UNIVERSIDAD DE COSTA RICA
Facultad de Ciencias
Escuela de Biología

HABITOS Y BIOLOGIA DE LA REPRODUCCION DE LAS ORQUIDEAS *Ticoglossum oerstedii* (Reich) Halbinger y *Epidendrum difforme* Jacq (Orchidaceae)

Tesis para optar al Grado de
Licenciada en Biología

ILEANA MOREIRA GONZALEZ

1984

UNIVERSIDAD DE COSTA RICA

Facultad de Ciencias
Escuela de Biología

HABITOS Y BIOLOGIA DE LA REPRODUCCION DE LAS ORQUIDEAS *Ticoglossum oerstedii* (Reich) Halbinger y *Epidendrum difforme* Jacq (Orchidaceae).

Tesis para optar al Grado de
Licenciada en Biología

ILEANA MOREIRA GONZALEZ

- 1984 -

Hábitos y Biología de la reproducción de las Orquídeas *Ticoglossum oerstedii* (Reich) Halbinger y *Epidendrum difforme* Jacq (Orchidaceae)

APROBADA:

Carlos E. Valerio G., Ph.D. — Director de Tesis

Ramiro Barrantes M., Ph.D. — Miembro del Tribunal

María Eugenia Barahona C., Lic. — Miembro del Tribunal

Luis A. Fournier O., Ph.D. — Miembro del Tribunal

Jorge Mora Urpí, Ph.D. — Miembro del Tribunal

Ileana Moreira González
SUSTENTANTE

DEDICATORIA

A mi madre

A mis hermanos

AGRADECIMIENTO

Doy gracias a Dios por haber permitido la realiza-- ción de este trabajo, así como al Dr. Carlos Valerio, Director de Tesis, quien con su empeño hizo posible la ejecución del mismo. -

A los Miembros de Tribunal. -

A la Familia Mora Benavides, Al Sr. Luis Guillermo - Díaz Morales y a la Sra. Gisselle Moreira de Vega, por la ayuda prestada en la elaboración del trabajo de campo y el trabajo escrito. -

CONTENIDO

Página

1.- INTRODUCCION..... 1

2.- REVISION DE LITERATURA..... 3

Familia Orchidaceae

I. Generalidades..... 3

Estructuras vegetativas..... 3

Estructuras reproductivas..... 5

II. Polinización..... 6

Síndromes de polinización..... 7

Técnicas en ecología de la polinización..... 9

III. Fenología y Habitat..... 10

3.- MATERIALES Y METODOS..... 11

4.- RESULTADOS..... 13

Descripción de las especies utilizadas... 13

Visitantes de las flores..... 13

Habitat y Fenología..... 15

Remoción de polinios y producción de frutos (Exito Reproductivo)..... 19

5.- DISCUSION..... 26

6.- CONCLUSIONES..... 33

7.- RESUMEN..... 35

8.- BIBLIOGRAFIA..... 36

INTRODUCCION

En los bosques tropicales son evidentes las interacciones entre especies diferentes, debido a la gran diversidad floral y faunística que en ellos existe (Burger, 1980) lo que ha sido observado desde los tiempos de Darwin. La zoocoria y la polinización cruzada, mediante insectos, son los notables ejemplos de esta interdependencia entre plantas y animales. Las adaptaciones que se observan en el presente son producto de un largo proceso de evolución que ha producido modificaciones notables tanto en la flora como en la fauna (Wiebes, 1979). En lo que se refiere a polinización, algunas flores han variado evolutivamente su forma, su coloración y producen aromas asociados a la producción de néctar logrando así atraer aves como colibríes y varios grupos de insectos; como abejas y mariposas que son los polinizadores más comunes (Dodson, 1965; Janzen, Uries, Gladstone, Higgins y Lewinsohn, 1980).

Entre las orquídeas se encuentran notables casos de modificaciones florales lo que ha estimulado la realización de numerosos estudios, evaluando en ellos los visitantes, las modificaciones de las flores y otros aspectos. Solo Janzen (1981), Schemske (1980) y Hogan (1983), han enfocado el problema de la polinización desde el punto de vista de éxito reproductivo, entendiéndose por éste la relación entre número de flores y el número de frutos producidos.

Algunos miembros de la familia Orchidaceae, debido

a su valor ornamental, son usados para producción de híbridos en laboratorio, y sometidos a polinización artificial en viveros, pero se ignora el mecanismo de polinización cruzada en su ambiente natural, lo que impide evaluar su éxito reproductivo.

Este estudio tiene como objetivo evaluar la eficiencia de la polinización en dos especies de orquídeas en condiciones naturales, con el propósito de contribuir a llenar el gran vacío de conocimiento que existe en este campo. Los datos obtenidos pueden tener uso futuro en las investigaciones aplicadas en invernaderos de orquídeas.

-ooOoo-

REVISION DE LITERATURA

FAMILIA ORCHIDACEAE

I. Generalidades:

Esta familia presenta el mayor número de especies entre las angiospermas y se calcula que cerca de un 10% de las plantas superiores se encuentran comprendidas en ella. El cálculo fluctúa entre 17000 y 35000 especies (Garay, 1974; Pijl y Dodson, 1969) agrupadas entre 650 y 900 géneros. Entre los géneros con mayor diversidad están, Bulbophylum (2000 spp) Dendrobium (1600 spp) Pleurothallis (1000 spp) y el complejo Epidendrum (1000 spp) (Walter, 1979). En Costa Rica esta familia es la más numerosa entre las angiospermas, con 1100 especies agrupadas entre 125 a 130 géneros según Janzen (1983) y 150 géneros según Mora y León (1984, preparación).

Raven, Evert y Curtis (1978) consideran que las orquídeas se originaron hace cerca de 120 millones de años.

Como grupo, las orquídeas muestran una gran variabilidad en formas, con respecto a raíces, tallos y hojas lo cual les ayuda a competir con otras plantas y, por ende, vivir en los más diversos ambientes (Walter, 1979).

Estructuras vegetativas

Raíces:

Tanto en las especies epífitas como en las terrestres las raíces son adventicias (se originan del tallo) y

están asociadas con hongos basidiomicetes endomicorrízicos en algunos casos sumamente específicos (Walter, 1979). No se disponde de información sobre la presencia de los hongos endomicorrízicos en las especies de Costa Rica (Janzen, 1983).

Las raíces de epífitas presentan un tejido especializado que se conoce como velamen y consiste en una epidermis pluriestratificada cuyas células tienen funciones de absorbción y de protección (Esau, 1977; Janzen, 1983; Raven, Evert y Curtis, 1978). Esto es muy importante en plantas que dependen para su nutrición de las lluvias periódicas nieblas y escorrentía de troncos y ramajes (Esau, 1977).

Tallos:

Es uno de los órganos vegetativos que sufre más modificaciones, en la mayoría de las especies epífitas el tallo almacena agua y nutrimentos por lo que puede aparecer abultado y se les llama pseudobulbo. Estos pueden estar formados por un solo entrenudo (como Oncidium y Brassia) o por varios (como Dendrobium) y son de tamaño y forma muy variados (Walter, 1979; Rivera, 1980).

Hojas:

Las hojas son simples y en las especies terrestres generalmente las hojas son membranosas y delgadas, propensas al ataque por insectos. Por el contrario, en la mayoría de las epífitas las hojas son gruesas, con una cutícula de cierto espesor e impregnada de ceras lo que permite resistir no sólo la depredación por insectos, sino los fuertes vientos secos. Algunas de las especies que habitan en zonas cálidas poseen hojas casi cilíndricas (Por ejemplo Brassavola nodosa) para reducir la relación superficie/volumen y así evitar el sobrecalentamiento y la deshidratación (Walter, 1979; Schemske, 1980).

