

**FACTORES QUE INFLUYEN EN LA ESPECIFICIDAD DE *Oncidium*
ornithorhynchum EN ÁRBOLES HOSPEDEROS DE UN HÁBITAT
FRAGMENTADO**

Danny Carolina Castiblanco González

Universidad el Bosque

Facultad de Ciencias

Bogotá, 2022

**FACTORES QUE INFLUYEN EN LA ESPECIFICIDAD DE *Oncidium
ornithorhynchum* EN ÁRBOLES HOSPEDEROS DE UN HÁBITAT
FRAGMENTADO**

Danny Carolina Castiblanco González

Director: Wilson Andrés Moscoso Organista

Grupo de Investigación en Ciencias Biológicas – GRIB

Universidad el Bosque

Facultad de Ciencias

Bogotá, 2022

Agradecimientos

A mi mamá, por ser mi orientadora desde el primer minuto, por ser la partícipe de las ideas y por estar siempre ahí.

A mi papá, por patrocinar cada idea extraña, extravagante y disparatada que se me haya ocurrido en la práctica de campo.

A mi hermano por los acertados consejos.

A mi broer que me acompaña y me guía desde que tengo memoria.

A la meisje por la gratificante compañía y el apoyo.

A mi director Wilson por la paciencia, los consejos y la ayuda en la identificación taxonómica.

A Samuel por la ayuda en la identificación taxonómica.

A la señora Victoria por la invitación a la zona de estudio.

Al Grupo de Investigación de Biología (GRIB) por permitir la realización de este trabajo.

Nota de salvedad de responsabilidad institucional

La Universidad el Bosque, no se hace responsable de los conceptos emitidos por los investigadores en su trabajo, sólo velará por el rigor científico, metodológico y ético de este en aras de la búsqueda de la verdad y la justicia.

Dedicatoria

Más allá de la realización de este trabajo, dedico el fruto del esfuerzo de los últimos años a mi mamá, mi papá, mi hermano y a la meisje, quienes me han apoyado y orientado sin importar las condiciones.

Tabla de contenido

1. Resumen	11
2. Introducción	1
3. Marco de referencia	3
3.1. <i>El hábitat epífito</i>	4
3.2. <i>Especificidad ecológica</i>	5
3.3. <i>Posibles mecanismos de especificidad</i>	6
3.4. <i>Influencia antrópica</i>	9
3.5. <i>Oncidium ornithorhynchum</i>	10
4. Pregunta de investigación	12
5. Justificación	13
6. Objetivos	14
6.1. <i>General</i>	14
6.2. <i>Específicos</i>	14
7. Métodos	15
7.1. <i>Zona de estudio</i>	15
7.2. <i>Toma de datos</i>	15
7.3. <i>Análisis de datos</i>	17
8. Resultados	20

9. Análisis de resultados.....	30
10. Conclusiones y recomendaciones	34
11. Referencias bibliográficas.....	36

Lista de tablas

<i>Tabla 1. Frecuencia porcentual de las características de los árboles hospederos de <i>Oncidium ornithorhynchum</i>.....</i>	<i>21</i>
<i>Tabla 2. Porcentaje de distribución en los micrositos de los árboles hospederos y la frecuencia de individuos de las especies que conformaron comunidades epífitas con <i>Oncidium ornithorhynchum</i>.....</i>	<i>23</i>
<i>Tabla 3. Distancia media entre árboles hospederos de <i>Oncidium ornithorhynchum</i> y no hospederos al árbol hospedero más cercano en la zona de estudio.</i>	<i>24</i>
<i>Tabla 4. Frecuencia de las especies de árboles no hospederos en la zona de estudio (5.3 ha).</i>	<i>24</i>
<i>Tabla 5. ANOVA del efecto de las especies arbóreas hospederas, la altura de cada árbol y la distancia al vecino hospedero más cercano sobre el número de individuos de <i>Oncidium ornithorhynchum</i>.</i>	<i>25</i>
<i>Tabla 6. Coeficiente de correlación de Spearman entre las características del árbol hospedero y las características de los micrositos.</i>	<i>26</i>
<i>Tabla 7. AIC y desviación explicada (%) de las características de los micrositos para cada GLM multivariado de la abundancia de <i>Oncidium ornithorhynchum</i> en los árboles hospederos.</i>	<i>27</i>
<i>Tabla 8. Características básicas de “fitness” de <i>Oncidium ornithorhynchum</i> y características físicas de los árboles hospederos.....</i>	<i>29</i>

Lista de figuras

<i>Figura 1. Zona de estudio y distribución espacial de <i>Oncidium ornithorhynchum</i> en un fragmento de bosque (5.3 ha).</i>	<i>20</i>
--	-----------

*Figura 2. Micrositios de hábitats en árboles hospederos. La numeración romana indica la zonación y el porcentaje la frecuencia de *Oncidium ornithorhynchum* registrada en cada zona. Tomado y redibujado de Johansson (1974)..... 22*

*Figura 3. Relación entre la cobertura de briófitos y el número de individuos de *Oncidium ornithorhynchum*. 28*

1. Resumen

Las plantas epífitas dependen de un árbol hospedero para su soporte y cumplir con su ciclo vital. Estudios han demostrado cierto grado de especificidad de las epífitas de acuerdo con su árbol hospedero. Así pues, las orquídeas epífitas se tornan en un medio interesante para comprender las interacciones ecológicas y la evolución de la especialización que presentan con sus hospederos. En este estudio se identificaron los factores que influyen en la especificidad de *Oncidium ornithorhynchum* en árboles hospederos de un hábitat fragmentado. Se estableció una parcela de 5.3 ha donde se registró la frecuencia de las especies arbóreas, así como también la presencia o ausencia de *O. ornithorhynchum*. Se usaron métodos de redes ecológicas para comprender la estructura poblacional epífita-árbol hospedero. Además de modelos lineales generalizados, para observar la frecuencia y distribución de *O. ornithorhynchum* en los árboles hospederos y la arquitectura de estos. La orquídea *O. ornithorhynchum* es una especie especialista básica intermedia que tiene una preferencia por árboles cítricos. Tiende a distribuirse en la parte media y exterior de las ramas grandes. El tamaño de los árboles hospederos y la distancia entre estos juegan un papel importante en la colonización de *O. ornithorhynchum*. Así como también la cobertura de briófitos, la iluminación, la inclinación y el grosor de la rama influyen significativamente en la abundancia. La altura de establecimiento y la altura del árbol hospedero son características que afectan el “fitness” de *O. ornithorhynchum*. Por lo tanto, el establecimiento exitoso de esta especie depende de características específicas locales del árbol hospedero.

Palabras clave: árboles hospederos, colonización, epífitas vasculares, especificidad de huésped, Orchidaceae.

Abstract

Epiphytic plants depend on a host tree for support and to complete their life cycle. Studies have shown some degree of specificity of epiphytes according to their host tree. Epiphytic orchids thus become an interesting medium for understanding ecological interactions and the evolution of the specialization that they present with their hosts. This study identified factors influencing *Oncidium ornithorhynchum* specificity on host trees in fragmented habitat. A 5.3 ha plot was established where the frequency of tree species was recorded, as well as the presence or absence of *O. ornithorhynchum*. Ecological network methods were used to understand epiphyte-host tree population structure. In addition to generalized linear models, to observe the frequency and distribution of *O. ornithorhynchum* on host trees and their architecture. The orchid *O. ornithorhynchum* is a basic intermediate specialist species with a preference for citrus trees. It tends to be distributed on the middle and outer part of large branches. The size of host trees and the distance between them play an important role in the colonization of *O. ornithorhynchum*. As well as bryophyte cover, lighting, inclination, and branch thickness have a significant influence on abundance. Establishment height and host tree height are characteristics that affect the fitness of *O. ornithorhynchum*. Therefore, successful establishment of this species depends on specific local characteristics of the host tree.

Keywords: colonization, host trees, host specificity, Orchidaceae, vascular epiphytes.

2. Introducción

Las epífitas vasculares se caracterizan por germinar y desempeñar su ciclo vital en otras plantas sin contacto con el suelo. Se arraigan de forma no parasitaria, sin extraer nutrientes del sistema vascular del árbol (Zotz, 2013). Son un grupo ecológica y taxonómicamente diverso, representan el 9% de todas las especies de plantas vasculares y están distribuidas principalmente en el neotrópico (Sáyago *et al.*, 2013; Zhao *et al.*, 2015), donde un solo árbol hospedero puede albergar hasta más de 120 especies de epífitas vasculares (Schuettpehlz & Trapnell, 2006). Hay aproximadamente 29000 especies en 83 familias, donde la familia Orchidaceae cuenta con 20000 especies en 500 géneros de epífitas. De esta manera, es claro que las orquídeas comprenden una gran parte de la flora vascular epífita global (José Válka Alves *et al.*, 2008).

Los patrones de distribución y abundancia de las orquídeas epífitas están limitados por la disponibilidad de árboles hospederos o forófitos. Algunas especies de epífitas cuentan con cierto grado de especificidad de acuerdo con su árbol hospedero, de modo que la disponibilidad de estos árboles está dada por factores arquitectónicos, químicos y morfológicos (Laube & Zotz, 2006). El área disponible de cada árbol hospedero también está relacionado con la abundancia y la composición de las comunidades de epífitas (Pennings & Callaway, 2002). Por su parte, la arquitectura del árbol hospedero, como la composición del dosel, las ramas y las características del follaje pueden influir en la germinación y asentamiento de las epífitas. Las propiedades químicas también tienen cierta relación con la idoneidad de los árboles hospederos, tales como las sustancias alelopáticas de la corteza y los lixiviados de las hojas (Migenis & Ackerman, 1993; Wagner *et al.*, 2015).

De esta manera, Dressler (1981) asegura que la germinación de las semillas es la etapa más crítica del éxito de establecimiento en los árboles hospederos, pues es común encontrar que las orquídeas prosperen cuando son trasplantadas en árboles que no son hospederos potenciales.

