The Condor* 91:891-907.
- Nadkarni, N.M. y T. J. Metelson. 1992. Biomass and nutrient dynamics of epiphytic litterfall in a Neotropical montane forest, Costa Rica. *Biotropica* 24:24-30.
- Nieder, J., S. Engwald, M. Klawun y W. Barthlott. 2000. Spatial distribution of vascular epiphytes (including Hemiepiphytes) in a lowland amazonian rain forest (Surumoni rane plot) of southern Venezuela. *Biotropica* 32:385-396.
- Ogata, N. 2010. *Theobroma cacao* L. En: A. Gómez-Pompa, Krömer T. y R. Castro-Cortés (eds). *Atlas de la flora de Veracruz. Un patrimonio natural en peligro*. Gobierno del Estado de Veracruz, Comisión del Estado de Veracruz para la Conmemoración de la Independencia Nacional y la Revolución Mexicana, Universidad Veracruzana (UV).
- Olmsted, I. y M. Gómez-Juárez. 1996. Distribution and conservation on the Yucatán Península. *Selbyana* 17:58-70.
- Pérez, L.A., M. Sousa, A. Hanan, F. Chiang y P. Tenorio. 2003. Vegetación terrestre. En: J. Bueno, F. Álvarez y S. Santiago (eds.). *Biodiversidad del Estado de Tabasco, México* D.F.
- Pérez-De La Cruz, M., A. Equihua-Martinez, J. Romero-Napoles, S. Sanchez-Soto, E. Garcia-Lopez, and H. Bravo-Mojica. 2009. Escolítidos (Coleoptera: Scolytidae) Asociados al Agroecosistema Cacao en Tabasco, México. *Neotropical Entomology* 38:602-609.

- Pérez-De La Cruz, M., S. Sánchez-Soto, C. F. Ortiz-García, R. Zapata-Mata y A. De la Cruz-Pérez. 2007. Diversidad de Insectos Capturados por Arañas Tejedoras (Arachnida: Araneae) en el Agroecosistema Cacao en Tabasco, México. *Neotropical Entomology* 36:90-101.
- Pérez-Peña, A. 2007. Composición florística y diversidad de epífitas vasculares en tres tipos de vegetación en terrenos cercanos a la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Ver. Tesis de Licenciatura. Universidad Veracruzana (UV). Córdoba, Ver.
- Perfecto, I. y J. Vandermeer. 2008. Biodiversity conservation in tropical agroecosystems. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1134:173-200
- Perry, D. 1978. A method of access into the crowns of emergent and canopy trees. *Biotropica* 10:155-157.
- Phillips-Mora, W., A. Coutiño, C.F. Ortiz, A.P. López, J. Hernández y M.C. Aime. 2006. First report of *Moniliophthora roreri* causing frosty pod rot (moniliasis disease) of cocoa in Mexico. *Plant Pathology* 55:584-584.
- Pócs, T. 1980. The epiphytic biomass and its effect on the water balance on two rain forest types in the Uluguru mountains (Tanzania, East Africa). *Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae* 26:143-167.
- Reitsma, R., J.D. Parrish y W. McLarney. 2001. The role of cacao plantations in maintaining forest avian diversity in southeastern Costa Rica. *Agroforestry Systems* 53:185-193.
- REMIB (Red mundial de información sobre biodiversidad). 2012. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). <http://www.conabio.gob.mx/remib/doctos/remibnodosdb.html>; última consulta: 01-V-2012.
- Rice, R.A. y R. Greenberg. 2000. Cacao cultivation and the conservation of biological diversity. *AMBIO: A Journal of the Human Environment* 29:167-173.
- Rzedowski, J. 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Botánica Mexicana* 14:3-21.