Estructuras reproductivas

Flores:

La flor presenta tres sépalos petaloides, tres pétalos, uno de ellos modificados para formar el labelo, seis estambres (3,4, ó 5 de ellos eliminados durante la evolución) y tres carpelos unidos formando el ovario (Walter, 1979). Las flores en su mayoría son bisexuales zigomórficas, de morfología variable según la especie y a veces hay variaciones intraespecíficas. Una excepción la constituyen las flores unisexuales de Catasetum en las cuales según las condiciones ambientales se pueden producir flores perfectas o flores imperfectas (Janzen, 1981). Los sépalos son por lo general órganos sin clorófila y le sirven junto con los pétalos para atracción de polinizadores y protección de las partes sexuales. El labelo difiere en forma, tamaño, color y fragancia de los otros pétalos y es el elemento característico de la forma y simetría floral. Se considera que en algunas especies funciona como plataforma de aterrizaje para los insectos visitantes. La mayoría de las especies de orquídeas por la posición del labelo presentan flor resupinada y aunque el fenómeno es genético, se ve influenciado por factores como luz, peso de las flores, fuerza de gravedad (Faegri y Pijl,1979)

En los géneros más derivados las partes masculinas y femeninas se fusionan formando la columna, que a veces posee una única antera terminal (Walter, 1979) y tres estigmas pegajosos unidos frente al labelo. La antera y los estigmas están separados por una estructura llamada rostelo que funciona como una barrera, evitando la autopolinización (Rivera, 1980). A veces el labelo se fusiona con la columna parcial o totalmente como sucede en Epidendrum

El polen en las especies de orquídeas más primitivas

se presentan en forma granular y pueden agruparse en la antera del estambre como sucede en la mayoría de las angiospermas; pero en las más derivadas se fusionan en masas llamadas polinios, capaces de adherirse a los polinizadores. El polinio se adhiere al vector por medio de una estructura especializada llamada caudícula que produce vicina (sustancia viscosa para la adhesión). En algunas especies, las caudículas están unidas mediante un filamento llamado estípite al viscidio, una región muy especializada del rostelo, capaz de desprenderse y adherirse al vector.

En las especies con estípite el conjunto de polinio, caudícula, estípite y viscidio recibe el nombre de polinario. Nótese que el viscidio es una estructura femenina, la caudícula y el polinario son masculinas y el estípite es bisexual. El polinio adherido a un vector viaja a otra flor y al entrar en contacto con la superficie estigmática, también adhesiva las caudículas ceden y se rompen liberando el polinio mientras que los restos de las caudículas quedan en el cuerpo del vector.

II. Polinización:

La gran mayoría de las especies de orquídeas son capaces de reproducirse vegetativamente en forma eficiente, sin embargo la reproducción sexual tiene importancia primordial ya que, como en todos los grupos de plantas superiores, produce un incremento en la variabilidad de la descendencia de los individuos (William, 1975). Este fenómeno se ha favorecido por medio de un proceso de "retroalimentación positiva", al ser la variabilidad la materia prima sobre la cual actúan los procesos de selección.

Dentro de las plantas con flores existe una amplia va

riedad de sistemas de polinización, que van desde la anemofilia hasta las relaciones estrechas y obligatorias con polinizadores específicos; como en Ficus (Moraceae), (Wiebes, 1979) y Yucca (Agavaceae) (Proctor y Yeo, 1979). Las plantas ven limitado su desplazamiento a un ámbito no mayor que el de sus polinizadores que son por decirlo así los órganos copuladores de la planta (Baker y Hurd, 1968)

La anemofilia es más eficiente en las especies de las primeras etapas de los procesos de sucesión vegetal especialmente en xeroseres, porque las plantas van a estar más expuestas a la acción de los vientos. En los bosques, este tipo de polinización cede terreno en favor de los sistemas que involucran insectos u otros grupos de visitantes de flores. La constancia del polinizador a la especie, depende de la atracción de las flores (aroma, coloración, morfología) y de la recompensa que recibe por visita. La utilización de un mismo polinizador por dos especies que están en floración simultánea, implica competencia por ese polinizador (Janzen, 1967) y el riesgo de una polinización interespecífica no viable dado que el polinizador no sería constante a una especie (Levin y Anderson, 1970; Baker y Hurd, 1968).

a.-) Síndromes de polinización:

Un síndrome de polinización es un conjunto de características o peculiaridades florales que aparecen juntas en una flor, con el fin de atraer polinizadores aunque cualquiera de esas características pueden a veces presentarse solas, Faegri y Pijl (1979) describen síndromes para la atracción de las aves (ornitofilia), de mariposas diurnas y nocturnas, hymemópteros y dípteros que se dan en especies de la familia Orchidacease. A continuación se detalla el síndrome de mariposas nocturnas por ser per

tinente al presente estudio:

1.- Antesis nocturna.
2.- Débilmente zigomórficas.
3.- Area de aterrizaje (labelo) curvado hacia atrás o hacia arriba, dividido a veces finamente en sus márgenes y profundamente seccionado.
4.- Color blanco, crena o verdoso (cuando es verdoso no tiene función de atracción).
5.- Olor dulzón muy fuerte.
6.- Néctar abundante, muy escondido en tubos angostos.
7.- Ausencia de guías de color para néctar (la guía se reemplaza por la forma de la flor o por puntos indicadores del centro, a veces hay surcos o guías mecánicas para la proboscis.
8.- Posición horizontal o colgante (raramente erecta).
9.- Organos sexuales resaltan hacia adelante y las anteras versátiles.

Se debe señalar como estrategia adicional en orquídeas la evolución de los sexos separados por barreras físicas o temporales, como un esfuerzo para evitar el entrecruzamiento (Wilson, 1966).

Se han realizado estudios sobre la biología de los vectores en Catasetum maculatum, donde se marcaron abejas euglosinas estudianto los habitats que utilizan los machos Visitan orquídeas con el único fin de extraer principios químicos que les servirán de feromonas sexuales, pero obtienen néctar para su alimentación de otros grupos de plantas y utilizan otras áreas para cortejar (Janzen, Uries, Gladstone, Higgins, Lwinsohn, 1980). En Aplectrum hyemale Hogan (1983) evaluó el número de visitantes de las flores y su comportamiento. Todos los estudios de este tipo en comunidades naturales indican que la polinización cruzada conlleva a una coevolución de plantas y vectores (Parrish, 1978).

Las plantas sincronizan su floración con los picos de abundancia de los vectores, siendo así mayor la probabilidad de polinización (Boyden, 1982). El hecho de que las flores se cierren o pierdan su atracción inmediatamente después de la antesis reduce las presiones de especies simpátricas compitiendo por los polinizadores (Beattie, A; Breedlove, D y Ehrlich, P, 1973).

b.- Técnicas en ecología de la polinización.

Las observaciones directas son de primordial importancia cuando se está trabajando con polinización para determinar la frecuencia de visitas de los vectores, la hora y las condiciones climáticas que afectan su actividad. Muchos polinizadores son diurnos y fácilmente observables pero también es importante el análisis de los visitantes nocturnos para los que se requieren trampas de luz y otros métodos indirectos para conocerlos (Hogan, 1983). Otros investigadores le dan gran importancia a la forma de polinio, las características químicas del néctar y los mecanismos de atracción por parte de la flor (Dodson, Dressler, Hills, Adams y Williams, 1969; Dressler, 1977; Faegri y Pijl, 1979). Las abejas euglosinas son atraídas por fragancias muy específicas hasta el punto de que se puede estudiar la actividad de estos polinizadores sin que hayan flores, utilizando sustancias químicas volátiles como eucaliptol, eugenol y salicato de metilo (Dressler, 1976). Algunos autores han identificado otras sustancias volátiles que emanan de las flores, como las hormonas que juegan un papel primordial en el estigma para el proceso de postpolinización (Kugler, 1936; Dodson, Dressler, Hills, Adams y Williams, 1969; Strauss y Ardith, 1982).

