

ANÁLISIS DE LA SELECCIÓN DE SUSTRATO POR PARTE DE *DENDROPHYLAX LINDENII* (ORCHIDACEAE) EN CABO SAN ANTONIO, PENÍNSULA DE GUANAHACABIBES, PINAR DEL RÍO, CUBA

ERNESTO MÚJICA¹, JOSEP RAVENTÓS² & ELAINE GONZÁLEZ³

¹ Centro de Investigaciones y Servicios Ambientales ECOVIDA, Pinar del Río. CUBA

² Dpto. de Ecología. Universidad de Alicante. ESPAÑA

³ Jardín Botánico Orquideario Soroa. Universidad de Pinar del Río. CUBA

¹ Autor para correspondencia: emujica@ecovida.pinar.cu

RESUMEN. Se evalúa la preferencia de selección de sustrato por *Dendrophylax lindenii*, especie de orquídea epífita presente en Cabo San Antonio, Península de Guanahacabibes, Cuba. Se realizó un muestreo de todos los individuos de *D. lindenii* en dos transectos de 1000 m cada uno y ancho variable de acuerdo a la topografía del terreno. *D. lindenii* se encuentra sobre 19 especies diferentes de forofitos. Las especies más frecuentes fueron *Comocladia dentata*, *Diospyros crassinervis* y *Cedrela odorata*. Se localizaron un total de 344 individuos de *D. lindenii*, el 54,4% de los mismos se encuentran sobre *Comocladia dentata* (24,4%), *Sideroxylon foetidissimum* (10,8%), *Diospyros crassinervis* (9,9%) y *Tabebuia angustata* (9,3%). No se encontró preferencia por la altura o el DBH de las especies de árboles que ocupa. Las estrategias de conservación de *D. lindenii* deberían incluir la protección de las especies de árboles donde predomina esta especie de orquídea, en particular las dos especies con valor económico *D. crassinervis* y *C. odorata*.

ABSTRACT. In this study we analysed the host-tree preference by the epiphytic orchid *Dendrophylax lindenii* in Cabo San Antonio, Península de Guanahacabibes, Cuba. We surveyed two transects of 1000 metres and variable width, according to the topography. We noted the presence of the orchids and number counted all the individuals as well as the DBH at the insertion point of this orchid on the phorophytes and the height of trees in the semi-deciduous forest. We recording 344 individuals on 19 species of host tree (phorophyte). *D. lindenii* shows generalist behaviour on habitat selection, diameter and height insertion on host trees. The orchid was mainly found on *Comocladia dentata*, *Diospyros crassinervis* y *Cedrela odorata*. More than 54,4% of the *D. lindenii* were found on *Comocladia dentata* (24,4%), *Sideroxylon foetidissimum* (10,8%), *Diospyros crassinervis* (9,9%) y *Tabebuia angustata* (9,3%). Conservation effort should include the conservation of trees that are most frequently phorophyte of the orchid, especially the two species of trees which have commercial value, *D. crassinervis* y *C. odorata*.

PALABRAS CLAVES / KEY WORDS: especificidad de sustrato, epifitas, *Dendrophylax lindenii*, Orchidaceae, Cuba

INTRODUCCIÓN

Las orquídeas epifitas difieren en un importante número de aspectos de las orquídeas terrestres (Zotz & Schmidt, 2006). Por ejemplo, en las epifitas no existe una fase bajo tierra, y sus bajas densidades sugieren bajos niveles de competencia intra e interespecífica (Zotz & Hietz, 2001). El propio hábito epífita o litofítico de la mayoría de las especies de orquídeas las predispone a mantener una distribución en parches o agregada (Ackerman, 1995; Tremblay, 1997). Además, la dinámica de los sustratos (a nivel

de corteza, ramas, troncos y especies de forofitos) ejerce una influencia muy fuerte en la dinámica de las poblaciones de epifitas (Zotz & Schmidt, 2006).

