

EFECTO DE LA FRAGMENTACIÓN DE HÁBITATS EN LA ECOLOGÍA DE POBLACIONES DE DOS ESPECIES DE ORQUÍDEAS DEL ESTADO DE YUCATÁN.

Víctor Parra Tabla¹, Fabián Vargas M.², Peter Feinsinger³, Juan E. Malo⁴ y Jorge Leirana Alcocer¹ Proyecto 3067P-N

¹Departamento de Ecología, FMVZ, Universidad Autónoma de Yucatán, A.P. 4-116 Itzimná, Mérida Yucatán, México 97000.

²Departamento de Zoología, ENCB, Instituto Politécnico Nacional. Casco de Santo Tomás, México, D.F. 11340.

³Universidad del Noreste de Arizona, Flagstaff, Arizona, EUA.

⁴Departamento Interuniversitario de Ecología, Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de Madrid. Madrid, España E-28049. ptabla@tunku.uady.mx

Palabras clave: Interacciones planta-insecto, perturbación y polinización, perturbación y estructura genética.

Resumen

El objetivo general del presente proyecto fue el de evaluar el efecto de la fragmentación de hábitats en la ecología de poblaciones (e.g. éxito reproductivo, interacciones planta-insecto, demografía y estructura genética) de diferentes especies de orquídeas en el estado de Yucatán, México. Las especies estudiadas fueron *Oncidium ascendens*, que se distribuye principalmente en zonas de selva baja caducifolia y *Myrmecophila tibicinis*, que se distribuye tanto en zonas de selva baja caducifolia como en zonas de matorral costero. Para ambas especies los resultados generales muestran que la fragmentación puede tener un fuerte impacto en los

diferentes niveles analizados. En las dos especies la fragmentación y el grado de perturbación modifica drásticamente la dinámica de las interacciones planta-insecto. En *O. ascendens* el éxito de la polinización se vió alterado por actividades agrícolas disminuyendo los patrones de éxito reproductivo y de reclutamiento de nuevos individuos. Para *M. tibicinis* se observó que la fragmentación tiene un efecto negativo en la presencia o ausencia de hormigas guardianas, lo cual altera su éxito reproductivo a través de la interacción con especies florívoras. Aunque en *M. tibicinis* no hay un efecto aparente en el éxito reproductivo debido a la fragmentación, en sitios altamente perturbados el reclutamiento de nuevos individuos puede ser nulo. En esta misma especie, el análisis de la estructura genética tanto en individuos reproductivos como en plántulas, sugiere que el grado de aislamiento de las poblaciones puede afectar sus niveles de variación. Sin embargo, no se observó ningún patrón claro entre la diversidad genética y el tamaño de los fragmentos.

Introducción

Las altas tasas de deforestación en los trópicos, provocadas por la expansión de actividades económicas como la ganadería extensiva, la extracción de maderas preciosas y sistemas agrícolas inadecuados, entre otras, han llevado presumiblemente a una gran pérdida de especies y a una importante modificación de los paisajes naturales en vastas regiones de la tierra (Soulé 1986, Bierregard *et al.* 1992). En México, por ejemplo, se calcula que anualmente se pierden totalmente alrededor de 500,000 hectáreas de bosques y selvas y que otra cantidad considerable de la cobertura vegetal es perturbada en diferentes grados y formas (Piñero 1994). Uno de los tópicos de gran interés en la investigación ecológica que ha llamado la atención en los últimos 10 años, por sus posibles implicaciones en el manejo y

conservación de especies y ecosistemas, ha sido el tratar de entender cuál es el efecto de las perturbaciones y de la fragmentación de los bosques y selvas en la estructura y funcionamiento de las comunidades naturales remanentes (Kareiva 1987, Kapos 1989). El efecto de la fragmentación ha sido estudiado en zonas templadas (Wolcove *et al.* 1986), en zonas tropicales correspondientes a selvas perennifolias (Lovejoy *et al.* 1986) y más recientemente en zonas subtropicales secas (Aizen & Feisinger 1994a,b), siendo notable que no existen estudios de este tipo en selvas caducifolias y en otro tipo de ecosistemas tropicales como los matorrales costeros.

El conocimiento de las causas y las consecuencias de los efectos que modifican dichos procesos ecológicos a nivel de comunidades y de poblaciones, puede ser una pieza clave para la elaboración de estrategias de manejo y/o para la conservación de especies (Dirzo & Miranda 1991); o simplemente para entender los procesos ecológicos en sí mismos y poner a prueba hipótesis específicas de la ecología evolutiva, como por ejemplo la teoría del mosaico ambiental (Thompson 1994).

En términos generales podemos esperar que cuando la cobertura vegetal sea fragmentada, numerosos procesos ecológicos que involucran relaciones entre plantas y animales se vean afectadas de tal manera que muchas de esas especies desaparezcan, otras aumenten o disminuyan sus números poblacionales (Dirzo & Miranda 1991). En particular para las interacciones mutualistas como la polinización y la frugivoría, se ha sugerido que su "ruptura" puede ser una de las consecuencias más drásticas de la fragmentación en las selvas tropicales (Bawa *et al.* 1985, Feisinger 1987). Esto se debe fundamentalmente a la dependencia de muchas especies de plantas de vectores de polen y de dispersores de semillas (Bawa & Hadley 1990, Bullock *et al.* 1995). Sin embargo, a pesar de las implicaciones en términos de la conservación y el manejo de

áreas protegidas, hasta ahora existen pocos trabajos publicados que aborden el efecto de la fragmentación en este tipo de relaciones biológicas entre las especies (e.g. Aizen & Feisinger 1994a,b).

