

Presencia de orquídeas y relación con sus forófitos en el bosque seco del Parque Nacional Guanacaste

Presence of orchids and the relationship with their phorophytes in the Guanacaste National Park Dry Forest

Henry Sánchez-Toruño¹  • Ana Isabel Barquero-Elizondo¹  • Leonardo Rodríguez-Quirós² 
• Luis Diego Méndez-Mejías¹  • William Montero-Flores¹  • Isaac Mesén-Montano¹ 
• Gustavo Hernández-Sánchez¹ 

Recibido: 30/09/2023

Aceptado: 12/12/2023

Abstract

Orchidaceae is one of the most numerous families in the world contributing to tropical forests diversity. In this study, we assessed two permanent sampling plots (PSP), in which five 20 x 20 m subplots were chosen: the four corner plots and one in the center; two 10 x 200 m linear transects (one at each study site) were also monitored. The total sampling area was 0,4 ha per PSP, to assess the presence of orchids and their preference for particular tree species as phorophytes. Data from host tree and orchids found were gathered as orchid density per hectare, IVI based on relative frequency and abundance; specific abundance according to phorophyte, bark type, bark thickness and the associativity degree of the species with the specific host plant were all quantified using R Studio software version 4.1.1. The species *Swietenia macrophylla*, *Rehdera trinervis*, *Quercus oleoides* and *Semialarium mexicanum* were found as phorophytes with the presence of the following orchid species; *Brassavola nodosa*; *Encyclia cordigera*, *Laelia rubescens*, *Oncidium* spp., *Prosthechea fragrans* and *Stilifolium ascendens*. The species *Sacoila lanceolata* was found growing on the forest floor, in the phenological flowering stage. Phorophytes with longitudinally fissured bark, greater thickness and little exfoliation, were those with the highest affinity for orchids, which managed to establish in the upper canopy part.

Key words: Bark, epiphytes, host, permanent sampling plots, Costa Rica.

1. Instituto de Investigación y Servicios Forestales (INISEFOR), Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica. henry.sanchez.toruno@una.cr; ana.barquero.elizondo@una.cr; luis.mendez.mejias@una.cr; william.montero.flores@una.cr; isaac.mesen.montano@una.cr; gustavo.hernandez.sanchez@una.ac.cr
2. Estrategia Nacional REED+, Moravia, San José, Costa Rica. leoquiros94onardo@gmail.com

Resumen

La familia Orchidaceae es una de las más numerosas en el mundo contribuyendo a la diversidad de los bosques tropicales. En el presente trabajo se realizaron estudios en dos parcelas permanentes de muestreo (PPM), en las cuales se escogieron cinco subparcelas de 20 x 20 m: las cuatro de las esquinas y una al centro; también se monitorearon dos transectos lineales de 10 x 200 m (uno en cada sitio de estudio), para un total de muestreo de 0,4 ha por PPM, con el objetivo de conocer la presencia de orquídeas y su preferencia por algunas especies arbóreas en particular como forófitos. Se registraron los datos del árbol hospedero y de las orquídeas encontradas. Utilizando el software RStudio versión 4.1.1, se cuantifico la densidad de orquídeas por hectárea, el IVI con base en la frecuencia y abundancia relativas; la abundancia específica según el forófito, tipo de corteza, espesor de corteza y el grado de asociatividad de las especies con la planta hospedera específica. Se encontró como forófitos las especies *Swietenia macrophylla*, *Rehdera trinervis*, *Quercus oleoides* y *Semialarium mexicanum* con la presencia de las siguientes especies de orquídeas; *Brassavola nodosa*; *Encyclia cordigera*, *Laelia rubescens*, *Oncidium* spp., *Prosthechea fragrans* y *Stilifolium ascendens*. La especie *Sacoila lanceolata* fue encontrada creciendo en el piso del bosque, en estado fenológico de floración. Los forófitos con corteza fisurada longitudinalmente, de mayor grosor y poca exfoliación, fueron las de mayor afinidad por parte de las orquídeas, donde se lograron establecer en la parte superior de dosel.

Palabras clave: Corteza, epífitas, hospedero, parcelas permanentes de muestreo, Costa Rica.

Introducción

Durante muchas décadas las plantas han sido parte importante en el desarrollo de la humanidad, dentro de ellas encontramos la familia Orchidaceae con unas 28 000 especies que la convierte en la familia de plantas con más especies en el mundo; de ellas unas 7 000 se encuentran en el neotrópico [1], [2]; en su mayoría son especies que se encuentran restringidas a las regiones subtropicales y tropicales que forman parte de los ecosistemas terrestres más complejos [3], para Costa Rica se reportan alrededor de 1 400 especies de las cuales un 20% son endémicas [2], [4] y abarcan desde los climas húmedos hasta los secos.