Debido a que la disponibilidad de árboles hospederos potenciales tienen una gran influencia en la abundancia y distribución de las poblaciones epífitas, y que estas poblaciones tienden a estar distribuidas de manera agrupada, es fundamental que esta relación epífita-árbol hospedero se tome en el desarrollo de medidas y estrategias de conservación (Migenis & Ackerman, 1993).

A pesar del amplio predominio de investigaciones de las plantas epífitas, existe una laguna de conocimiento en la comprensión de los rasgos de los árboles huéspedes que permiten el asentamiento de estas. Esto, se debe en cierta medida, a la falta de un marco teórico riguroso que permita guiar las investigaciones y a las dificultades logísticas de la toma de datos durante el trabajo de campo (Wagner *et al.*, 2015).

En este estudio se identificaron los factores que impulsan la especificidad de *Oncidium ornithorhynchum* en árboles hospederos de un hábitat fragmentado. Se examinaron las características de la especie de orquídea epífita y las de los árboles hospederos en 5.3 ha de un fragmento de bosque con intervención antrópica. En esta zona, *O. ornithorhynchum* se limita a hospedar árboles cítricos con características arquitectónicas y morfológicas similares, aun disponiendo de otras especies de árboles que son potencialmente hospederos.

3. Marco de referencia

Las epífitas vasculares varían en su relación del medio de enraizamiento con los árboles hospederos. Las epífitas emplean el árbol hospedero como medio de anclaje, obteniendo la humedad y los nutrientes del agua de lluvia y del polvo, principalmente (Tremblay, 1997). Independientemente de que las epífitas no estén relacionadas con la vascularidad de sus hospederos, algunas especies de epífitas cuentan con una especificidad de acuerdo con su árbol hospedero (Gowland *et al.*, 2011).

En un entorno donde hay ausencia de restricciones en el nicho ecológico de una especie, la amplitud del nicho tiende a evolucionar para adaptarse a la variabilidad del medio (Kassen, 2002). Consecuentemente, un ambiente heterogéneo, contará con una selección de especies generalistas que cuentan con una amplia gama de parches de hábitat disponibles. Mientras que, en un entorno homogéneo, la uniformidad del medio conduce a la especialización en un conjunto de condiciones que son más restringidas (Futuyma & Moreno, 1988; Gowland *et al.*, 2011).

En el bosque tropical, las semillas dispersadas por el viento cuentan con una diversidad de árboles hospederos potenciales y de escenarios de establecimiento en el entorno heterogéneo (Tienderen, 1991). Por lo que, según la teoría evolutiva, las semillas tienden a comportarse como generalistas ecológicas. Sin embargo, al ser un ambiente tan ampliamente diverso, las especies especialistas, presentan un “fitness” bajo en la amplia variedad de árboles hospederos y tienen un “fitness” mayor en el árbol hospedero idóneo (Gowland *et al.*, 2011; Wagner *et al.*, 2015).

3.1. El hábitat epífito

Existen varias diferencias entre crecer en un árbol y crecer en el suelo, algunas favorables y otras no. Las plantas epífitas tienen que enfrentarse a condiciones ambientales extremas como la disponibilidad de la luz, las deficiencias hídricas y nutricionales. Aun así, representan una alta riqueza de especies que ocupan una diversidad de nichos. En los trópicos, esta diversificación de nichos es impulsada por la gran diversidad de polinizadores, los diferentes microclimas y una variedad de sustratos (Einzmann *et al.*, 2015).

Cada especie epífita requiere de diferentes condiciones microclimáticas. La luz es un recurso fundamental determinante de la distribución vertical en el dosel, así como también del crecimiento y su abundancia (Wagner *et al.*, 2015). Las plantas epífitas también están sujetas a la disponibilidad de humedad, que está determinada por la evapotranspiración, la precipitación, la temperatura, la velocidad del viento y la humedad atmosférica (Rasmussen & Rasmussen, 2018). Sin embargo, las epífitas cuentan con órganos especializados de almacenamiento de agua en hojas, tallos o raíces (Zhang *et al.*, 2009). Desde una perspectiva intermitente, Dressler (1981) relaciona el hábitat epífito como un desierto, pues no es casualidad que las orquídeas epífitas compartan su hábitat con algunas cactáceas. Para las epífitas los nutrientes minerales suelen ser escasos, no obstante, la mayoría de las orquídeas toleran la baja fertilidad del sustrato. Por esta razón, algunas orquídeas y otras epífitas suelen ser abundantes en los bosques nubosos (Cardelús *et al.*, 2008).

El ambiente epífito tiende a ser temporal y discontinuo. El establecimiento de las semillas en los árboles hospederos se da de manera aleatoria dependiendo de las condiciones locales de los árboles para germinar y crecer (Rasmussen & Rasmussen, 2018). Al ser dispersadas por el viento, este establecimiento se da, generalmente, por las estructuras accesorias con que

cuentan las semillas, como pelos o estructuras análogas a alas. Ya en la fase de crecimiento, donde el propágulo cuenta con el desarrollo de una nueva cohorte de hojas y ramas auxiliares, el entorno local ha cambiado. De esta manera, si la germinación se da en los brotes de las ramas jóvenes, la epífita estará expuesta a cambios ambientales drásticos como el constante crecimiento de la ramificación (Cardelus & Chazdon, 2005). En este sentido, los rizomas de muchas epífitas vasculares crecen de manera extendida para expandirse tangencialmente en la corteza y orientar el crecimiento a lo largo de la rama y no a través de esta (Wyse & Burns, 2011).

3.2. Especificidad ecológica

La especificidad ecológica es la amplitud restringida del nicho ecológico de una especie dada, y que está condicionada, implícitamente, a un conjunto de recursos (Devictor *et al.*, 2010). Se puede diferenciar en especificidad básica y especificidad estructural del huésped. La especificidad básica es la proporción de especies de árboles hospederos potenciales con los que interactúan las especies epífitas, que puede abordarse desde la monoespecificidad (una especie epífita solo habita una sola especie de árbol), la especificidad básica intermedia (habita un subconjunto de especies de árboles) hasta la generalidad básica completa (habita cualquier especie de árbol). Mientras que, la especificidad estructural del huésped es el desempeño (medido como ocupación, abundancia, parámetros de “fitness”) de la especie de epífita en una determinada especie de árbol hospedero en relación con otras especies hospederas (Wagner *et al.*, 2015). Esta especificidad se puede evaluar con respecto a qué tan significativamente están relacionadas las especies hospederas y si el huésped recurre a las mismas especies hospederas en su área de distribución geográfica (Poulin *et al.*, 2011).

Al existir una interacción entre las especies epífitas y las especies de árboles hospederos, pueden darse grados de especificidad que van desde la inhabitabilidad con una asociación negativa y la neutralidad del huésped hasta una fuerte asociación positiva. Esto depende, principalmente, del rendimiento de las epífitas en las especies hospederas, que está relacionado con su “fitness” (Wagner *et al.*, 2015).

La probabilidad de que una especie epífita se limite a hospedar unas pocas especies de árboles y presente una alta especificidad, seguramente está relacionado con el estudio de pequeñas poblaciones. Tremblay *et al.* (1998) encontraron la orquídea rara *Lepanthes caritensis* ser hospedera únicamente de *Micropholis guyanensis* en Puerto Rico. Sin embargo, *L. caritensis* también fue registrada en otras tres especies de árboles hospederos, pero en otro bosque de Puerto Rico (Crain & Tremblay, 2012). Asimismo, *Ophioglossum palmatum* es una especie monoespecífica en Collier, Florida; mientras que en algunos países de Suramérica donde se encuentra distribuida, habita otras especies de árboles (Wagner *et al.*, 2015). No obstante, el helecho *Trichomanes capillaceum* se limita a hospedar helechos arborescentes, independientemente del rango de distribución (Cortez, 2001; Mehltreter *et al.*, 2005; Wagner *et al.*, 2015). Como caso extremo de especialización, algunas especies de orquídeas (*Constantia cipoensis*, *Pseudolaelia vellozicola*, *Sophronites brevipedunculata*) habitan en los tallos de varias especies de Velloziaceae y Cyperaceae que crecen en afloramientos rocosos de África y Suramérica (Porembski, 2003).

3.3. Posibles mecanismos de especificidad

Las características físicas de la corteza tales como, la estabilidad, la textura y la retención de humedad son importantes en la colonización y desarrollo de las epífitas. Debido a que las epífitas son susceptibles al estrés hídrico, la corteza de las ramas de los árboles hospederos

cumplen funciones importantes, como la retención y el almacenamiento de agua (Zhang *et al.*, 2009). Callaway *et al.* (2002) demostraron que la corteza con una alta capacidad de retención tiende a mejorar el crecimiento de las epífitas, al aumentar la humedad en la zona del árbol y disminuir las diferencias de presión de vapor entre las hojas y el aire. Estas diferencias de presión al ser bajas, generan altas tasas de intercambio gaseoso en las especies epífitas.

Por otro lado, la rugosidad de la corteza es fundamental para la colonización, el establecimiento y la supervivencia de las epífitas. La corteza rugosa permite un punto con mejor anclaje, y también, evita que las semillas, propágulos y plantas sean desprendidas por las condiciones ambientales (Sáyago *et al.*, 2013).

En definitiva, las propiedades de la corteza dependen de la ontogenia del árbol y también de cada zona de la planta. Como la corteza de *Agathis australis*, que tiende a albergar una baja proporción de epífitas debido a la corteza escamosa, no obstante, las copas ostentan una gran abundancia de epífitas (Ecroyd, 1982). Asimismo, la corteza de *Bursera fagaroides* presenta mayor descamación en los tallos y en las ramas de mayor diámetro, influyendo en el desarrollo de las epífitas que se establecen allí. Sin embargo, en esta zona hay una menor tasa de mortalidad de epífitas y algunas especies suelen ser más abundantes que en otras zonas del árbol (López-Villalobos, 2008).

