

UNIVERSIDAD NACIONAL AGRARIA

LA MOLINA

FACULTAD DE CIENCIAS



**“ESTUDIO DE LA RED DE INTERACCIONES ORQUÍDEA
EPÍFITA – HOSPEDERO DE LA CONCESIÓN DE CONSERVACIÓN
LA SUIZA, OXAPAMPA - PERÚ”**

Presentada por:

GABRIELA ANTUANE GARCIA REYNAGA

Tesis para Optar el Título Profesional de:

BIÓLOGA

Lima – Perú

2024

**La UNALM es la titular de los derechos patrimoniales de la presente investigación
(Art. 24. Reglamento de Propiedad Intelectual)**

ESTUDIO DE LA RED DE INTERACCIONES ORQUÍDEA EPÍFITA – HOSPEDERO DE LA CONCESIÓN DE CONSERVACIÓN LA SUIZA, OXAPAMPA-PERÚ

INFORME DE ORIGINALIDAD

12%	12%	4%	1%
INDICE DE SIMILITUD	FUENTES DE INTERNET	PUBLICACIONES	TRABAJOS DEL ESTUDIANTE

Ph.D. Viviana Patricia Castro Cepero

FUENTES PRIMARIAS

1	cicy.repositorioinstitucional.mx Fuente de Internet	1%
2	ri.conicet.gov.ar Fuente de Internet	1%
3	ulcumanoecolodge.wordpress.com Fuente de Internet	1%
4	cybertesis.unmsm.edu.pe Fuente de Internet	<1%
5	www.dspace.uce.edu.ec Fuente de Internet	<1%
6	es.unionpedia.org Fuente de Internet	<1%
7	uenf.br Fuente de Internet	<1%
8	colposdigital.colpos.mx:8080 Fuente de Internet	<1%

**UNIVERSIDAD NACIONAL AGRARIA
LA MOLINA**

FACULTAD DE CIENCIAS

**“ESTUDIO DE LA RED DE INTERACCIONES ORQUÍDEA
EPÍFITA – HOSPEDERO DE LA CONCESIÓN DE CONSERVACIÓN
LA SUIZA, OXAPAMPA - PERÚ”**

Presentada por:

GABRIELA ANTUANE GARCIA REYNAGA

Tesis para Optar el Título Profesional de:

BIÓLOGA

Sustentada y aprobada por el siguiente jurado:

Ph.D. Aldo Humberto Isidoro Ceroni Stuva
PRESIDENTE

Mg. Sc. César Fernando López Bonilla
MIEMBRO

Blga. Milagros del Rosario Chang La Rosa
MIEMBRO

Ph.D. Viviana Patricia Castro Cepero
ASESORA

DEDICATORIA

*A mi mamá,
Nansi Reynaga, por su apoyo durante toda mi vida,
y a mi abuelo, Donato Reynaga,
a quien extrañamos mucho.*

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer al Ing. Eduardo de la Cadena, por permitirme realizar esta investigación en la Concesión de Conservación La Suiza, un lugar increíble para poder estudiar la flora y fauna de los bosques montanos de la Selva central peruana. Y por brindarme alojamiento y equipos cruciales para la elaboración de este estudio.

A la Dra. Glenda Mendieta-Leiva, a quien admiro mucho, por su continua asesoría, consejos y apoyo tanto en el desarrollo de esta tesis como en mi formación como investigadora en el interesante mundo de las epífitas.

Al Blgo. Juan Pellón Palacios, co-asesor también de esta tesis, con quien se planeó la idea de este estudio y me presentó el tema de las redes de interacciones ecológicas. Además de su asesoría y consejos en investigaciones anteriores, que marcaron mi vocación hacia la ecología.

A la Dra. Viviana Castro, por sus sugerencias y recomendaciones durante el desarrollo del manuscrito de esta tesis, y su continuo apoyo. Y también, a la profesora Mercedes Flores, por ser la primera persona en introducirme al mundo de la botánica, y apoyarme durante mis años universitarios.

De igual manera, quiero agradecer, en especial, al equipo que me acompañó durante el trabajo en campo y fase de gabinete: Bernardo Garcia, Angela Melgar y Alejandro López, con quienes hemos pasado dos meses en el bosque, escalando árboles, colectando epífitas, aprendiendo a cocinar, prensando e identificando durante muchas noches, y generando nuevas ideas de investigación, todo gracias a nuestra pasión por las plantas. Asimismo, a Gian Marco Cuya por apoyarnos en nuestras últimas semanas de trabajo.

Al Blgo. Luis Pillaca, por su asesoría en la metodología de campo y ayuda en la identificación de las epífitas. Al Dr. Carlos Martel, Dr. Günter Gerlach, Dr. Federico Rizo Patrón, Blgo. Luis Ocupa, y en especial al Blgo. Luis Valenzuela, por sus asesorías con la identificación de las orquídeas. Asimismo, al Mg. Robin Fernández y al Ing. Gianluca Monteverde, por sus apoyos con la identificación de los hospederos.

A la Dra. Blanca León, por su ayuda con la identificación de los helechos arborescentes. Al Mg. Michael Vega por apoyarme con el equipo de escalada. Al equipo del Jardín Botánico de Missouri, por recibirme en el herbario y apoyarme con la identificación de las epífitas. A la profesora Sonia Palacios y al personal del Herbario-MOL de la Facultad de Ciencias Forestales de la UNALM, por compartirme datos sobre los árboles del área de estudio y brindarme las instalaciones del herbario. Al equipo de la División de Ecología vegetal de CORBIDI, por permitirme desarrollarme como practicante y tesista, y apoyarme con algunos materiales.

Por último, agradecer a Gino Rivera, por los años de amistad desde que empezamos la carrera, consejos y apoyo, tanto en el ámbito académico como personal. Y a mi familia, por el apoyo constante y comprensión en el transcurso de mi formación como Bióloga.

ÍNDICE GENERAL

RESUMEN.....	ix
ABSTRACT	x
I. INTRODUCCIÓN	1
II. REVISIÓN DE LITERATURA.....	4
2.1. Las epífitas vasculares.....	4
2.1.1. Otras formas de vida estructuralmente dependientes.....	4
2.1.2. Otras categorías relacionadas con el epifitismo	6
2.1.3. Importancia ecológica de las epífitas	6
2.2. La Familia Orchidaceae	6
2.2.1. Las orquídeas en el Perú, Pasco y la BIOAY	7
2.2.2. Amenazas que enfrentan las orquídeas	7
2.3. Red de interacciones	8
2.3.1. Estructura de la red y métricas	8
2.3.2. “Strenght” y especies clave	9
2.3.3. La red de interacciones epífita-hospedero.....	10
2.4. Caracteres eco-morfológicos de los hospederos.....	11
2.5. Bosques montanos	12
2.6. Antecedentes.....	12
2.6.1. Interacciones entre orquídeas epífitas y sus hospederos	12
2.6.2. Interacciones entre epífitas y sus hospederos: árboles grandes y largos son clave	13
2.6.3. Interacciones entre epífitas y sus hospederos: otros rasgos eco- morfológicos de los hospederos	13
III. MATERIALES Y MÉTODOS.....	15
3.1. Área de estudio	15
3.2. Materiales y equipos	16
3.2.1. Materiales	16

3.2.2. Equipos.....	17
3.3. Métodos de recolección de datos	17
3.3.1. Selección de hospederos.....	17
3.3.2. Estratificación del sotobosque y el dosel	18
3.3.3. Muestreo de orquídeas	19
3.3.4. Determinación taxonómica de las orquídeas y los hospederos	20
3.3.5. Medición de los caracteres eco-morfológicos de los hospederos.....	21
3.4. Análisis de datos	22
3.4.1. Estimación de la diversidad y representatividad de la muestra	22
3.4.1.1. Estimación de la diversidad	22
3.4.1.2. Representatividad de la muestra	23
3.4.2. Descripción de la red de interacciones orquídea epífita-hospedero y caracterización de la influencia de los hospederos en la red	24
3.4.2.1. Construcción de la red de interacciones	24
3.4.2.2. Descripción de la red de interacciones	24
3.4.2.3. Caracterización de la importancia de los hospederos en la red.....	25
3.4.3. Evaluación de los caracteres eco-morfológicos que determinan la fuerza de los hospederos en la red	25
3.4.3.1. Modelos lineales generalizados para los hospederos de dosel.....	26
3.4.3.2. Modelos lineales generalizados para los hospederos del sotobosque.....	26
IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN	28
4.1. RESULTADOS	28
4.1.1. Comunidad de hospederos y orquídeas epífitas	28
4.1.2. Estimación de la diversidad y representatividad de la muestra.....	29
4.1.2.1. Estimación de la diversidad.....	29
4.1.2.2. Representatividad de la muestra	33
4.1.3. Descripción de la red de interacciones y caracterización de la influencia de los hospederos en la red.....	34

4.1.3.1. Red de interacciones de los hospederos de dosel.....	34
4.1.3.2. Red de interacciones de los hospederos del sotobosque.....	34
4.1.4. Evaluación de los caracteres eco-morfológicos que determinan la fuerza de los hospederos en la red	38
4.1.4.1. Hospederos de dosel.....	38
4.1.4.2. Hospederos del sotobosque	39
4.2. DISCUSIÓN.....	42
4.2.1. Caracteres eco-morfológicos que determinan la fuerza de los hospederos en la red de interacciones	42
4.2.2. Descripción de la red de interacciones y caracterización de la influencia de los hospederos en la red	45
4.2.3. Estimación de la diversidad y representatividad de la muestra.....	48
4.2.4. Comunidad de hospederos y orquídeas epífitas	50
V. CONCLUSIONES.....	52
VI. RECOMENDACIONES	53
VII. BIBLIOGRAFÍA	54
VIII. ANEXOS.....	73