Aunque las epifitas son un componente significativo en la diversidad vegetal, se conoce relativamente poco sobre la especificidad de la relación entre ellas y sus hospederos. Esta asociación adquiere particular interés si tenemos en cuenta que las mismas usualmente conviven en parches o mantienen una distribución discontinua (Trapnell & Hamrick, 2006).

La edad y el área disponible para la colonización pueden afectar la abundancia de epífitas y la composición de sus comunidades (Catling *et al.*, 1986; Pérez, 1982). Además, la arquitectura de los forofitos, como la estructura de su cobertura, ramificación, tamaño de las hojas, etc., pueden ejercer una fuerte influencia en la germinación y establecimiento de epífitas (Benzing, 1979) además de sus características químicas. Desde que se conoce que la disponibilidad de sitios tiene una fuerte influencia en la distribución de las poblaciones, es de suma importancia que las especies de forofitos sean consideradas en el desarrollo de estrategias de conservación de orquídeas (Migenis & Ackerman, 1993). Máxime cuando los “sitios” disponibles para las orquídeas epífitas son escasos y frecuentemente distribuidos de forma heterogénea con fuerte agregación de individuos (Ackerman, 1986).

En la península de Guanahacabibes conviven alrededor de 30 especies diferentes de orquídeas (Ferro *et al.*, 1995), ocupando, por tanto, casi todas las formaciones vegetales presentes en ese territorio. Sin embargo, la diversidad de especies arbóreas hace que la mayoría de ellas ocupe hábitats bien definidos. En el presente estudio se analiza la selección de sustrato por parte de *Dendrophyllax lindenbergii* para establecer si existe una especificidad orquídea-sustrato o solo una preferencia por determinadas especies de forofitos. Al mismo tiempo se analiza la preferencia que manifiesta esta especie de orquídea por los espacios que ocupa sobre los forofitos, específicamente altura y diámetro de los sustratos ocupados.

MATERIALES Y MÉTODOS

Dendrophyllax lindenbergii (D.I.) es una especie epífita áfila conocida como la orquídea “fantasma” u orquídea “rana”. Sus flores son grandes y vistosas con un excelente aroma lo que le confiere un lugar importante en las colecciones privadas. Esta especie está presente solo en Cuba y La Florida (U.S.A.). En la isla se le encuentra en zonas montañosas de la provincia Granma y Guantánamo, oriente del país, y se cita para zonas del norte de la provincia de Camagüey, reportes aún no comprobados. La población ubicada en Cabo San Antonio, es la única reportada para el occidente del país.

En el Cabo San Antonio se le encuentra en el bosque semidecíduo, a ambos lados del sendero El Catauro (Lat: N 21 52 172; Long: W 84 55 389), y en una profundidad en el bosque que no supera los 1000 m (Mújica, *inédito*). En el bosque semidecíduo de Cabo San Antonio las especies arbóreas más comunes son *Erythroxylum areolatum*, *Atheramnus lucidus*, *Sideroxylon foetidissimum*, *Cedrela odorata*, *Comocladia dentata*, y *Stigmatophyllum sagraeanum*. El suelo está conformado por carso desnudo, conocido como “diente de perro”, nombre que refleja lo accidentado del terreno (Acevedo, 1992).

Para el estudio de la comunidad de forofitos y selección de sustrato por parte de D.I. se trazaron dos transectos de 1 km de longitud cada uno y ancho variable (5-8 m) de acuerdo al relieve y la propia estructura que presenta la vegetación en esta zona. En ellos se procedió al marcaje con etiquetas de aluminio y numeración de todos los individuos de aquellas especies arbóreas que resultaron ocupados al menos una vez, estableciéndose la especie, altura y DBH de los mismos. De igual manera se marcaron y contabilizaron todos los individuos de D.I. presentes en los sustratos ocupados.