Hay muchos gradientes que pueden influir en la germinación y desarrollo exitoso de la epífita, como el pH de la corteza. Las propiedades químicas de la corteza de las especies de árboles son variables, e incluso en cada árbol puede ser variable a medida que la corteza envejece (Rambo, 2010). En las epífitas vasculares, los estudios con el pH de la corteza destacan poca importancia (Wagner *et al.*, 2015). Mehlreter *et al.* (2005) no encontraron

correlación entre la abundancia de las epífitas y la acidez en la corteza de los árboles huéspedes. Por su parte, Pessin (1925) tampoco encontró diferencias en el pH de la corteza de los árboles hospederos y no hospederos.

La arquitectura de las ramas es un factor importante que determina la diversidad y abundancia de epífitas (Köster & Barthlott, 2011). Características como la densidad de follaje, el diámetro y los ángulos predominantes de las ramas son de gran relevancia. De esta manera, las ramas determinan la organización espacial del follaje, influyendo en la absorción de la radiación solar y la capacidad fotosintética, principalmente (Watt *et al.*, 2004).

Por su parte, la densidad de las hojas disminuye proporcionalmente las precipitaciones, amortigua el cambio de temperatura y la presión de vapor, así como también, disminuye la intensidad de la iluminación solar (Cardelus & Chazdon, 2005; Wagner *et al.*, 2015). Las ramas que presentan un diámetro pequeño son vulnerables a los daños mecánicos, por lo que tienen altas tasas de desprendimiento que las ramas de diámetro grande (Watt *et al.*, 2004). A su vez, los ángulos de las ramas influyen en el flujo de las precipitaciones por la rama (Gottsberger & Morawetz, 1993), en la acumulación de sustrato orgánico y en el asentamiento exitoso de las semillas o propágulos que se adhieren a la rama (Wagner *et al.*, 2015).

La diversidad y abundancia de las epífitas, también depende de la longevidad y tamaño en la madurez del árbol hospedero. Por lo general, el número de especies de epífitas y su abundancia aumenta de acuerdo con el tamaño y la edad del árbol. Estas características están relacionadas con las epífitas por medio de algunos mecanismos, tales como, una mayor superficie de sustrato y una acumulación de materia orgánica con el paso del tiempo, que cambia la calidad de sustrato para el asentamiento de epífitas en los individuos longevos

(Wagner *et al.*, 2015). El tamaño del árbol integra varios procesos ecológicos que claramente están relacionados con las epífitas, como la lluvia de semillas. Al presentar una superficie más grande, tendrá una mayor exposición a la colonización de semillas epífitas, así como también, una mayor variedad de condiciones ambientales como la humedad y la luz (Zhao *et al.*, 2015).

Los rasgos de las epífitas también definen la especificidad del árbol hospedero. Los rasgos están relacionados con los gradientes microclimáticos que se presentan en las diferentes zonas de los árboles y a su vez, condicionan la estratificación vertical. Por ejemplo, las epífitas de ambientes húmedos (mésicas) predominan en árboles caducifolios, mientras que las epífitas xerofíticas predominan en especies de árboles del sotobosque (Einzmann *et al.*, 2015). Otros rasgos también están relacionados con el sustrato, como la capacidad de algunas especies epífitas de enredar con raíces los tallos de los árboles que tienen corteza tanto lisa como escamosa (Wagner *et al.*, 2015).

Existen múltiples enfoques metodológicos para identificar la especificidad de los hospederos. Principalmente, variables como la ocupación (presencia o ausencia de especies epífitas en un árbol hospedero), la abundancia (número de individuos, biomasa o cobertura por árbol), la riqueza de especies (número de especies epífitas por árbol) y los parámetros de “fitness” (como el tamaño de la planta o la tasa de crecimiento) (Wagner *et al.*, 2015).

3.4. Influencia antrópica

Las actividades humanas producen cambios en la dirección del proceso de colonización de las plantas epífitas. Este proceso puede modificarse o invertirse si el árbol hospedero está expuesto a un cambio ambiental (Johansson, 1974). De esta manera, las especies generalistas tienden a sustituir a las especialistas. Las especies especialistas generan una

homogeneización funcional de la biodiversidad, donde esta homogeneización es un indicador del impacto de las alteraciones en las comunidades de epífitas. Por su parte, la homogeneización que se da a nivel de cada comunidad causa perturbaciones en el funcionamiento y productividad de los ecosistemas, produciendo alteraciones en los bienes y servicios que provee (Clavel & Devictor, 2010).

3.5. *Oncidium ornithorhynchum*

Oncidium ornithorhynchum es una orquídea epífita simpodial que se encuentra distribuida en bosques de algunos países de Centroamérica, y también al norte de la cordillera de los Andes, en países como Colombia y Ecuador, en una altitud promedio de 2600 metros (Contreras-Ortiz *et al.*, 2019). Esta especie se establece en parches de fragmentos de bosque (pastizales), especialmente en arbustos y árboles de borde, así como también en árboles de potreros (Ballesteros Pintor, 2017). Se caracteriza por presentar inflorescencias piramidales paniculadas, erectas, pequeñas flores amarillas y fragantes con manchas marrones ocasionales, además de un callo blanco plurituberculado en la base del labelo. Presenta pseudobulbos agregados ovoides de 2 a 7 cm de alto, hojas elípticas, oblanceoladas y agudas de 14 - 20 x 4 cm, en promedio. Son plantas que florecen una vez al año produciendo hasta 90 a 100 flores, aproximadamente (Mazo *et al.*, 2013), pero están adaptadas para formar un número limitado de frutos. Cada fruto puede generar una cantidad considerable de semillas para ser dispersadas por anemofilia (Ballesteros Pintor, 2017).

A pesar de que *O. ornithorhynchum* es una especie distribuida en algunos países de Centroamérica y Suramérica, no se han realizado estudios para comprender las relaciones ecológicas con sus árboles hospederos.

En Colombia, para *O. ornithorhynchum* no se ha determinado el grado de amenaza según los criterios de la IUCN y tampoco hay información sobre el estado actual de la especie.

4. Pregunta de investigación

¿Qué factores impulsan la especificidad de *Oncidium ornithorhynchum* en árboles hospederos de un hábitat fragmentado?

5. Justificación

Comprender los factores de los árboles hospederos que permiten la colonización de una especie epífita es de gran relevancia, es una pieza importante del rompecabezas de la biodiversidad (Kitching, 2006; Wagner *et al.*, 2015). De este modo, la alta especificidad de una especie epífita permite que haya especiación simpátrica y proporciona la coexistencia de especies por complementariedad de nicho. Así, abarcar los factores que influyen en la especificidad de una especie epífita es importante en la conservación, pues las especies que tienden a ser especialistas son vulnerables a variaciones en el ecosistema y al cambio climático (Adhikari *et al.*, 2012).

Esta investigación es una contribución para establecer las condiciones de relación ecológica entre la planta epífita y los factores que influyen en la especificidad del árbol hospedero, evidenciando algunos aspectos de su estructura y dinámica espacial que son determinantes para la abundancia y distribución de las especies epífitas vasculares.

6. Objetivos

6.1. General

Identificar los factores que impulsan la especificidad de *Oncidium ornithorhynchum* en árboles hospederos de un hábitat fragmentado.

6.2. Específicos

Analizar el efecto de la distancia entre árboles hospederos de *O. ornithorhynchum*.

Estimar la distribución y abundancia de *O. ornithorhynchum* en zonaciones ecológicas de cada árbol hospedero.

Determinar si las características básicas de “fitness” de *O. ornithorhynchum* están relacionadas con las características físicas de los árboles hospederos.

7. Métodos

7.1. Zona de estudio

La zona de estudio corresponde a un fragmento de bosque húmedo tropical con intervención antrópica, ubicado en la cordillera oriental al noroeste del municipio de Chaguaní, Cundinamarca, Colombia (4.955022, -74.561996). Se caracteriza por presentar un sotobosque y un dosel abierto con árboles que alcanzan hasta 60 m. Las familias arbóreas más representativas son Moraceae, Fagaceae, Cordiaceae, Cunoniaceae, Euphorbiaceae, Urticaceae y Rutaceae.

La temperatura media anual es de 20.9°C, la humedad relativa media anual de 72.44%, la velocidad del viento media anual de 0.94 m/s y la precipitación media anual es de 1155.3 mm, con una precipitación mensual de 96.28 mm, donde los meses con mayor precipitación son abril y junio. La elevación oscila entre 1626 y 1710 m. s. n. m.

7.2. Toma de datos

Para el estudio, se estableció una parcela de 5.3 hectáreas (figura 1). Se registró la frecuencia de las especies arbóreas, así como también la presencia o ausencia de *Oncidium ornithorhynchum*. Los árboles que albergaban esta especie epífita se consideraron hospederos y los que no, no hospederos. Para cada árbol hospedero se registraron características como la altura, la corteza, la cobertura de briófitos, el grosor e inclinación de las ramas, la densidad de follaje y la madurez (tabla 1).

La altura de los árboles se midió utilizando una vara de cinco metros, sin embargo, para los árboles de mayor altura se estimó con el software ImageJ por medio de fotografías. La corteza se estimó de acuerdo con cuatro categorías según la fisura de la corteza, tales como, 1. Corteza lisa; 2. Corteza escamosa; 3. Corteza fisurada y 4. Corteza agrietada. La cobertura

de briófitos se evaluó utilizando un marco de 25 x 50 cm con subdivisiones de 5 x 5 cm, el marco se colocó de acuerdo con la inclinación de la rama y, solamente se realizó la estimación en los tapetes de briófitos que superaron los 2 mm de altura. La cobertura de briófitos se expresó como porcentaje, usando el área cubierta de briófitos en relación con el área descubierta. El grosor de la rama se midió envolviendo una cinta métrica alrededor de la circunferencia de la rama. La inclinación de la rama se midió teniendo en cuenta la bifurcación entre la rama principal y la bifurcación de la rama objetivo con el software ImageJ por medio de fotografías. Variables como, la cobertura de briófitos, el grosor e inclinación de las ramas solamente se estimaron en las zonas donde se encontraron individuos de *O. ornithorhynchum*. De igual manera, la densidad de follaje se evaluó por medio de la medición del área en el software ImageJ mediante fotografías. La madurez de los árboles se valoró de acuerdo con el conocimiento de algunos habitantes de la zona, sobre el lapso de asentamiento de cada uno de estos.