- Rzedowski, J. 2006. Vegetación de México 1ra. Edición digital. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). México D.F.
- Salazar, G. y E. Hágsater. 1997. Diversidad y conservación de orquídeas de la región de Chimalapa, Oaxaca, México. Reporte final del proyecto G-024. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). México D.F.
- Salazar-Conde E., J. Zavala-Cruz, O. Castillo-Acosta y R. Cámara-Artigas. 2004. Evaluación espacial y temporal de la vegetación de la Sierra Madrigal, Tabasco, México (1973-2003). *Investigaciones Geográficas* 54:7-23.
- Salgado-Mora, M. G., G. Ibarra-Núñez, J. E. Macías-Samano y O. López-Báez. 2007. Diversidad arbórea en cacaotales del Soconusco, Chiapas, México. *Interciencia* 32:763-768.
- Sambuichi, R., D. Vidal, F. Piasentin, J. Jardim, T. Viana, A. Menezes, D. Mello, D. Ahnert y V. Baligar. 2012. Cabruca agroforests in southern Bahia, Brazil: tree component, management practices and tree species conservation. *Biodiversity and Conservation* 21:1055-1077.
- Sanford, W. 1968. Distribution of epiphytic orchids in semi-deciduous tropical forest in Southern Nigeria. *Journal of Ecology* 56:697-705
- Scheffknecht, S., M. Winkler, K. Hülber, M.M. Rosas y P. Hietz. 2010. Seedling establishment of epiphytic orchids in forests and coffee plantations in Central Veracruz, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 26:93-102.
- Schroth, G. y C. Harvey. 2007. Biodiversity conservation in cocoa production landscapes: an overview. *Biodiversity and Conservation* 16:2237-2244.
- Schroth, G., D. Faria, M. Araujo, L. Bede, S. Van Bael, C. Cassano, L. Oliveira y J. Delabie. 2011. Conservation in tropical landscape mosaics: the case of the cacao landscape of southern Bahia, Brazil. *Biodiversity and Conservation* 20:1635-1654.
- SEMARNAT (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales). NOM-059-ECOL-2010. 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y

especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación, 30 de diciembre de 2010.

SIAP (Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera). 2011. Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación. <http://www.siap.gob.mx/>; última consulta 03-VII-2012.

Sokal, R.R. y F.J. Rohlf. 1995. Biometry: The principles and practice of statistics in biological research. W. H. Freeman and Company, New York.

Solano-Gómez R., G. Salazar y R. Jiménez. 2011. New combinations in Orchidaceae of Mexico. *Acta Botánica Mexicana* 97:49-56.

Solís-Montero, L., A. Flores-Palacios y A. Cruz-Angón. 2005. Shade-coffee plantations as refuges for tropical wild orchids in Central Veracruz, Mexico. *Conservation Biology* 19(3): 908-916.

Sonwa, D. J., B. A. Nkongmeneck, S. F. Weise, M. Tchatat, A. A. Adesina y M. J. J. Janssens. 2007. Diversity of plants in cocoa agroforests in the humid forest zone of Southern Cameroon. *Biodiversity and Conservation* 16:2385-2400.

Sordo, A. M. y C. R. López. 1988. Exploración, reservas y producción de petróleo en México, 1970-1985. Colegio de México, México, D.F.

Sosa, V. y T. Platas. 1998. Extinction and Persistence of Rare Orchids in Veracruz, Mexico. *Conservation Biology* 12:451-455.

Soto-Arenas, M. A. 1986. Orquídeas de Bonampak, Chiapas. *Orquídea (Méx.)* 10:113-122.

Soto-Arenas, M. A. 1988. Listado actualizado de las orquídeas de México. *Orquídea (Méx.)* 11:233-272.

Soto-Arenas, M.A. y G. Salazar. 2004. Orquídeas. En: A. J. García-Mendoza, M. J. Ordoñez y M. Briones-Salas (eds). Biodiversidad de Oaxaca. Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México (IBUNAM)-Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza-World Wildlife Fund (WWF), México, D.F.