Para analizar las alturas y diámetros basales (DBH) de las especies arbóreas ocupadas y la distribución de las orquídeas en los forofitos hemos usado boxplots (box-and-whisker diagram) pues permite una adecuada representación gráfica de los datos de la distribución a través del primer cuartil $LQ(x_{.25})$, la mediana $LQ(x_{.50})$ y el tercer cuartil $LQ(x_{.75})$. Cualquier dato menor que $1.5 \cdot IQR$ (distancia intercuartil) en relación al primer cuartil ó mayor que $1.5 \cdot IQR$ en relación al tercer intercuartil, se considera un outlier. Los boxplots son especialmente útiles para comparar poblaciones o muestras pues no hacen ninguna asunción de la distribución estadística pues son no paramétricos (Tukey, 1977). Para las comparaciones entre estas distribuciones hemos usado el test no-paramétrico de Kruskal Wallis pues los datos no eran normales ni tenían homogeneidad de varianzas (Sokal & Rohlf, 1995). Para comprobar si existe una especificidad entre las especies de forofitos y la presencia de D.I. hemos aplicado un test de asociación, Chi-cuadrado, entre variables categóricas (Sokal & Rohlf, 1995).

TABLA 1. Frecuencia de ocupación de especies de árboles por parte de *Dendrophylax lindenii* en Cabo San Antonio, Península de Guanahacabibes.

Especies de forofitos	No. de individuos ocupados	% en relación al total
<i>Comocladia dentata</i>	16	17,2
<i>Diospyros crassinervis</i>	12	12,9
<i>Cedrela odorata</i>	9	9,7
<i>Erythroxylum areolatum</i>	8	8,6
<i>Sideroxylon foetidissimum</i>	8	8,6
<i>Tabebuia angustata</i>	8	8,6
<i>Ficus laenigata</i>	5	5,4
<i>Plumeria tuberculata</i>	4	4,3
<i>Schaefferia frutescens</i>	4	4,3
<i>Atheramnus lucidus</i>	3	3,2
<i>Citharexylum fruticosum</i>	3	3,2
Árboles derribados no identificados	3	3,2
<i>Chascoteca neopeltandra</i>	2	2,2
<i>Stigmatophyllum sagraeanum</i>	2	2,2
Árboles secos no identificados	2	2,2
<i>Picrodendron macrocarpum</i>	1	1,1
<i>Adelia ricinella</i>	1	1,1
<i>Celtis trinervia</i>	1	1,1
<i>Drypetes alba</i>	1	1,1
Número de total individuos ocupados	93	

RESULTADOS

Selección de sustrato que manifiesta *Dendrophylax lindenii*. En los dos transectos a lo largo del bosque semidecídulo de Cabo San Antonio se contabilizaron un total de 93 individuos pertenecientes a 19 especies de forofitos ocupados por D.I. Entre los forofitos se encuentra la categoría de árbol seco (Tabla 1). Las especies con mayor grado de ocupación resultaron ser: *Comocladia dentata* con 16 individuos, *Diospyros crassinervis* con 12, *Cedrela odorata* con nueve y *Erythroxylum areolatum*, *Sideroxylon foetidissimum* y *Tabebuia angustata* con ocho. En estas seis especies se concentra el 65,6% del total de individuos ocupados, el resto muestra bajos niveles de ocupación aún cuando son localmente abundantes.

Los mayores porcentajes de ocupación los presentan *Comocladia dentata* con el 17,2% del total de ocupados y *Diospyros crassinervis* con el 12,9% del total de individuos. Este resultado pudiera estar apuntando a una relación más estrecha con estas dos primeras especies en relación al resto.

Un total de 344 individuos de D.I. fueron localizados.

Las especies de forofitos con mayor número de individuos de esta orquídea epífita se encontraron en *Comocladia dentata* con 24,4% de D.I. y una ocupación media de 5,3 individuos por forofito, *Sideroxylon foetidissimum* con el 10,8% y 4,6, *Diospyros crassinervis* con el 9,9% y 2,8, y *Tabebuia angustata* con 9,3% y 4 respectivamente. En estas cuatro especies en su conjunto se concentra el 54,4% de todos los individuos de esta especie de orquídea. Esto las convierte en las especies claves para el mantenimiento y conservación de D.I. (Tabla 2).

Las especies de forofitos con los valores de ocupación media más altos de D.I. fueron *Picrodendron macrocarpum* con diez y *Chascoteca neopeltandra* con siete, concentrándose en uno y dos individuos ocupados respectivamente. Este fenómeno indica que especies de forofitos con bajo número de individuos ocupados pueden tener un alto número de individuos de una especie epífita.