Con el fin de registrar con mayor precisión la distribución de *O. ornithorhynchum*, cada árbol hospedero se subdividió en zonaciones ecológicas de acuerdo con Johansson (1974). Cada zona representa un micrositio en los árboles hospederos y equivale a una diferenciación en los microclimas que se pueden presentar de acuerdo con los gradientes ambientales, mostrando así una estratificación por la preferencia de ocupación. Ahora bien, el micrositio 1 corresponde a las partes basales del tronco, el micrositio 2 al tronco del árbol hasta la primera ramificación, el micrositio 3 a la parte basal de las ramas grandes, el micrositio 4 a la parte media de las ramas grandes y el micrositio 5 a la parte exterior de las ramas grandes (figura 2).

Según Johansson (1974) una comunidad de epífitas es una agregación de tres especies epífitas o más formando una unidad, y la distancia de dos de estas no excede de 0.5 m a la tercera; donde las raíces y los tallos suelen estar entremezclados. Dicho esto, se registró el número de individuos de las especies que formaban comunidades epífitas con *O. ornithorhynchum* y la distribución en los microsítios de los árboles hospederos. La distribución corresponde a la ocurrencia porcentual del número de individuos observados por cada especie. Se tuvieron en cuenta solo plantas epífitas vasculares, con excepción de las plantas parásitas.

7.3. Análisis de datos

Se analizó el efecto de la distancia al vecino hospedero más cercano, utilizando las coordenadas de cada hospedero de *O. ornithorhynchum* para calcular la distancia euclidiana al árbol hospedero más cercano. También, se registró la ubicación y el número de individuos de las especies de árboles no hospederos presentes en la zona de estudio. Con esto, se calculó la distancia promedio entre los árboles hospederos y no hospederos al árbol hospedero más cercano. Estas distancias promedio se compararon con una prueba t de Student.

Se realizó un ANOVA de tres vías para determinar el efecto de las especies arbóreas hospedantes, la altura de cada árbol hospedero y la distancia al vecino hospedero más cercano sobre el número de individuos de *O. ornithorhynchum*. La variable de las especies arbóreas hospedantes tuvo dos categorías (*Citrus x sinensis* y *Citrus x limonia*), la altura de cada árbol hospedero tuvo cinco categorías (0-2 m, 2-4 m, 4-6 m, 6-8 m y > 8 m) y la distancia al vecino hospedero más cercano tuvo cuatro categorías (0-50 m, 50-100 m, 100-150 m y > 150 m). Los datos fueron transformados en Log_{10} para conservar la linealidad.

Se usó el coeficiente de correlación de Spearman para determinar la relación entre las características de los árboles hospederos y las características de los microsítios de cada uno

de estos árboles. Las características de los árboles hospederos correspondieron a la elevación, la altura del árbol, la densidad de follaje, el grosor y la inclinación de la rama. La variable corteza se excluyó del análisis debido a que no hubo variación entre las diferentes categorías, pues todos los árboles hospederos presentaron corteza lisa. Las características de los micrositios correspondieron a la cobertura de briófitos y al índice de iluminación. Este último se estimó de acuerdo con cinco categorías (1. Sin luz directa, área oscura; 2. Sin luz cenital directa y luz lateral parcialmente bloqueada; 3. Poca luz cenital, menos del 50% del área expuesta a la luz cenital directa; 4. Luces laterales parcialmente bloqueadas; 5. Área totalmente expuesta) modificadas y adaptadas de Zhao *et al.* (2015).

Se modeló los efectos de las características de los micrositios en la estructura de los individuos de *O. ornithorhynchum*. Se utilizó un modelo lineal generalizado multivariante (GLM). Se emplearon valores del criterio de información de Akaike (AIC) para determinar el rendimiento de cada modelo (los valores más bajos indican el modelo que mejor se ajusta), además de la desviación explicada. Se construyó un modelo de intercepción (modelo nulo) para comparar si el rendimiento de cada modelo funcionaba significativamente mejor que el modelo nulo. Las variables que representaron el rendimiento de cada modelo fueron las que presentaron una correlación significativa. En total se construyeron cuatro modelos para los factores de los micrositios (el micrositio 1 se excluyó del análisis debido a que no se registraron individuos de la especie de estudio). Cada uno de los cuatro micrositios se trataron como una zona separada, basados en el número de individuos de la especie de estudio por cada zona. Se evaluaron las características de cada micrositio a partir de los árboles hospederos, tales como la cobertura de briófitos, el índice de iluminación, la inclinación y el

grosor de la rama. Se calculó el promedio cuando los datos de las características de los árboles hospederos variaron entre los micrositos.

Se examinó la relación entre la cobertura de briófitos y el número de individuos de *O. ornithorhynchum* con un modelo de regresión lineal. El modelo predijo la frecuencia de *O. ornithorhynchum* en función del porcentaje de la cobertura de briófitos de los árboles hospederos. Con el fin de comparar los datos, se realizó la transformación en Log_{10} .

Para establecer si las características básicas de “fitness” de *O. ornithorhynchum* se encontraban relacionadas con las características físicas de los árboles hospederos, se emplearon modelos mixtos lineales. Las características básicas de “fitness” correspondieron al número de hojas e inflorescencias y a la longitud de la hoja más larga; mientras que las características físicas de los árboles hospederos correspondieron a la cobertura de briófitos, la altura de establecimiento en la que la orquídea se encontraba situada, la densidad de follaje y la altura del árbol hospedero. Los datos fueron transformados en Log_{10} para cumplir con los supuestos de normalidad.

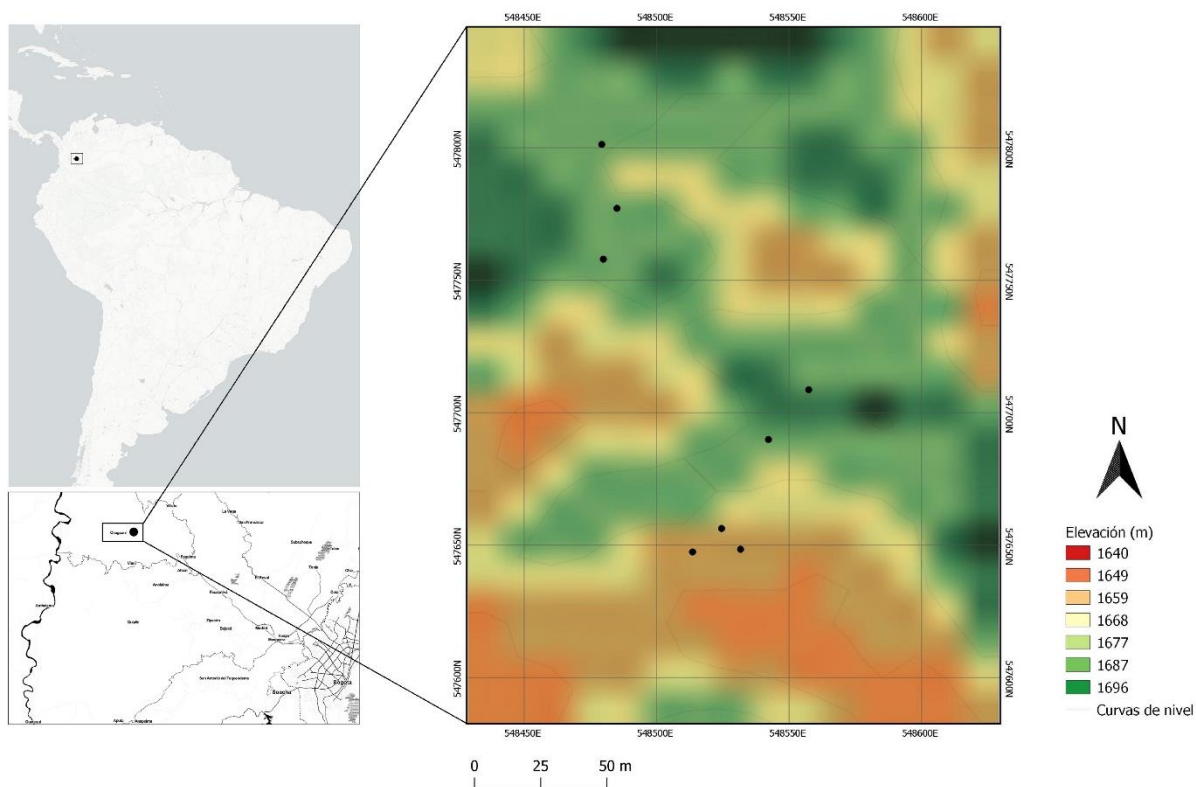
Los datos ambientales como la precipitación y la temperatura se obtuvieron del Proyecto POWER del Centro de Investigación Langley de la NASA (LaRC) financiado a través del Programa de Ciencias Aplicadas/Ciencias de la Tierra de la NASA.

Todos los análisis se realizaron en los programas IBM SPSS Statistics V22.0 y SAS OnDemand for Academics (Statistical Analysis System).

8. Resultados

Se registraron en total 741 individuos de *Oncidium ornithorhynchum* en ocho árboles hospederos (figura 1), siete de estos pertenecieron a la especie *Citrus × sinensis*. El mayor número de registros en un solo hospedero fue de 284 en *C. × sinensis*. Hubo una predominancia de *O. ornithorhynchum* por árboles de corteza lisa y ramas ligeramente inclinadas en promedio de 55.4° (tabla 1).

Figura 1. Zona de estudio y distribución espacial de *Oncidium ornithorhynchum* en un fragmento de bosque (5.3 ha).