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Valores numéricos para la diversidad observada y estimada para $q= 0, 1$ y 2 (con SE basado en un método de bootstrapping de 1000 replicaciones) para la data de orquídeas epífitas de la Concesión de Conservación La Suiza y en los hospederos de dosel y sotobosque.	31
Tabla 2. Valores numéricos del perfil de completitud de la muestra para los órdenes de q (0,1 y 2) para el dosel y el sotobosque.....	33
Tabla 3. Métricas de la estructura de las redes de interacciones entre orquídeas epífitas y los hospederos de dosel y de sotobosque de la Concesión de Conservación La Suiza..	38
Tabla 4. Resultados del Análisis de varianza (Tipo II) del modelo lineal generalizado para modelar la fuerza de los hospederos en la red en función de los caracteres eco-morfológicos, tanto para el dosel como para el sotobosque.	40

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Diferentes formas de plantas estructuralmente dependientes y sus posibles conexiones evolutivas (flechas)..	5
Figura 2. Mapa de Ubicación de la Concesión de Conservación La Suiza (elaboración propia)	16
Figura 3. Mapa de ubicación de los árboles de dosel y las parcelas de sotobosque muestreadas en la Concesión de Conservación La Suiza (elaboración propia).	18
Figura 4. Estratificación de las parcelas de sotobosque en 5 zonas, según el tipo de vegetación (elaboración propia).	19
Figura 5. Estratificación de un árbol de dosel en 5 zonas: Z1, Z2 (tronco), Z3, Z4 y Z5 (copa).	19
Figura 6. Géneros de orquídeas epífitas con más especies en la Concesión de Conservación La Suiza.	28
Figura 7. Perfiles de diversidad observada (línea punteada) y diversidad estimada (línea sólida) para las especies de orquídeas epífitas de la Concesión de Conservación La Suiza para q entre 0 y 2 con intervalo de confianza del 95% (áreas sombreadas basado en un método de bootstrapping de 1000 replicaciones).	31
Figura 8. Perfiles de diversidad observada (línea punteada) y diversidad estimada (línea sólida) para las especies de orquídeas epífitas en el dosel y sotobosque, para q entre 0 y 2 con intervalo de confianza del 95% (áreas sombreadas basado en un método de bootstrapping de 1000 replicaciones).	32
Figura 9. Perfiles de diversidad estimada para las especies de orquídeas epífitas en el área de estudio en comparación con las cinco especies de hospederos con mayor abundancia de orquídeas epífitas, para q entre 0 y 2 con	

intervalo de confianza del 95% (áreas sombreadas basado en un método de bootstrapping de 1000 replicaciones).....	32
Figura 10. Gráfico de la curva de completitud de la muestra estimada en función del orden q entre 0 y 2, en los datos del dosel y sotobosque, para las especies de orquídeas epífitas.....	33
Figura 11. Red bipartita ponderada que representa las interacciones ecológicas entre los hospederos de dosel (recuadros anaranjados) y sus especies de orquídeas epífitas asociadas (recuadros violetas), estudiadas en la Concesión de Conservación La Suiza.	36
Figura 12. Red bipartita ponderada que representa las interacciones ecológicas entre los hospederos de sotobosque (recuadros verdes) y sus especies de orquídeas epífitas asociadas (recuadros violetas), estudiadas en la Concesión de Conservación La Suiza.	37
Figura 13. Predicción de la fuerza de los hospederos de dosel en la red de interacciones con orquídeas epífitas (línea continua), con intervalos de confianza del 95% (área sombreada), en función al rasgo: Altura del tronco (m) basado en el modelo.....	40
Figura 14. Predicción de la fuerza de los hospederos del sotobosque en la red de interacciones con orquídeas epífitas (línea continua), con intervalos de confianza del 95% (área sombreada), en función al rasgo: DAP (cm) basado en el modelo.	41
Figura 15. Predicción de la fuerza de los hospederos del sotobosque en la red de interacciones con orquídeas epífitas (línea continua), con intervalos de confianza del 95% (área sombreada), en función al rasgo: Cobertura de musgos (%).	41

ÍNDICE DE ANEXOS

Anexo 1: Tabla de las coordenadas geográficas de la ubicación de la Concesión de Conservación La Suiza.....	74
Anexo 2: Metodología de colecta de orquídeas epífitas..	75
Anexo 3: Metodología de conteo de orquídeas epífitas..	76
Anexo 4: Determinación taxonómica de la vegetación.....	76
Anexo 5: Categorías de la Rugosidad del tronco.....	77
Anexo 6: Medidas de los rasgos eco-morfológicos de los hospederos.....	77
Anexo 7: Lista de especies y familias de los hospederos evaluados en la Concesión de Conservación La Suiza.	78
Anexo 8: Lista de especies, tribus y subfamilias de las orquídeas epífitas encontradas en la Concesión de Conservación La Suiza.	81
Anexo 9: Especies de orquídeas epífitas de la Concesión de Conservación La Suiza. A. <i>Cyrtochilum cimiciferum</i> , B. <i>Dichaea</i> sp1, C y D. <i>Dichaea</i> sp2, E. <i>Elleanthus longibracteatus</i> , F. <i>Epidendrum secundum</i> , G y H. <i>Lepanthes katleri</i> , I. <i>Lepanthes</i> sp1.	84
Anexo 10: Especies de orquídeas epífitas de la Concesión de Conservación La Suiza. A. <i>Lepanthes</i> sp1, B. <i>Lepanthes</i> sp2, C. <i>Lepanthes</i> sp3, D. <i>Lepanthes</i> sp4, E y F. <i>Lockhartia rugosifolia</i> , G y H. <i>Macroclinium</i> sp1, I. <i>Masdevallia picturata</i>	85
Anexo 11: Especies de orquídeas epífitas de la Concesión de Conservación La Suiza. A. <i>Maxillaria alpestris</i> , B. <i>Maxillaria aurea</i> , C. <i>Maxillaria jacquelineana</i> , D. <i>Maxillaria procurrens</i> , E. <i>Maxillaria</i> sp1, F. <i>Muscarella zephyrina</i> , G. <i>Myoxanthus</i> sp1, H. <i>Ornithocephalus</i> sp1, I. <i>Platystele oxyglossa</i>	86
Anexo 12: Especies de orquídeas epífitas de la Concesión de Conservación La Suiza.	87

Anexo 13: Valores numéricos para la diversidad observada y estimada para $q= 0, 1$ y 2 (con SE basado en un método de bootstrapping de 1000 replicaciones) para la data de orquídeas epífitas de los cinco hospederos con mayor abundancia de orquídeas.	88
Anexo 14: Perfiles de diversidad observada (línea punteada) y diversidad estimada (línea sólida) para cada una de las cinco especies de hospederos con mayor abundancia de orquídeas epífitas, para q entre 0 y 2 con intervalo de confianza del 95% (áreas sombreadas basado en un método de bootstrapping de 1000 replicaciones).	89
Anexo 15: Redes bipartitas ponderadas en forma de cuadrículas que representan las interacciones ecológicas entre los hospederos (izquierda) y sus especies de orquídeas epífitas asociadas (abajo), estudiadas en la Concesión de Conservación La Suiza.	90
Anexo 16: Módulos de las redes de interacciones en forma de matrices, hospederos a la izquierda y especies de orquídeas epífitas abajo.	92
Anexo 17: Lista de los valores de los rasgos eco-morfológicos y del parámetro <i>fuera</i> de cada individuo de hospedero.	93
Anexo 18: Tabla de los valores finales del Factor de inflación de la varianza (VIF) para todas las variables explicativas incluidas en el modelo de partida para ambas unidades muestrales (dosel y sotobosque).	98
Anexo 19: Gráficos de diagnóstico del modelo lineal generalizado seleccionado para los hospederos de dosel.	99
Anexo 20: Gráficos de diagnóstico del modelo lineal generalizado seleccionado para los hospederos del sotobosque.	100

RESUMEN

Las orquídeas epífitas representan uno de los componentes de la biodiversidad más importantes y amenazados de los bosques húmedos tropicales. Su supervivencia está muy relacionada con la ecología de su hábitat, en particular las interacciones con sus hospederos. Estas interacciones pueden describirse como redes en las que destacan determinados hospederos que posibilitan la prevalencia de la mayoría de especies de epífitas ocurriendo en un área, y esto puede cuantificarse mediante un parámetro denominado "*strength*" o *fuerza*. Estos hospederos permiten un establecimiento exitoso de las epífitas, capacidad que está relacionada con ciertos caracteres o rasgos eco-morfológicos. Este trabajo determinó cuáles son dichos rasgos en una red de interacciones de orquídeas epífitas y sus hospederos de un bosque húmedo montano en Pasco (Selva Central del Perú). Para ello, se registró la riqueza y abundancia de orquídeas en hospederos de dosel y sotobosque. Para cada hospedero se registraron caracteres eco-morfológicos relacionados a la estructura y los microhábitats. Para determinar qué rasgos son importantes para determinar esta fuerza, se modeló el parámetro en función de los rasgos eco-morfológicos, mediante modelos lineales generalizados. Los modelos indicaron que el diámetro del tronco y la cobertura de musgos son importantes determinantes del parámetro fuerza, para el sotobosque; mientras que a nivel de dosel, fue la altura del tronco. Se puede concluir que los árboles de mayor tamaño promueven la complejidad de interacciones con especies epífitas, posiblemente, debido a la mayor diversidad de microhábitats y área para la colonización. Además, las cortezas con mayor cobertura musgosa proveen agua y nutrientes extra. Estos hallazgos respaldan información previa y resaltan la importancia de los rasgos físicos y ecológicos de los hospederos en el ensamblaje de las comunidades de orquídeas epífitas.

Palabras clave: Bosque húmedo montano, Cobertura de musgos, Rasgos eco-morfológicos, Red de interacciones con orquídeas epífitas, Tamaño del árbol.