Otro aspecto interesante era conocer cómo se comporta la distribución de los individuos de D.I. sobre los individuos de cada especie de forofito con más del 5% (Migenis & Ackerman, 1993) de sus individuos

TABLA 2. Comparación del número de individuos de *Dendrophylax lindenii* en cada especie de forofito y su densidad media en Cabo San Antonio, Península de Guanahacabibes.

Especies de forofitos	No. de individuos de <i>D. lindenii</i>	% del total de individuos	Ocupación media + s.d.
<i>Comocladia dentata</i>	84	24,4	5,3 + 5,9
<i>Sideroxylon foetidissimum</i>	37	10,8	4,6 + 5,8
<i>Diospyros crassinervis</i>	34	9,9	2,8 + 8,5
<i>Tabebuia angustata</i>	32	9,3	4 + 7,3
<i>Cedrela odorata</i>	23	6,7	2,6 + 10
<i>Plumeria tuberculata</i>	20	5,8	6,7 + 3,5
<i>Schaefferia frutescens</i>	19	5,5	4,8 + 7,2
<i>Chascoteca neopeltandra</i>	14	4,1	7 + 13
<i>Ficus laenigata</i>	13	3,8	2,6 + 4,7
<i>Erythroxylum areolatum</i>	12	3,5	1,5 + 0,7
<i>Picrodendron macrocarpum</i>	10	2,9	10*
<i>Citharexylum fruticosum</i>	10	2,9	3,3 + 3,9
Árboles derribados	9	2,6	3 + 15
<i>Atheramnus lucidus</i>	8	2,3	2,7 + 2,4
<i>Stigmatophyllum sagraeanum</i>	7	2,1	3,5 + 1,5
Árbol seco	6	1,74	3 + 6,1
<i>Adelia ricinella</i>	2	0,6	2*
<i>Drypetes alba</i>	2	0,6	2*
<i>Celtis trinervis</i>	2	0,6	2*
Total	344		

ocupados. Al analizar la ocupación interna, se observa un alto grado de asimetría en la distribución de los individuos de D.I. sobre estos forofitos. Esta asimetría está asociada a una alta variabilidad en el grado de ocupación entre los individuos de una misma especie de forofito, lo cual provoca que sólo se encontrara diferencias significativas en la ocupación media de D.I. entre *Erythroxylum areolatum* y *Comocladia dentata* (Chi-sq 13.13, $p < 0.041$) (Fig. 1).

Altura y DBH de los forofitos. Existe una variabilidad interna entre los individuos de las especies con mayor grado de ocupación de D.I. tanto en relación a su altura como al DBH.

El individuo de menor altura ocupado resultó ser un juvenil de *Atheramnus lucidus* de solo de 2 m, mientras el más alto lo fue un individuo de 17 m de *Sideroxylon foetidissimum*. Es precisamente esta última especie la que presenta los valores medios de altura más altos.

La Figura 2 muestra la distribución de la altura media de los individuos de las distintas especies de forofitos con más de un 5% de ocupación por parte

de D.I. En este caso el patrón es complejo mostrando globalmente diferencias de inserción altamente significativas (Chi-sq. 22.54, $p < 0.001$). Para cuatro de las especies de forofitos (*Cedrela odorata*, *Diospyros crassinervis*, *Tabebuia angustata* y *Ficus laenigata*) no hubo diferencias en la altura media. Sin embargo, en *Erythroxylum areolatum* esta es significativamente menor que en *Sideroxylon foetidissimum* y de igual forma *Comocladia dentata* presenta una altura media menor que *Ficus laenigata* y *Sideroxylon foetidissimum*.

La variabilidad de inserción de D.I. en relación al tamaño (DBH) de los forofitos es altamente significativa (Chi-sq 31.59, $p < 0.0001$) (Fig. 3). Es *Ficus laenigata* quien se diferencia significativamente de todas las demás, pues mientras que su DBH es cercano a una media de 70 cm, en el resto de las especies está entre 20 y 30 cm mayormente. Los rangos extremos de los individuos ocupados fueron de 4 cm en individuos de *Diospyros crassinervis* y la máxima, 110 cm, corresponde a individuos de *Ficus laenigata*.