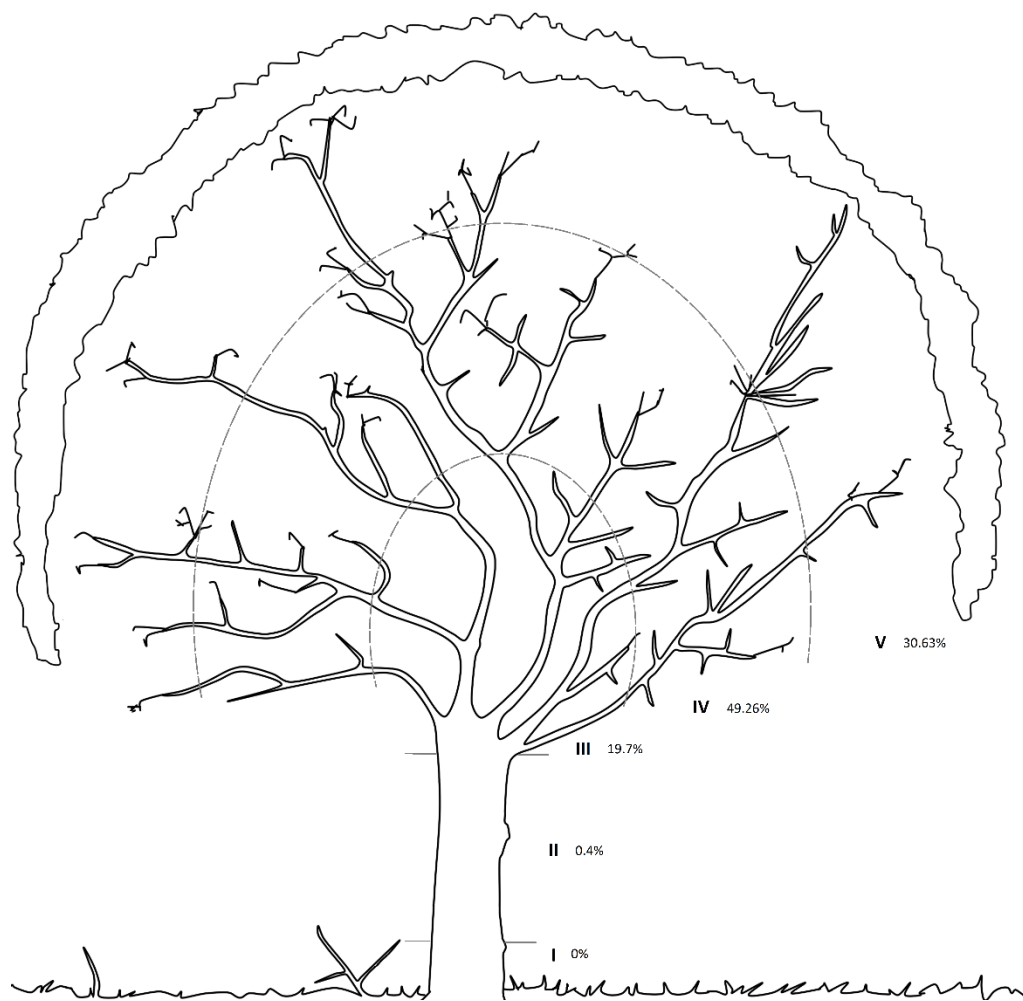
De los 741 individuos de *O. ornithorhynchum*, el 88% hospedaron árboles de *Citrus x sinensis* y el 12% árboles de *Citrus × limonia*, ocupando poca variedad de especies arbóreas. Las especies hospedantes tendían a ser longevas y presentar una altura de 2 a 8 metros (tabla

1). En cuanto a la abundancia por microsítios de los árboles hospederos, el 49.36% abarcó la parte media de las ramas grandes y el 30.63% la parte exterior de las ramas. Solo el 0.4% se limitó al tronco de los árboles (figura 2).

Tabla 1. Frecuencia porcentual de las características de los árboles hospederos de Oncidium ornithorhynchum.

Características del árbol hospedero	%
Altura	
0 – 2m	0
2 – 4m	7.93
4 – 6m	33.73
6 – 8m	58.35
Corteza	
Lisa	100
Escamosa	0
Fisurada	0
Agrietada	0
Cobertura de briófitos	
0 – 25%	15.01
25 – 50%	25.93
50 – 75%	59.06
75 – 100%	0
Grosor de las ramas	
0 – 6cm	0
6 – 12cm	67.52
12 – 18cm	32.48
18 – 24cm	0
Inclinación de las ramas	
0 – 45°	28.7
45 – 90°	34.45
90 – 135°	0
135 – 180°	36.85
Densidad de follaje	
0 – 25%	8.76
25 – 50%	6.49
50 – 75%	17.14
75 – 100%	67.61
Madurez	
Joven	25
Longevo	75

Figura 2. Micrositios de hábitats en árboles hospederos. La numeración romana indica la zonación y el porcentaje la frecuencia de *Oncidium ornithorhynchum* registrada en cada zona. Tomado y redibujado de Johansson (1974).



En total se registraron 13 especies que conformaron comunidades epífitas con *O. ornithorhynchum* en los ocho árboles hospederos estudiados. El micrositio 3 presentó la mayor frecuencia por parte de estas agregaciones, mientras que el micrositio 2 presentó la menor y el micrositio 1 no presentó ninguna (tabla 2). Todas las especies de las comunidades estuvieron presentes en las dos especies de árboles hospederos registrados.

Tabla 2. Porcentaje de distribución en los micrositos de los árboles hospederos y la frecuencia de individuos de las especies que conformaron comunidades epífitas con *Oncidium ornithorhynchum*.

Comunidad epífita	Frecuencia	Distribución en el árbol hospedero				
		I	II	III	IV	V
<i>Asplenium praemorsum</i>	190	0	4.21	67.37	28.42	0
<i>Asplenium theciferum</i>	232	0	5.17	59.05	27.16	8.62
<i>Brassavola cucullata</i>	34	0	8.82	38.24	20.59	32.35
<i>Campyloneurum angustifolium</i>	54	0	22.22	44.44	25.93	7.41
<i>Ficus elastica</i>	16	0	0	100	0	0
<i>Microgramma percussa</i>	171	0	0	19.88	47.37	32.75
<i>Trichocentrum pulchrum</i>	76	0	0	36.84	31.58	31.58
<i>Peperomia rotundifolia</i>	8	0	25	25	25	25
<i>Pleopeltis macrocarpa</i>	253	0	0	24.9	35.18	39.92
<i>Rhipsalis baccifera</i>	106	0	26.42	28.3	22.64	22.64
<i>Selaginella</i> sp.	332	0	8.43	20.48	33.73	37.35
<i>Tillandsia fendleri</i>	160	0	0	22.5	46.88	30.63
<i>Tillandsia pastensis</i>	176	0	2.27	18.75	26.7	52.27

En la zona de estudio (5.3 ha), aproximadamente el 4.4% de los árboles eran hospederos de *O. ornithorhynchum*. La distancia media entre los árboles hospederos y su vecino hospedero más cercano fue de 34.5 m (n = 8), mientras que la distancia media entre los árboles no hospederos y su vecino hospedero más cercano fue de 65.993 m (n = 172) (tabla 3). Estas medias presentan diferencias significativas ($p = 0.0004$), por lo que se considera que la distancia al vecino más cercano de árboles hospederos afecta la probabilidad de que un árbol esté ocupado por *O. ornithorhynchum* en la zona de estudio. De este modo, la distribución de *O. ornithorhynchum* en los árboles hospederos no ocurre por azar. Los árboles hospederos al presentar una distancia entre vecinos relativamente corta, se estima que presentan una distribución agregada. El registro de los árboles no hospederos se encuentra en la tabla 4.

Tabla 3. Distancia media entre árboles hospederos de *Oncidium ornithorhynchum* y no hospederos en la zona de estudio.

Árbol	n	%	Distancia (m)	Rango (m) (min. - máx.)
Hospedero	8	4.444	34.5	20.9 – 46.6
No hospedero	172	95.556	65.993	11.6 – 173.8

La distancia se da entre los árboles más cercanos dentro de la zona de estudio.

Tabla 4. Frecuencia de las especies de árboles no hospederos en la zona de estudio (5.3 ha).

Nombre científico	Nombre común	Número de individuos observados
<i>Ficus americana</i>	Higuerón	13
<i>Ficus elastica</i>	Caucho	25
<i>Quercus humboldtii</i>	Roble andino	8
<i>Cordia alliodora</i>	Nogal cafetero	24
<i>Weinmannia tomentosa</i>	Encenillo	11
<i>Albizia carbonaria</i>	Carbonero	33
<i>Croton magdalenensis</i>	Drago	16
<i>Ocotea macrophylla</i>	Aguacatillo	3
<i>Inga</i> sp.	Guamo	9
<i>Myrcia popayanensis</i>	Arrayancito	4
<i>Citrus x limonia</i>	Limón mandarino	3
<i>Cecropia peltata</i>	Yarumo	6
<i>Ceroxylon quindiuense</i>	Palma de cera	14

El número de individuos de *O. ornithorhynchum* no presentó diferencias significativas con las especies arbóreas hospederas y la altura de los hospederos. Sin embargo, en la interacción presentaron un efecto significativo, dado que la altura de los diferentes árboles hospederos de *O. ornithorhynchum* fue diferente. Por otro lado, el efecto de la distancia del vecino hospedero más cercano fue significativo, así como también la interacción de esta variable con las especies arbóreas hospedantes y la altura de cada árbol. Además, hubo un efecto

significativo en la interacción triple de estas variables (tabla 5). Así pues, el éxito de colonización de *O. ornithorhynchum* en los árboles hospederos no es casualidad.

Tabla 5. ANOVA del efecto de las especies arbóreas hospederas, la altura de cada árbol y la distancia al vecino hospedero más cercano sobre el número de individuos de Oncidium ornithorhynchum.