Todos estos parámetros citados, son instrumento eficaz en los análisis ecológicos de la polinización, sin

embargo, actualmente esto está siendo evaluado desde el punto de vista de éxito reproductivo relacionado con el gasto energético de la especie en la producción de flores. Para la realización de estos estudios generalmente se toma en cuenta el número de flores producidas por inflorescencia, número de frutos obtenidos y remoción de polinios, (Pijl y Dodson, 1969; Stiles, 1979; Heinrich, 1980; Janzen, 1980; Schemske, 1980 y Hogan, 1983).

III. Fenología y habitat:

Una vez originada una nueva entidad específica o infraespecífica ésta tiende a ampliar su área ocupando las zonas que le sean ecológicamente adecuadas. El ritmo de ampliación del área y su total extensión dependerán de factores diversos, unos intrínsecos y otros extrínsecos que puedan ser favorables o adversos para la especie (Cabrera y Willink, 1973).

Entre los factores extrínsecos pueden encontrarse los geográficos, edáficos y el más significativo para las plantas, el climático. Cada especie requiere condiciones especiales de temperatura, luz y humedad para germinar, crecer, florecer y fructificar. Cuando los factores climáticos exceden su grado de tolerancia se tornan limitantes para su expansión territorial. Para analizar el habitat de las orquídeas epífitas, hay que tomar en cuenta su distribución vertical en los troncos, estableciendo una secuencia de niveles demarcados por las variables que se dan en el árbol que les sirve de hospedero. En este microambiente se dan cambios muy pequeños pero significativos en la distribución en tronco, ramas y horquetas (Bertsh, 1977).

-ooOoo-

MATERIALES Y METODOS

La población estudiada de Ticoglossum oerstedii se localizó en Cinco Esquinas de Carrizal de Alajuela a una altura de 1.800 metros sobre el nivel del mar (Bosque muy húmedo de montano bajo, según Holdridge, 1979), en una área de 7 héctáreas de bosque raleado con una pendiente de 60º; en árboles de Oreopanax pittieri (cacho de venado), Ehretia sp (raspa guacal), Erythrina poeppigiana (poró), Maurea Heterophylla (manguillo) y Cestrum spp (zorrillo) de una altura promedio de 6 m. (ámbito 4-15 m). Se estudiaron tres periódos de floración: Diciembre 81 a enero 82, diciembre 82 a enero 83 y diciembre 83 a enero 84.

Las poblaciones estudiadas de Epidendrum difforme se encuentran situadas en Granadilla de Curridabat a una altura de 1.350 m. (Bosque premontano muy húmedo, según Holdridge, 1979) y en la Ciudad Universitaria Rodrigo Facio a 1.250 m. (Bosque húmedo de premontano). Se observó floración del periódo de julio 1982 a octubre de ese mismo año. Esta especie se encontró en sustratos muy variados como Casuarina equisetifolia, Acnistus arborescens, Ficus spp, y Erythrina poeppigiana, con altura promedio de 14 m. (ámbito 8 a 25 m.).

Durante el proceso de floración se identificó cada inflorescencia producida con una letra, escrita con tinta indeleble en la hoja correspondiente y cada flor con un número escrito en la región del ovario. En total se marcaron 227 flores de T. oerstedii y 232 flores de E. difforme Se visitó las zonas cada semana durante todo el proceso

de floración y se observó cada flor para determinar si el polinio había sido removido. La remoción de polinio se usó como indicador de visita del polinizador. En las observaciones diurnas se utilizaron binóculos (7 x 35) para detectar posibles polinizadores y redes entomológicas para su captura. De noche se instalaron trampas de luz ultravioleta (Westinghouse) para capturar los posibles visitantes.

Se realizó un análisis de frecuencia de plantas con relación a los puntos cardinales, con el propósito de estimar la importancia del viento y la humedad en la distribución. En cada árbol incluído en la muestra se determinaron los puntos cardinales con una brújula (modelo 733) y se realizó el conteo de epífitas.

Se estudió la distribución de plantas por altura en el tronco para determinar si existía preferencia por altura. En el caso de E.difforme se realizó un censo adicional para relacionar la producción de frutos con la altura sobre el tronco.

Los datos recolectados sobre eficiencia reproductiva (ERO, éxito reproductivo observado), se trataron estadísticamente con el método propuesto por Schemske (1980), para determinar si la visita de polinizadores está relacionada con el número de flores por inflorescencia o si ésta depende de la producción de frutos. La remoción de polinios se consideró indicativo de la visita de un polinizador. Se confeccionaron cuadros valorando cada inflorescencia como unidad, para determinar si hay remoción de polinio y si se produce fruto en alguna de sus flores. Se calcularon los porcentajes de inflorescencias malogradas, de remoción de polinios sin fruto, de producción de fruto sin remoción de polinios y remoción de polinios y producción de frutos. Se analiza mediante la prueba de Chi -

cuadrado el total de flores malogradas, polinios removi-- dos y frutos producidos para determinar si hay comporta-- mientos diferentes en las dos especies estudiadas. -

Para el presente trabajo se usará la siguiente termi nología en el análisis estadístico: -

Se entiende por inflorescencia malograda (im) aquella cuyas flores no fueron visitadas por polinizadores ni pro dujeron frutos, inflorescencia con éxito masculino (iem)- indica que hubo remoción de polinios pero no se produjo - fruto, éxito femenino (ief) es la condición en que se pro dujo fruto sin que hubiese remoción de polinios y el éxi- to total (iet) lo lograron aquellas inflorescencias en - donde hubo remoción de polinio en algunas de las flores y producción de uno o más frutos. El cuadro 5 se elaboró - tomando el número total de flores con polinios removidos (fem) y el total de flores que produjeron fruto (fef), - calculando el porcentaje para cada una de las categorías de tamaño de inflorescencia, lo que constituye el éxito reproductivo neto (ERN). El valor teórico esperado (ERE) se calculó dividiendo cada valor observado (ERN) entre - el porcentaje correspondiente a inflorescencia de una - flor. -

-ooOoo-

RESULTADOS

Descripción de las especies utilizadas:

Ticoglossum oerstedii: Pequeñas epífitas de rizoma corto (3 cm. de altura). Flores blancas fragantes de 4 a 5 cm de diámetro, de 3 a 5 por inflorescencia. Pétalos oblongo abovado a elíptico oblongos. Columna gruesa, corta, antera blanca casi diforme. Estigma orbicular-pentagonal de unos 3.5 mm de diámetro, en frente de la columna la epidermis forma un mechón de pelos unicelulares y delante del callo el disco lleva una mancha de color amarillo-anaranjado. Polinario con dos polinios amarillos de 1.6 mm. de largo y 0.6 mm de ancho, su floración se efectúa durante todo el año, pero los meses más comunes son noviembre enero abril-junio y agosto-setiembre. Se distribuye en las montañas altas de Costa Rica (1700 a 3000 m. de altura) Halbinger, 1982).

Epidendrum difforme: Epífitas con tallos de 50 cm de altura tallo fractiflexo y las hojas equitantes, flores pequeñas de color amarillo verdoso con aroma nocturno, de 1 a 11 flores por inflorescencia. Nativa de Centro y Sur América adaptado a muchos habitats y común en zonas altas. Florece entre junio y setiembre (Verbeek, 1979).

Visitantes de las flores:

Para T. oerstedii no se logró determinar ningún tipo de visitante, pese a lo prolongado de las observaciones y al porcentaje relativamente alto de flores con polinio re

movido.

Para E. difforme solo 53 de 232 flores observadas (22,8%) fueron visitadas por polinizadores, mientras que en T. oerstedii 55 de 227, presentaron este fenómeno (24,22 %) (cuadros 3 y 4).

En E. difforme se observó un chinche de la familia Coreidae (Hemíptera) que caminaba sobre los pétalos de las flores de ésta especie, portando en su proboscis un par de polinios adheridos . Además se capturó una mariposa nocturna de la familia Geometridae (Lepidoptera), portando también un par de polinios de la misma especie adheridos a su cabeza. El análisis de estos polinios demostraron pertenecer a alguna flor de E. difforme.