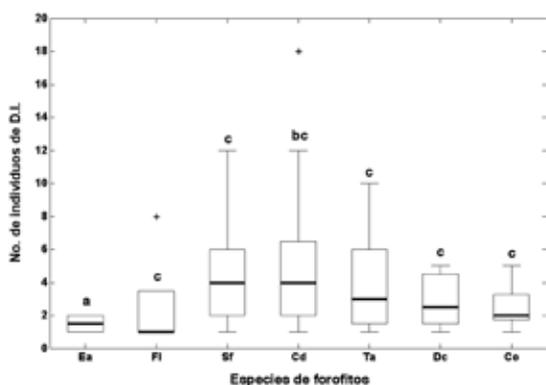


FIGURA 1. Distribución de *Dendrophyllax lindenii* en los forofitos con más de 5% de ocupación. (Ea= *Erythroxyllum areolatum*; Fl= *Ficus laenigata*; Sf= *Sideroxyllon foetidissimum*; Cd= *Comocladia dentata*; Ta= *Tabebuia angustata*; Dc= *Diospyros crassinervis*; Co= *Cedrela odorata*).

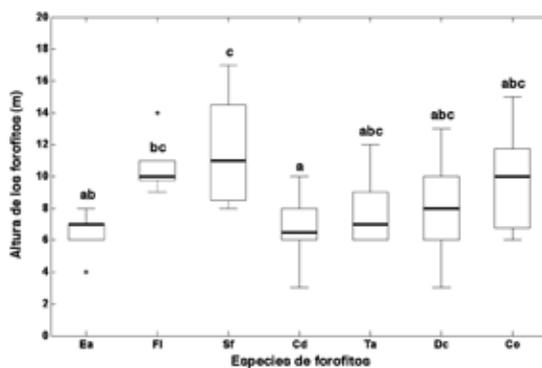


FIGURA 2. Distribución de las alturas de los forofitos de las especies con más de 5% de ocupación donde se inserta *Dendrophyllax lindenii*. (Ea= *Erythroxyllum areolatum*; Fl= *Ficus laenigata*; Sf= *Sideroxyllon foetidissimum*; Cd= *Comocladia dentata*; Ta= *Tabebuia angustata*; Dc= *Diospyros crassinervis*; Co= *Cedrela odorata*).

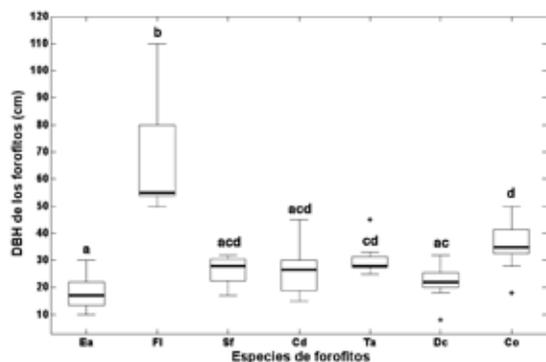


FIGURA 3. Distribución del DBH de los forofitos de las especies con más de 5% de ocupación donde se inserta *Dendrophyllax lindenii*. (Ea= *Erythroxyllum areolatum*; Fl= *Ficus laenigata*; Sf= *Sideroxyllon foetidissimum*; Cd= *Comocladia dentata*; Ta= *Tabebuia angustata*; Dc= *Diospyros crassinervis*; Co= *Cedrela odorata*).