Factor	F	p	gl	Suma de cuadrados
1. Especies arbóreas hospederas	2.7	0.134	1	0.351
2. Altura de los hospederos	0.15	0.864	2	0.038
3. Distancia de vecinos más cercanos	14.91	0.001	3	5.799
1 * 2	6.25	0.019	2	1.62
1 * 3	8.47	0.01	3	1.053
2 * 3	0.04	0.999	6	0.115
1 * 2 * 3	3.73	0.04	6	4.86
Residuos			9	1.17
Total			32	15.006

Las características a nivel del árbol hospedante, la inclinación de la rama y la altura del árbol hospedero se correlacionaron significativamente ($p = 0.6$) al igual que la densidad de follaje y la altitud ($p = 0.5$). La densidad de follaje tuvo una correlación débil con las otras variables. Para las características de micrositio, la cobertura de briófitos se correlacionó significativamente con el grosor de la rama ($p = 0.6$) y se correlacionó negativamente con la densidad de follaje ($p = -0.6$). El índice de iluminación se correlacionó negativamente con la altura del árbol ($p = -0.8$), no se correlacionó con la densidad de follaje y tuvo correlaciones negativas débiles con las demás variables (tabla 6).

Tabla 6. Coeficiente de correlación de Spearman entre las características del árbol hospedero y las características de los micrositios.

	AAH	GRR	IRA	DEF	ALT	COB
GRR	0.012	-	-	-	-	-
IRA	0.643	-0.252	-	-	-	-
DEF	-0.024	-0.204	0.31	-	-	-
ALT	0.238	0.048	0.024	0.548	-	-
COB	-0.095	0.599	-0.429	-0.571	-0.595	-
INR	-0.756*	-0.317	-0.252	0	-0.378	-0.126

Abreviaturas: AAH, Altura del árbol hospedero; GRR, Grosor de la rama; INR, Índice de iluminación; DEF, Densidad de follaje; ALT, Altitud; COB, Cobertura de briófitos; IRA, Inclinación de la rama. Significancia estadística: * $p < 0.05$

Entre las características de los micrositios, los modelos con dos variables tuvieron un mejor rendimiento que el de tres variables. El mejor modelo fue el micrositio 2 (individuos presentes a nivel del tronco del árbol hasta la primera ramificación) con las variables cobertura de briófitos e índice de iluminación, explicando el 0.006% de la desviación de los individuos de *O. ornithorhynchum* en los árboles hospederos. De esta manera, las variables cobertura de briófitos, inclinación de la rama, grosor de la rama e índice de iluminación influyen significativamente en la abundancia de *O. ornithorhynchum* en los árboles hospederos; siendo esta última variable la que mejor influye (tabla 7).

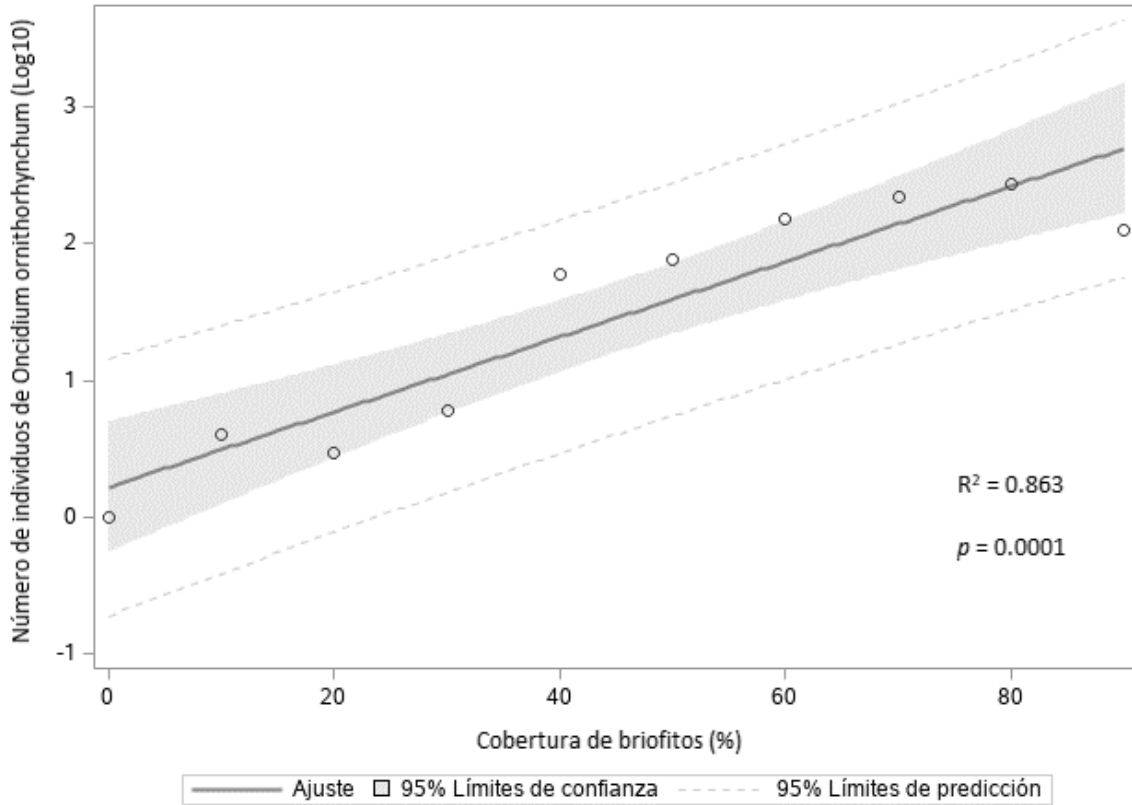
Tabla 7. AIC y desviación explicada (%) de las características de los micrositios para cada GLM multivariado de la abundancia de *Oncidium ornithorhynchum* en los árboles hospederos.

Modelo	Variables	Desviación explicada (%)	AIC
Nulo	1	0.000	86.706
Micrositio 2	COB + INR	0.006	13.307
Micrositio 3	INR + GRR	0.227	37.004
Micrositio 4	INR + IRA + GRR	49.290	77.764
Micrositio 5	INR + IRA + GRR	1.692	54.163

Los modelos en negrita representan un mayor rendimiento con relación al modelo nulo. Abreviaturas: IRA, Inclinación de la rama; COB, Cobertura de briófitos; INR, Índice de iluminación, GRR, Grosor de la rama.

El modelo de regresión lineal entre la cobertura de briófitos y el número de individuos de *O. ornithorhynchum* tuvo un poder explicativo aceptable ($R^2 = 0.863$, $p = 0.0001$). Hubo una relación lineal positiva entre estas dos variables, de manera que hay un efecto de la cobertura de briófitos en la frecuencia de individuos de *O. ornithorhynchum* (figura 3). De este modo, entre mayor cobertura de briófitos presente un árbol hospedero de *O. ornithorhynchum*, mayor será la abundancia de esta especie epífita.

Figura 3. Relación entre la cobertura de briófitos y el número de individuos de *Oncidium ornithorhynchum*.



La altura de establecimiento de la orquídea es una de las características que afecta el número de hojas ($p = 0.001$) y de inflorescencias ($p = 0.014$) de *O. ornithorhynchum*. La altura del árbol hospedero tuvo incidencia en la longitud de la hoja más larga ($p = 0.023$), pues entre más alto fue el árbol hospedero mayor fue la longitud de las hojas (tabla 8). Además, la hoja más larga se encontró en el árbol hospedero dominante.

Tabla 8. Características básicas de “fitness” de Oncidium ornithorhynchum y características físicas de los árboles hospederos.

Características de “fitness” de <i>O. ornithorhynchum</i>	Características del árbol hospedero	gl	Desviación explicada (%)	<i>p</i>
Número de hojas	Cobertura de briófitos	1	5.736	0.756
	Altura de establecimiento	1	1.5	0.001
	Densidad de follaje	1	4.848	0.168
	Altura del árbol hospedero	1	5.838	0.394
Número de inflorescencias	Cobertura de briófitos	1	38.688	0.145
	Altura de establecimiento	1	40.739	0.014
	Densidad de follaje	1	34.709	0.183
	Altura del árbol hospedero	1	30.439	0.071
Hoja más larga	Cobertura de briófitos	1	0.071	0.914
	Altura de establecimiento	1	0.7	0.703
	Densidad de follaje	1	0.067	0.527
	Altura del árbol hospedero	1	0.043	0.023

La altura de establecimiento es la altura en la que la orquídea se encontraba situada.

9. Análisis de resultados

Oncidium ornithorhynchum ocupó poca variedad de especies arbóreas hospedantes, limitándose a especies de cítricos, tales como *Citrus x sinensis* y *Citrus x limonia*. De este modo, es una especie epífita especialista básica intermedia. Rasmussen & Rasmussen (2018) indican que, la especificidad del huésped también puede depender de la totalidad de especies arbóreas disponibles en la zona. Las plantas epífitas pueden estar restringidas a cierta cantidad de especies hospedantes y pueden albergar otros árboles con características adecuadas dentro del rango de distribución. Por lo tanto, es posible que los árboles que no fueron colonizados en la zona de estudio (5.3 ha) no cumplan con las características adecuadas de árbol hospedero, pues la altura, la iluminación, la textura de la corteza, los rasgos de las ramas, la cobertura de briófitos y la madurez son factores claves en la distribución de *O. ornithorhynchum*. Tales rasgos fueron evidentes en la zona de estudio, al encontrar individuos de *C. x limonia* que no eran hospederos de *O. ornithorhynchum*. Estos individuos eran relativamente jóvenes, presentaban una alta densidad de follaje, una altura baja y no presentaban cobertura de briófitos. Por lo que, existe una relación con los procesos de colonización de las epífitas en los árboles hospederos, que está vinculado con la acumulación de humus en la corteza externa de las ramas y que tiene un efecto nutricional en la comunidad de plantas epífitas. Johansson (1974) describió seis etapas de la colonización de epífitas. La primera etapa comienza cuando los líquenes incrustantes se establecen; la segunda, cuando hay presencia de líquenes foliosos y fruticulosos; la tercera, cuando los musgos empiezan a asentarse en lugares favorables; la cuarta, cuando se desarrollan tapetes gruesos y continuos de briófitos; la quinta, cuando los helechos epífitos usan como sustrato los tapetes de briófitos y la sexta, cuando se acentúan plantas epífitas vasculares con flores.

Esta sucesión puede estar relacionada con las comunidades epífitas registradas, de las que *O. ornithorhynchum* hizo parte.