Las plantas epífitas conforman más del 30% de las plantas vasculares que contribuyen a la diversidad de los bosques húmedos tropicales [5] y debido a su

complejidad biológica, son excelentes indicadores de la diversidad forestal general en un área, abarcando gran proporción de la diversidad de plantas [6], [7], ya que se adaptan a diferentes condiciones y rangos de dispersión, desde partes cercanas al suelo como en la parte del dosel del bosque donde el flujo de aire es más constante, permitiendo una mejor tolerancia de la radiación directa, disminuye la depredación, mejora su dispersión a través del viento y atrae polinizadores [8]. No obstante, las especies epífitas que crecen en hábitats más secos tienen un gran desafío, el obtener humedad y nutrientes adecuados, ya que, para establecerse en un entorno irregular y un poco estresante, requiere varios factores bióticos y abióticos [9], [10].

El establecimiento exitoso de las epífitas puede estar relacionado con las características del forófito (árbol sobre el cual se encuentra la orquídea), según [11], [12], dicha especificidad puede influir en la distribución y abundancia de las especies. Se conoce que la corteza es un factor importante que influye en esta preferencia, sin embargo, las propiedades químicas y físicas de la corteza que permiten crear un espacio propicio para su crecimiento son poco conocidos [13]. Algunos estudios han demostrado que las epífitas son más comunes en árboles de madera densa con corteza rugosa [14], entre otras características del forófito (planta hospedera) como capacidad de retención de agua de la corteza, edad, crecimiento y pH de la corteza, que influyen en la distribución y diversidad de epífitas [15], [16].

Por su parte, la presencia de estas plantas se ve afectada por ciertos factores como lo es la escasez de precipitaciones [17], lo que hace que las áreas boscosas con precipitación reducida solo se puedan establecer familias más especializadas como Orchidaceae y Bromeliaceae [18]. Particularmente, los bosques tropicales caducifolios con estaciones secas definidas pueden ser considerados ambientes marginales para las orquídeas, mostrando una escasez y distribución irregular de las mismas en estos hábitats [19].

Por esta razón, el objetivo de este estudio es determinar la presencia y asociatividad de las orquídeas con especies arbóreas en el bosque seco tropical del Parque Nacional Guanacaste.

Materiales y métodos

Área de estudio

El monitoreo de orquídeas se realizó en áreas de bosque del Parque Nacional Guanacaste, sector Pocosol (figura 1). El sitio registra una temperatura promedio de 25°C y una precipitación media anual de 1500 mm, no obstante, puede variar entre 900 – 2600mm, presenta una estación

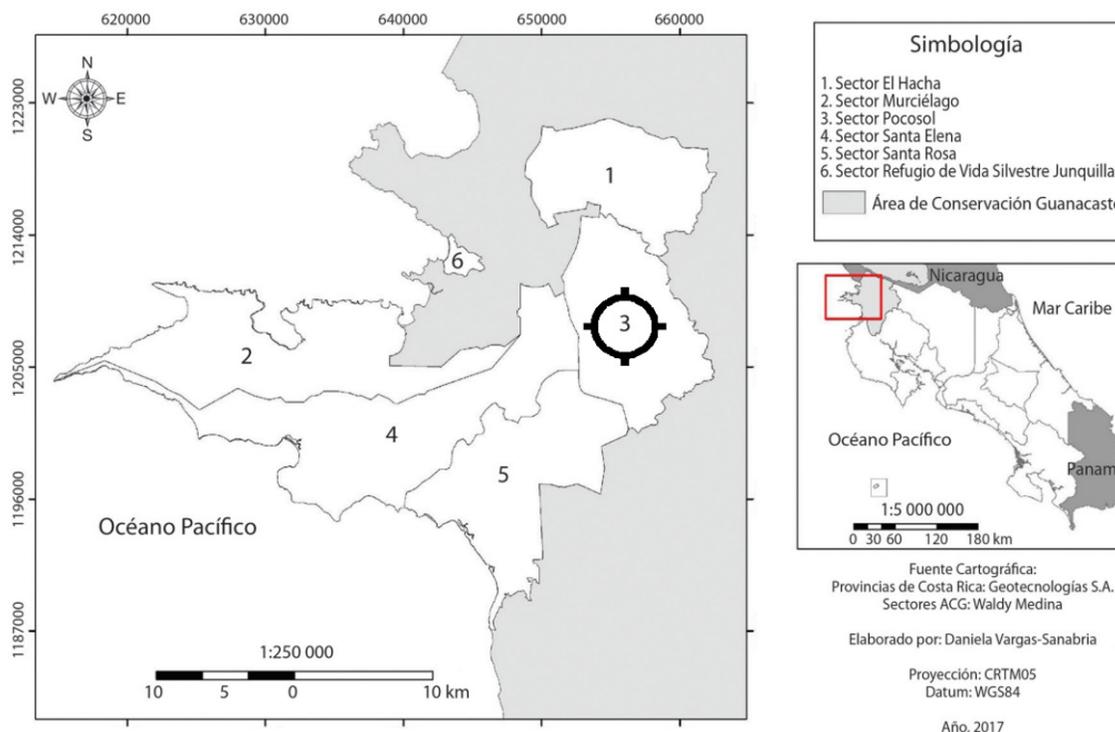


Figura 1. Ubicación del área de estudio. Fuente: [21].

Figure 1. Location of the study area.

seca bien marcada de entre 5 y 6 meses del año, generalmente de diciembre a mayo [20], [21].