Las interacciones entre polinizadores y plantas pueden ser sistemas de estudio ideales para evaluar el efecto de la fragmentación en ecosistemas tropicales. Esto se debe a que a través del análisis detallado de cómo se ven afectadas estas interacciones, se pueden establecer hipótesis de las consecuencias a corto y largo plazo que los cambios en la cobertura vegetal podrían tener a nivel de la dinámica poblacional de ciertas especies en particular (polinizadores y/o plantas) y de la estructura y funcionamiento de las comunidades en general (gremios de polinizadores y estructura de la vegetación). Por ejemplo, algunas de las preguntas que podrían ser planteadas son: ¿en que nivel la fragmentación afecta los patrones de éxito reproductivo (i.e. producción de frutos y semillas) de las poblaciones de plantas?, ¿hasta que punto la "ruptura" de las interacciones insecto-planta debida a la fragmentación explica los cambios en el éxito reproductivo y los patrones demográficos (densidad, reclutamiento, distribución, etc.), de las poblaciones de plantas?, ¿cuál es el efecto del aislamiento de las poblaciones en su variación y diferenciación genética?, ¿en especies de plantas con sistemas de polinización especializados es más drástico el efecto de la fragmentación y/o de las perturbaciones antropogénicas?

En el presente proyecto se propuso un estudio en el que se intentó dar respuesta a preguntas como las anteriores. El nivel de análisis se enfocó en los siguientes aspectos de la ecología de poblaciones de dos especies de orquídeas: (a) en su biología reproductiva (interacción con polinizadores y otros insectos), (b) en sus patrones demográficos (densidad, estructura de edades y reclutamiento) y (c) en su estructura genética (variación y diferenciación).

Materiales y Métodos

Especies de estudio: *Oncidium ascendens* es una especie que se distribuye ampliamente en los trópicos de México, tanto en selvas altas perennifolias como en selvas bajas (Andrews & Gutiérrez 1988). Es una planta epífita que crece de manera común en Yucatán sobre árboles de *Acacia gaumeri* a alturas de entre 1.20 m y 3.50 m. *O. ascendens* produce de una a dos inflorescencias con cinco a 20 flores por inflorescencia. La floración y fructificación abarca del mes de enero al mes mayo. Las flores son amarillas y presentan puntos de color rojo y café. Estas flores no producen néctar y en el sitio de estudio son polinizadas de manera exclusiva por dos especies de abejas (*Trigona nigra* y *Centris sp*) (Parra-Tabla *et al.* 2000). Aparentemente la recompensa floral que ofrecen las flores consiste en resinas que las abejas usan para la construcción de sus nidos.

Myrmecophila tibicinis se distribuye principalmente a lo largo de los matorrales costeros y manglares de Yucatán y Quintana Roo. Es una planta epífita pero en estado adulto puede continuar su crecimiento sobre la arena (Rico-Gray & Thien 1987). En los sitios de estudio los hospederos principales de esta especie son palmas de la especie *Coccothrinax readii* y arbustos leñosos como *Pithecellobium keyense*. *M. tibicinis* produce de 1 a 5 inflorescencias con 6-15 flores de color rosa. La floración y fructificación abarca del mes de marzo al mes de julio. La polinización se ha caracterizado como un sistema de engaño a abejas novatas y es llevada a cabo de manera específica por dos especies (*Xylocopa sp* y *Eulaema polychroma*) (Rico-Gray & Thien 1987). Las plantas de *M. tibicinis* están asociadas a diferentes especies de hormigas guardianas que usan como nidos los pseudobulbos huecos. La presencia o ausencia de algunas de estas especies de hormigas incrementa o disminuye la producción de frutos al defender las inflorescencias del ataque de herbívoros

(Rico-Gray & Thien 1989) y de otras especies de hormigas florívoras (Malo *et al.* en prensa). Tanto *O. ascendens* como *M. tibicinis* son especies autocompatibles, pero requieren de manera forzosa la visita de los polinizadores para producir frutos y semillas (Rico-Gray & Thien 1987, Parra-Tabla *et al.* 2000).

Sitios de estudio: Para *O. ascendens* se seleccionaron dos sitios de estudio dentro de la reserva ecológica de Dzilam en la región noreste del estado de Yucatán (21°24' N 88° 15'O). La vegetación del sitio comprende selva baja caducifolia, selva baja inmundable y manglares (Flores *et al.* 1995). La precipitación y la temperatura media anual es de 684 mm y 26°C respectivamente. Se eligieron dos sitios contrastantes: un sitio bien conservado y un sitio con alta perturbación. El sitio conservado se ubicó dentro de la zona núcleo de la reserva y comprendió alrededor de 10 ha de selva continua donde no esta permitida ninguna actividad agrícola y/o de extracción de madera. El sitio perturbado se ubicó a una distancia de 5 km del sitio bien conservado, y consistió de un fragmento de 1 ha que continuamente experimentó actividades agrícolas (e.g. pastoreo y establecimiento de milpas). Una descripción completa de los sitios se puede ver en Parra-Tabla *et al.* (2000). El estudio en estos sitios comprendió un período de cuatro años (1995-1998).