Por otro lado, es probable que la limitada distribución de *O. ornithorhynchum* en los árboles hospederos también se debe a otras propiedades de la corteza, como los exudados. Muchas de las especies registradas en la zona de estudio, correspondían a los géneros *Quercus* y *Ficus*. Estos, se caracterizan por exudar un jugo de látex que contienen sustancias inhibitorias de crecimiento, como algunos taninos (Rasmussen & Rasmussen, 2018). Además, puede estar relacionada con las alturas considerables de los árboles no hospederos, que oscilaban entre 20 hasta 60 m. En estas alturas, la velocidad del viento es más alta a comparación de los árboles de baja altura (Bernal *et al.*, 2005). De esta manera, hay una baja probabilidad que la dispersión de semillas alcance las zonas superiores de las copas de los árboles y que, a su vez, tenga un establecimiento exitoso.

No obstante, las epífitas tienden a mostrar preferencia de hábitat marcando el fenómeno de “regional phorophyte specificity” (Rasmussen & Rasmussen, 2018), donde los rasgos de la especie arbórea hospedera pueden variar geográficamente. Este puede ser el caso de los árboles hospederos de *O. ornithorhynchum*. Concretamente, Ballesteros Pintor (2017) encontró que *O. ornithorhynchum* estaba establecida en las ramas de *Miconia squamulosa* y *Myrcianthes* sp., en un fragmento de bosque a 2730 metros de altitud en el municipio de la Calera, Cundinamarca. Esta preferencia podría explicarse, de cierta manera, por la altura promedio que caracterizan estos árboles, así como también el grosor y la inclinación de las ramas.

Los árboles hospederos de *O. ornithorhynchum* tendían a presentar ramas ligeramente inclinadas (en promedio de 55.4°), un grosor de ramas moderadamente grande y un índice de

iluminación que permanecía entre el área totalmente expuesta y luz lateral parcialmente bloqueada. Por lo que, los ángulos relativamente inclinados pueden garantizar la adhesión de semillas en el sustrato, además, pueden contribuir en la circulación de la precipitación entre las ramas, así como también en el flujo de rocío (Gottsberger & Morawetz, 1993). El grosor grande de las ramas ofrece una mayor estabilidad y soporte mecánico (Rasmussen & Rasmussen, 2018). La iluminación claramente es un factor clave, pues *O. ornithorhynchum* presenta hojas gruesas, por lo que requiere, relativamente, una alta iluminación y es determinante en el rendimiento fisiológico (Zotz *et al.*, 2001). Esto, explica la alta frecuencia de individuos en la parte media y exterior de las ramas de los árboles hospederos.

Las características de los árboles hospederos actúan indirectamente sobre otros organismos, realizando efectos en cascada. Estos efectos, permiten que haya efectos positivos indirectos sobre los organismos por medio de la modificación del hábitat generando hábitats biogénicos (Thomsen *et al.*, 2010). El asentamiento de epífitas no vasculares en los árboles pueden influir en la disposición del sustrato para las epífitas vasculares, teniendo así asociaciones ecológicas (Rasmussen & Rasmussen, 2018). En este sentido, *O. ornithorhynchum* se estableció en árboles que presentaron corteza lisa, pero con una alta cobertura de briófitos. Esto, también es congruente con la relación positiva que presentó la abundancia de *O. ornithorhynchum* con la cobertura de briófitos. Es probable que las epífitas no vasculares suministren el establecimiento de epífitas como *O. ornithorhynchum* y causen un sesgo en la especificidad del huésped. Pues organismos como los briófitos, almacenan agua y realizan la lixiviación de nutrientes, permitiendo que las semillas se adhieran al sustrato y aseguren el asentamiento para cumplir su ciclo vital.

Oncidium ornithorhynchum tuvo una distribución agregada, lo que indica que las semillas dispersadas por anemofilia, probablemente, permanecen en el árbol hospedero y que un pequeño porcentaje se establece en los árboles vecinos. Alcantara *et al.* (2006) mencionan que las semillas de Orchidaceae, por lo general, al ser pequeñas y livianas, pueden ser dispersadas por el viento a largas distancias. Sin embargo, la cantidad de semillas que logren acentuarse en los árboles vecinos depende de la distancia entre estos árboles vecinos. En la zona de estudio la distancia media entre los árboles era de aproximadamente 66 m, así pues, los árboles pueden estar moderadamente aislados como para tener una alta probabilidad en el establecimiento de las semillas. Esto, puede estar relacionado con los resultados, respecto a la importancia de la distancia al vecino colonizado más cercano con las especies arbóreas hospedantes y la altura de cada árbol hospedado por *O. ornithorhynchum*, demostrando que su éxito de establecimiento en los árboles hospederos no es aleatorio.

Los beneficios de “fitness” de la especialización ecológica fueron positivos desde ciertos aspectos, tales como la altura del establecimiento de la orquídea con el número de hojas y de inflorescencias; así como también la altura del árbol hospedero con la longitud de la hoja más larga. Fry (1996) menciona que a pesar de que los efectos positivos sean leves, estos impulsarán la evolución de la especialización. Estos aspectos están relacionados, principalmente, con que, a mayor exhibición de inflorescencias, mayor será la capacidad de atraer polinizadores (Gowland *et al.*, 2011). Consecuentemente, aumentará el potencial de “fitness” de un individuo, beneficiando a las especies que son limitadas por los polinizadores como las orquídeas (Valdivia & Niemeyer, 2006). A su vez, está relacionado con Tremblay (2006), pues un mayor potencial de “fitness” es indicativo cuando hay un aumento en el tamaño vegetativo debido, principalmente, al mayor potencial de floración.

10. Conclusiones y recomendaciones

Este estudio reveló que, la cobertura de briófitos, la inclinación y el grosor de la rama y el índice de iluminación influyen en la colonización y el desarrollo exitoso de *Oncidium ornithorhynchum* en los árboles hospederos. Por su parte, la cobertura de briófitos es un factor de gran relevancia para determinar la abundancia de *O. ornithorhynchum* en los árboles que coloniza, pues entre mayor cobertura presente su árbol hospedero, mayor será la abundancia de esta especie epífita. Las distancias entre los árboles hospederos afectan la probabilidad de que un árbol esté habitado por *O. ornithorhynchum*, demostrando que la distribución de la orquídea no ocurre por azar. Por su parte, *O. ornithorhynchum* es una especie especialista básica intermedia que se limita a hospedar árboles cítricos (*Citrus x sinensis* y *Citrus x limonia*) y que tiende a distribuirse en la parte media de las ramas grandes y la parte exterior de las ramas. Además, la altura del establecimiento de la orquídea y la altura del árbol hospedero, son características que están relacionadas con las características básicas de “fitness” de *O. ornithorhynchum*, tales como la hoja más larga, el número de flores e inflorescencias.

Si bien la investigación en los factores de ocupación de hábitats por parte de plantas epífitas ha sido un tema poco estudiado, la especie *Oncidium ornithorhynchum* no es la excepción. Comprender de manera definitiva los factores que influyen en la interacción de las epífitas y los árboles hospederos es complejo, al tener un bestiario de múltiples variables por evaluar. Por lo que, para futuros estudios con orquídeas epífitas es recomendable estudiar la especificidad del huésped a una escala fina, teniendo en cuenta factores como los hongos micorrícicos (que dependen para la germinación exitosa de las semillas y el desarrollo como tal de la planta), el patrón de la dispersión de las semillas, las características de las semillas

y los aspectos químicos de los árboles hospederos (así como la nutrición mineral y los efectos alelopáticos).

11. Referencias bibliográficas

Adhikari, Y. P., Fischer, H. S., & Fischer, A. (2012). Host tree utilization by epiphytic orchids in different land-use intensities in Kathmandu Valley, Nepal. *Plant Ecology*, 213(9), 1393–1412. <https://doi.org/10.1007/s11258-012-0099-0>

Alcantara, S., Semir, J., & Solferini, V. N. (2006). Low Genetic Structure in an Epiphytic Orchidaceae (*Oncidium hookeri*) in the Atlantic Rainforest of South-eastern Brazil. *Annals of Botany*, 98(6), 1207–1213. <https://doi.org/10.1093/aob/mcl202>

Ballesteros Pintor, D. P. (2017). Estrategia de reproducción sexual de *Oncidium ornithorhynchum* Kunth (Orchidaceae: Cymbidieae) en un fragmento de bosque en el municipio de La Calera, Cundinamarca. Departamento de Biología.

Bernal, R., Valverde, T., & Hernández-Rosas, L. (2005). Habitat preference of the epiphyte *Tillandsia recurvata* (Bromeliaceae) in a semi-desert environment in Central Mexico. *Canadian Journal of Botany*, 83(10), 1238–1247. <https://doi.org/10.1139/b05-076>

Callaway, R. M., Reinhart, K. O., Moore, G. W., Moore, D. J., & Pennings, S. C. (2002). Epiphyte host preferences and host traits: mechanisms for species-specific interactions. *Oecologia*, 132(2), 221–230. <https://doi.org/10.1007/s00442-002-0943-3>

Cardelus, C. L., & Chazdon, R. L. (2005). Inner-crown Microenvironments of Two Emergent Tree Species in a Lowland Wet Forest. *Biotropica*, 37(2), 238–244. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2005.00032.x>

Cardelús, C. L., Mack, M. C., Woods, C., DeMarco, J., & Treseder, K. K. (2008). The influence of tree species on canopy soil nutrient status in a tropical lowland wet forest in Costa Rica. *Plant and Soil*, 318(1–2), 47–61. <https://doi.org/10.1007/s11104-008-9816-9>

Clavel, J., Julliard, R., & Devictor, V. (2010). Worldwide decline of specialist species: toward a global functional homogenization?. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 9(4), 222–228. <https://doi.org/10.1890/080216>

Contreras-Ortiz, N., Rodríguez-García, T., Quintanilla, S., Bernal-Villegas, J., Madriñán, S., & Gómez-Gutiérrez, A. (2019). The origin of Humboldt and Bonpland's holotype of *Oncidium ornithorhynchum*, clarified using+ 200-year-old DNA. *Taxon*, 68(3), 471-480.