Habitat y fenología:

En el cuadro N. 1 se presentan los datos de campo sobre la distribución vertical de las orquídeas en los árboles. Nótese que las plantas de T. oerstedii prefieren alturas comprendidas entre 2 y 4 metros, no aparecen a alturas mayores de 10 metros, mientras que E. difforme, habita preferentemente entre los 10 y 12 metros. Esto se aprecia muy claramente en la figura 1.

Con relación a la distribución de plantas por puntos cardinales (cuadro 2) se notó en T. oerstedii una tendencia a ocupar el lado sur de los troncos (X^2 = 20,49, significativo, p Mayor 0,01) mientras que en E. difforme hay una leve tendencia a ocupar el lado norte (X^2 = 15,62 significativa, p Mayor 0,01).

La prueba se planteó así:

H_o: No hay diferencia significativa entre el número de plantas por punto cardinal.

H : Hay diferencia significativa entre el número de

- plantas por punto cardinal. -

Las plantas de T. oerstedii florecieron en los meses de diciembre, a principios de febrero (1981-1984) y E. difforme de agosto a octubre (1982-1983).

-ooOoo-

CUADRO 1

Distribución vertical de plantas de Ticoglossum oerstedii en Cinco Esquinas de Carrizal de Alajuela y Epidendrum difforme en la Ciudad Universitaria Rodrigo Facio (Valores de porcentaje entre paréntesis).

Intervalo	T. oerstedii	E. difforme
0-1,99	3 (2,00)	3 (1,60)
2-3,99	75 (50,oo)	11 (3,90)
4-5,99	47 (31,33)	41 (14,53)
6-7,99	17 (11,33)	39 (13,82)
8-9,99	8 (5,33)	30 (10,63)
10-11,99	0	64 (22,69)
12-13,99	0	32 (11,34)
14-15,99	0	46 (16,31)
16-17,99	0	13 (4,60)
18-19,99	0	3 (1,60)
TOTAL	150	282

-ooOoo-

CUADRO 2

Distribución de plantas por puntos cardinales de *Ticoglossum oerstedii* y *Epidendrum difforme*.

ORIENTACION	PLANTAS	
	T. oerstedii	*E. difforme*
Este	39	52
Oeste	30	31
Norte	24	71
Sur	61	51
TOTAL	154	205
X^2	20.49	15.62

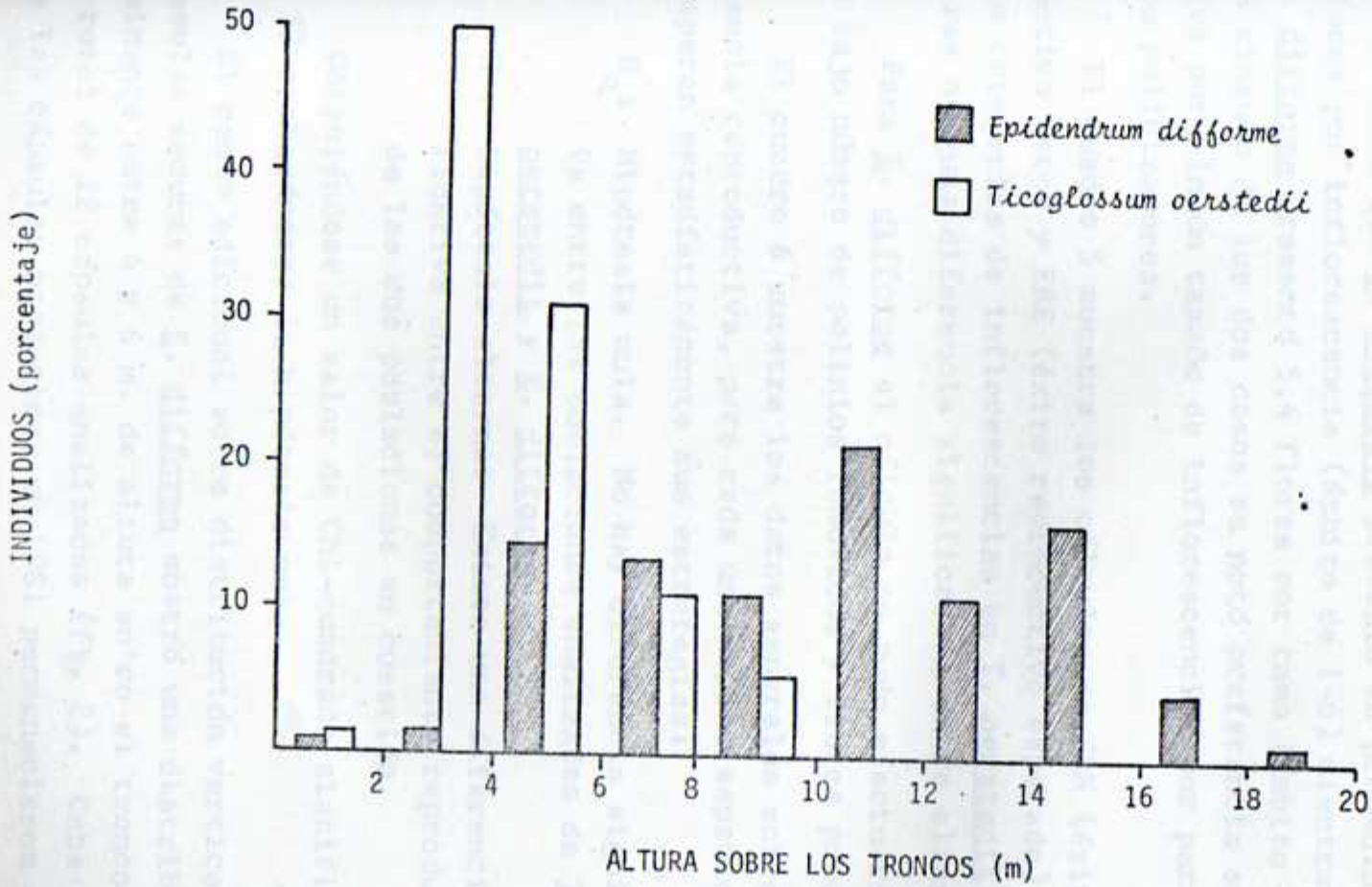

Fig. 1: Distribución vertical vrs número de individuos (porcentaje) de *Epidendrum difforme* y *Ticoglossum oerstedii*.

Remoción de polinios y producción de frutos (Exito reproductivo):

Las observaciones sobre el éxito reproductivo (ERN) de las dos especies se presentan en los cuadros 3 y 4, se encontró que T. oerstedii presentó en promedio, 2,3 flores por inflorescencia (ámbito de 1-6) mientras que E. difforme presentó 5,4 flores por ramo (ámbito 1-11). En ninguno de los dos casos se notó preferencia significativa por ningún tamaño de inflorescencia, por parte de los polinizadores.

El cuadro 5 muestra los cálculos de ERN (éxito reproductivo neto) y ERE (éxito reproductivo esperado), en cuatro categorías de inflorescencias en T. oerstedii, sin notarse ninguna diferencia significativa entre ellas.

Para E. difforme el cálculo no pudo efectuarse dado el bajo número de polinios removidos y frutos producidos.

El cuadro 6 muestra los datos generales sobre eficiencia reproductiva, para cada una de las especies y se comparan estadísticamente sus estrategias:

H_o: Hipótesis nula. No hay diferencia significativa entre las poblaciones analizadas de T. oerstedii y E. difforme.

H : Hipótesis alterna. Existe una diferencia significativa entre el comportamiento reproductivo de las dos poblaciones en cuestión.

Obteniéndose un valor de Chi-cuadrado significativo al 5% rechazándose la hipótesis nula.

El censo adicional sobre distribución vertical de cápsulas maduras de E. difforme mostró una distribución dominante entre 4 y 6 m. de altura sobre el tronco para un total de 22 cápsulas analizadas (fig. 2). Cabe anotar que las cápsulas producidas en 1981 permanecieron cerra--

das hasta el periódo agosto-setiembre de 1983.