DISCUSIÓN

Los estudios sobre la especificidad de la relación de las epífitas con sus forofitos son pocos, y no concluyentes siendo aun un tema abierto (Trapnell & Hamrick, 2006). Algunos estudios encuentran una baja especificidad entre las epífitas y los forofitos donde habitan (Johansson, 1974; Stanford, 1974; Todzia, 1986; Ackerman *et al.*, 1989; Zimmerman & Olmsted, 1992; Ackerman *et al.*, 1996), mientras otros muestran una fuerte asociación (Went, 1940;

Frei, 1973; ter Steege & Cornelissen, 1989; Merwin *et al.*, 2003). La fuerte asociación que muestran las especies de orquídeas con determinadas especies de forofitos pudiera indicar una especificidad orquídea-forofito. Trapnell & Hamrick (2006) en sus estudios en Costa Rica con *Laelia rubescens* encontraron una asociación entre esta especie y *Samanea saman*. Sin embargo, mientras unos hospederos presentaban altos índices de colonización por esta orquídea, otros cercanos, de igual porte y supuestamente igual edad, se encontraban totalmente vacíos.

En este estudio hemos encontrado que la especie de orquídea epífita, *Dendrophyllax lindenii*, muestra una estrategia generalista en la selección del sustrato (tipo de forofito) pues se ha encontrado en 19 especies de forofitos diferentes. Sin embargo, dentro de esta estrategia generalista, muestra una clara tendencia por determinados forofitos como: *Comocladia dentata*, *Diospyros crassinervis* y *Cedrela odorata*. Esta misma estrategia generalista la encontramos también en cuanto a la altura y DBH de los forofitos que ocupa donde observamos una alta variabilidad tanto dentro de cada forofito determinado como entre todos ellos.

En nuestro estudio hemos encontrado un área basal mínima (aproximadamente < 15-20 cm) por debajo de la cual es altamente improbable la

colonización de los forofitos. Una de las razones de esta estrategia generalista de *Dendrophylax lindenii* pudiera ser la casi total ausencia de otras especies de orquídeas epífitas sobre estas especies de forofitos, lo cual podría indicar ausencia y/o poca importancia de efectos denso-dependientes en la selección de hábitat por parte de esta orquídea epífita. En general, se ha apuntado que las epífitas vasculares presentan bajos niveles de competencia intra e interespecifica (Zotz & Hietz, 2001). *Comocladia dentata* presenta el mayor porcentaje de ocupación de las seis especies más abundantes y el mayor número de árboles ocupados (16 árboles ocupados de los 32 censados) lo cual pudiera estar indicando una preferencia marcada de *Dendrophylax lindenii* por esta especie. En el resto de las especies de forofitos se ha encontrado un gran número de ellos de igual porte y supuestamente igual edad totalmente vacíos, lo cual indica en estos casos que no existe una especiación por parte de esta especie de orquídea.

El establecimiento de las semillas de las orquídeas en el sustrato depende de muchos factores bióticos y abióticos. El factor biótico más crítico es la presencia de las micorrizas en el sustrato al cual llegan (Trapnell & Hamrick, 2006). La dependencia de hongos micorrícicos para la germinación es un importante componente de la biología de las orquídeas (Arditti, 1992) y pueden limitar la distribución de muchas especies (Clements, 1987), así como el reclutamiento de nuevos individuos en las poblaciones. En la Península de Guanahacabibes el establecimiento de las semillas pudiera verse limitado por la presencia de líquenes y especies de Tillandsias muy comunes sobre determinadas especies arbóreas. Migenis & Ackerman (1993) en sus estudios con las orquídeas epífitas de Bisley Watersheds, Puerto Rico, no encontraron una especificidad entre las especies de orquídeas presentes en esa área y las especies de forofitos. Apuntan además, que sus datos sugieren una preferencia, como en nuestro caso, por determinadas especies de forofitos pero no una relación especie de orquídea-especie de forofito. Tremblay *et al.* (1998) encontraron que *Lepanthes caritensis* en Puerto Rico solamente coloniza forofitos de la especie *Micropholis guyanensis* reconociendo que es un fenómeno raro en orquídeas epífitas, apuntando

además que solo el 7% de los forofitos de esta especie resultan colonizados, siendo esta la especie de forofito más abundante en el área de estudio. Coincidimos con estos autores, en que pueden ser varias las razones para que se produzca este fenómeno. Pudiera ser que las semillas no hayan llegado a colonizar estos potenciales forofitos, lo cual a juzgar por la distribución en las áreas estudiadas, parece improbable, pues sería casi imposible que las semillas colonicen a forofitos de igual especie y tamaño de forma intermitente, dejando otros de por medio totalmente vacíos. Ya desde principios del siglo pasado se conoce que las semillas de las orquídeas dependen de determinados hongos para su germinación (Bernard, 1909). Incluso, se apunta, que el desarrollo de la interacción con las micorrizas ha sido y es un evento crucial en la evolución de la familia Orchidaceae.