Cortez, L. (2001). Pteridofitas epífitas encontradas en Cyatheaceae y Dicksoniaceae de los bosques nublados de Venezuela. *Gayana. Botánica*, 58(1). <https://doi.org/10.4067/s0717-66432001000100002>

Crain, B., & Tremblay, R. (2012). Update on the distribution of *Lepanthes caritensis*, a rare Puerto Rican endemic orchid. *Endangered Species Research*, 18(1), 89–94. <https://doi.org/10.3354/esr00442>

Devictor, V., Clavel, J., Julliard, R., Lavergne, S., Mouillot, D., Thuiller, W., Venail, P., Villéger, S., & Mouquet, N. (2010). Defining and measuring ecological specialization. *Journal of Applied Ecology*, 47(1), 15–25. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2009.01744.x>

Dressler, R. L. (1981). *The Orchids: Natural History and Classification*. Harvard Univ Pr.

Ecroyd, C. E. (1982). Biological flora of New Zealand 8. *Agathis australis* (D. Don) Lindl. (Araucariaceae) Kauri. *New Zealand Journal of Botany*, 20(1), 17–36. <https://doi.org/10.1080/0028825x.1982.10426402>

Einzmann, H. J. R., Beyschlag, J., Hofhansl, F., Wanek, W., & Zotz, G. (2015). Host tree phenology affects vascular epiphytes at the physiological, demographic and community level. *AoB PLANTS*, 7. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plu073>

Fry, J. D. (1996). The Evolution of Host Specialization: Are Trade-Offs Overrated? *The American Naturalist*, 148, S84-S107. <https://doi.org/10.1086/285904>

Futuyma, D. J., & Moreno, G. (1988). The evolution of ecological specialization. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 19(1), 207–233. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.19.110188.001231>

Gottsberger, G., & Morawetz, W. (1993). Development and distribution of the epiphytic flora in an Amazonian savanna in Brazil. *Flora*, 188, 145–151. [https://doi.org/10.1016/s0367-2530\(17\)32258-2](https://doi.org/10.1016/s0367-2530(17)32258-2)

Gowland, K. M., Wood, J., Clements, M. A., & Nicotra, A. B. (2011). Significant phorophyte (substrate) bias is not explained by fitness benefits in three epiphytic orchid species. *American Journal of Botany*, 98(2), 197–206. <https://doi.org/10.3732/ajb.1000241>

Johansson, D. (1974). Ecology of vascular epiphytes in West African rain forest. *Svenska växtgeografiska sällskapet*.

José Válka Alves, R., Kolbek, J., & Becker, J. (2008). Vascular epiphyte vegetation in rocky savannas of southeastern Brazil. *Nordic Journal of Botany*, 26(1–2), 101–117. <https://doi.org/10.1111/j.0107-055x.2008.00190.x>

Kassen, R. (2002). The experimental evolution of specialists, generalists, and the maintenance of diversity. *Journal of Evolutionary Biology*, 15(2), 173–190. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2002.00377.x>

Kitching, R. L. (2006). Crafting the Pieces of the Diversity Jigsaw Puzzle. *Science*, 313(5790), 1055–1057. <https://doi.org/10.1126/science.1131117>

Köster, N., Nieder, J., & Barthlott, W. (2011). Effect of Host Tree Traits on Epiphyte Diversity in Natural and Anthropogenic Habitats in Ecuador. *Biotropica*, 43(6), 685–694. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2011.00759.x>

Laube, S., & Zotz, G. (2006). Neither Host-specific nor Random: Vascular Epiphytes on Three Tree Species in a Panamanian Lowland Forest. *Annals of Botany*, 97(6), 1103–1114. <https://doi.org/10.1093/aob/mcl067>

López-Villalobos, A., Flores-Palacios, A., & Ortiz-Pulido, R. (2008). The relationship between bark peeling rate and the distribution and mortality of two epiphyte species. *Plant Ecology*, 198(2), 265–274. <https://doi.org/10.1007/s11258-008-9402-5>

Mazo, L. C., Gómez-Gutiérrez, A., Quintanilla, S. R., Bernal, J. E., & Ortiz-Valdivieso, P. (2013). Consideraciones sobre la historia de la prioridad taxonómica de *Oncidium ornithorhynchum*. *Lankesteriana International Journal on Orchidology*, 13(3), 337-351.

Mehltreter, K., Flores-Palacios, A., & García-Franco, J. G. (2005). Host preferences of low-trunk vascular epiphytes in a cloud forest of Veracruz, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 21(6), 651–660. <https://doi.org/10.1017/s0266467405002683>

Migenis, L. E., & Ackerman, J. D. (1993). Orchid—phorophyte relationships in a forest watershed in Puerto Rico. *Journal of Tropical Ecology*, 9(2), 231–240. <https://doi.org/10.1017/s0266467400007227>

Pennings, S. C., & Callaway, R. M. (2002). Parasitic plants: parallels and contrasts with herbivores. *Oecologia*, 131(4), 479–489. <https://doi.org/10.1007/s00442-002-0923-7>

Pessin, L. J. (1925). An Ecological Study of the Polypody Fern *Polypodium polypodioides* as an Epiphyte in Mississippi. *Ecology*, 6(1), 17–38. <https://doi.org/10.2307/1929237>

Porembski, S. (2003). Epiphytic orchids on arborescent Velloziaceae and Cyperaceae: Extremes of phorophyte specialisation. *Nordic Journal of Botany*, 23(4), 505–512. <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.2003.tb00424.x>

Poulin, R., Krasnov, B. R., & Mouillot, D. (2011). Host specificity in phylogenetic and geographic space. *Trends in Parasitology*, 27(8), 355–361. <https://doi.org/10.1016/j.pt.2011.05.003>

Rambo, T. R. (2010). Structure and composition of corticolous epiphyte communities in a Sierra Nevada old-growth mixed-conifer forest. *The Bryologist*, 113(1), 55–71. <https://doi.org/10.1639/0007-2745-113.1.55>

Rasmussen, H. N., & Rasmussen, F. N. (2018). The epiphytic habitat on a living host: reflections on the orchid–tree relationship. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 186(4), 456–472. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/box085>

Sáyago, R., Lopezaraiza-Mikel, M., Quesada, M., Álvarez-Añorve, M. Y., Cascante-Marín, A., & Bastida, J. M. (2013). Evaluating factors that predict the structure of a commensalistic epiphyte–phorophyte network. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280(1756), 20122821. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.2821>

Schuettpelez, E., & Trapnell, D. W. (2006). Exceptional epiphyte diversity on a single tree in Costa Rica. *Selbyana*, 27(1), 65–71.

Thomsen, M. S., Wernberg, T., Altieri, A., Tuya, F., Gulbransen, D., McGlathery, K. J., Holmer, M., & Silliman, B. R. (2010). Habitat Cascades: The Conceptual Context and Global

Relevance of Facilitation Cascades via Habitat Formation and Modification. *Integrative and Comparative Biology*, 50(2), 158–175. <https://doi.org/10.1093/icb/icq042>

Tienderen, P. H. V. (1991). Evolution of Generalists and Specialist in Spatially Heterogeneous Environments. *Evolution*, 45(6), 1317. <https://doi.org/10.2307/2409882>

Tremblay, R. L. (1997). Distribution and Dispersion Patterns of Individuals in Nine Species of *Lepanthes* (Orchidaceae). *Biotropica*, 29(1), 38–45. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.1997.tb00004.x>

Tremblay, R. L. (2006). The effect of population structure, plant size, herbivory and reproductive potential on effective population size in the temperate epiphytic orchid, *Sarcochilus australis*. *Cunninghamia*, 9(4), 529-535.

Tremblay, R. L., Zimmerman, J. K., Lebrón, L., Bayman, P., Sastre, I., Axelrod, F., & Alers-García, J. (1998). Host specificity and low reproductive success in the rare endemic Puerto Rican orchid *Lepanthes caritensis*. *Biological Conservation*, 85(3), 297–304. [https://doi.org/10.1016/s0006-3207\(97\)00163-8](https://doi.org/10.1016/s0006-3207(97)00163-8)

Valdivia, C. E., & Niemeyer, H. M. (2006). Do floral syndromes predict specialisation in plant pollination systems? Assessment of diurnal and nocturnal pollination of *Escallonia myrtoidea*. *New Zealand Journal of Botany*, 44(2), 135–141. <https://doi.org/10.1080/0028825x.2006.9513014>

Wagner, K., Mendieta-Leiva, G., & Zotz, G. (2015). Host specificity in vascular epiphytes: a review of methodology, empirical evidence and potential mechanisms. *AoB PLANTS*, 7. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plu092>

Watt, M. S., Moore, J. R., & McKinlay, B. (2004). The influence of wind on branch characteristics of *Pinus radiata*. *Trees*, 19(1), 58–65. <https://doi.org/10.1007/s00468-004-0363-6>

Wyse, S. V., & Burns, B. R. (2011). Do host bark traits influence trunk epiphyte communities? *New Zealand Journal of Ecology*, 35(3), 296–301. <http://www.jstor.org/stable/24060742>

Zhang, L., Nurvianto, S., & Harrison, R. (2009). Factors Affecting the Distribution and Abundance of *Asplenium nidus* L. in a Tropical Lowland Rain Forest in Peninsular Malaysia. *Biotropica*, 42(4), 464–469. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2009.00607.x>

Zhao, M., Geekiyanage, N., Xu, J., Khin, M. M., Nurdiana, D. R., Paudel, E., & Harrison, R. D. (2015). Structure of the Epiphyte Community in a Tropical Montane Forest in SW China. *PLOS ONE*, 10(4), e0122210. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0122210>

Zotz, G. (2013). The systematic distribution of vascular epiphytes - a critical update. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 171(3), 453–481. <https://doi.org/10.1111/boj.12010>

Zotz, G., Hietz, P., & Schmidt, G. (2001). Small plants, large plants: the importance of plant size for the physiological ecology of vascular epiphytes. *Journal of Experimental Botany*, 52(363), 2051–2056. <https://doi.org/10.1093/jexbot/52.363.2051>