Para *M. tibicinis* se seleccionaron en principio ocho poblaciones distribuidas a lo largo 60 km de la franja costera de la zona noreste de Yucatán (21°20'N, 89°10'O). Sin embargo, por efectos de perturbaciones antropogénicas el número de poblaciones estudiadas varió entre los tres años de estudio (1997-1999). La distancia entre las poblaciones fué de 0.8 a 45 km (Tabla 1). La precipitación y temperatura media anual de estos sitios es de 469 mm y de 25.4°C, respectivamente. Las poblaciones seleccionadas fueron: Telchac (T), San Benito (SB), San Crisanto (SC), Chicxulub (Ch),

MrBú (MB), Uaymitun (U), Nuevo Yucatán (NY) y Rosada (R). Los sitios SB, U y R se caracterizaron por presentar una densidad muy alta de palmas de *Cocothrinax readii* y *C. radiata*, formando un dosel de entre 1.5 m y 2 m de altura. En contraste en las poblaciones de Ch, T, SC y NY la densidad de estas palmas fué mas baja y en términos generales son sitios muy abiertos.

Las poblaciones de T, SB y Ch presentan un gradiente de tamaño y de densidades de individuos de *M. tibicinis*, así como un incremento en el grado de perturbación humana. Las poblaciones de MB, NY y R estuvieron mas aisaldas, fueron menos densas y dos de ellas (MB y R) se ubicaron entre construcciones. Una descripción mas detallada de los sitios puede verse en Espejel (1984), Leirana-Alcocer & Parra-Tabla (1999) y Malo *et al.* (en prensa).

Tabla 1. Distancias geográficas entre las poblaciones de *Myrmecophila tibicinis* (Orchidaceae) en la franja costera del estado de Yucatán. Entre paréntesis se presenta el tamaño de los fragmentos en hectáreas (ver texto).

Población	U (10)	SB (12)	R (0.6)	MB (8)	T (40)	NY (7)	SC (14)
Ch	10.6	12.5	14.4	15.6	18.7	20	45.6
U	-	3.1	3.9	8.12	9.3	11.2	35.2
SB		-	0.8	2.5	7.5	6.87	36.2
R			-	1.56	5.6	6.25	34
M				-	2.5	4.37	30
B					-		
T					-	1.87	26.2
NY						-	25

Interacciones planta-insecto y éxito reproductivo: En *O. ascendens* se realizó un censo mensual en periodos de 12 días durante toda la época de floración en los que se registró el número de flores abiertas, el número de flores sin polinio (remoción) y el número de frutos maduros (Parra-Tabla *et al.*

2000). Para *M. tibicinis* los censos fueron de dos días por semana durante toda la época de floración y fructificación y se registraron las mismas variables. De manera adicional, en *M. tibicinis* se registró el daño causado por hormigas florívoras en seis poblaciones (T, SB, Ch, NY, MB y R), donde se contabilizó el número de flores con daño evidente por inflorescencia por planta.

En ambas especies se llevaron a cabo experimentos de polinización manual para evaluar el grado de limitación por polinizadores en la producción de frutos maduros. Estos experimentos fueron llevados a cabo en los dos sitios contrastantes para *O. ascendens* y en dos sitios contrastantes en incidencia lumínica (T y SB ver sitios de estudio) para *M. tibicinis*. En ambos casos los tratamientos consistieron en la transferencia artificial de polinios entre flores de diferentes individuos teniendo un grupo control (polinización natural).

Demografía: En las dos poblaciones de *O. ascendens* se marcaron todos los individuos adultos, juveniles y plántulas presentes. Para cada individuo se contó el número de pseudobulbos presentes y en el caso de los individuos adultos si presentaban o no estructuras reproductivas (inflorescencias y flores).

En *M. tibicinis* se seleccionaron tres poblaciones (T, SB y Ch) y se establecieron de manera aleatoria cuatro cuadrantes (20 × 20 m) en donde se marcaron todos los individuos presentes, incluyendo plántulas y juveniles. En estos cuadrantes se llevaron a cabo censos en periodos de 3 a 6 meses durante 2 años. En cada censo se contabilizó el número de pseudobulbos presentes y en el caso de los individuos adultos si presentaban o no estructuras reproductivas.

Estructura genética: Para los análisis de estructura genética se consideró tanto a individuos adultos como a plántulas de todas las poblaciones. Para cada individuo

muestreado se colectó una fracción de hoja de aproximadamente 1 g que fue colocado en nitrógeno líquido para su transporte y posterior análisis que se llevó a cabo en el Departamento de Zoología de la E.N.C.B. del I.P.N. En cada sitio se muestreo en promedio 15 individuos adultos y 15 plántulas. Las muestras de tejido foliar se maceraron con un buffer de extracción para plantas con pocos compuestos secundarios (buffer I de Wedel. & Weeden 1989) y se sometieron al procedimiento de electroforesis en gel de almidón al 12%. Se utilizó un buffer discontinuo de Hidróxido de Litio (pH=8.1/8.5). Las isoenzimas ensayadas dieron un patrón consistente y reproducible en la fosfatasa ácida (Acph-1 y Acph-2, E.C. 3.1.3.2), leucilamino peptidasa (Lap, E.C. 3.4.13), glucosa 6 fosfato desidrogenasa (G6pdh, E.C. 1.1.1.49), peroxidasa anódica (Per, E.C. 1.11.1.7) y superóxido dismutasa (SOD, 1.15.1.1).