Levantamiento de información de campo

En dos parcelas permanentes de monitoreo de una hectárea, cada una de ellas fue subdividida en 25 subparcelas de 20 x 20 m; para el estudio se escogieron las cuatro de las esquinas y una del centro, en un esfuerzo total de muestreo de 0,2 ha por sitio. De manera complementaria se inventarió las orquídeas en dos transectos lineales de 10 x 200 m (uno en cada sitio de estudio), en rumbo norte franco. En el centro del transecto se tendió una cuerda, como referencia para realizar el recorrido de este, con una cobertura visual de cinco metros a ambos lados. En el respectivo formulario se registró la unidad de muestreo (parcela y subparcela o transecto), fecha, ubicación geográfica y coordenadas. Además, se registraron los datos del forófito (árbol sobre el cual se encuentra la orquídea), indicando número de árbol, género, epíteto, diámetro a la altura del pecho (DAP) y los siguientes datos, de acuerdo con el protocolo de mediciones forestales utiliza el Programa de Gestión de Bosques del Instituto de Investigación y Servicios Forestales (PGB-INISEFOR).

- Condición del árbol, según figura de códigos.

- ADAP: altura a la que se midió el DAP, cuando es diferente a 1,3 m.
- Exposición de copa (EXPCOPA) con cinco categorías: 1: Árbol en claro o emergente; 2: Luz plena vertical; 3: Alguna luz vertical; 4: Luz lateral; 5: Sin luz lateral.
- DOSEL en el que se encuentra el árbol, con cinco categorías: 1: Emergente; 2: Dosel superior; 3: Dosel intermedio; 4: Dosel inferior y 5: Sotobosque.
- Forma de copa (FORMCOPA) con cinco categorías: 1: Copa perfecta, círculo completo; 2: Copa buena, círculo irregular; 3: Copa tolerable, media copa; 4: Copa pobre, menos de media copa y 5: Copa muy pobre, una o pocas ramas.
- Tipo de corteza (TIPCORT) con seis categorías: 1: Lisa; 2: Corrugada; 3: Con fisuras transversales; 4: Con fisuras longitudinales; 5: Con lenticelas y 6: Exfoliante.
- Espesor de corteza (ESPCORT) con tres categorías: 1: Delgada; 2: Media y 3: Gruesa.
- ALTOT: Altura total del árbol en metros.
- ALTFUSTE: Altura del fuste en metros.

cápsulas inmaduras y cápsulas maduras, así como cualquier otra observación de utilidad. Como ayuda para la ubicación e identificación de orquídeas en campo se utilizó binoculares, pues el bosque presentó condiciones favorables para visualizar todas las ramas.

Análisis de información

La información recolectada permitió analizar la densidad de orquídeas por hectárea y estimar el índice de valor de importancia (IVI), con base en la frecuencia y abundancia relativas. También se calculó la abundancia específica según las distintas variables definidas (zona en el forófito, tipo de corteza y espesor de corteza); a estos datos se les aplicó la prueba de normalidad de Shapiro. Se realizó una prueba de Chi-cuadrado para analizar el grado de asociatividad de las especies por zonas del forófito específicas; consecutivamente se hizo un análisis de correspondencia (Detrended Correspondence Analysis) para visualizar esta relación. Por otro lado, se realizó un análisis de varianza utilizando la prueba de Kruskal-Wallis para conocer el nivel de asociación que existe entre las variables zona vertical, tipo de corteza y espesor de corteza con la abundancia de individuos de las especies de orquídeas por forófito; también se estimó la correlación estadística entre el DAP del forófito y la abundancia por medio del método de Spearman. Todos los cálculos estadísticos se realizaron con el software RStudio versión 4.1.1, a un nivel de significancia del 0,05.

Resultados y discusión

En el área muestreada se logró ubicar un total de cuatro especies de árboles fungiendo como forófitos: *Swietenia macrophylla* (caoba), familia Meliaceae; *Rehdera trinervis* (melón, yayo), familia Verbenaceae; *Quercus oleoides* (encino), familia Fagaceae y; *Semialarium mexicanum* (guácharo), familia Salicaceae. Asimismo, un total de seis géneros y cinco especies de orquídeas fueron inventariadas sobre dichos forófitos: *Brassavola nodosa* (huele de noche); *Encyclia cordigera* (Semana Santa); *Laelia rubescens*, *Oncidium* spp. *Prosthechea fragrans* y *Stilifolium ascendens*. La especie *Sacoila lanceolata* es una especie terrestre y fue hallada creciendo en el piso del bosque, en estado fenológico de floración.