ABSTRACT

Epiphytic orchids represent one of the most important and threatened biodiversity components of tropical rainforests. Their survival is closely related to the ecology of their habitat, in particular the interactions with their hosts. These interactions can be described as networks in which certain hosts stand out and make possible the prevalence of the majority of epiphyte species occurring in an area, and this can be quantified by a parameter called "*strength*". These hosts allow a successful establishment of epiphytes, a capacity that is related to certain eco-morphological traits. This work determined these traits in a network of interactions between epiphytic orchids and their hosts in a montane cloud forest in Pasco (central Peruvian rainforest). For this purpose, the richness and abundance of orchids in canopy and understory hosts were recorded. For each host, eco-morphological traits related to structure and microhabitats were recorded. To determine which traits are important in determining this strength, the parameter was modeled as a function of eco-morphological traits using generalized linear models. The models indicated that trunk diameter and moss cover were important determinants of the strength parameter for the understory, while trunk height was important at the canopy level. We can conclude that larger trees promote the complexity of interactions with epiphytic species, possibly due to the greater diversity of microhabitats and area for colonization. In addition, bark with greater moss cover provides extra water and nutrients. These findings support previous information and highlight the importance of physical and ecological host traits in the assembly of epiphytic orchid communities.

Key words: Eco-morphological host traits, Interaction networks with epiphytic orchids, Montane cloud forest, Moss cover, Tree size.

I. INTRODUCCIÓN

Las plantas epífitas representan un componente importante de la biodiversidad del Neotrópico, no solo por el número de especies que representan, sino también por la biomasa que acumulan (Gentry & Dodson, 1987). Además, son un componente importante de los bosques húmedos tropicales debido a que desempeñan funciones ecológicas esenciales en la hidrología y flujo de nutrientes del bosque (Umana & Wanek, 2010; Zhang et al., 2015), y también, ofrecen microhábitats y alimento para diversas especies de animales (Richardson et al., 2000). Dada su estrecha relación con la atmósfera y su dependencia a la disponibilidad del agua del ambiente, han sido clasificadas como “particularmente vulnerables al cambio climático” (Lugo & Scatena, 1992), en especial las epífitas que crecen en bosques montanos tropicales, ya que se verían afectadas severamente por la disminución del aporte de humedad (Zotz & Bader, 2009). A pesar de su importancia y vulnerabilidad, la comprensión de los mecanismos que estructuran las comunidades epífitas sigue siendo muy limitada (Burns & Zotz, 2010; Wagner et al., 2015).

La familia de las orquídeas es uno de los grupos más abundantes de epífitas vasculares (Zotz et al., 2021), pero a la vez, son consideradas como una de las familias de plantas más amenazadas a nivel mundial (Mondragón & Elliott, 2013), especialmente las de hábito epífito. La supervivencia de este grupo de plantas está muy relacionada con la ecología de su hábitat debido a su compleja biología (Luke et al., 2010), en particular sus interacciones con los hongos micorrícicos, los polinizadores y los árboles hospederos, interacciones esenciales para el crecimiento, desarrollo y reproducción de las orquídeas, por lo que es probable que este grupo de plantas sea más vulnerable al cambio climático o de uso de suelo, ya que dependen de otros organismos que también se pueden ver afectados por estos eventos (Fay, 2018). Esto se ve agravado por factores antropogénicos, como la extracción, que incluye la recolección de orquídeas silvestres de manera no sostenible y a menudo ilegal, la fragmentación de sus hábitats y la deforestación (Cribb et al., 2003; Koopowitz et al., 2003). Según el Decreto supremo del gobierno peruano sobre especies amenazadas de flora silvestre (DS N°043-2006-AG), de las casi 3000 especies de orquídeas que el Perú alberga, 301

especies se encuentran en alguna categoría de amenaza (en base a los criterios y categorías de la lista roja global de la IUCN). De estas, 62 están en la categoría En Peligro Crítico (CR), 19 en la categoría En Peligro (EN) y 220 especies en la categoría Vulnerable (VU).

Las interacciones entre las epífitas vasculares y sus árboles hospederos se consideran comensalistas, porque las epífitas se establecen en el hospedero para obtener apoyo estructural sin causar daños ni beneficios (Zotz, 2016). Estas interacciones pueden describirse usando el enfoque de red de interacciones, en las que cada especie está conectada a una o más especies diferentes (Bascompte et al., 2003; Bascompte & Jordano, 2014). Emplear este enfoque permite generar diversos análisis que pueden utilizarse para determinar patrones a gran escala en la estructura de los ensamblajes de epífitas (Burns, 2007). Los análisis de red de interacciones ecológicas se han enfocado mayormente en interacciones mutualistas, por ejemplo, entre plantas y frugívoros (Mello et al., 2015), y entre plantas y sus polinizadores (Bascompte et al., 2003), o interacciones antagonistas, por ejemplo, entre peces y sus parásitos (Bellay et al., 2015) y herbivoría (Thébault & Fontaine, 2010). En comparación, hay pocos estudios sobre interacciones comensalistas, particularmente entre epífitas y sus hospederos (Ceballos et al., 2016; Francisco et al., 2018; Sáyago et al., 2013).

A pesar de que las orquídeas conforman un grupo de epífitas muy representativo (Gravendeel et al., 2004), existen pocos estudios destinados a comprender el patrón estructural de los ensamblajes de estas plantas en asociación con sus hospederos. Esto debido a problemas logísticos principalmente, como el uso de equipos de acceso al dosel, mayor esfuerzo y dificultad de acceso a algunas zonas de la copa de los árboles (Barker & Pinard, 2001). La aplicación de métricas derivadas del enfoque de red de interacciones podría ayudar a entender la organización estructural de los ensamblajes de orquídeas epífitas; y la identificación de los árboles hospederos importantes para la prevalencia de la mayoría de especies de epífitas en un área, pronosticando así los impactos de la extinción de especies de árboles hospederos sobre los ensamblajes de orquídeas (Zotarelli et al., 2019).

La red de interacciones posee una estructura que depende de todas las especies que la conforman, y dichas especies cumplen diferentes funciones con base en su aporte a la estructura de la red, siendo unas más importantes que otras (Delmas et al., 2019). Una forma de cuantificar esta “importancia” es mediante el parámetro “*strength*” o fuerza, medida que puede ser utilizada para identificar posibles especies clave en las redes ecológicas (Koski

et al., 2015). Por lo que podría ser usado para encontrar qué hospederos influyen considerablemente en la estructura de la red de interacciones entre las epífitas y sus árboles hospederos.

Los árboles hospederos proporcionan sustrato para las epífitas vasculares, por lo tanto, el éxito del establecimiento y desarrollo de las epífitas, puede estar determinado por ciertos caracteres eco-morfológicos del árbol hospedador (Wagner et al., 2015), los cuales pueden variar entre especies y entre individuos de la misma especie (Callaway et al., 2002). Estos rasgos pueden estar relacionados a la estructura: tamaño del árbol (altura y DAP), arquitectura de la copa; a las características fisicoquímicas: textura, pH de la corteza; o al microclima del hospedero: cobertura del dosel, cobertura de musgos en la corteza (Callaway et al., 2002; Laube & Zotz, 2006). Por lo tanto, se han utilizado para determinar el grado de especificidad del hospedero de las epífitas, es decir, en qué grado una especie epífita interactúa solo con un tipo de hospedador (Wagner et al., 2015). Además, estudios recientes han abordado las relaciones entre los rasgos eco-morfológicos de las especies de hospederos y su influencia en la estructura de la red de interacciones, así como en el funcionamiento de los ecosistemas (Dehling et al., 2016; Muñoz et al., 2017).

Los bosques montanos nublados albergan la más alta diversidad y abundancia de especies epífitas (Ingram et al., 1996); y representan un ecosistema favorable para la diversificación de las orquídeas, gracias a sus condiciones climáticas y alta heterogeneidad de hábitats (Tremblay et al., 2005). Sin embargo, en la región de la Selva Central del Perú, donde abundan estos tipos de ecosistemas, son pocos los estudios sobre plantas epífitas que se han realizado (por ejemplo, Acuña Tarazona (2012) y Catchpole (2004)).

La presente tesis buscó evaluar y conocer los caracteres eco-morfológicos de los hospederos que son importantes o determinan su fuerza en la red de interacciones orquídea epífita – hospedero de la Concesión de Conservación La Suiza, Oxapampa - Perú. Este objetivo general se dividió en los siguientes objetivos específicos:

- Estimar la diversidad de orquídeas epífitas en los hospederos, a nivel de especie y unidad muestral (dosel y sotobosque).
- Describir la red de interacciones y caracterizar la influencia de los hospederos en la red.
- Determinar qué rasgos eco-morfológicos de los hospederos explican su fuerza en la red de interacciones.

II. REVISIÓN DE LITERATURA

2.1. Las epífitas vasculares

Las epífitas vasculares son plantas que germinan y crecen (sin parasitar) sobre otras plantas durante todo su ciclo de vida (Zotz, 2016). La planta sobre la que la epífita se establece se denomina hospedero (Moffett, 2000). Debido a que las plantas epífitas solo usan a sus hospederos como soporte estructural, a diferencia de las plantas parásitas, su interacción con estos se clasifica como comensalista (Burns, 2007); lo que significa que las epífitas dependen completamente de los árboles hospederos estructuralmente, y existe escasa evidencia de que tengan algún efecto negativo en sus hospederos (Benzing & Seemann, 1978).

Las epífitas adquieren agua y nutrientes directamente de la precipitación, humedad atmosférica, partículas en suspensión, niebla, así como de la descomposición de hojarasca y otros tejidos muertos (Mai Morente, 2014). El 10% de la flora vascular mundial está representada por epífitas (Zotz et al., 2021), y en los bosques tropicales húmedos pueden representar localmente hasta el 50% de la flora vascular (Kelly et al., 2004).

Según la lista global EpiList 1.0 (Zotz et al., 2021), la primera lista global de epífitas vasculares, a nivel mundial el epifitismo ocurre en 79 familias y 918 géneros de plantas vasculares, con aproximadamente 31 000 especies, la familia con el más alto número de especies epífitas es Orchidaceae (21 169 especies), seguida de las familias Bromeliaceae (1985 especies) y Polypodiaceae (1450 especies).