La lectura de los alelos se hizo considerando al que tuvo menor corrimiento como el alelo "a", y los siguientes se nombraron por su desplazamiento con respecto a éste en orden ascendente (Wedel & Weeden 1989). Se analizaron diferentes parámetros de la variabilidad y la estructura genética. El índice de polimorfismo al 95% (P), que representa el número de enzimas con mas de una alelo comparado con todas las enzima ensayadas. El número de alelos por locus (A) en promedio para todas las enzimas. Asimismo, se hizo el conteo de los heterocigis observado en cada enzima promedio para cada población. Finalmente se estimó la diversidad genética como el índice de heterocigocis esperado (Hart & Clark, 1989). Con los dos últimos datos se estimó el índice de endogamia para cada población.

El análisis estadístico y de la estructura genética se realizó con el programa Biosys-I y el Ntsys (Swofford & Selander, 1989). Para el caso de los índices F se corrió un bootstrap con la rutina propuesta por Weir (1996) usando el programa GDA.

Resultados y discusión

Éxito reproductivo e interacciones planta-insecto: El análisis del éxito reproductivo para la especie *O. ascendens*, mostró en el sitio de alta perturbación una marcada disminución tanto para el componente de éxito masculino (remoción de polinios) como para el componente de éxito femenino (producción de frutos) (Fig. 1).

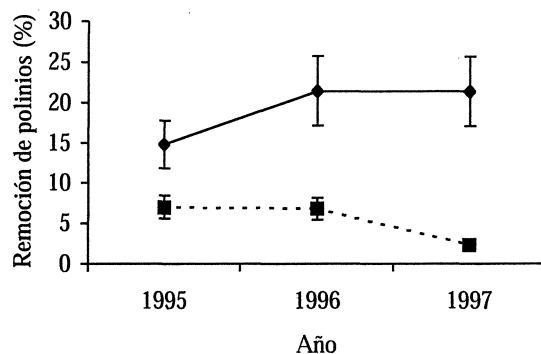
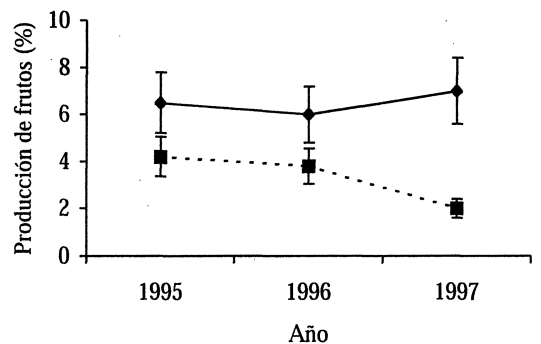


Fig. 1. Producción de frutos y remoción de polinios (%) (media \pm DE), durante tres años consecutivos en *Oncidium ascendens*. La línea continua representa una población sin perturbación y la línea discontinua una población con perturbación (Modificado de Parra-Tabla *et al.* 2000).

En promedio la reducción en la producción de frutos fue más del doble y la de la tasa de remoción de más de tres veces (Parra-Tabla *et al.* 2000).

La diferencia entre sitios aparentemente se debe a una drástica reducción en la tasa de visitantes florales. En promedio para los tres años, la tasa de visitas fué menor en mas de seis veces en el sitio perturbado (Parra-Tabla & Magaña-Rueda en prensa). Estas diferencias en actividad de los polinizadores debidas a efectos de perturbación o de diferencias en la estructura de la vegetación, han sido reportadas para otras orquídeas (Johnson & Bond 1992) y en otras especies de plantas (Jennersten 1988, Aizen & Feinsinger 1994a,b).

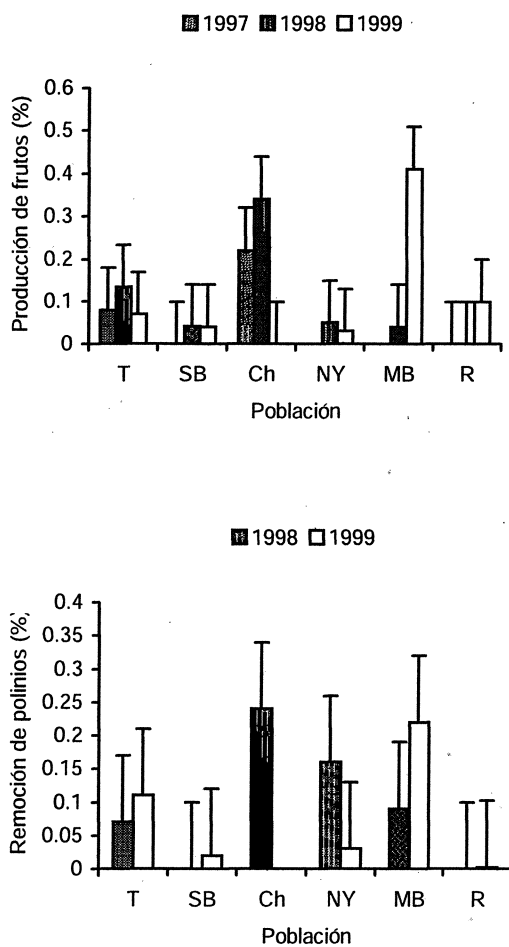


Fig. 2. Producción de frutos y remoción de polinios (%) (media \pm DE) en seis poblaciones de *M. tibicinis*. Las poblaciones estan ordenadas de acuerdo al tamaño del fragmento y grado de perturbación.