- Soto-Arenas, M.A. y R. Solano-Gómez. 2007. Ficha técnica de *Cycnoches ventricosum*. En: Soto-Arenas, M. A. (comp.). Información actualizada sobre las especies de orquídeas del PROY-NOM-059-ECOL-2000. Instituto Chinoín A.C., Herbario de la Asociación Mexicana de Orquideología A.C. Bases de datos Sistema Nacional de Información sobre Biodiversidad-Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (SNIB-CONABIO). Proyecto No. W029. México, D.F.
- Soto-Arenas, M.A., E. Hágsater, R. Jiménez, G. Salazar, R. Solano-Gómez, R. Flores e I. Contreras. 2007a. Las orquídeas de México. Catálogo digital. Disco interactivo multimedia, Win-Mac. Herbario AMO, Instituto Chinoín, A.C., México, D.F.
- Soto-Arenas, M.A., R. Solano-Gómez, y E. Hágsater. 2007b. Risk of extinction and patterns of diversity loss in Mexican orchids. *Lankesteriana* 7:114-121.
- Sporn, S.G., M.M. Bos y S.R. Gradstein. 2007. Is productivity of cacao impeded by epiphytes? An experimental approach. *Agriculture Ecosystems y Environment* 122:490-493.
- Sporn, S.G., M.M. Bos, M. Hoffstatter-Muncheberg, M. Kessler y S.R. Gradstein. 2009. Microclimate determines community composition but not richness of epiphytic understory bryophytes of rainforest and cacao agroforests in Indonesia. *Functional Plant Biology* 36:171-179.
- StatSoft. 2011. STATISTICA (data analysis software system). Versión 10. Información en <http://www.statsoft.com/>; última visita 03-VII-2012.
- Stenchly, K., Y. Clough y T. Tschardt. 2012. Spider species richness in cocoa agroforestry systems, comparing vertical strata, local management and distance to forest. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 149:189-194.
- Toledo-Aceves, T., J.G. García-Franco, A. Hernández-Rojas y K. MacMillan. 2012. Recolonization of vascular epiphytes in a shaded coffee agroecosystem. *Applied Vegetation Science* 15:99-107.
- Tropicos. 2012. Missouri Botanical Garden. <http://www.tropicos.org>; última consulta: 26-V-2012.

- Tscharntke, T., Y. Clough, S. A. Bhagwat, D. Buchori, H. Faust, D. Hertel, D. Hölscher, J. Juhrbandt, M. Kessler, I. Perfecto, C. Scherber, G. Schroth, E. Veldkamp y T. C. Wanger. 2011. Multifunctional shade-tree management in tropical agroforestry landscapes – a review. *Journal of Applied Ecology* 48:619-629.
- Tudela, F. 1989. La modernización forzada del trópico: el caso de Tabasco. Proyecto Integrado del Golfo. El Colegio de México, México.
- Turner, I., H. Tal, A. Ibrahim, P. Chew y R. Corlett. 1994. A study of plant species extinction in Singapore: Lessons for the conservation of tropical biodiversity. *Conservation Biology* 8:705-712.
- Valdivia, P. E. 1977. Estudio botánico y ecológico de la región del Río Uxpanapa, Veracruz. N° 4. Las Epífitas. *Biotica* 2:55-81.
- Vaughan, C., O. Ramirez, G. Herrera y R. Guries. 2007. Spatial ecology and conservation of two sloth species in a cacao landscape in Limon, Costa Rica. *Biodiversity and Conservation* 16:2293-2310.
- Vergara-Torres, C.A., M.C. Pacheco-Álvarez y A. Flores-Palacios. 2010. Host preference and host limitation of vascular epiphytes in a tropical dry forest of central Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 26:563-570.
- Villafuerte, D., M. C. García, y S. Meza. 1993. Ganaderización y deforestación en el trópico mexicano y sus expresiones en el estado de Chiapas. Centro de Investigación y de Estudios Avanzados-Programa de Acción Forestal Tropical Asociación Civil (CINVESTAV-PROAFT), Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos (SARH). México. D.F.
- Walsh, R. P. D. 1996. Microclimate and hydrology. En P. W. Richards (ed). *The tropical rainforest*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Wanger, T. C., A. Saro, D. T. Iskandar, B. W. Brook, N. S. Sodhi, Y. Clough y T. Tscharntke. 2009. Conservation value of cacao agroforestry for amphibians and reptiles in South-East

- Asia: combining correlative models with follow-up field experiments. *Journal of Applied Ecology* 46:823-832.
- Werner, F.A. 2011. Reduced growth and survival of vascular epiphytes on isolated remnant trees in a recent tropical montane forest clear-cut. *Basic and Applied Ecology* 12:172-181.
- Werner, F.A., J. Homeler, y S. R. Gradstein. 2005. Diversity of vascular epiphytes on isolated remnant trees in the montane forest belt of southern Ecuador. *Ecotropica* 11:21-40.
- Willig, M.R., D.M. Kaufman y R.D. Stevens. 2003. Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale, and synthesis. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34:273-309.
- Wolf, J.H.D., S. R. Gradstein y N. M. Nadkarni. 2009. A protocol for sampling vascular epiphyte richness and abundance. *Journal of Tropical Ecology* 25:107-121.
- Wolf, J.H.D. y A. Flamenco-S. 2003. Patterns in species richness and distribution of vascular epiphytes in Chiapas, Mexico. *Journal of Biogeography* 30:1689–1707.
- Wood, A., K. Sebastian, y S.J. Sherr. 2000. Pilot analysis of global ecosystems: Agroecosystems. International Food Policy Research Institute and World Resources Institute, Washington, D.C.
- Yu, D. W. 1994. The structural role of epiphytes in Ant Gardens. *Biotropica* 26:222-226.
- Zar, J. H. 2010. *Biostatistical analysis*. Quinta edición. Prentice Hall, Upper Saddle River, NJ.