2.1.1. Otras formas de vida estructuralmente dependientes

Las epífitas son solo uno de los diversos tipos de plantas estructuralmente dependientes. Estos otros, a veces se agrupan incorrectamente con las holoepífitas (verdaderas epífitas), a partir de ahora mencionadas solo como “epífitas”, pero tienen diferencias ecológicas fundamentales. Se mencionan a continuación (Fig. 1):

- **Hemiepífitas:** Son plantas que experimentan una etapa epífita durante la germinación y establecimiento, pero posteriormente establecen contacto radicular con el suelo, se pueden encontrar en muchas familias con miembros epífitos (por ejemplo, Rubiaceae;

- Urticaceae), pero otras se encuentran en familias con pocas o ninguna epífita (por ejemplo, Araliaceae; Moraceae) (Zotz et al., 2021).
- **Enredaderas nómadas:** Este es probablemente el grupo más controvertido, anteriormente denominado como “hemiepífitas secundarias”, estas plantas germinan en el suelo o cerca de él y posteriormente trepan los árboles perdiendo su parte proximal del tallo (Zotz, 2021).
- **Muérdagos:** Este grupo difiere con las epífitas en casi todos los aspectos de su biología. Son plantas parásitas que obtienen toda o parte de su nutrición de otra planta (huésped), sin contribuir al beneficio de este y, en algunos casos, causándoles daños extremos (Zotz, 2016). Están restringidas a 5 familias del orden Santanales (Vidal-Russell & Nickrent, 2008).
- **Lianas (enredaderas leñosas) y enredaderas:** Son plantas que germinan en el suelo y están enraizadas a este durante toda su vida. Desarrollan un tallo flexible que les permite trepar a su hospedero, el cual solo es usado solo como soporte (Zotz, 2016).

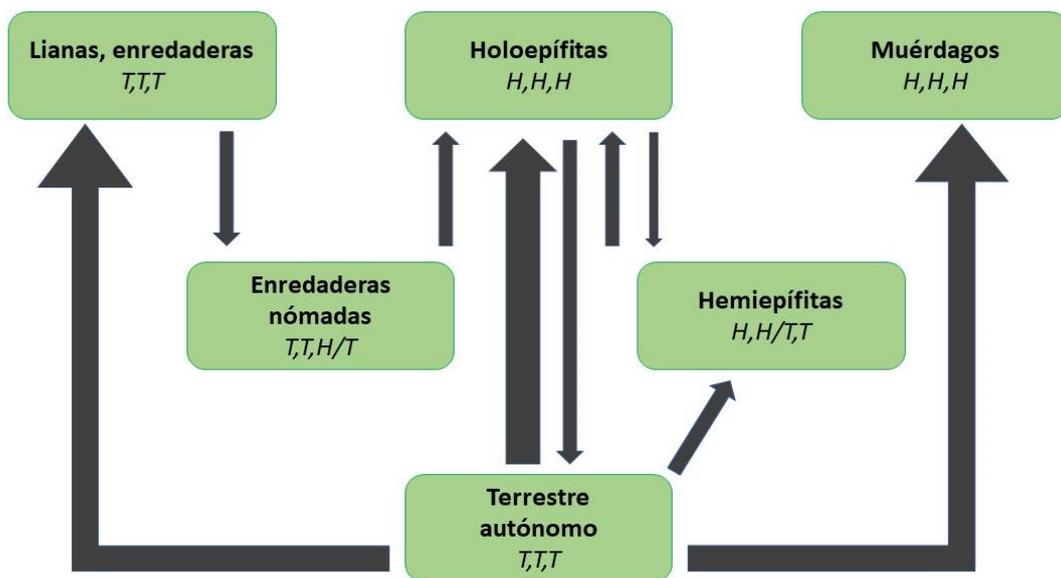


Figura 1. Diferentes formas de plantas estructuralmente dependientes y sus posibles conexiones evolutivas (flechas). Para cada forma de vida, el lugar de germinación y el lugar de fijación de las raíces durante el crecimiento vegetativo y durante la reproducción se indican como: T (terrestre) y H (hospedero).

FUENTE: Adaptado del libro *Plants on Plants – The Biology of Vascular Epiphytes* (Zotz, 2016).

2.1.2. Otras categorías relacionadas con el epifitismo

Las "epífitas facultativas" se definen como especies que crecen típicamente en árboles, pero también pueden establecerse en rocas o suelo, en lugares donde convergen las condiciones terrestres y arbóreas (Hoeber & Zotz, 2022); mientras que las "epífitas accidentales" son especies de plantas terrestres que solo crecen ocasionalmente como epífitas, sin modificaciones específicas en sus estructuras o en su fisiología relacionadas con la vida en el dosel (Hoeber et al., 2019).

2.1.3. Importancia ecológica de las epífitas

En los lugares donde alcanzan una diversidad y abundancia elevada, las epífitas vasculares desempeñan un papel muy importante en el ciclo de nutrientes y agua de los bosques (Gotsch et al., 2016). Por otra parte, las epífitas desempeñan un rol importante en el mantenimiento de la diversidad biológica, ya que facilitan la vida animal en el dosel de los bosques ofreciendo espacio para anidación (Nadkarni & Matelson, 1989), microhábitat y alimento para diversas especies (Richardson et al., 2000); y al mismo tiempo añaden complejidad estructural a las copas de los bosques (Zotz, 2016). Dado que la diversidad y abundancia epífita responde fuertemente a la disponibilidad del agua, es probable que se vean más severamente afectadas a cambios en los regímenes de precipitación (Solomon et al., 2007), extremos climáticos más frecuentes (Timmermann et al., 1999), y a la reducción del agua de las nubes en los bosques tropicales de montaña (Still et al., 1999), en comparación a otras formas de vida como los árboles o las hierbas terrestres.

2.2. La Familia Orchidaceae

Orchidaceae es una de las familias más grandes de angiospermas conteniendo alrededor de 30 000 especies (Benzing, 1986), representando casi 1/10 del total de especies de plantas vasculares (Nurfadilah, 2015). Sus hábitos de crecimiento son muy variados y pueden separarse en dos grupos: epífitas y terrestres (incluidas las litófitas); en zonas tropicales la mayoría de orquídeas son epífitas y la gran mayoría de ellas presentan flores muy vistosas (SERFOR, 2020). Dentro de las epífitas vasculares, la familia Orchidaceae es uno de los grupos más ricos, las especies epífitas representan el 75% de esta familia y el 63% de todos los géneros son epífitas (Zotz et al., 2021).

2.2.1. Las orquídeas en el Perú, Pasco y la BIOAY

Se estima que en el Perú existen alrededor de 2871 especies de orquídeas registradas, agrupadas en 175 géneros (Zelenko & Bermúdez, 2009), y recientemente de acuerdo con Goicochea et al. (2019) ya se registraron más de 2900 especies, agrupadas en 204 géneros, esta gran diversidad es debida en gran parte a que el país contiene una gran diversidad de microclimas y diferentes pisos ecológicos (SERFOR, 2020).

Según el catálogo de angiospermas y gimnospermas del Perú por Brako & Zarucchi (1993), se reportan 437 especies de orquídeas en la Selva Central y 53 especies de orquídeas para la región Pasco, años más tarde en el Libro rojo de las plantas endémicas del Perú (León, 2006), citan a 775 especies de orquídeas endémicas para el Perú, agrupadas en 137 géneros, de las cuales 66 se encuentran restringidas a Pasco.

Sin embargo, en un reciente estudio realizado por Valenzuela et al. (2022) en la Reserva de Biósfera Oxapampa Asháninka Yánesha (BIOAY), ubicada en la Selva Central del Perú, región Pasco, provincia de Oxapampa, se reportaron un total de 774 especies de orquídeas, incluidas en 150 géneros; la mayor diversidad ocurre entre los 2000-2500m de elevación, que representan a un bosque húmedo montano bajo, siendo los géneros: *Epidendrum*, *Maxillaria*, *Lepanthes*, *Masdevallia*, *Elleanthus* y *Pleurothallis* los más diversos, respecto al patrón fenológico se encontró que la época de floración más marcada ocurre entre los meses de Enero-Marzo, Mayo-Junio y Octubre. El estudio también menciona que para el área de estudio la forma de vida predominante de las orquídeas es el hábito epífita (80%), y se determinó que, de las 124 especies endémicas registradas para la BIOAY, 27 podrían estar en estado de peligro crítico (CR), 94 en peligro (EN), 2 en estado vulnerable (VU) y finalmente 24 bajo un grado de preocupación menor (LC), según los criterios y categorías de la lista roja global de la IUCN.

Se hace una especial mención a la Reserva de Biósfera Oxapampa Asháninka Yánesha, debido a que el área de estudio de la presente tesis se ubica dentro de las zonas que conforman la BIOAY.

2.2.2. Amenazas que enfrentan las orquídeas

A pesar de la gran diversidad de orquídeas, son uno de los grupos de plantas más amenazados, debido a la destrucción y fragmentación de sus hábitats, que resulta de la extracción considerable e indiscriminada de madera, la tala y quema de los bosques para la ampliación de la frontera agrícola y otras actividades antropogénicas (Valenzuela et al.,

2022). Al ser plantas con flores muy vistosas y exóticas, también afrontan un problema de sobreexplotación, tráfico ilegal y colecta excesiva (Koopowitz et al., 2003). Además, son sensibles a los cambios ambientales (Newman et al., 2007) y muy dependientes de otros organismos (hongos micorrícicos, polinizadores, hospederos) para su supervivencia (Swarts & Dixon, 2009).

2.3. Red de interacciones

Las interacciones interespecíficas en las comunidades pueden ser representadas como una red de interacciones, donde cada especie, llamada “nodo”, está conectada (interactúa con) a una o más especies diferentes (Bascompte et al., 2003). El análisis de esta red nos permite comparar comunidades en función de las diferencias estructurales, y, además, describir y comparar los roles funcionales de las especies, según su posición en la red y la organización de sus interacciones. Este análisis puede realizarse utilizando diversos métodos y métricas para responder a preguntas ecológicas a diferentes escalas, desde la global a la local (Delmas et al., 2019).

2.3.1. Estructura de la red y métricas

Según la estructura general de la red de interacciones, estas pueden ser unipartitas o bipartitas (Dehling, 2019). Las redes unipartitas representan relaciones entre todas las especies, ya sea dentro o fuera del mismo nivel trófico (por ejemplo, todos los depredadores en una comunidad). En cambio, las redes bipartitas presentan dos grupos de interactuantes bien definidos, como planta – planta, o dos niveles tróficos, como planta – herbívoro (Martínez-Falcón et al., 2019).