De acuerdo [23], en el bosque seco del Parque Nacional Barra Honda, es común encontrar las orquídeas en los árboles de cenízaro (*Samanea saman*), espavel (*Anacardium occidentale*), cedro (*Cedrela odorata*) y pochote (*Pachira quinata*), propios de las áreas bajas. En las partes altas del parque, el principal hospedero es un árbol conocido como flor blanca (*Plumeria rubra*). Ninguna de esas especies ha sido ubicada dentro de las PPM de Pocosol, pero es importante anotar que la madera de las cuatro primeras es de alto valor comercial, lo cual

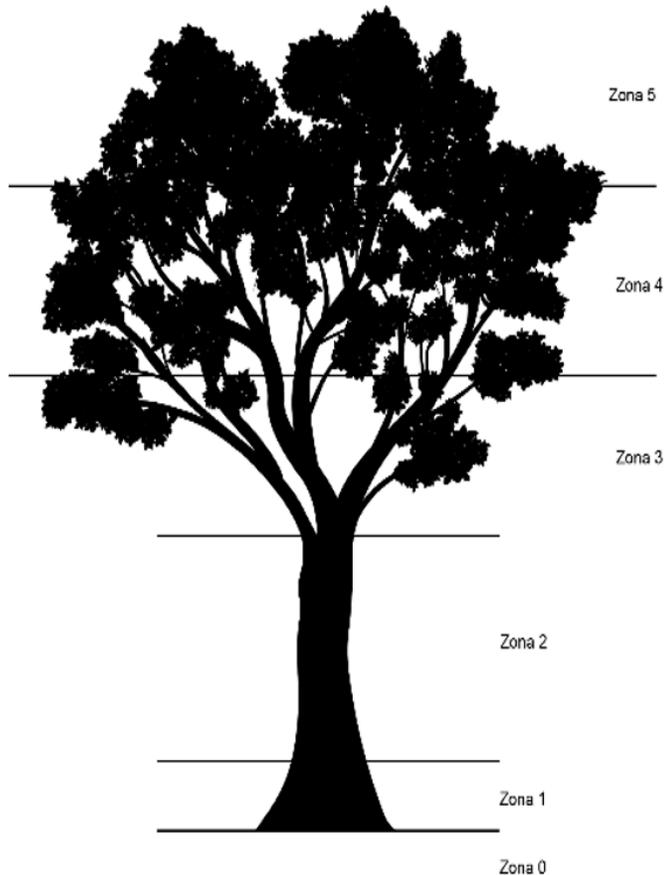


Figura 2. Zonas en las cuales se dividió el forófito.

Figure 2. Zones in which phorophyte was divided.

A cada individuo de orquídea inventariado se le asignó un código único, compuesto por la letra inicial del género y del epíteto; iniciales del sitio; número subparcela o número de transecto y número de consecutivo para el individuo. Además, se indicó la ubicación de la orquídea en el forófito según la clasificación de Johansson 1974 [22], pero realizando una adaptación, ya que se visualizaron líneas horizontales desde el piso del bosque, al considerar que al hacerlo de esa manera se definen zonas con similares condiciones de humedad, temperatura, exposición a la luz, tal como se muestra en la figura 2, zona 0: piso del bosque, zona 1: desde la base del tronco hasta 50 cm; zona 2: desde 50 cm hasta primera ramificación; zona 3: primer tercio ramificación; zona 4: segundo tercio ramificación y; zona 5: último tercio longitud total de ramas.

Otro aspecto incluido en el formulario fue si la planta de orquídea se encontraba creciendo en el suelo, dado el hábito terrestre de varias de ellas o si era una epífita que se halló caída en el piso del bosque. Se registró además la fenología de la planta, con los siguientes estados: follaje; cantidad de: flores en botón, flores abiertas,

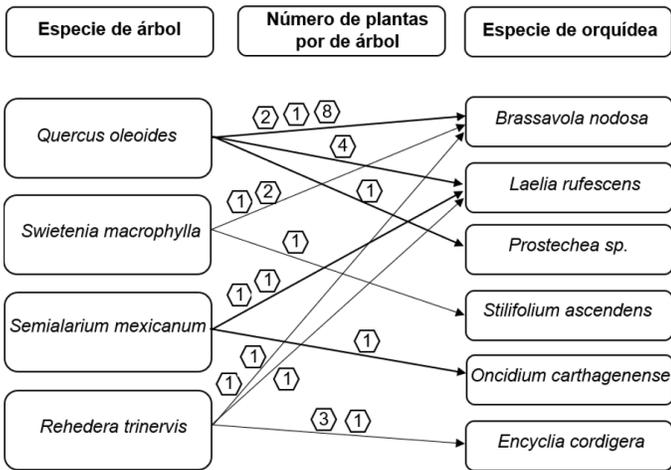


Figura 3. Forófitos, especie y cantidad de plantas de orquídeas presentes.

Figure 3. Phorophytes, species and number of orchid plants present.

evidentemente influye en la corta de esas especies y en la consecuente pérdida de hábitat para las orquídeas en las áreas no protegidas.

Se encontró un total de cinco árboles de *Q. oleoides* que cumplían la función de forófitos, hospedando la mayor cantidad de plantas de orquídea, un total de 16 plantas de tres especies diferentes. Su corteza fisurada, no exfoliante, favorece el establecimiento y permanencia de las orquídeas; esto añade un factor más a la importancia ecológica del encino, pues en estudios anteriores se determinó que es la principal especie arbórea utilizada por las abejas sin aguijón para establecer sus nidos [24]. Adicionalmente se enciende la alarma debido a que el encino es una especie sensible a las variaciones

climáticas producto de las sequías [25], [26], lo que puede ocasionar su desaparición a futuro y por ende su función de forófito afectando este tipo de epífitas que se establecen en ellos y otras posibles.