-ooOoo-

Cuadro 3

Remoción de polinios y producción de frutos en inflorescencias de Ticoglossum oerstedii. - Los valores entre paréntesis corresponden a porcentajes

	Categorías: FLORES/INFLORESCENCIA					
-	1	2	3	4	6	TOTAL
im	9 (60.00)	24 (54.54)	19 (55.88)	1 (25.00)	1 (100)	54
em sin ef	3 (20.00)	5 (11.36)	1 (2.94)	1 (25.00)	0	10
ef,sin em	1 (6.66)	3 (6.81)	2 (5.88)	0	0	6
et	2 (13.33)	12 (27.27)	12 (35.29)	2 (50.00)	0	28
Número de inflorescencias	15	44	34	4	1	98
Número total de flores	15	88	102	16	6	227

No fueron observadas inflorescencias compuestas por cinco flores. -

im = inflorescencias malogradas -

em = inflorescencias con polinios removidos. -

ef = inflorescencias que produjeron frutos. -

et = inflorescencias con polinios removidos y producción de frutos. -

-ooOoo-

CUADRO 4

Remoción de polinios y producción de frutos en inflorescencias de *Epidendrum difforme*. Los valores entre paréntisis corresponden a porcentajes.

	Categorías: FLORES/INFLORESCENCIA										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	11	TOTAL
im	1 (100)	1 (25.00)	2 (100)	8 (88.88)	4 (80.00)	8 (88.88)	6 (100)	1 (20.00)	1 (100)	1 (100)	29
em, sin ef	0	3 (75.00)	0	1 (11.12)	1 (20.00)	0	0	4 (80.00)	0	0	9
ef, sin em	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
et	0	0	0	0	0	1 (11.12)	0	0	0	0	1
Número de inflorescencias.	1	4	2	9	5	9	6	5	1	1	43
Número total de flores.	1	8	4	36	25	54	42	40	9	11	232

\- No fueron observadas inflorescencias compuestas por diez flores

im = inflorescencias malogradas.

em = inflorescencias con polinios removidos.

ef = inflorescencias que produjeron frutos.

et = inflorescencias con polinios removidos y frutos producidos.

-ooOoo-

CUADRO 5

Flores visitadas y producción de frutos de *Ticoglossum oerstedii* indicando los valores de éxito reproductivo neto (ERN) y éxito reproductivo esperado (ERE).

	Categoría: FLORES/INFLORESCENCIA											
	1			2			3			4		
	#	ERN	ERE	#	ERN	ERE	#	ERN	ERE	#	ERN	ERE
fem	5	0.33	1	25	0.28	0.84	19	0.18	0.54	6	0.32	0.97
fef	2	0.13	1	19	0.21	1.61	21	0.20	1.53	6	0.37	2.84

: Número total de flores.

fem: Flores con éxito masculino (polinios removidos).

fef: Flores con éxito femenino (fruto producido).

NOTA: En la única inflorescencia de seis flores no hubo remoción de polinio ni se produjo frutos.

-ooOoo-

CUADRO 6

Número total de flores malogradas (fm), flores con éxito masculino (fem) y flores que produjeron frutos (fef), para las especies *Ticoglossum oerstedii* y *Epidendrum difforme*, comparadas mediante la prueba de Chi-cuadrado.

	fm	fem,sin fef	fef,sin fem	fem-fef
E. difforme	179	47	0	6
T. oerstedii	161	18	11	37
Valor Chi-cuadrado	49.06	Grados de Libertad	3	

-ooOoo-

CUADRO 7

Distribución vertical de cápsulas de *Epidendrum difforme* en los árboles muestreados en la Ciudad Universitaria Rodrigo Facio

INTERVALO	CAPSULAS
0- 1.99	0
2- 3.99	2
4- 5.99	7
6- 7.99	3
8- 9.99	0
10-11.99	3
12-13.99	2
14-15.99	3
16-17.99	1
18-19.99	1

-ooOoo-

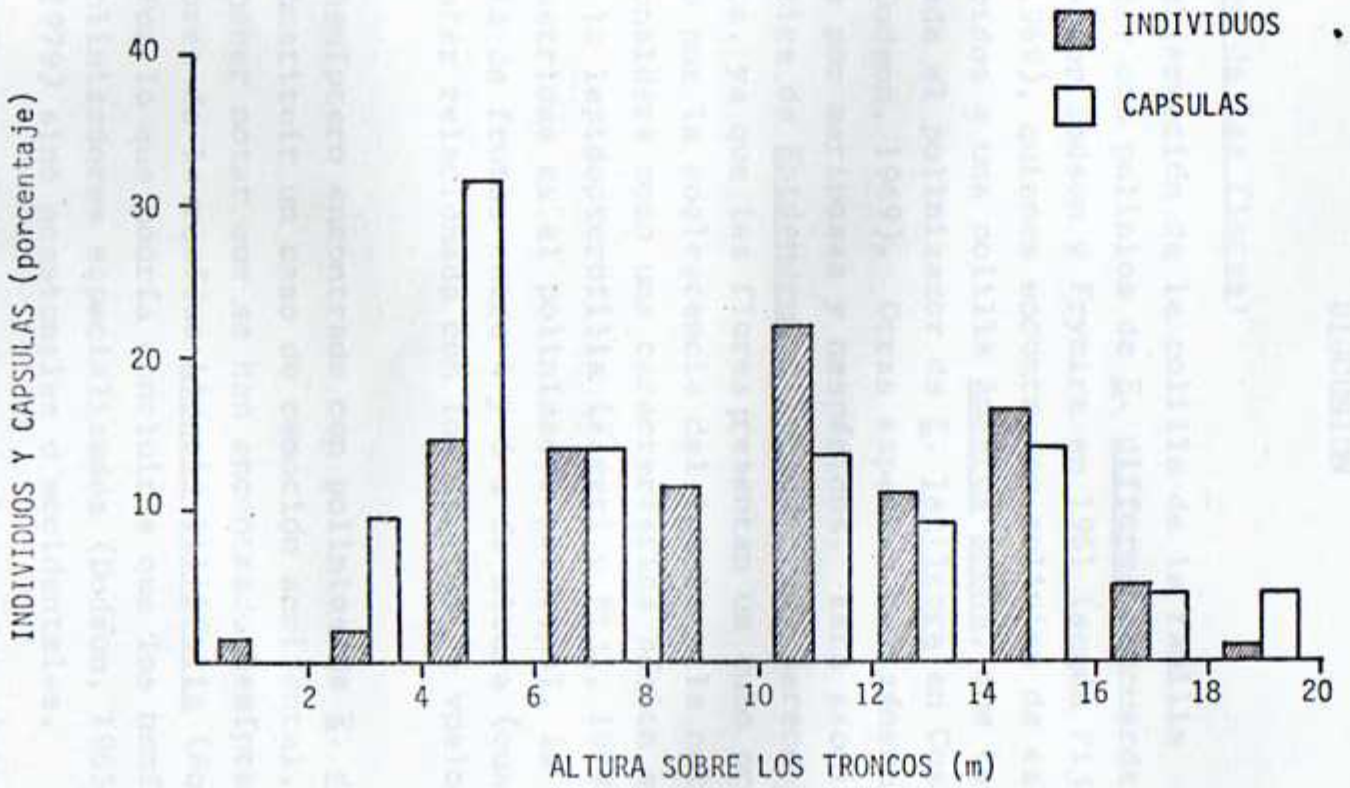

Fig. 2: Distribución vertical de plantas y frutos de *Epidendrum difforme* en una población de la ciudad universitaria Rodrigo Facio.