Las redes de interacciones suelen cuantificarse como matrices de interacciones binarias (datos cualitativos), en las que las filas representan a un socio en la interacción (por ejemplo, los polinizadores) y las columnas representan el otro socio (por ejemplo, las plantas con flores), si un par de estos “socios” interactúan, se dice que se ha formado un “enlace” (Delmas et al., 2019). La red de interacciones entre especies también puede caracterizarse cuantitativamente incorporando información sobre la frecuencia de las interacciones entre individuos de cada pareja de especies (Berlow et al., 2004).

Delmas et al. (2019) mencionan que una forma de describir una red es mediante su orden, es decir, el número total de nodos, si los nodos son especies, el orden mide la riqueza de especies de la comunidad descrita por la red, y otra forma es el número total de interacciones,

que define el tamaño de la red. Varias métricas se utilizan para describir la estructura de tales interacciones (especialización, conectividad, anidamiento, modularidad, etc.), tres de estas ampliamente usadas son el anidamiento (Bascompte et al., 2003; Thébault & Fontaine, 2010), la modularidad (J. Olesen et al., 2007; Thébault & Fontaine, 2010) y la especificidad (Blick & Burns, 2009).

- **Anidamiento:** El anidamiento se produce cuando las especies especialistas (especies que suelen tener interacciones más específicas y estrechas con otras especies) de una red tienden a interactuar con subconjuntos de especies que interactúan con especies más generalistas (especies que interactúan con un conjunto más amplio de especies) (Bascompte et al., 2003).
- **Modularidad:** La modularidad en una red es la tendencia de las especies a formar compartimentos, o módulos, en los que las especies de los módulos interactúan más entre sí que con especies de otros módulos (Fortuna et al., 2010).
- **Especialización:** La especialización se refiere a la medida en que las especies dentro de una red se adaptan o centran en interacciones particulares con otras especies. Una red con baja especialización, por ejemplo, es una red donde existen pocos nodos que interactúan sólo con otro nodo (especialistas), es decir que la mayoría de las interacciones se producen entre generalistas (Blüthgen et al., 2006).

2.3.2. “Strength” y especies clave

En una comunidad no todas las especies cumplen la misma función ecológica, ni son igual de importantes para los procesos y propiedades que actúan en ellas (Delmas et al., 2019). Mediante las métricas de la red de interacciones de especies, es posible medir la posición y el rol ecológico de las especies en la red, lo que permite identificar la especie que contribuye fuertemente a la estabilidad de la red (Koski et al., 2015). Una forma de medir la “importancia” de una especie en la red, es mediante la métrica “*strength*” o fuerza (Olesen et al., 2018; Timóteo et al., 2016).

- **“Strength” o fuerza:** Es un descriptor que mide lo importante que es una especie para todos sus socios en la red (Dormann et al., 2009). Es calculado como la suma de las dependencias de todos los socios de interacción de una especie *x* determinada, la dependencia se calcula como la proporción de interacciones realizadas por la especie *x* con un socio específico del total de interacciones registradas para el socio (Bascompte

et al., 2006). Los valores más altos corresponden a una mayor fuerza de la especie (Sandacz et al., 2023).

La fuerza de una especie se puede entender también como la importancia de la especie para mantener un proceso ecológico en la red (por ejemplo, la frugivoría), y, por ende, la comunidad (Ramos-Robles et al., 2018). En consecuencia, la identificación de las especies con funciones ecológicas importantes y que actúan para mantener la estructura de la red es fundamental para su conservación y, por lo tanto, la inminente pérdida de interacciones (Ramos-Robles et al., 2018).

- **Especies clave:** Una especie clave es aquella que tiene un rol crítico en las comunidades ecológicas y en las funciones de los ecosistemas al interactuar directa o indirectamente con otras especies (Wu et al., 2019), por lo que su conservación es crucial para mantener la estabilidad de los ecosistemas y la persistencia de otras especies (Sun et al., 2020). El concepto de especies clave ha sido estrechamente relacionado a la teoría de las redes de interacciones (Vasas & Jordán, 2006), y se ha relacionado este concepto a la especie que tiene mayor fuerza en una red (Koski et al., 2015).

Delmas et al. (2019) sostienen que la capacidad de las medidas de estructura de red para identificar especies clave es aún dudosa, ya que la definición canónica de una especie clave, requiere de conocimientos sobre biomasa y los efectos de la eliminación de estas especies en la red (Paine, 1969), que no están siempre disponibles para los datos de red. Sin embargo, estas medidas podrían servir para identificar una lista de especies clave candidatas, para su corroboración y validación a través de enfoques experimentales/observacionales.

2.3.3. La red de interacciones epífita-hospedero

Las interacciones que ocurren entre las epífitas y los árboles que las albergan pueden considerarse como redes y el análisis a nivel de red permite determinar tendencias a gran escala en la estructura de los ensamblajes de epífitas (Burns, 2007). La red de interacciones entre estas plantas se compone de tres partes principales: las epífitas vasculares, los árboles hospederos y los enlaces (interacciones) entre las especies (Ceballos et al., 2016). La aplicación de métricas derivadas de la teoría de redes podría ayudar a comprender la organización estructural de los ensamblajes de epífitas y a identificar las especies arbóreas hospedadoras de las que dependen, así como a predecir los impactos de la eliminación de ciertas especies de hospederos (Zotarelli et al., 2019).

La aplicación de la métrica fuerza en la red epífita-hospedero se interpretaría como la suma de las dependencias de las especies epífitas para una especie de hospedero. Cuanto más alto es el valor, más generalista es el hospedero porque más especies epífitas dependen de él (Francisco et al., 2018). En otras palabras, los hospederos con un elevado “*strength*” proporcionan una función especial como recurso hospedador en su red epífita-hospedero.

2.4. Caracteres eco-morfológicos de los hospederos

El hospedero proporciona el sustrato de las epífitas, por lo que ciertos caracteres o rasgos eco-morfológicos pueden tener un efecto diferencial en el éxito del establecimiento y desarrollo de las especies de epífitas (Callaway et al., 2002; Laube & Zotz, 2006; Wagner et al., 2015). Algunos de estos rasgos se mencionan a continuación:

- Rasgos relacionados a la estructura:

El tamaño y la edad del hospedero, ya que los árboles más grandes y viejos proporcionan diversos microhábitats a lo largo del gradiente vertical del bosque, con variaciones entre la base y las ramas más jóvenes de la copa; y también, ofrecen un área suficiente para la colonización de epífitas (Johansson, 1974; Trimanto & Danarto, 2020; Wang et al., 2016).

- Rasgos relacionados al microhábitat:

- La composición química de la corteza (pH), ya que la acidez de la corteza puede jugar un papel en la especificidad del hospedero, influyendo en la germinación o en la nutrición mineral de las epífitas (Johansson, 1974).
- La morfología y capacidad de retención de agua de la corteza, ya que las cortezas más rugosas ofrecen un mejor punto de apoyo para las epífitas, evitando que las semillas y plantas se desprendan del árbol, además, tienen un suministro de agua más continuo, debido a que el agua se retiene más tiempo en las grietas de la corteza (Callaway et al., 2002; Cascante-Marín et al., 2009).
- La cobertura de musgos, ya que las cortezas musgosas proveen agua y nutrientes extra para las epífitas vasculares (Ghimire, 2009).
- La penetración de la luz a través del dosel, ya que algunas epífitas pueden sufrir daños en el fotosistema cuando hay mucha luz o pueden experimentar limitación de luz en sombra profunda (Callaway et al., 2002).

2.5. Bosques montanos

Los bosques montanos se caracterizan por zonas altitudinales donde masas de aire húmedo se elevan a lo largo de las laderas de las montañas, dando lugar a la formación de nubes y altos niveles de precipitación, humedad y frecuencia de niebla (Grubb & Whitmore, 1966). Estas propiedades permiten que sean hábitats muy importantes para la biodiversidad, especialmente de epífitas y biotas asociadas al dosel (Gentry & Dodson, 1987; Wake, 1987).

La diversidad de epífitas es una de las características más llamativas de los bosques húmedos montanos tropicales (Krömer et al., 2007). Además, el endemismo de la flora epífita es alto, llegando a alcanzar el 25% (Gentry, 1982, 1986). Los bosques montanos en el Perú, concentran una gran diversidad de epífitas vasculares, por ejemplo, se encontraron 190 especies de plantas vasculares entre epífitas (60% eran orquídeas) y hemiepífitas en un solo árbol emergente de un bosque nublado en Pasco, Selva Central del Perú (Catchpole 2004); y 239 morfoespecies de orquídeas, siendo el 72% epífitas, en 47 parcelas permanentes de 5x5m en un bosque montano en Cusco (Luke et al., 2010).

2.6. Antecedentes

A diferencia de otro tipo de interacciones ecológicas como el mutualismo, existen pocos estudios sobre las relaciones entre epífitas y sus hospederos desde la perspectiva de la teoría de redes. A continuación, se mencionarán los más relevantes:

2.6.1. Interacciones entre orquídeas epífitas y sus hospederos

Solo existen dos estudios que evalúan las interacciones entre orquídeas epífitas y sus hospederos usando el enfoque de las redes de interacciones:

Silva et al. (2010) investigaron la red entre orquídeas epífitas y sus árboles hospederos en bosques de galería de Brasil, donde encontraron que la red exhibe una organización anidada, baja especificidad, y que no hay evidencia de estructura filogenética, por lo que los autores señalan la importancia de factores distintos a la filogenia en la estructuración de la red de interacciones, como podrían ser la morfología y fisiología de los hospederos. Por otro lado, Zotarelli et al. (2019) estudiaron la estructura de la red entre orquídeas epífitas y hospederos en un bosque atlántico remanente en Brasil, y hallaron que las especies de hospederos grandes en tamaño juegan un rol importante en la estructura de la red, debido a que

representan un factor decisivo en el anidamiento y en la robustez (resistencia del ecosistema frente a la pérdida de especies) de la red de interacciones.