Por su parte *R. trinervis* presentó seis forófitos en el área de estudio, sobre los cuales crecía un total de ocho plantas de orquídea de tres especies, como se muestra en la figura 3. Se destaca la forma del tronco que presenta esta especie, pues su irregularidad o acanaladuras hace que se formen intersticios que favorecen el establecimiento de epífitas y al igual que su tipo de corteza con fisuras longitudinales, que brindan un espacio vital con condiciones óptimas que les permiten establecerse y cumplir su ciclo de vida [13].

Índice de valor de importancia ecológica de las orquídeas

La especie *Brassavola nodosa* fue la que presentó mayor importancia ecológica (Cuadro 1) seguido por *Laelia rubescens* y *Encyclia cordigera*. Dicho resultado está relacionado con factores ambientales y ecosistémicos que permiten la permanencia de dichas especies en el entorno. Según [27], *Brassavola nodosa* es una especie que a menudo crece en simpatía con *Laelia rubescens*, coincidiendo con lo reportado en este estudio y que a su vez fueron las dos especies con mayor IVI reportado. El éxito ecológico de estas especies se asocia con la adaptación ante la variabilidad climática, polinizadores, dispersión, disponibilidad de forófitos para establecerse, entre otros. Por otra parte [27], [28], mencionan que otro factor importante a considerar es la distancia de dispersión del polen, ya que está influenciada por el rango de alimentación del polinizador y/o límites territoriales. Además, influye el potencial que tengan las especies para producir gran cantidad de semillas [29] y una alta facilidad de dispersión en largas distancias [30].

Cuadro 1. Índice de valor de importancia simplificado por especie de orquídea.

Table 1. Importance value index simplified by orchid species.

Especie	Frecuencia		Abundancia		IVI
	Absoluta	Relativa	Absoluta	Relativa	
<i>Brassavola nodosa</i>	3	0,33	17	0,52	0,85
<i>Laelia rubescens</i>	1	0,11	7	0,21	0,32
<i>Encyclia cordigera</i>	1	0,11	4	0,12	0,23
<i>Sacoila lanceolata</i>	1	0,11	2	0,06	0,17
<i>Oncidium sp.</i>	1	0,11	1	0,03	0,14
<i>Prostechea sp.</i>	1	0,11	1	0,03	0,14
<i>Stillifolium ascendens</i>	1	0,11	1	0,03	0,14

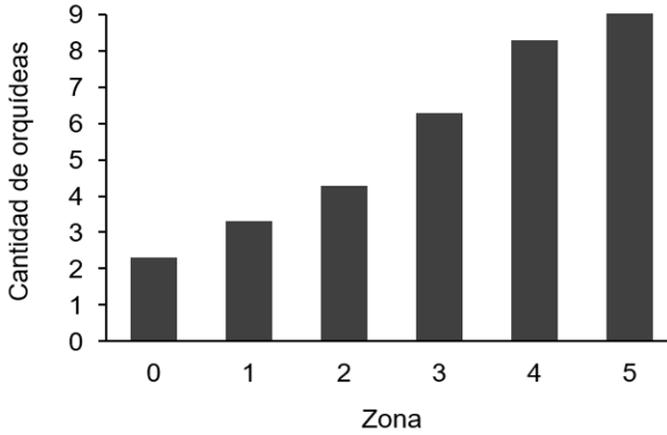


Figura 4. Abundancia de orquídeas por zona de distribución vertical en el forófito.

Figure 4. Abundance of orchids by vertical distribution zone in the phorophyte.

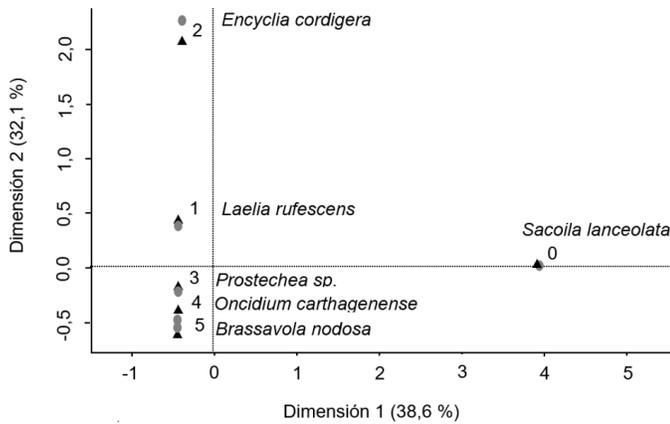


Figura 5. Representación del análisis de correspondencia de las especies de orquídeas por zona en el forófito. ● = Especies de orquídeas; ▲ = zonas del forófito.

Figure 5. Representation of the correspondence analysis of orchid species by zone in the phorophyte. ● = Orchid species; ▲ = phorophyte zones

En este caso, al ser orquídeas arbóreas, tienen la ventaja de liberar sus semillas más arriba en columnas de aire, donde pueden ser recogidas por las corrientes de viento, lo que aumenta la probabilidad desplazamiento hacia otros sitios [27], esto puede favorecer el establecimiento de estas en el área permitiendo ubicarse entre los valores más altos.