De manera contrastante, en *M. tibicinis* en el período de 1997-1999 no se ha observado un patrón consistente en el éxito reproductivo femenino o masculino y, aunque en todos los años se han detectado diferencias significativas entre poblaciones, estas diferencias no presentan ninguna relación evidente con la fragmentación (Fig. 2). Sin embargo, en los sitios con alta perturbación las variaciones entre años en ambos componentes de éxito reproductivo, parecen ser mas altas en comparación con los sitios menos perturbados (T y SB, vs Ch, NY, MB y R) (Fig. 2).

Un patrón mas claro se observó al analizar, para esta misma especie el porcentaje de plantas que son atacadas por hormigas florívoras (Fig. 3). Las tres poblaciones mas continuas en cuanto a cobertura vegetal mostraron un gradiente de ataque floral (0%, 7% y 15% de plantas atacadas) y las poblaciones mas alteradas presentaron el mayor daño (Fig. 3; Malo *et al.* en prensa). Para este caso se observó la típica alta variabilidad encontrada en procesos que afectan a las poblaciones pequeñas (Hunter 1996). Aparentemente el mayor daño esta asociado a la ausencia en los sitios alterados de ciertas especies de hormigas que defienden las inflorescencias (Malo *et al.* en prensa).

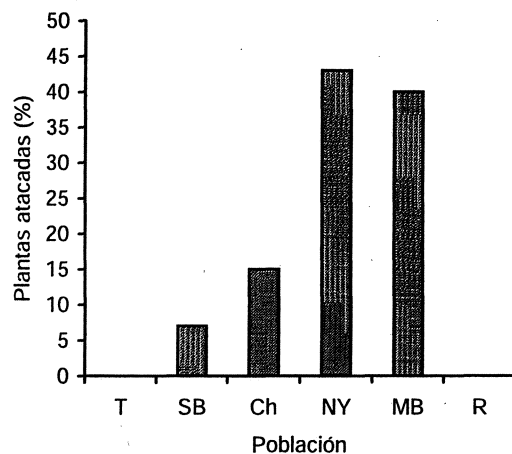


Fig. 3. Porcentaje de plantas atacadas por hormigas florívoras en seis poblaciones de *Myrmecophila tibicinis*. Las poblaciones estan

ordenadas de acuerdo al tamaño del fragmento y a su grado de perturbación (modificado de Malo *et al.* en prensa).

Las interacciones planta-insecto y en especial las relacionadas con la polinización, herbivoría y florivoría, han sido poco estudiadas en relación con la fragmentación y perturbación de hábitats (Didham *et al.* 1996). En general los resultados observados en *O. ascendens* y en *M. tibicinis*, sugieren que las perturbaciones antropogénicas modifican de manera significativa estas interacciones. En particular en *O. ascendens* a pesar de que es una especie muy abundante en diferentes tipos de selvas en Méxicio, los resultados sugieren que la baja fecundidad (i.e. producción de frutos) y las modificaciones en su estructura demográfica (ver mas adelante) pueden llevarla a procesos de extinción local bajo condiciones de alta perturbación (Parra-Tabla *et al.* 2000).

Respecto a los experimentos de polinización artificial llevados a cabo en las dos especies, los resultados mostraron una fuerte limitación por polinizadores, lo cual es común en especies de orquídeas (e.g., Primack *et al.* 1994) y especialmente en las que no producen recompensas florales (Neiland & Wilcox 1998).

En *O. ascendens* el incremento en la producción de frutos fue de mas del 80% en ambos sitios. Por su parte, en *M. tibicinis* las flores que fueron polinizadas artificialmente tuvieron en promedio 60% mas probabilidades de convertirse en fruto. En contraste las flores control o con polinización natural, tuvieron menos del 5% de probabilidades de convertirse en fruto (Parra-Tabla *et al.* 2000). Sin embargo, para esta especie en el sitio de mayor incidencia lumínica el incremento en la producción de frutos en las plantas experimentales fue un 25% mayor que en las plantas del sitio de menor incidencia. Estos resultados sugieren una mayor limitación por recursos en la producción de frutos en los sitios sombreados.

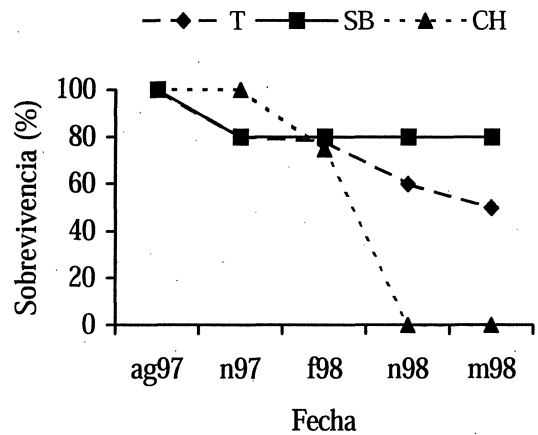


Fig. 4. Curvas de sobrevivencia de plántulas de *Myrmecophila tibicinis* en tres poblaciones durante diferentes períodos de muestreo durante 1997 y 1998 (ag=agosto, n=noviembre, f=febrero, m=marzo) (ver texto).