2.6.2. Interacciones entre epífitas y sus hospederos: árboles grandes y largos son clave

Francisco et al (2019) analizaron la organización general de la red epífita-hospedero en un bosque nuboso montano brasileño, y encontraron que la red exhibe una estructura anidada con un bajo grado de especificidad y es ligeramente modular. Además, hallaron que el tamaño de los hospederos influyó en la estructura de la red, posiblemente debido al aumento de la superficie del hábitat, el tiempo disponible para la colonización por parte de las epífitas, y un mayor número de microambientes.

Asimismo, Francisco et al. (2018) examinaron la estructura y robustez de la red comensalista epífita-hospedero en un inselberg brasileño, el estudio utilizó el parámetro “*strength*” para identificar las especies de hospederos más importantes en la red, y halló que la riqueza y abundancia de epífitas estaban correlacionadas con el tamaño de los hospederos y la identidad de las especies, mientras que la estructura de la red mostraba un bajo grado de especificidad, baja conectividad y robustez.

Por otro lado, Zhao et al. (2015) investigaron los factores que estructuran la comunidad de epífitas vasculares-hospederos y sus propiedades como red en un bosque tropical montano de China, encontrando que la diversidad de epífitas estaba fuertemente correlacionada con el tamaño del hospedero, indicando que los árboles de mayor tamaño pueden ser especialmente importantes para la conservación de la diversidad de epífitas, además, las propiedades de la red indicaron que estaba muy anidada, con un bajo nivel de especificidad de las epífitas y una fuerza de interacción casi uniforme entre las epífitas y los árboles hospedadores.

2.6.3. Interacciones entre epífitas y sus hospederos: otros rasgos eco-morfológicos de los hospederos

Ceballos et al. (2016) analizaron la interacción comensalista entre epífitas vasculares y sus árboles hospederos en un bosque subtropical en Argentina, encontrando que la estructura de la red muestra una estructura anidada, una distribución uniforme de las interacciones y baja especificidad. Además, la abundancia de especies, el tamaño del árbol, la textura de la corteza y la densidad de la madera predijeron las frecuencias de interacción.

Por otro lado, Sáyago et al. (2013) evaluaron los factores que predicen la estructura de una red comensalista bromelia epífita-hospedero en un bosque seco tropical de México, encontrando que la abundancia de especies epífitas, el solapamiento espacial y el tamaño del hospedador predicen en gran medida las interacciones y varias métricas de la red (incluido la fuerza de los hospederos), el efecto del tamaño del hospedero en el establecimiento de las epífitas indicaría que los bosques maduros son necesarios para preservar la diversidad de las comunidades de bromeliáceas. Además, la densidad de la madera y la textura de la corteza de los hospedadores también contribuyeron a explicar la estructura de la red.

De todas las investigaciones mencionadas, podemos decir que las redes de interacciones epífita-hospedero exhiben un patrón anidado, contienen interacciones con un bajo grado de especificidad de la red y que la métrica fuerza puede ser utilizada para encontrar a los árboles hospederos más importantes de la red. Además, existen distintos caracteres eco-morfológicos de los hospederos, como son el tamaño y la textura de la corteza del tronco, que juegan un rol importante en la estructura de las redes y promueven diversas comunidades de epífitas en los bosques tropicales.

III. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1. Área de estudio

El presente estudio se llevó a cabo en un bosque clasificado como húmedo montano bajo, con antecedentes de tala selectiva, ubicado en la Concesión de Conservación La Suiza, la cual ocupa 47.35 ha y se encuentra ubicada entre los 2200-2369 m.s.n.m. (De la Cadena, 2011). La Concesión, administrada por el Ecoalbergue “Ulcumano Ecolodge”, se extiende sobre las cumbres de los cerros colindantes y la falda posterior del cerro El Polvorín, en el distrito de Chontabamba, provincia de Oxapampa, departamento de Pasco (Fig. 2). Las coordenadas de la ubicación de la Concesión se pueden ver en el Anexo 1.

El clima es húmedo y semi-cálido, con temperaturas medias de 13°C a 20°C y precipitaciones pluviales de 1500 a 2500 mm/año. De noviembre a marzo es la época lluviosa, con precipitaciones promedio de 2000 mm, en intervalos de dos a tres días. De abril a octubre, el clima es casi siempre seco, con lluvias ocasionales durante la semana. En general el relieve es accidentado, predominando las laderas rocosas cubiertas por bosques con pendientes entre 30° y 85°.

El área, según la clasificación de Holdridge (1978), pertenece a la zona de vida Bosque muy húmedo montano tropical (bh-M) y la vegetación está compuesta por dos tipos: (1) los bosques mixtos de Chusquea (2250-2300 msnm), que son parches de bosque muy variables en tamaño, donde las “chusqueas” se levantan hasta los 9 m de alto y se mezclan con árboles de *Weinmannia* sp. (Cunoniaceae), *Clusia* sp. (Clusiaceae), *Hedyosmum* sp. (Chloranthaceae), *Podocarpus* sp. (Podocarpaceae) y distintos arbustos y hierbas; y (2) los bosques esclerófilos (2300-2365 msnm), los cuales están constituidos por matorrales achaparrados de hasta 2 m de alto, la vegetación en esta zona es difícilmente penetrable debido a la densidad de los tallos y ramas que se entrelazan entre sí; entre las especies de árboles y arbustos se encuentran: *Clusia* sp., *Weinmannia* sp., *Pernettya prostrata* (Ericaceae), *Pentacalia* sp. (Asteraceae), *Baccharis genistelloides* (Asteraceae), etc., y en hierbas, distintas plantas del género *Bomarea* (Alstroemeriaceae), orquídeas y bromelias.

El proceso natural más importante que sucede en esta área es la captación de la humedad de las nubes, que es incorporada hacia el suelo, mediante la cantidad de musgos (*Sphagnum* sp.) que forman una inmensa esponja en el bosque. Adicionalmente, este ambiente representa para la fauna local un lugar muy importante para forrajeo, caza y cobertura.

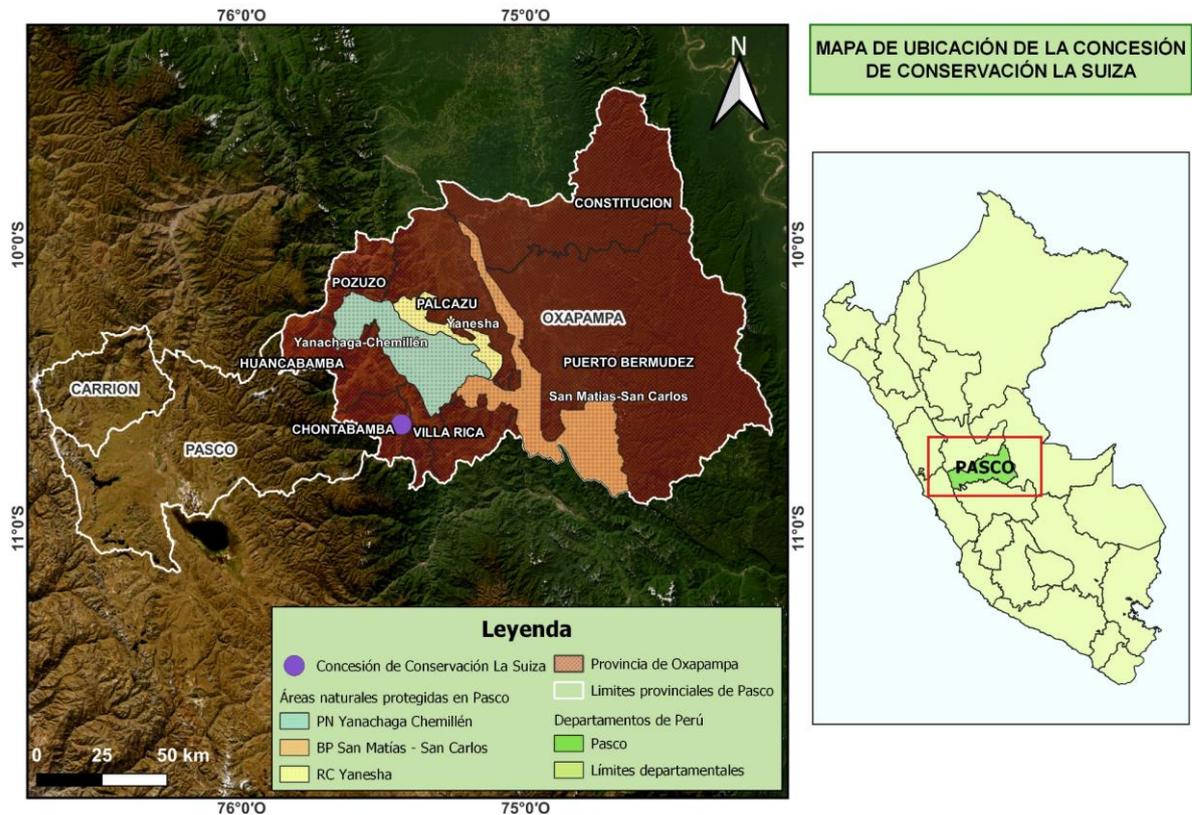


Figura 2. Mapa de Ubicación de la Concesión de Conservación La Suiza (elaboración propia).