Distribución vertical de las orquídeas

Según la ubicación de las orquídeas en las distintas zonas del forófito, la mayor cantidad de orquídeas se

presentó en la zona 5, o sea en la parte superior de la copa; seguido de las zonas 4 y 3 (figura 4), coincidiendo en parte con lo reportado por [7], que obtuvo en un estudio similar la mayor presencia de orquídeas en las zonas 3 y 4. Además, se lograron encontrar dos individuos de *Sacoila lanceolata*, una especie terrestre (zona 0). Los datos indican una diferencia poco significativa entre zonas ($\chi^2=3,376$, $p\text{-valor}=0,193$).

Sin embargo, la prueba de Chi-cuadrado mostró que existe una diferencia entre la frecuencia de especies y zonas en particular ($\chi^2= 85,416$, $p\text{-valor}<0,05$); esto se visualiza en la figura 5, donde es evidente que *Encyclia cordigera* tuvo preferencia por la zona 2, mientras que *Laelia rufescens* se encontró presente con mayor frecuencia en la zona 1; así como la especie *Sacoila lanceolata*, de hábito terrestre.

Abundancia de orquídeas por características del forófito

Los resultados mostraron una mayor abundancia de orquídeas en los forófitos cuya corteza presenta fisuras longitudinales (tipo 4) seguida de las de tipo corrugado (tipo 2); de forma opuesta, los árboles con cortezas lisas (tipo 1) fueron las de menor abundancia de orquídeas (figura 6); esta diferencia es poco significativa ($\chi^2=3,607$, $p\text{-valor}=0,307$). De acuerdo con [31], la rugosidad de la corteza y el área de sustrato donde se establecen las orquídeas son características importantes del forófito que influyen sobre la abundancia de estas, coincidiendo con lo obtenido en este estudio.

En cuanto al espesor por corteza, el tipo 3 (gruesa) fue el que presentó una mayor abundancia de orquídeas (figura 7); mientras que los forófitos con cortezas delgadas (tipo 1) como el *Rehdera trinervis* presentaron una media de solamente una orquídea por forófito, a excepción de un valor atípico compuesto por varias cepas de *Encyclia cordigera*; estas diferencias fueron poco significativas ($\chi^2=3,290$, $p\text{-valor}=0,193$).

Por otra parte, se encontró una relación positiva ($p\text{-valor}=0,444$) entre el diámetro de los forófitos y la abundancia de orquídeas, tal y como se observa en la figura 8. De acuerdo con los resultados se puede observar la presencia de orquídeas en la mayoría de las clases diamétricas, lo que indica tener una ubicación espacial en el sitio siempre y cuanto cuente con forófitos donde puedan establecer. Según [10] esta especificidad de la relación orquídea-forófito puede estar directamente relacionado con su abundancia, lo que es de particular interés, debido a que las epífitas se encuentran confinadas en una distribución irregular y discontinua del sustrato; desempeñando un papel importante en el funcionamiento de los ecosistemas al proporcionar comida y refugio principalmente a insectos y microorganismos [32].

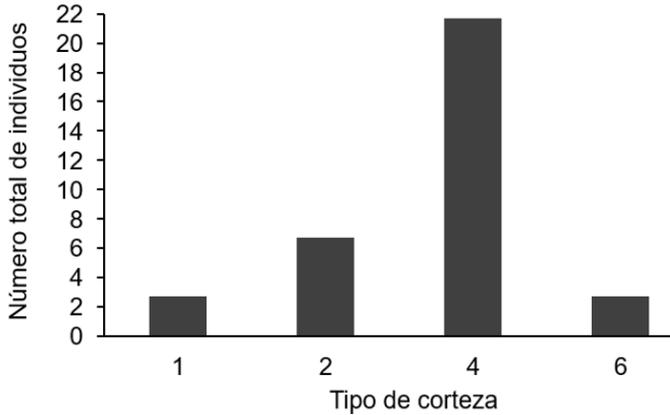


Figura 6. Cantidad de orquídeas por tipo de corteza.

Figure 6. Number of orchids by bark type.

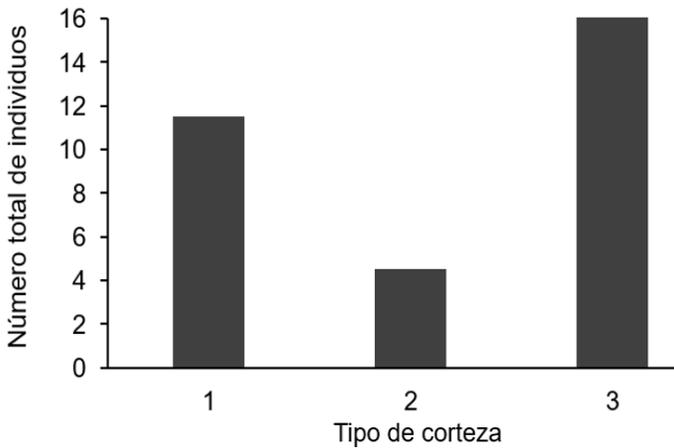


Figura 7. Abundancia de orquídeas por espesor de la corteza.