## Anexos

A. Lista de especies de orquídeas epífitas registradas fuera del muestreo y especies terrestres registradas dentro y/o fuera del mismo. El \* indica nuevos registros para Tabasco y  $\pi$  indica especie exótica. Hábito, T: terrestre y E: epífita. Ambiente, BTP: bosque tropical perennifolio, PLF: plantación forestal, POT: potrero, VRP: vegetación riparia y PHU: plantación de hule.

Especie	Hábito	Ambiente
<i>Beloglottis</i> sp.	T/E	BTP
<i>Brassia</i> sp.	E	BTP
<i>Corymborkis forcipigera</i> (Rchb. f. & Warsz.) L.O. Williams *	T	BTP
<i>Dichaea muricatoides</i> Hamer & Garay	E	BTP
<i>Encyclia alata</i> (Bateman) Schltr.	E	PLF, POT
<i>Epidendrum galeottianum</i> A. Rich. & Galeotti	E	VRP
<i>Jacquiniella globosa</i> (Jacq.) Schltr. *	E	PHU
<i>Maxillaria pulchra</i> (Schltr.) L.O. Williams ex Correll	E	Cultivada
<i>Maxillariella elatior</i> (Rchb. f.) M.A. Blanco & Carnevali	E	ACA, VRP
<i>Mormolyca hedwigiae</i> (Hamer & Dodson) M.A. Blanco *	E	POT
<i>Oeceoclades maculata</i> (Lindl.) Lindl. $\pi$	T	BTP, ACA
<i>Ornithocephalus bicornis</i> Lindl. ex Benth. *	E	BTP
<i>Ornithocephalus inflexus</i> Lindl.	E	BTP
<i>Platythelys maculata</i> (Hook.) Garay	T	BTP
<i>Prescottia stachyodes</i> (Sw.) Lindl.	T	BTP
<i>Scaphyglottis</i> sp.	E	PLF
<i>Specklinia marginata</i> (Lindl.) Pridgeon & M.W. Chase	E	VRP
<i>Specklinia tribuloides</i> (Sw.) Pridgeon & M.W. Chase	E	BTP
<i>Stelis</i> sp.	E	PHU

B. Estadios de vida de las orquídeas en ACA y BTP.

<b>Especies</b>	<b>Juvenil</b>	<b>Maduro</b>	<b>Total de individuos</b>
<b>ACA</b>			
<i>Acianthera hondurensis</i>	1	0	1
<i>Campylocentrum micranthum</i>	17	34	51
<i>Catasetum integerrimum</i>	0	2	2
<i>Coryanthes picturata</i>	6	10	16
<i>Cycnoches egertonianum</i>	1	0	1
<i>Cycnoches ventricosum</i>	4	1	5
<i>Dimerandra emarginata</i>	2	4	6
<i>Epidendrum cardiophorum</i>	0	22	22
<i>Epidendrum chlorocorymbos</i>	2	13	15
<i>Epidendrum flexuosum</i>	4	18	22
<i>Epidendrum nocturnum</i>	0	1	1
<i>Epidendrum pachyrachis</i>	0	1	1
<i>Epidendrum stamfordianum</i>	9	16	25
<i>Ionopsis utricularioides</i>	0	1	1
<i>Nidema boothii</i>	0	9	9
<i>Notylia barkeri</i>	6	8	14
<i>Notylia sp.</i>	21	2	23
<i>Oncidium sphacelatum</i>	0	5	5
<i>Polystachya foliosa</i>	1	4	5
<i>Prosthechea livida</i>	0	1	1
<i>Trichocentrum ascendens</i>	42	39	81
<i>Trichocentrum luridum</i>	3	9	12
<i>Trigonidium egertonianum</i>	2	3	5
<b>TOTAL ACA</b>	<b>121</b>	<b>203</b>	<b>324</b>
<b>BTP</b>			
<i>Christensonella macleei</i>	0	1	1
<i>Chysis bractescens</i>	0	4	4
<i>Coelia triptera</i>	2	2	4
<i>Dichaea panamensis</i>	6	6	12
<i>Epidendrum cardiophorum</i>	0	25	25
<i>Epidendrum chlorocorymbos</i>	0	1	1
<i>Epidendrum isomerum</i>	0	2	2
<i>Epidendrum polyanthum</i>	1	0	1
<i>Gongora leucochila</i>	5	6	11
<i>Heterotaxis crassifolia</i>	2	2	4
<i>Isochilus carnosiflorus</i>	5	13	18
<i>Isochilus latibracteatus</i>	0	2	2
<i>Isochilus sp.</i>	0	8	8