Bayman *et al.* (2002) apuntan que pocos estudios se han desarrollado en este aspecto en orquídeas epífitas, ya que el diminuto tamaño de las semillas dificulta los experimentos. Estos autores en sus estudios con la especie epífita *Lepanthes rupestris* en Puerto Rico encontraron que en la misma los hongos ejercen tanto efectos positivos, como negativos, en el crecimiento y supervivencia de las plantas de esta especie. Tremblay *et al.* (1998) opinan que la asociación encontrada entre orquídeas y algunas especies de musgos sugiere que la especificidad de las orquídeas por determinadas especies y tamaños de forofitos pudiera estar dada por la acumulación de esos musgos en esas especies con lo cual se concuerda plenamente. En nuestro caso parece ocurrir igual fenómeno. Todo parece indicar, que *Dendrophylax lindenii* no elige los forofitos donde se asentará, sino, que depende de la presencia de las micorrizas para su establecimiento, razón, que parece ser la más acertada. Dada la diversidad de especies de forofitos que ocupa y la variabilidad, tanto en altura como en el DBH de las mismas, se demuestra que *Dendrophylax lindenii* no muestra predilección por forofitos de determinada especie. En otras palabras, coloniza aquellos forofitos, sin distinción de especie, altura o DBH, sobre los cuales se encuentran las micorrizas. La razón de que determinadas especies sean las más frecuentes en esta relación pudiera ser una mayor asociación

de las micorrizas con las mismas, lo que provoca una mayor presencia de individuos de *Dendrophylax lindenii* sobre ellas.

La alta incidencia de *Dendrophylax lindenii* sobre determinadas especies de forofitos sugiere que un manejo cuidadoso de las mismas es fundamental para el establecimiento y permanencia de esta especie en la Península de Guanahacabibes. Tanto *Diospyros crassinervis* como *Cedrela odorata* son altamente cotizadas como maderas preciosas y un manejo cuidadoso de sus poblaciones se hace esencial para la conservación de *Dendrophylax lindenii*.