DISCUSION

Visitantes de las flores:

La observación de la polilla de la familia Geometridae con polinios de E. difforme concuerda con lo observado por Dodson y Frymire en 1961 (según Pijl y Dodson, 1969), quienes encontraron polinios de esta especie adheridos a una polilla Amastus acona, que también es considerada el polinizador de E. latilabre en Costa Rica (Pijl y Dodson, 1969). Otras especies del género son polinizadas por mariposas y hespéridos. Esta asociación entre especies de Epidendrum y lepidópteros parece ser muy específica, ya que las flores presentan un tubo profundo aumentado por la coalescencia del labelo y la columna, lo que se considera como una característica básica en el síndrome de la lepidopterofilia (Faegri y Pijl, 1979). Si esta Geometridae es el polinizador principal, la mayor frecuencia de frutos entre 4 y 6 m de altura (cuadro 7) podría estar relacionada con los hábitos de vuelo de la polilla.

El hemíptero encontrado con polinios de E. difforme podría constituir un caso de remoción accidental, pero hay que hacer notar que se han encontrado hemípteros visitando flores de la orquídea Liparis liliifolia (Robertson, 1928). Por lo que podría concluirse que los hemípteros no son polinizadores especializados (Dodson, 1965;Faegri y Pijl, 1979) sino ocasionales o accidentales.

Para T. oerstedii no fueron observados visitantes,

sin embargo si se toma en cuenta al síndrome que presenta la flor, el polinizador debe ser nocturno (Halbinger, 1982; Faegri y Pijl, 1979) y no es atraído por luz ultravioleta porque no se logró capturar en las trampas usadas para ese fin.

Según Chacón (1984) al estar la zona en las montañas que rodean el Valle Central, la cantidad de luz que se desprende de la ciudad por las noches, hace que todos los insectos voladores nocturnos tiendan a venirse hacia la zona con mayor intensidad lumínica, disminuyendo la probabilidad de capturarlos con trampas de luz en el área de estudio.

Fenología y Habitat:

Se encontró que el habitat preferido por T. oerstedii son árboles dispersos en zonas de bosque raleado o crecimiento sencundario en la formación de Bosque de Montano Bajo (Holdridge, 1979). El 50% de los individuos se encuentran entre 2 y 4 m., algunos alcanzan alturas hasta de 10 metros (fig.1). Uno de los factores que sin duda intervienen en limitar la distribución vertical de esta especie es la altura misma de los hospederos.

Es de anotar que la mayor densidad de población de esta especie (81,33% de las plantas) se encuentran entre 2 y 6 metros, que corresponden aproximadamente a la altura media de los árboles analizados. Esta alta densidad

---

Chacón, I. Captura de insectos nocturnos. Museo Nacional de Costa Rica. Comunicación Personal. 1984.

de población en el ámbito de altura antes mencionado, coincide con los estudios en bromeliáceas, donde la mayor densidad y número de especies se localizan en las zonas intermedias del tronco en las cuales se dan las condiciones y combinaciones de temperatura, humedad e iluminación óptimas para el aprovechamiento eficiente de los nutrientes disponibles en este nivel (Bertsch, 1977). La distribución es una adaptación secundaria como respuesta a la competencia por espacio que las epífitas han desarrollado con éxito, sobre todo en las regiones tropicales (Benzing 1973).

Para E. difforme, la distribución vertical en el árbol varió de 1 a 20 m., encontrándose la mayoría de estas plantas (22,7%) entre 10 y 12 metros (fig. 1), correspondiendo dicha altura al punto medio del ámbito de distribución, acorde a lo afirmado por Bertsch (1977).

En cuanto a orientación de las plantas en los troncos, se encontró que para ambas poblaciones, la distribución está afectada por factores que impiden que la fijación de las plantas ocurra estrictamente al azar, Cabrera y Willink (1973) mencionan la gran influencia del alisio que hace que la mayor densidad de población en epífitas se oriente hacia el NE; Janzen (1983) también lo afirma específicamente para orquídeas. La ligera tendencia de T. oerstedii a ocupar el lado sur y la de E. difforme a ocupar el lado norte (cuadro 2) está posiblemente relacionada no con el viento sino con la intensidad de luz, ya que en las poblaciones analizadas la pendiente desciende en esos sentidos.

El viento dominante en cada una de las zonas, es un factor muy importante, porque influye en la fijación de las semillas en el árbol para germinar (Cabrera y Willink

1973). Sin embargo factores tales como la irregularidad de la corteza que favorece el anclaje, la germinación y el crecimiento de la especie en el árbol (Hazen, 1966), también son dignos de tomarse en cuenta, aunque el fenómeno de dispersión se efectúa al azar eliminándose aquellos que no encontraron el hábitat óptimo para crecer (Smith, 1964).

Exito reproductivo:

Se ha observado una tendencia a lograr una relación más específica entre flor y polinizador, de tal modo, que la planta pueda atraer al polinizador y satisfacer sus necesidades de alimento con un mínimo gasto de energía. Por lo tanto, si la planta invierte energía en producir un gran número de flores por inflorescencia, para lograr una mayor eficiencia se esperaría que en inflorescencias con un mayor número de flores, la probabilidad de fracaso reproductivo sea menor (Heinrich y Raven, 1972; Heinrich, 1975; Schemske, 1980).

En T. oerstedii los datos no revelan ninguna relación entre el número de flores por ramo y el número de inflorescencias con polinios removidos, aunque se percibe una ligera tendencia a aumentar el porcentaje de éxito total conforme aumenta el número de flores por inflorescencia. Sin embargo al aparecer una inflorescencia con 6 flores sin remoción de polinio ni fruto producido, esta tendencia disminuye (cuadro 3). En cambio para E. difforme la relación entre tamaño de la inflorescencia y visita de polinizadores, es aún más vaga, ya que la actividad del polinizador fué muy baja hasta el punto que solo un 22,8% de las flores analizadas fueron visitadas (cuadro 4), ésto sugiere que estas poblaciones podrían estar adaptadas a una baja tasa de producción de frutos, tal vez, compen-

sada por un elevado número de semillas por cápsula o por otra estrategia reproductiva que compense esta aparente deficiencia. En otras zonas dentro del ámbito de distribución de esta especie, se ha observado una mayor tasa de producción de frutos, (Mora, 1983), pero no se ha determinado el número de flores que se produjeron para dar esos frutos y establecer así, una relación de éxito reproductivo.

El polinizador es probablemente el factor más importante en la producción de frutos (Schemske, 1980) aunque también influyen otros como la competencia por nutrimentos entre las flores de una inflorescencia (Percival, 1979).

El cuadro 5 muestra que los valores esperados así como los observados no muestran ninguna tendencia de que al aumentar el número de flores por inflorescencia aumente el número de frutos. Sin embargo en las inflorescencias de 4 flores se presenta un mayor porcentaje de polinios removidos y de frutos producidos y en general el valor esperado dista mucho de lo observado.

El análisis realizado por Schemske (1980) en Brassavola nodosa mostró que entre mayor sea el número de flores por inflorescencia mayor será la probabilidad de éxito total (et), por lo tanto se espera un mayor éxito en aquellas especies que tienen como patrón producir un alto número de flores por inflorescencia. Sin embargo, a pesar del número de observaciones realizadas en este estudio

---

Mora, D.E. Producción de frutos de Epidendrum difforme Escuela de Biología, U.C.R. Comunicación personal. 1983.

únicamente para T. oerstedii se encontró una leve tendencia a cumplir con lo postulado por Schemske (1980); mientras que para E. difforme no se dio ninguna tendencia de este tipo. Las razones pueden ser de que el éxito reproductivo no esté influenciado únicamente por el factor inflorescenciá-número de flores, sino como el mismo Schemske (1980) indica, se deben analizar otros parámetros, como el destino del polen removido, autocruzamiento y entre cruzamiento. Otra posibilidad es que el éxito reproductivo dependa de la estrategia de cada especie y que no exista un patrón fijo que explicaría mejor lo observado en este estudio.