3.2. Materiales y equipos

3.2.1. Materiales

- Tijera de podar
- Tijera telescópica
- Prensa botánica
- Periódicos
- Cinta flagging
- Frascos de plástico
- Glicerina
- Alcohol de 96°
- Cinta métrica de 50m
- Cinta métrica de 5m
- Rollos de rafia
- Cinta de costurero
- Plantillas de acetato cuadrículadas
- Libreta de campo Rite in Rain
- Bolsas chequeras
- Bolsas negras de basura
- Pilas doble A
- Pinza, estilete

- Costales de rafia
- Cinta masking tape
- Machete
- Bolsas ziploc medianas
- Cinta de embalaje
- Materiales de escritorio
- Drizas de 50m y 20m
- Navaja
- Papel toalla

3.2.2. Equipos

- Equipo de escalada de cuerda simple
- Cámara fotográfica
- Binoculares Nikon
- Cuerda semiestática de 80m y 50m
- Lente ojo de pez
- GPS Garmin 64S
- Big Shoot y pesa Petzl 250g
- Estereoscopio
- Láser de largo alcance
- Lupa de campo 10x
- Brújula de campo
- Escalera de metal

3.3. Métodos de recolección de datos

3.3.1. Selección de hospederos

Durante los meses de Junio (temporada seca) y Diciembre (temporada húmeda) del 2021, se seleccionaron mediante una búsqueda dirigida diez árboles de dosel (“hospederos de dosel”), ubicados en la parcela permanente (Oxa-3) instalada por el Herbario MOL-Forestal de la UNALM, y en zonas exteriores cerca del Ecoalbergue “Ulcumano Ecolodge” (Fig. 3). Se consideraron como árboles de dosel a aquellos árboles maduros que alcanzaron el estrato de dosel (20-25 m de altura) y que tuvieran un DAP (diámetro a la altura del pecho) ≥ 20 cm. Mediante una inspección rápida visual se revisó que cada árbol cuente con un buen porte, buen estado fitosanitario y que no se encuentre en pendientes mayores a 10°. Alrededor de cada uno se instaló una parcela de 10 × 10 m, con el fin de complementar el muestreo de las orquídeas epífitas en la vegetación del sotobosque (“hospederos de sotobosque”) (Gradstein et al., 2003) (Fig. 3)

MAPA DE LOS ÁRBOLES DE DOSEL Y LAS PARCELAS DE SOTOBOSQUE MUESTREADAS

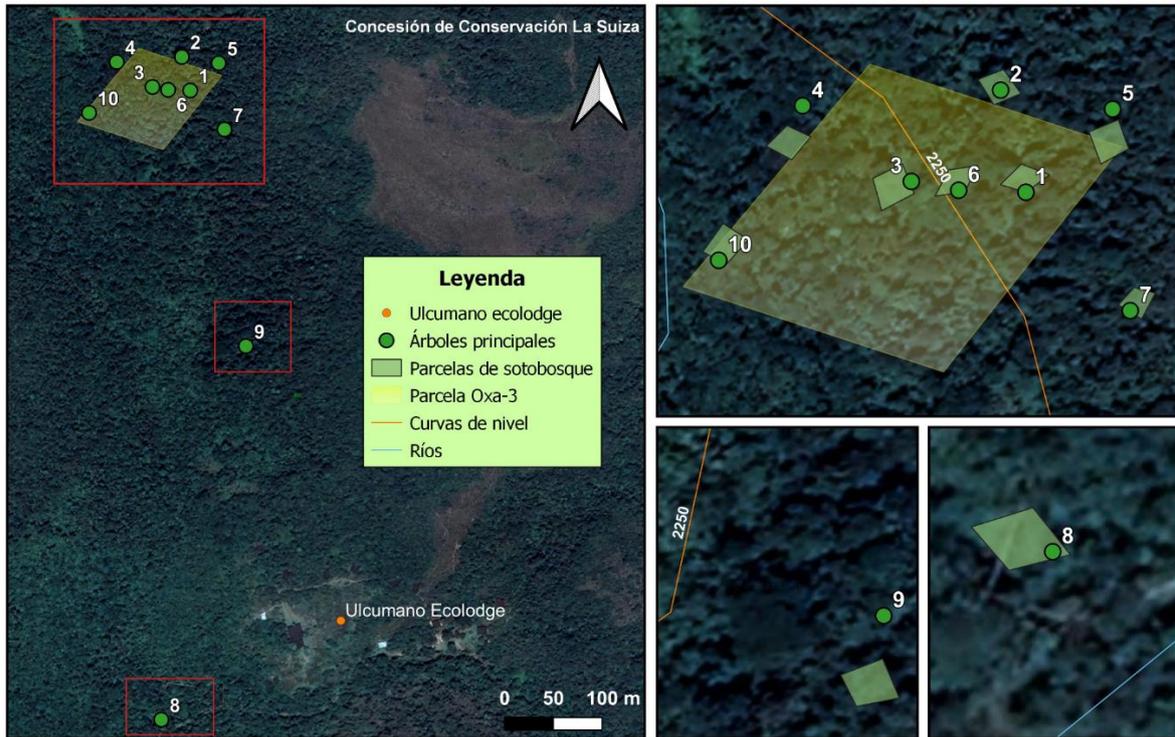


Figura 3. Mapa de ubicación de los árboles de dosel y las parcelas de sotobosque muestreadas en la Concesión de Conservación La Suiza.

3.3.2. Estratificación del sotobosque y el dosel

Cada parcela de sotobosque fue estratificada verticalmente en zonas según el tipo de vegetación presente, de la siguiente manera: Z1: Herbáceas; Z2: Arbustos y Brinzales; Z3: Latizales y Helechos arborescentes jóvenes; Z4: Latizales y Helechos arborescentes adultos y Fustales jóvenes; y en algunos casos, donde la vegetación era más alta, se incluyó una Z5: Fustales adultos (Fig. 4).

En el caso de los árboles de dosel, estos se estratificaron usando una adaptación de la metodología propuesta por Johansson (1974), la cual está basada para árboles emergentes de bosques lluviosos del oeste de África. Esta adaptación consistió en dividir el árbol en cinco zonas: Z1: 0.70 cm desde el suelo hasta donde el tronco llega a la altura del límite del sotobosque; Z2: desde donde termina la Z1 hasta la primera ramificación del tronco que forma la copa, en algunos casos la ramificación empieza donde terminaba el sotobosque, por lo que estos hospederos “no tenían” Z2; Z3: parte baja de la copa, conformada por ramas gruesas; Z4: parte media de la copa, conformada por ramas delgadas, que tienen más ramificación; y Z5: parte superior de la copa, conformada por ramitas muy delgadas y ramificadas (Fig. 5).

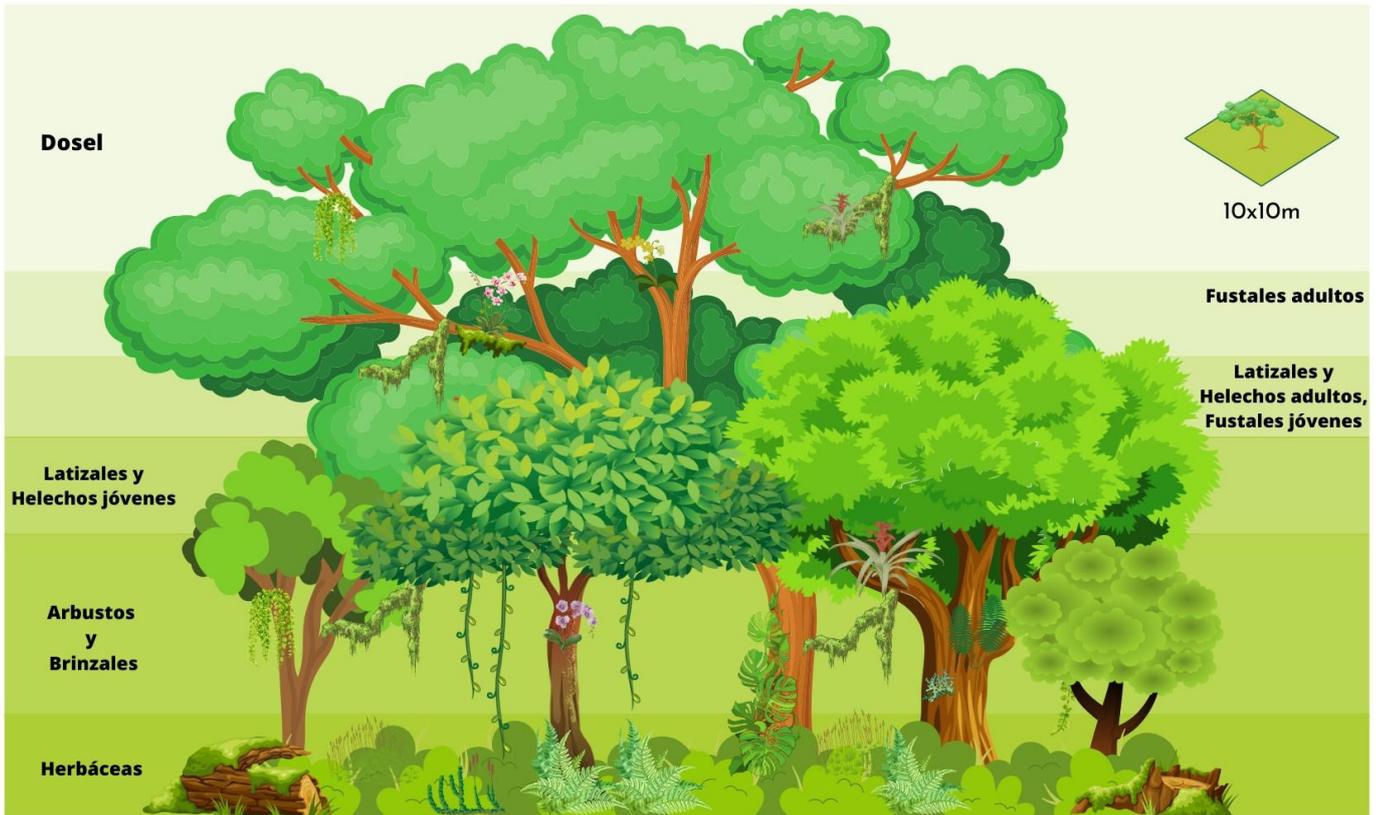


Figura 4. Estratificación de las parcelas de sotobosque en 5 zonas, según el tipo de vegetación.