Demografía: En *O. ascendens* no se observaron diferencias significativas en la estructura de tamaños de los individuos reproductivos entre el sitio bien conservado y el sitio con perturbación (Parra-Tabla *et al.* 2000). Sin embargo, al comparar la estructura de tamaños considerando tanto a el número de individuos juveniles como de plántulas, se observaron diferencias significativas entre ambos sitios ($\chi^2=15.66$, $p<0.005$, Parra-Tabla *et al.* 2000). En el sitio perturbado existió en promedio un número menor de individuos juveniles y de plántulas respecto al sitio perturbado, sugiriendo una menor tasa de reclutamiento poblacional.

Desafortunadamente, al final del período de estudio (1998), la población del área perturbada desapareció por completo debido a la conversión total del sitio en milpas.

En *M. tibicinis* tampoco se observaron diferencias notables en la estructura de tamaños entre los individuos adultos de las tres poblaciones comparadas. Sin embargo, si se observaron diferencias notables en la probabilidad de sobrevivencia de las plántulas

a lo largo de un año y medio de seguimiento (Fig. 4).

En el sitio Chicxulub (Ch) se observó una mortalidad total de las plántulas debida aparentemente a la cosecha de hojas de las palmas de *C. readii* que son aprovechadas por las comunidades locales. Esta cosecha tuvo como consecuencia una fuerte exposición a la luz y a altas temperaturas, lo que condujo a la desecación de las plántulas. Análisis preliminares de regresión logística, han indicado que los momios que tienen de sobrevivir las plántulas bajo condiciones de alta exposición a la luz se reducen en más de ocho veces. Por esta razón los sitios que presentan una abundancia considerable de *C. readii* son ideales tanto para incrementar el reclutamiento de plántulas de *M. tibicinis* como para asegurar su sobrevivencia.

Para los individuos adultos de *M. tibicinis* se ha comparado en poblaciones con incidencia de luz contrastante (T y SB), los patrones de esfuerzo reproductivo y de limitación por polinizadores. Los resultados indican que individuos que se encuentran en sitios con poca luz, producen en promedio menos inflorescencias y de menor peso con menos flores por inflorescencia. Estos resultados sugieren que el esfuerzo reproductivo sexual está limitado en mayor proporción por recursos en sitios sombreados en comparación con plantas que se encuentran en sitios soleados. De manera adicional estas diferencias se encuentran asociadas a cambios en los patrones de crecimiento tanto de plántulas como de individuos adultos (e.g. área foliar y número de pseudobulbos) y de características como una mayor presencia de pigmentos fotosintéticos en los sitios sombreados.

En los sitios más perturbados (MB, Ch y NY) durante los tres años de estudio se ha observado una tasa de reclutamiento muy pobre a diferencia de los sitios más conservados (T, SB y U), aparentemente debido a la diferencia en densidades de los principales hospederos de *M. tibicinis*. Así,

desde el punto de vista demográfico el “cuello de botella” en las poblaciones de esta especie en las costa norte de Yucatán, parece estar determinado por la disponibilidad de hospederos más que por una baja fecundidad, ya que a pesar de la baja producción de frutos la producción de semillas es muy alta (ca 700,000 semillas/fruto).

A nivel de la comunidad vegetal se ha analizado el papel de *M. tibicinis* en la estructura del matorral costero. Este análisis en conjunto con estimaciones de la presencia o ausencia y la abundancia de *M. tibicinis*, sugieren que esta especie puede ser utilizada como especie indicadora de perturbación en la costa de Yucatán (Leirana-Alcocer & Parra-Tabla 1999).

Estructura genética: Los valores de estructura genética observados en *M. tibicinis* fueron similares a los encontrados en otras especies de orquídeas (e.g. Côté *et al* 1998, Wong & Sun 1999) (Tabla 2).

Tabla 2. Variabilidad genética en ocho poblaciones para plantas adultas (Ad) y plántulas (Pl) de *Myrmecophila tibicinis* (Orchidaceae). P=polimorfismo al 99%, Ap=alelos por locus, He= heterocigosidad esperada, Ho= heterocigosidad observada, f= índice de fijación.

Población		P	Ap	He	Ho	f
SC	A	0.667	2.000	0.284	0.007	0.977
	d					
	Pl	0.833	2.167	0.378	0.031	0.919
Ch	A	0.750	1.750	0.291	0.000	1.000
	d					
	Pl	0.400	1.800	0.189	0.000	1.000
SB	A	0.667	1.833	0.204	0.013	0.940
	d					
	Pl	0.167	1.333	0.055	0.000	1.000
T	A	0.750	2.000	0.365	0.000	1.000
	d					
	Pl	0.750	2.250	0.301	0.035	0.888

MB	A	1.000	2.333	0.493	0.032	0.936
	d					
	Pl	-	-	-	-	-
NY	A	1.000	2.667	0.422	0.034	0.920
	d					
	Pl	0.833	2.000	0.338	0.032	0.909
R	A	1.000	2.667	0.541	0.020	0.962
	d					
	Pl	0.833	2.333	0.480	0.049	0.893
U	A	0.833	2.333	0.507	0.024	0.951
	d					
	Pl	1.000	2.167	0.471	0.085	0.837

En términos de la heterocigocidad observada, el promedio tanto para plántulas como para adultos es relativamente bajo (0.024 ± 0.023 , media \pm DE). Este resultado puede ser reflejo tanto del sistema de polinización (todos los óvulos de una planta son polinizados con polen de un solo individuo), como de los patrones de reclutamiento de nuevos individuos (ver demografía).