LITERATURA CITADA

- Acevedo, M.G. 1992. Geografía física de Cuba. Tomo II. Editorial Pueblo y Educación. La Habana.
- Ackerman, J.D. 1986. Coping with the epiphytic existence: pollination strategies. *Selbyana* 9: 52-60.
- Ackerman, J.D., A.M. Montalvo, & A.M. Vera. 1989. Epiphyte host specificity of *Encyclia krugii*, a Puerto Rican endemic orchid. *Lindleyana* 4: 74-77.
- Ackerman, J.D. 1995. An Orchid Flora of Puerto Rico and the Virgin Islands. *Mem. New York Bot. Gard.* 73: 1-208.
- Ackerman, J.D., A. Sabat, & J.K. Zimmerman. 1996. Seedling establishment in an epiphytic orchid: an experimental study of seed limitation. *Oecologia* 106: 192-198.
- Arditti, J. 1992. *Fundamentals of Orchid Biology*. John Wiley and Sons. New York.
- Bayman, P., E.J. González, J.J. Fumero & R.L. Tremblay. 2002. Are fungi necessary? How fungicides affect growth and survival of the orchid *Lepanthes rupestris* in the field. *J. Ecol.* 90: 1002-1008.
- Benzing, D.H. 1979. Alternative interpretations for the evidence that certain orchids and bromeliads act as shoot parasites. *Selbyana* 5: 135-144.
- Bernard, N. 1909. L'évolution dans la symbiose, les orchidées et leurs champignons commensaux. *Ann. Sc. Nat. Bot., Ser.* 9,9: 1-196.
- Catling, P.M., V.R. Brownell & L.P. Lefkovitch. 1986. Epiphytic orchids in a Belizean grapefruit orchard: distribution, colonization and association. *Lindleyana* 1: 499-515.
- Clements, M.A. 1987. Orchid-fungus-host associations of epiphytic orchids. Pp. 80-83 *in*: K. Saito & R. Tanaka (eds.), *Proceedings of the 12th World Conference*. Tokyo.
- Ferro J.D., F. Delgado, & A.B. Martínez. 1995. Mapa de Vegetación actual de la Reserva de la Biosfera Península de Guanahacabibes, Pinar del Río, Cuba. 1:100 000. *Memorias del II Simposio Internacional HUMEDALES'94*. Ciénaga de Zapata, Septiembre de 1994. Editorial Academia. pp. 130-132.
- Frei, S.J.K. 1973. Orchid ecology in a cloud forest in the mountains of Oaxaca, Mexico. *Amer. Orch. Soc. Bull.* 42: 307-314.
- Johansson, D. 1974. Ecology of vascular epiphytes in West African Rain Forest. *Acta Phytogeogr. Suec.* 59: 1-159.
- Merwin, M.C., S.A. Rentmeester & N.M. Nadkarni. 2003. Influence of host tree species on the distribution of epiphytic bromeliads in experimental monospecific plantations, La Selva, Costa Rica. *Biotropica* 35: 37-47.
- Migenis, L.E. & J.D. Ackerman. 1993. Orchid-epiphyte relationship in a forest watershed in Puerto Rico. *J. Trop. Ecol.* 9: 231-240.
- Pérez, J. 1982. Estudio de la distribución de epífitas sobre especies arbóreas representativas en bosques de palma. MS Thesis. University of Puerto Rico, Río Piedras.
- Sokal, R., & F.J. Rohlf. 1995. *Biometry*. 3rd ed. 887, New York.
- Stanford, W.W. 1974. *The Ecology of Orchids*. Pp. 1-100 *in*: C.L. Withner (ed.). *The orchids: scientific studies*. John Wiley and Sons, New York.
- Ter Steege, H. & J.H.C. Cornelissen. 1989. Distribution and Ecology of vascular epiphytes in lowland rain forest of Guyana. *Biotropica* 21: 331-339.
- Todzia, C. 1986. Growth habits, host tree species, and density of hemiepiphytes on Barro Colorado Island, Panama. *Biotropica* 18: 22-27.
- Trapnell, D.W. & J.L. Hamrick. 2006. Variety of Phorophyte Species Colonized by the Neotropical Epiphyte, *Laelia rubescens* (Orchidaceae). *Selbyana* 27(1): 60-64.
- Tremblay, R.L. 1997. Distribution and dispersion patterns of individuals of nine species of *Lepanthes* (Orchidaceae). *Biotropica* 29: 38-45.
- Tremblay, R.L., J.K. Zimmerman, L. Lebrón, P. Bayman, I. Sastre, K. Axelrod & J. Alers-García. 1998. Host specificity and low reproductive success in the rare endemic Puerto Rican orchid *Lepanthes caritensis*. *Biol. Conserv.* 85: 297-304.
- Tukey, J. W. 1977. *Exploratory Data Analysis*. Addison-Wesley, Reading, MA.
- Went, F.W. 1940. Soziologie der Epiphyten eines tropischen Urwaldes. *Ann. J. Bot. Buitenzorg* 50: 1-98.

- Zimmerman, J.K. & I.c. Olmsted. 1992. Host tree utilization by vascular epiphytes in a seasonally inundated forest (tintal) in Mexico. *Biotropica* 24: 402-407.
- Zotz, G., & P. Hietz. 2001. The Ecophysiology of vascular epiphytes: current knowledge, open questions. *J. Exper. Bot.* 52: 2067-2078.
- Zotz, G., & G. Schmidt. 2006. Population decline in the epiphytic orchid *Aspasia principissa*. *Biol. Conserv.* 129: 82-90.