En términos de éxito reproductivo total, se notó una diferencia muy significativa entre las dos especies (Chicuadrado = 49,06 con 3 grados de libertad), en donde T. oerstedii presentó un total de flores con polinio removido de 55 (24.2%) de las 227 marcadas y 48 (21,11%) produjeron fruto (cuadro 3, 5 y 6), mientras que E. difforme presentó un menor éxito reproductivo ya que de un total de 232 flores 179 no fueron visitadas ni produjeron fruto y solo se lograron 6 frutos (2,5% eficiencia) (cuadro 4 y 6). Para encontrar una justificación a esta aparente deficiencia reproductiva en E. difforme, se relacionó la producción de frutos con la distribución vertical de las plantas, encontrándose que a una altura de 4 a 6 metros es donde se da la mayor frecuencia de cápsulas (Fig. 2). Esto sugiere que es ahí donde llega con mayor facilidad el polinizador lo cual parece razonable si se trata de mariposas geometridas que no alcanzan mucha altura al volar (Jirón, L. 1984). Por lo tanto la aparente deficiencia de la especie puede compensarse con una alta producción

.../.

de semillas, con pocos requerimientos para germinar. -

Jirón, L. Hábitos de vuelo de las polillas. Museo de Entomología, U.C.R. Comunicación personal. 1984.

CONCLUSIONES

- Este estudio revela una falta de relación entre el número de polinios removidos y el número de frutos producidos en ambas especies, lo que podría deberse a remoción de polinios por agentes no polinizadores, o a carencia de especificidad (o constancia) de los polinizadores.

- El número de flores por racimo no parece ser un factor determinante en la atracción de polinizadores. Adicionalmente, un alto número de flores por ramo podría generar competencia entre las flores por nutrimentos para soportar fertilización y desarrollo embrionario, por lo que en estas especies probablemente exista selección a favor de un número bajo de flores por inflorescencia.

- El bajo número de polinios removidos, sugiere que un alto grado de especialización con relación a polinización acarrea el riesgo de una baja tasa de visitantes.

- Un aspecto que podría compensar la baja producción de frutos en E. difforme es la capacidad de la cápsula de mantenerse cerrada por largo tiempo (hasta 2 años), con la posibilidad de liberar las semillas en la época más acecuada para una germinación exitosa. Además se debe considerar el alto número de semillas por cápsula y la posibilidad de que exista un gran poder germinativo y que las exigencias de las plántulas en lo referente a sustrato y nutrimento sean bajas.

- La distribución de las plantas en el árbol y su con- -
centración en un punto cardinal determinado, se ve afecta
da por factores tales, como luz, viento y tipo de perider
mis del árbol. -

-oo0oo-

RESUMEN

En esta investigación se estudió el hábitat y la biología de la reproducción de dos especies de orquídeas: Ticoglossum oerstedii en Cinco Esquinas de Carrizal de Alajuela (2800 msnm) y Epidendrum difforme en Granadilla de Curridabat, San José (1350 msnm).

Se evaluó en cada una de ellas la distribución de las plantas en los árboles, tanto por altura como por punto cardinal. Así como, la remoción de polinios en cada una de las inflorescencias, su relación con el número de flores por inflorescencia y con la producción de frutos. Se hicieron observaciones cada semana durante el periódo de floración de las especies. Los datos de reproducción fueron sometidos a pruebas estadísticas de Chi-cuadrado y calculados los porcentajes de inflorescencias malogradas (im), inflorescencias con éxito masculino (iem), inflorescencias con éxito femenino (ief) e inflorescencias con éxito femenino y masculino (iet); se encontró que no hay relación estrecha entre el número de polinios removidos con el número de frutos producidos, así como que el número de flores por inflorescencia no parece ser un factor determinante en la atracción de polinizadores. Además que deben existir estrategias vegetativas que compensen la baja producción de frutos y que en la distribución de las plantas por punto cardinal intervienen factores tales como viento, intensidad lumínica, tipos de peridermis, que hacen que el fenómeno no sea azaroso.

BIBLIOGRAFIA

1.- Baker, H. The adaptation of flowering plants to nocturnal and crepuscular pollinator. The Quarterly Review of Biology. 1960. pp. 65 73.

2.-_____. Evolutionary mechanism in pollination biology. Science. 139: 877-883. 1963.

3.- Baker, H. y Hurd, P. Intrafloral ecology. Annual Review Entomology. 13: 385-414. 1968.

4.- Bawam K. Evolution of dioecy inflowering plants. Annual Review Ecology Sistematic. 11: 15 39. 1980.

5.- Benzing, D. The monocotyledons. Their evolution and comparative biology. Mineral nutrition and related phenomena in Bromeliaceae and Orchidaceae Costa Rica. Revista de Biología Tropical. 48 (2): 277-290. 1973.

6.- Bertsch, S. Plantas epífitas: Las bromelias. Facultad de Ciencias Escuela de Biología. Universidad de Costa Rica, San Pedro. 104 p.- 1977.

7.- Beattie, A. The floral biology of three species of Viola. New Phytology. 68: 1187-1201.

8.- Beattie, A; Breedlove, D y Ehrlich, P. The ecology of the pollinators and predators of Frasera speciosa (Gentianaceae). Ecology. 54 (1): 81-91. 1978.

9.- Boyden, T. Floral mimicry by Epidendrum ibaguense (Orchidaceae) en Panamá Evolution. 34 (1): 135-136. 1980.

10.-_____. The pollination Biology of Calypso bulbosa var americana (Orchidaceae): Initial decepation of bumble-bee visitors Oecología 55: 17-184. 1982.

11.- Burger, W. Why are so many kinds of flowering plants in Costa Rica. Brenesia. 17: 371-388. -- 1980. -

12.- Cabrera, L y Willink, A. Biogeografía de América Latina Programa Regional de Desarrollo Científico y Técnico. Departamento de Asuntos - Científicos, Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos. Serie de Biología. Monografía # 13. 117p. 1973

13.- Covich, A. Ecological Economics of foranging among - coevolving animals and plants. Annals of the Missouri Botanical. Botanical Garden - 6 (3): 794-805. 1974. -

14.- Daniel, W. Bioestadística. Limusa, México. 1980. - 485 p. -

15.- Dodson, C. The importance of pollination in the - evolution of the orchids of Tropical - America. American Orchids Soc. Bull. 31: 525-534; 641-649; 731-735. 1962. -

16.-_____. Agentes de polinización y su influencia sobre la evolución en la familia Orchidaceae. Universidad Nacional de Amazonia Peruana. - Perú. pp 128. 1965. -

17.- Dodson, C., Dressler, R; Hills, H; Adams, R y Williams N. Biologically active compounds in Orchid - fragance Science. 164: 1243-1249. 1969.-

18.- Dressler, R. Polinización por abejas Euglosinas. - Evolution. 23 (28): 202-210. 1968. -

19.-_____. How study Orchid Pollination without any Orchids. Proceeding 8 th World Conference. 1976. pp 534-537. -

20.-_____. Una Epidendrum bella del subgénero - oerstedella. Orquideología. 11 (2): 107-112. 1976. -

21.-_____. El uso de los polinarios en la siste- -

_____ .../.

mática de las Orquídeas. Orquideología 12 (2 y 3): 155-169. 1977.

22.-_____.- Una enorme Scaphglottis del Occidente de Panamá Scaphglottis gigantea. Orquideas. 7(3): 227-234. 1982.

23.-_____.- Classification of the Orchidaceae and their probable origin. Telopea. 2(4): 413-424. 1983.

24.- Dressler, R y Pollard, G. Nomenclatural notes the Orchidaceae. Phytologia. 21(7): 439 . 1971.

25.- Esau, K. Anatomy of seed plants. Johnn Willey and Sons, USA. 1977. 550 p.

26.- Faegri, K y Pijl, V.L. The principes of pollination Ecology. Pergamon Press, New York. 1979 244 pp.

27.- Frankie, G. Tropical Forest Phenology and pollinator plant coevolution. In: Coevolution of animals and plants. Gilbert, L y Raven, P Eds. University of Texas Pass. 1975. pp 192-209.