Para la estructura genética, no se encontró un patrón claro con respecto al estadio (individuos adultos y plántulas) y/o al tamaño del fragmento donde se ubicaron las poblaciones. Es decir que en poblaciones mas pequeñas no hay menor diversidad ni hay menor variación en las plántulas como podría esperarse. Sin embargo, para algunas poblaciones se observaron diferencias notables en algunos parámetros de la estructura genética. Por ejemplo, el porcentaje de alelos polimórficos fue notablemente mayor en los individuos adultos comparado con las plántulas en cuatro poblaciones (Ch, SB, NY y R), sugiriendo cambios históricos importantes en la composición genética. De manera interesante, tres de estas cuatro poblaciones (Ch, NY y R), fueron sitios que presentaron una perturbación considerable.

Tabla 3. Estadísticos F para ocho poblaciones de *Myrmecophila tibicinis*. Se muestra el promedio y el intervalo de confianza al 95%

(Bootstrap de 5000 remuestreos). L sup= Límite superior, L inf= límite inferior.

Locus	Fis	Fit	Fst
ACPH-1	0.812	0.877	0.344
ACPH-2	1.000	1.000	0.261
LAP-1	0.877	0.894	0.143
G6PDH	0.985	0.990	0.330
PER-1	1.000	1.000	0.570
SOD	0.951	0.968	0.358
Promedio	0.941	0.961	0.344
L sup	0.989	0.994	0.461
L inf	0.880	0.914	0.237

Los estadísticos F indicaron valores altos de parentesco (Fis) y una diferenciación promedio (Fst) significativa (Tabla 3). El valor de Fit sugiere una aparente pérdida de heterocigos en las poblaciones, lo cual puede deberse al grado de aislamiento y a altos niveles de endogamia.

Los promedios para todas las poblaciones, así como para las plántulas y los individuos adultos fueron de 0.786 para el polimorfismo, de 2.024 para el número de Alelos por locus, de 0.035 para la heterosis observada y de 0.942 para el índice de fijación (Tabla 3).

Respecto al grado de aislamiento los resultados sugieren que poblaciones que se encuentran separadas por menos de 10 km, tienen las menores distancias genéticas entre sí. Sin embargo, esto no se corresponde a que poblaciones cercanas geográficamente tengan una menor distancia genética entre sí (Tabla 4).

Desde el punto de vista de la biología de la conservación, los resultados sugieren que en *M. tibicinis* es importante mantener poblaciones intermedias entre poblaciones separadas por 10 km. Actualmente el matorral costero de Yucatán esta siendo fuertemente perturbado por la construcción de casas de veraneo y no existe dentro de la legislación ambiental ningún tipo de protección en la zona. Esto a pesar de que en este tipo de vegetación existe un relativo alto grado de especies endémicas que se encuentran en la

Norma Oficial como especies en peligro de extinción (e.g. *Mammillaria gaumeri* Cactaceae y *Cocothrinax readii* Palmae) (Leirana-Alcocer en prensa).

Tabla 4. Matriz de distancias genéticas para ocho poblaciones de *Myrmecophila tibicinis* (ver texto).

	SC	SB	T	NY	R	U	MB
SB	0.32	-----					
T	0.14	0.27	-----				
NY	0.34	0.39	0.05	-----			
R	0.37	0.51	0.14	0.27	-----		
U	0.32	0.45	0.18	0.29	0.00	-----	
M	0.43	0.51	0.18	0.26	0.12	0.16	-----
B							-----
Ch	0.31	0.11	0.14	0.19	0.36	0.37	0.36

En el estado de Yucatán existen dos reservas ecológicas federales que se encuentran una en el extremo oeste (Celestún) y otra en el extremo este (Rio Lagartos) de la zona costera, no existiendo ninguna conexión entre ellas (Delfín *et al.* 1995). Nosotros sugerimos que la franja de matorral de la zona de estudio, podría ser utilizada como un importante corredor biológico entre ambas reservas.

En términos generales, los resultados hasta ahora obtenidos sugieren que en las dos especies de orquídeas estudiadas, la fragmentación del hábitat y las actividades agrícolas, modifican de manera importante varios procesos de su ecología poblacional. Sin embargo, es evidente la necesidad de llevar a cabo estudios de largo plazo que permitan hacer evaluaciones más precisas de dichos efectos en el contexto integral de la dinámica poblacional de estas especies.

Agradecimientos

Agradecemos al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (proyecto Ref.: 3076P-N) y a la Secretaría de Educación Pública por su apoyo financiero. De manera especial agradecemos a las y a los estudiantes Patricia Ancona, Azucena Canto, Miguel Carbajal, Miguel Pinkus, Ilka Ortegón y Luis Salinas, por su apoyo entusiasta en el trabajo de campo.