<b>Especies BTP</b>	<b>Juvenil</b>	<b>Maduro</b>	<b>Total de individuos</b>
<i>Lycaste aromatica</i>	1	0	1
<i>Maxillariella tenuifolia</i>	4	17	21
<i>Maxillariella variabilis</i>	0	2	2
<i>Mormolyca ringens</i>	0	14	14
<i>Nemaconia striata</i>	6	35	41
<i>Nidema boothii</i>	0	4	4
<i>Notylia barkeri</i>	0	1	1
<i>Platystele stenostachya</i>	9	33	42
<i>Polystachya foliosa</i>	1	1	2
<i>Prosthechea chacaoensis</i>	2	3	5
<i>Prosthechea cochleata</i>	6	13	19
<i>Prosthechea pygmaea</i>	0	6	6
<i>Prosthechea radiata</i>	0	7	7
<i>Restrepiella ophiocephala</i>	2	4	6
<i>Rhetinantha friedrichsthalii</i>	1	0	1
<i>Specklinia digitale</i>	2	4	6
<i>Stanhopea sp.</i>	1	5	6
<i>Trichocentrum luridum</i>	0	3	3
<i>Trigonidium egertonianum</i>	2	1	3
<b>TOTAL BTP</b>	<b>58</b>	<b>225</b>	<b>283</b>
<b>TOTAL GLOBAL</b>			<b>607</b>

Anexo C. Estudios florísticos de orquídeas de BTP y estudios ecológicos con epífitas vasculares en distintos ambientes de México. Ambiente, ACS: agroecosistema cafetal de sombra, BMM: bosque mesófilo de montaña, BTP: bosque tropical perennifolio, VRP: vegetación riparia.

Estudio	Autores	Estado	Localidad	Ambiente	Esfuerzo de muestreo	Riqueza de orquídeas
Florístico	Valdivia (1977)	Veracruz	Uxpanapa	VRP	129 forofitos	87
	Soto-Arenas (1986)	Chiapas	Bonampak	BTP	2 827 ha	128
	Carmona-Díaz (1996)	Veracruz	Catemaco	BTP	220 ha	117
	Salazar y Hågsater (1997)	Oaxaca	Chimalapa	BTP	No disponible	134
	Franco-Méndez (2004)	Veracruz	Las Choapas	BTP	25 ha	20
Ecológico	Hietz-Seifert et al. (1996)	Veracruz	Alrededores de Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas"	BTP	0.32 ha / 127 forofitos	9
				VRP	0.18 ha / 72 forofitos	14
				<i>Citrus</i> y <i>Cedrela</i>	45 forofitos	3
				Árboles aislados en potrero	38 forofitos	16
	García-Franco y Toledo-Aceves (2008)	Veracruz	Región Huatusco	BMM	10 forofitos	18
				ACS	5 forofitos	10
				ACS	12 forofitos	9
				ACS	10 forofitos	4
			Zona Xalapa	BMM	10 forofitos	17
				ACS	10 forofitos	15
				ACS	10 forofitos	12
				ACS	10 forofitos	10
	Pérez-Peña (2007)	Veracruz	Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas"	BTP	0.24 ha con 6 forofitos ascendidos	16
				Acahuales	0.28 ha con 7 forofitos ascendidos	5
Plantaciones de <i>Citrus</i>				0.32 ha con 8 forofitos ascendidos	13	
Este estudio	Tabasco	Teapa	BTP	0.48 ha con 12 forofitos ascendidos	32	
			ACA		23	