Figure 7. Orchids abundance by bark thickness.

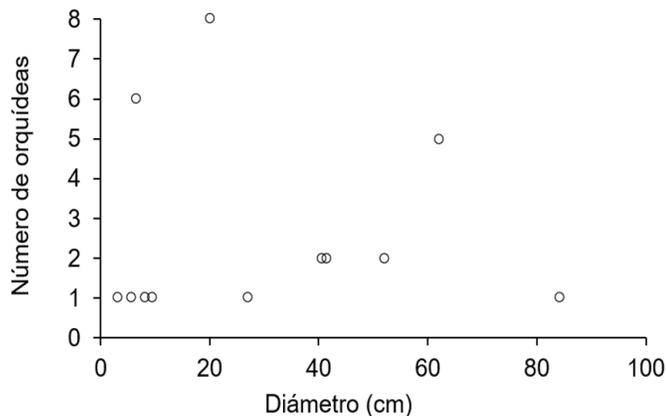


Figura 8. Relación entre la abundancia de orquídeas y el diámetro de los forófitos.

Figure 8. Relationship between orchid abundance and phorophyte diameter.

Conclusiones

La cantidad más considerable de especies de orquídeas se encontró en los forófitos que presentan una corteza fisurada longitudinalmente y no exfoliante, lo que les permite un mejor establecimiento y permanencia.

El *Quercus oleoides* funge como uno de los principales forófitos en el área de estudio, hospedando la mayor cantidad de plantas de orquídeas.

El mayor número de orquídeas se encontró en la parte superior de las copas y en especies con corteza gruesa, debido a que proporciona mejores condiciones para un desarrollo exitoso en cuanto características de disponibilidad de luz, retención de humedad, sustrato y calidad del microclima.

Referencias

- [1] D. Roubik, P. Hanson, "Abejas de orquídeas de la América tropical: Biología y guía de campo", Santo Domingo de Heredia, Costa Rica, Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio), 2004.
- [2] Universidad de Costa Rica, "Jardín Botánico Lankester", 2016. [Online]. Disponible en: <http://www.jbl.ucr.ac.cr/orquideas>. [Accesado: Set 07, 2022].
- [3] D.H. Benzing, "Vascular epiphytes: general biology and related biota", Cambridge, UK, Cambridge University Press, 2008.
- [4] R.L. Dressler, "Field guide to the orchids of Costa Rica and Panama", Cornell University Press, 1993.
- [5] J.D.H. Wolf, "The response of epiphytes to anthropogenic disturbance of pine-oak forests in the highlands of Chiapas, Mexico", *Forest Ecol Manag*, vol. 212, no. 1-3, Jul., pp. 376–93, 2005.
- [6] E. Christenson, "A handbook to the orchids of the Machu Picchu National Sanctuary", Lima, Perú, The Peruvian Trust Fund for National Parks and Protected Areas (PROFONAPE), 2003.
- [7] S. Nurfadilah, "Diversity of epiphytic orchids and host trees (phorophytes) in secondary forest of Coban Trisula, Malang Regency, East Java, Indonesia", *BIOTROPIA - The Southeast Asian Journal of Tropical Biology*, vol. 22, no. 2, pp. 120-128, 2015.
- [8] R.L. Dressler, "The orchids: natural history and classification", Harvard University Press, 1981.
- [9] T. Krömer, M. Kessler, S. Robbert-Gradstein, A. Acebey, "Diversity patterns of vascular epiphytes along an elevational gradient in the Andes", *Journal of Biogeography*, vol. 32, no. 10, pp. 1799-1809, 2005.
- [10] D.W. Trapnell, J.L. Hamrick, "Variety of phorophyte species colonized by the neotropical epiphyte, *Laelia*