Literatura Citada:

- Aizen, M. A. & Feisinger, P. (1994a) *Ecology* 75: 330 - 351.
- Aizen, M. A. & Feisinger, P. (1994b) *Ecol. Appl.* 4 (2): 378 - 392.
- Andrews, J. & Gutiérrez, E. (1988) *Orquídea (Mex.)* 11: 103-130.
- Bawa, K. S., Bulluck, S., Perry, D. R., Coville, R. E., & Grayum, M. H. 1985 *Am. J. Bot.* 72: 346 - 356.
- Bawa, K.S. & Hadley, M. eds. (1990) *Reproductive ecology of tropical forest plants.* MAB, UNESCO, París.
- Bullock, S., Mooney, A. & Medina, E. eds. (1996) *Seasonally dry tropical forest.* Cambridge University Press, Cambridge.
- Bierregaard R. O., Levey, T., Kapos, V., Dos Santos, A. & Hutchings, R. (1992) *Bioscience*, 42: 859 - 866.
- Case, H., Mlodozienec, L.E. Wallace & Troy W. W. (1998) *Am. J. Bot.* 85: 1779-1786
- Delfín, G. H., Parra-Tabla, V. & Echazarreta, G. C. eds. (1995) *Conocimiento y manejo de los recursos naturales de la Península de Yucatán.* Universidad Autónoma de Yucatán. Mérida Yucatán.
- Didham, R.K., Ghazoul, J., Stork, N.E. & Davis, A.J. (1996). *TREE* 11: 255-260.
- Dirzo, R. & Miranda, A. (1991) en "Plant-animal interactions, evolutionary ecology in tropical and temperate regions", eds. Price, P.W., Lewinsohn, T.M., Fernandes, G. W. & Benson, W.W. (John Wiley & Sons, Inc.), pp. 273-288.
- Espejel, I. (1984) *Biótica* 9: 183-201.

- Feisinger, P. (1987) *Rev. Chil. His. Nat.* 60: 285 - 319
- Flores G. S., Echazarreta, C., Delfín, G. H. & Parra-Tabla, V. (1995) en "Conocimiento y manejo de los recursos naturales de la Península de Yucatán" eds. Delfín, G. H., Parra, T. V. & Echazarreta, G. C. (Universidad Autónoma de Yucatán), pp 121-138.
- Hartl, D.L. & Clark A.G. (1989). *Principles of Population Genetics*. Sinauer, Sunderland Massachusetts
- Herkert, J. R. (1994) *Ecol. Appl.* 4: 461 - 471
- Hunter, D.R. (1996). *Fundamentals of conservation biology*. Chapman & Hall. London, UK.
- Jennersten, O. (1988) *Cons. Biol.* 2: 359-365.
- Johnson, S.D. & Bond, W.J. (1992). *Oecologia*: 455-457.
- Kapos, V. (1989) *J. Trop. Ecol.*, 5: 173 - 185.
- Kareiva, P. (1987) *Nature*, 326: 388-390.
- Leirana-Alcocer, J. Jaina (en prensa).
- Leirana-Alcocer J. & Parra-Tabla, V. (1999). *J. Ar. Envs.* 41: 421-428.
- Lovejoy, T. E. Bierregaard, J. R., Rylands., Powell, A. H., Powell, G.V.N., Schubart, H. O. R. & Hays, M. B. (1986) en "Conservation biology, the science of sacarcity and diversity" ed. M. Soulé (Sinauer), pp. 257-287.
- Malo, J. E., Leirana-Alcocer, J. & Parra-Tabla, V. *Biotropica* (en prensa).
- Nei, M. (1978). *J. of Hum. Gen.* 23: 341-466
- Neiland R. & Wilcock (1998) *Am. J. Bot.* 85: 1657-1671.
- Parra-Tabla, V. & Magaña-Rueda, S. en "Tropical bees: diversity and management. Proceedings of the VI International Conference on Tropical Bees", ed. Mun, P. (IBRA) Cardif, UK, en prensa.
- Parra-Tabla, V., Vargas, C.F., Magaña-Rueda, S. & Navarro, A. (2000). *Biol. Cons.* 94:334-340.
- Piñero, D. (1994) *La ecología, las ciencias ambientales y situación ambiental en México*. Consejo Consultivo de Ciencias de la Presidencia de La República, México.
- Primack, R., Miao, S.L. & Becker, K. (1994). *Am. J. Bot.* 81: 1672-1679.
- Rico-Gray, V. & Thien, L. (1987) *Brenesia* 28: 13-24.
- Rico-Gray, V. & Thien, L. (1989) *Oecologia* 81: 487-489.
- Soulé, M. ed. (1986) *Conservation biology, the science of sacarcity and diversity*. Sinauer. Sunderland, Massachusetts.
- Swofford, D.L. & Selander R.B. (1989). *J. of Her.* 72: 281-283
- Thompson, J. (1994) *The coevolutionary process*. Chicago Press. Chicago.
- Wedel, J.F. & Weeden, N.F. (1989). en "Isozymes in Plant Biology", eds. Soltis D.E. & Soltis P.S. (Dioscorides Press), pp 5-45.
- Weir, B.S. (1996). *Genetic Data Analysis II*. Sinauer. Sunderland, Massachusetts.
- Wilcove, D.S., McLellan, Ch., & Dobson A.P. (1986) en "Conservation biology, the science of sacarcity and diversity" ed. Soulé, M.E. (Sinauer), pp 237-256.
- Wong K.C. & Sun M (1999) *Am. J. Bot.* 86: 1406-1412.