28.- Fu, C y New, C. Acid Crassulaceo metabolism in Orchids under Water stress. 143(3): 294-297. 1982.

29.- Garay, L. The enimagtic power of orchids. American Orchids Soc. Bull. 43: 384-393. 1974.

30.- García, M y Peña, M. Uso de las orquídeas en México desde la época Pre-hispánica hasta nuestros días. Orquídea. 7(1): 1-56. 1978

31.- Hagsater, E. Epidendra mexicana pollardiana 4: Epidendrum Alasbastria latum Pollard ex Hagsater sp nov. Orquídea. 7(1): 1-56. 1978.

32.- Halbinger, F. Odontoglossum y géneros afines en México y Centro América. Orquídea. 8(2) 155-241. 1982.

33.- Harley, J. The biology of mycorrhiza. Londres Press. 1969. 334 p.

34.- Hazen, W. Analyses of spatial pattern in epiphytes. Ecology. 47(4): 634-636. 1966.

35.- Heinrich, B. Bee flowers: a hypothesis on flower variety and blooming times. Evolution 29: 325-334. 1975.

36.-_____. The role of energetics in blumblebee-flowers interrelationships. In: Coevolution of animals and plants. Lawerence G y Raven, P Eds. 1980 pp 141-158.

37.- Heinrich, B y Raven, P. Energetics and pollination ecology. Science. 176: 597-602. 1972.

38.- Hetthaus, E. The role of plant-pollinator interaction in determining community structure. Annals of the Missouri Botanical Garden. 61 (3): 675-691. 1974

39.- Hodges, C. Optimal foraging in bumblebees: Hunting by expectation. Animal Behavior. 29: 1166-1171. 1981.

40. Hogan, K. The pollination biology and breeding system of Aplectrum hyemale (Orchidaceae) Canadian Journal Botanical. 61: 1906 1910. 1983.

41.- Holdridge, L. Ecología basada en zonas de vida. traducido por Jiménez, H. Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas. San José, Costa Rica. 1979. 216 p.

42.- Janzen, D. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season en Central America. Evolution. 21 (3): 620-637. 1967.

43.-_____. Euglossine bees as long distance pollinators of tropical plants. Science 171: 203-205. 1971.

44.-_____. Behavior of Hymenaea courbaril when its predispersal seed predator is absent. Science. 189: 145-147. 1975

45.-_____. Anote on optimal male selection by

plants. American naturalist. 11: 365-371 1977.

46.- Janzen, D. Reduction in Euglossine-bee, species reichness on Isla del Cano in Costa Rica. Offshore island. Biotropica. 13 (3): 232 240. 1981.

47.-_____. Visitor and Pollinator abundance at two Costa Rican female Catasetum orchid inflorescences. Oikos. 36: 177-183. 1981

48.-_____. Costa Rican Natural History. Chicago. 1983. 816 p.

49.- Janzen, D; Uries, P; Gladstone, D; Higgins, M y Lewinsohn, M. Self and Cross-pollinator of Encyclia cordigera (Orchidaceae) in Santa Rosa National Park, Costa Rica. Biotropica. 12 (1): 72-74. 1980.

50.- Kugler, H. Hummelbumen: Ein beitrang zum problem der blumenklassen auf experimenteller. Grundlage-Bertetsch Bot Ges. 60: 128-134. 1936.

51.- Kullenberg, B. New observation on the pollination of Ophrys (Orchidaceae). The ecological station of Uppsala University on Oland. The Institute of zoology, University of Uppsala 1973. pp 9-15.

52.- Kullenberg, B. y Bergstrom, G. La comunicación química entre organismos vivos. Endeavour. 34 (122): 59-66. 1975.

53.- _____. Hymenoptera aculeata males as pollinators of Ophrys orchids. Zoologica Scripta. 5: 13-23. 1976.

54.- Levin, D. The effects of corolla and outline on Interespecific pollen flow in Phlox. Evolution. 23: 444-455. 1969.

55.- Levin, D y Anderson, W. Competition for pollinator between simultaneously flowering species. American Naturalist. 104: 455-467. 1970

56.- Levin, D; Kerter, H; Niedzlek, M. Pollinator flight directionality and its effect on pollen flow. Evolution. 25: 113-118. 1971.

57.- Leopold, C y Kriedemann, P. Plant growth and development. 2 ed. Mac-Graw-Hill. Publishing Company. USA. 1978. 545 p.

58.- Mac Arthur, R. On the relative abundance of bird species. Science 45: 293-295. 1957.

59.- O. E. A. Metodología para el estudio de la vegetación Programa regional de desarrollo científico y tecnológico. Serie de Biología # 22. 1982. 168 pp.

60.- Parrish, J y Bazzaz, F. Pollination niche separation in a winter annual community. Oecología. 35: 133-140. 1978.

61.- Percival, M. Floral biology. Pergamon Press, New York. 1979. 243 p.

62.- Pijl, V y Dodson, C. Orchids flowers. Their pollination and evolution and evolution. University of Miami Press. 1969. 213 p.

63.- Poole, R y Rathcke. Science. vol. 203: 470. 1979

64.- Proctor, M y Yeo, P. The pollination of flowers. Collins, Londres. 1979. 418 p.

65.- Pyke, G; Pulliam, H y Charnov, E. Optimal foraging a selective Review Biology. 52 (2): 137-154. 1977.

66.- Raven, P; Evert R y Curtis, H. Biology of plants. Worth Publishers. New York. 1978. 685 p.

67.- Rhoades, D y Bergdahl, J. Adaptative singnificance of toxic nectar. American Naturalist. 111: 365-371.

68.- Rivera, D. Introducción a la Flora de Costa Rica. Universidad de Costa Rica. 1980. 203 p.

69.- Robertson, C. Flowers and insects. List of visitors, to 453 flowers. Carlinville Ill. 1928. 416 p.

70.- Schemske, D. Evolution of floral display in the orchids Brassavola nodosa. Evolution. 34 (3): 489-498. 1980.

71.-_____. Floral ecology and humming bird

pollination of Combretum farinosum in Costa Rica. Biotropica. 12(3): 161-168.- 1980. -

72.- Schemske, D; Wilson, M; Melanpy, M; Miller, L; Verner, L; Schemske, M y Best, L. Flowering ecology of some - spring woodland herbs. 59: 351-366. 1978

73.- Sequeira, R. Algunos datos históricos sobre las orquídeas. In: Orquídeas. Asociación costarricense de orquideología. Vol. 1: 1-5. 1982

74.- Smith, G. Quantitative plants ecology. 21. ed. - Butlworths. Londres. 1964. 256 p. -

75.- Stiles, G. Ecology, flowering, phenology and - humminbird pollination of some Costa Rican. Heliconia species. Ecology. 56: 285-301. 1975. -

76.- Stiles, G. Science. 203: 471. 1979. -

77.- Strauss, M y Ardith, J. Post pollination phenomena in orchid flowers. Transport and fahe of - auxin. 143(3): 286-293. 1982. -

78.- Verbeek, T. Un listado parcial de orquídeas del Centro de Veracruz. Orquídea 7(3): 197-203 - 1979. -

79.- Walter, K. Orquídeas. Traducido del Inglés por Luis Diego Gómez. Museo Nacional de Costa Rica. San José. 1979. 42 p. -

80.- Wiebes, J. Coevolution of figs and their insects - pollinators. Annual Review Ecology - Systemarics. 10: 1-12. 1979. -

81.- Wilson, F. Pollination of orchid flowers. The Orchid Review XXIX (340): 101-102. 1921. -

82.- Wilson, M. Sexual Selection in plants. American - Naturalist. 113(6): 777-790. 1966. -

83.- William, G. Natural selection, the cost of reproduction and a refinement of lack's principle.- American Naturalist. 100: 687-690. 1966.-

84.-_____. Sex and evolution. Princeton University Press. 1975. pp 3-62. -