- rubescens* (Orchidaceae)", Selbyana, vol. 27, no. 1, pp. 60-64, 2006.
- [11] M.K. McCormick, H. Jacquemyn, "What constrains the distribution of orchid populations?", *New Phytologist*, vol. 202, pp. 392-400, 2014.
- [12] K. Wagner, G. Mendieta-Leiva, G. Zotz, "Host specificity in vascular epiphytes: a review of methodology, empirical evidence and potential mechanisms", *AoB Plants*, vol. 7, 2015.
- [13] A.M. Zarate-García, E. Noguera-Savelli, S.B. Andrade-Canto, H.A. Zavaleta-Mancera, A. Gauthier, F. Alatorre-Cobos, "Bark water storage capacity influences epiphytic orchid preference for host trees", *American journal of botany*, vol. 107, no. 5, pp. 726-734, 2020.
- [14] R. Sáyo, M. Lopezaraiza-Mikel, M. Quesada, M. Álvarez-Añorve, A. Cascante-Marín, J.M. Bastida, "Evaluating factors that predict the structure of a commensalistic epiphyte-phytote network", *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, vol. 280, no. 1756, p. 2012-2821, 2013.
- [15] R.M. Callaway, K.O. Reinhart, G.W. Moore, D.J. Moore, S.C. Pennings, "Epiphyte host preferences and host traits: mechanisms for species-specific interactions", *Oecologia*, vol. 132, pp. 221-230, 2002.
- [16] Y.P. Adhikari, A. Fischer, "Distribution pattern of the epiphytic orchid *Rhynchostylis retusa* under strong human influence in Kathmandu valley, Nepal", *Botanica Orientalis: Journal of Plant Science*, vol. 8, pp. 90-99, 2011.
- [17] T. Fontoura, F. Reinert, "Habitat utilization and CAM occurrence among epiphytic bromeliads in a dry forest from southeastern Brazil", *Brazilian Journal of Botany*, vol. 32, pp. 521-530, 2009.
- [18] A.H. Gentry, C.H. Dodson, "Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes", *Annals of the Missouri Botanical Garden*, vol. 74, no. 2, pp. 205-233, 1987.
- [19] A. Segovia-Rivas, J.A. Meave, E.J. González, E.A. Pérez-García, "Experimental reintroduction and host preference of the microendemic and endangered orchid *Barkeria whartonia* in a Mexican Tropical Dry Forest", *Journal for Nature Conservation*, vol. 43, pp. 156-164, 2018.
- [20] W. Li, S. Cao, C. Campos-Vargas, A. Sanchez-Azofeifa, "Identifying tropical dry forests extent and succession via the use of machine learning techniques", *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, vol. 63, pp. 196-205, 2017.
- [21] D. Vargas-Sanabria, C. Campos-Vargas, "Modelo de vulnerabilidad ante incendios forestales para el Área de Conservación Guanacaste, Costa Rica" *Cuadernos de Investigación UNED*, vol. 10, no. 2, pp. 435-446, 2018.
- [22] D. Johansson, "Ecology of vascular epiphytes in West African rain forest", *Doctoral dissertation*, Sv. växtgeografiska sällsk, 1974.
- [23] P. Blanco, "Parque Nacional Barra Honda sorprende a orquideólogos. Encuentran 34 especies en bosque seco", *Oficina de Divulgación e Información. Universidad de Costa Rica*, 2013 [Online]. Disponible en: <https://www.ucr.ac.cr/noticias/2013/01/22/encuentran-34-especies-en-bosque-seco.html> [Accesado: Set. 15, 2022].
- [24] A. Barquero-Elizondo, I. Aguilar-Monge, A. Méndez-Cartín, G. Hernández-Sánchez, H. Sánchez-Toruño, W. Montero-Flores, E. Herrera-González, L. Sánchez-Chaves, A. Barrantes-Vásquez, M. Gutiérrez-Leitón, I. Mesén-Montano, F. Bullé-Bueno, "Asociación entre abejas sin aguijón (Apidae, Meliponini) y la flora del bosque seco en la región norte de Guanacaste, Costa Rica", *Revista De Ciencias Ambientales*, vol. 53, no. 1, pp. 70-91, 2018.
- [25] D. Alvarado-Rosales, L. de L. Saavedra-Romero, A. Almaraz-Sánchez, B. Tlapal-Bolaños, O. Trejo-Ramírez, J.M. Davidson, J.T. Kliejunas, S. Oak, J.G. O'Brien, F. Orozco-Torres, D. Quiroz-Reygadas, "Agentes asociados y su papel en la declinación y muerte de encinos (*Quercus*, Fagaceae) en el centro-oeste de México", *Polibotánica*, vol. 23, pp. 1-21, 2007.
- [26] S. Rambal, J. Cavender-Bares, K.L. Sparks, J.P. Sparks, "Consequences of drought severity for tropical live oak (*Quercus oleoides*) in Mesoamerica", *Ecological Applications*, vol. 30, no. 6, 2020.
- [27] D. W. Trapnell, J. L. Hamrick, P. A. Smallwood, T. R. Kartzinel, C. D. Ishibashi, C. T. Quigley, "Phylogeography of the Neotropical epiphytic orchid, *Brassavola nodosa*: evidence for a secondary contact zone in northwestern Costa Rica". *The Genetics Society*, vol. 5, no. 123, pp. 662-674, 2019.
- [28] H. L. Mogensen, "The hows and whys of cytoplasmic inheritance in seed plants", *Am J Bot*, no. 83, pp. 383-404, 1996.
- [29] J. Arditti, A. K. A. Ghani, "Numerical and physical properties of orchid seeds and their biological implications". *The New Phytologist*, vol. 3, no. 145, pp. 367-421, 2000.
- [30] D.W. Trapnell, J.L. Hamrick, "Partitioning nuclear and chloroplast variation at multiple spatial scales in the Neotropical epiphytic orchid, *Laelia rubescens*", *Mol Ecol*, vol. 13, pp.2655-2666, 2004.
- [31] E. De la Rosa-Manzano, J.L. Andrade, G. Zotz, C. Reyes-García, "Epiphytic orchids in tropical dry forests of Yucatan, Mexico—Species occurrence, abundance and correlations with host tree characteristics and environmental conditions", *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, vol. 209, no. 2, pp. 100-109, 2014.
- [32] E.D. Vance, N.M. Nadkarni, "Microbial biomass and activity in canopy organic matter and the forest floor of a tropical cloud forest", *Soil Biology and Biochemistry*, vol. 22, no. 5, pp. 677-684, 1990.