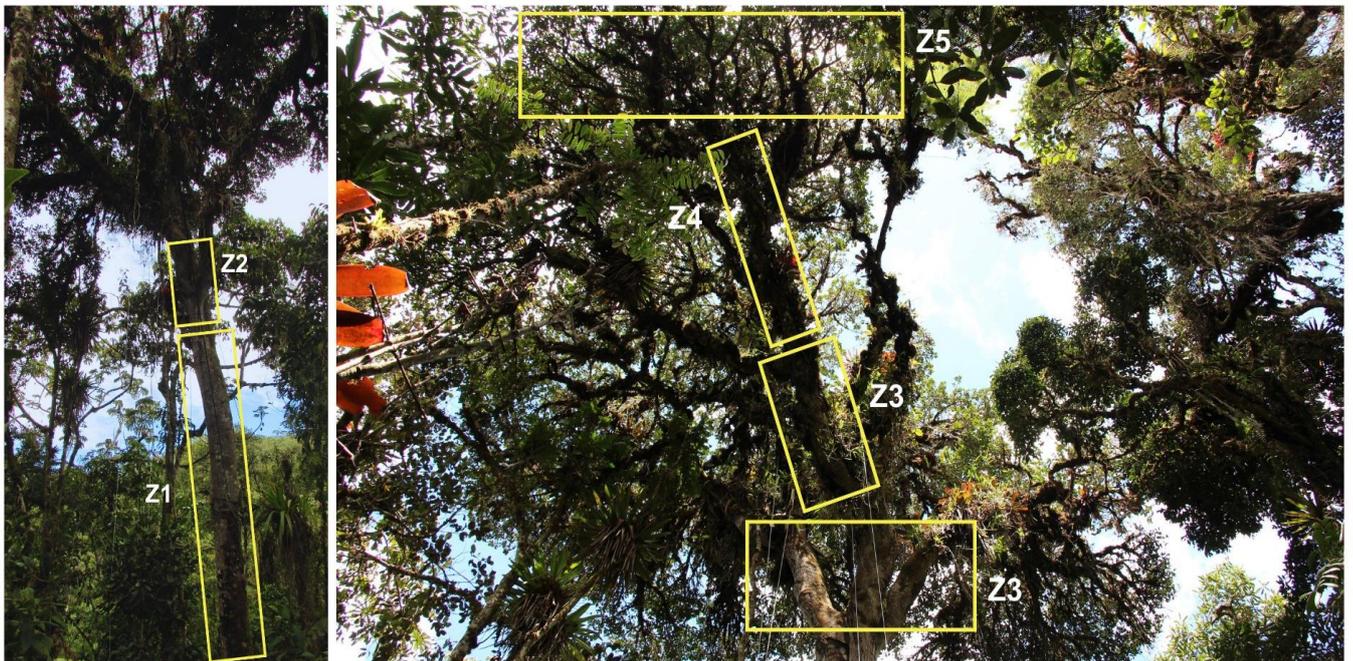


Figura 5. Estratificación de un árbol de dosel en 5 zonas: Z1, Z2 (tronco), Z3, Z4 y Z5 (copa).

3.3.3. Muestreo de orquídeas

Se registró la riqueza y abundancia de las especies de orquídeas epífitas en las cinco zonas de los árboles de dosel usando la técnica de escalada con una sola cuerda de Perry (1978) y

para las Zonas 4 y 5 en particular se cortaron de 2 a 3 ramas en cada árbol para su evaluación en el suelo, debido al difícil acceso a estas zonas de la copa (Anexo 2). La riqueza y abundancia de las orquídeas epífitas presentes en los hospederos de sotobosque fue registrada en cada estrato desde el suelo, usando instrumentos como tijeras telescópicas, binoculares y una escalera metálica (Gradstein et al., 2003; Shaw & Bergstrom, 1997, Anexo 3). Debido a que a veces fue difícil delimitar las epífitas individuales que crecen juntas y como clones, para el conteo de la abundancia, se consideró a un conjunto de rizomas y hojas claramente delimitado (espacialmente), denominado “stand” (Sanford, 2008), como un solo individuo (Anexo 3).

En lo posible, se colectaron muestras botánicas de cada especie de hospedero evaluado (ramas con hojas y flores) y muestras de cada especie de orquídea epífita registrada. Se procuró coleccionar las orquídeas en su estado fértil y se conservaron las flores en una solución líquida de alcohol, agua y glicerina (Hagsater, 1978). También se realizó el registro fotográfico de las especies de orquídeas.

3.3.4. Determinación taxonómica de las orquídeas y los hospederos

Todas las muestras botánicas colectadas fueron herborizadas en las instalaciones del “Ulcumano Ecolodge” (Anexo 4) y secadas en el Herbario MOL-Forestal de la UNALM para su posterior determinación taxonómica, siguiendo los protocolos de OSINFOR (2013) y Rodríguez & Rojas (2002).

Las especies de orquídeas epífitas se determinaron usando claves taxonómicas y bibliografía especializada como: Bennett & Christenson (1993; 1995; 1998; 2001), Schweinfurth (1958; 1959; 1960; 1961; 1970), Zelenko & Bermúdez (2009), Patrón (2022) y Luer (1990) (Anexo 4); y con la ayuda de expertos en identificación de orquídeas tropicales. Mientras que las muestras botánicas de los hospederos se determinaron utilizando colecciones del Herbario-MOL Forestal de la UNALM; bibliografía especializada como: Vásquez et al. (2018), Gentry (1993), Tryon & Stolze (1989; 1991; 1993) y Reynel et al. (2016)); bases de datos digitales (Trópicos, Field Museum, etc.); y con la ayuda de expertos en identificación de árboles tropicales.

Todos los especímenes colectados fueron depositados en el Herbario MOL de la Facultad de Ciencias Forestales de la UNALM (Lima) y en el Herbario HOXA del Jardín Botánico de Missouri (Oxapampa).

3.3.5. Medición de los caracteres eco-morfológicos de los hospederos

Según lo sugerido por Wagner et al. (2015), para cada individuo de hospedero se evaluaron los siguientes rasgos eco-morfológicos de importancia ecológica:

- **Diámetro a la altura del pecho (DAP) y altura:** Se midió usando una cinta métrica y por estimación visual (utilizando la altura de una persona como referencia), respectivamente (Anexo 6); en el caso de los árboles principales se midió tanto la altura total como la altura del tronco, definida como la altura desde el suelo hasta la primera rama viva o hasta la altura del follaje más bajo (Panzou & Feldpausch, 2020). Para algunos de los hospederos ubicados en la parcela permanente del Herbario MOL-Forestal de la UNALM, esta data fue obtenida a partir de los censos del herbario.
- **Dimensiones de la copa (altura y área):** Siguiendo el manual de Panzou & Feldpausch (2020) para árboles tropicales, la altura de la copa se calculó como la diferencia entre la altura total y la altura del tronco, mientras que el área de la copa se halló mediante la siguiente fórmula: $\pi \times R_{DM} \times R_{Dm}$, donde R_{DM} es el radio del diámetro mayor de la copa y R_{Dm} es el radio del diámetro menor. Los diámetros fueron medidos utilizando una wincha de 50 m, mediante la proyección de la copa hacia el suelo.

La evaluación de este rasgo sólo se hizo para los árboles de dosel.

- **Rugosidad del tronco:** Se determinó visualmente mediante una adaptación de las clasificaciones de Adhikari et al. (2012) y de Sáyago et al. (2013), en las siguientes categorías: (1) suave, con falta de ornamentación (espinas, fisuras de lenticelas) e incluye cortezas exfoliantes lisas; (2) poco rugoso, la corteza tiene fuertes hendiduras longitudinales y costillas; (3) rugoso, la superficie tiene pliegues y/o arrugas irregulares (lenticelas grandes, espinas y/o fisuras profundas); y (4) corteza de Helecho arborescente (root mantle, Anexo 5).
- **Cobertura del dosel:** Se tomaron fotografías hemisféricas con una cámara fotográfica y un lente ojo de pez, desde la base de cada hospedero en cuatro puntos cardinales (E, O, N, S) (Anexo 6). Cada imagen se analizó en el software Image J (Schneider et al., 2012), cuya función es el cálculo del porcentaje de cobertura de dosel abierto por el que atraviesa la luz a los estratos inferiores del bosque.

La evaluación de este rasgo sólo se hizo para los árboles de dosel.

- **Cobertura de musgos:** Para los árboles de dosel se colocaron plantillas cuadradas de 20x30 cm en cada dirección cardinal (E, O, N, S) de las zonas 1, 2 y 3; mientras que para las zonas 4 y 5, se colocaron plantillas modificadas tanto en la parte superior e inferior de tres ramas por estrato, estas áreas variaron entre 30 a 60 cm dependiendo del tamaño de la rama. La cobertura se estimó contando los cuadrados de la plantilla cubierto por musgos (Anexo 6).

En el caso de los hospederos de sotobosque, se estimó la cobertura visualmente por estrato, debido al bajo DAP de estos hospederos.

3.4. Análisis de datos

3.4.1. Estimación de la diversidad y representatividad de la muestra

3.4.1.1. Estimación de la diversidad

Para evaluar la diversidad de orquídeas epífitas de la Concesión de Conservación La Suiza (área de estudio) y entender cómo varía de acuerdo a la estructura del bosque entre hospederos de dosel y sotobosque, así como entre especies de hospederos, se estimó la diversidad en el área de estudio, se compararon las unidades muestrales: los hospederos de dosel y sotobosque, y se compararon las especies de árboles hospederos con mayor abundancia de orquídeas.

Se estimó la diversidad de orquídeas epífitas usando los números de Hill, los cuales son una familia de índices conocidos distribuidos a lo largo de un gradiente determinado por la constante q , la cual determina la sensibilidad de cada índice a la abundancia (Hsieh et al., 2016). Los números de Hill se representan en un perfil de diversidad, en el cual se observan, generalmente, tres de los índices más conocidos: la riqueza de especies ($q=0$, o riqueza de especies, que incluye a todas las especies, independientemente de su abundancia, así incluye a especies raras como abundantes), el exponencial de la entropía de Shannon ($q=1$, o diversidad de Shannon, el cual incluye la abundancia relativa de todas las especies y refleja las “especies típicas” o se enfoca en las especies con abundancia promedio o típica), y la inversa del índice de Gini-Simpson ($q=2$, o diversidad de Simpson, el cual se enfoca en las “especies abundantes”) (Chiu & Chao, 2014; Machado et al., 2022).

Se usó este enfoque, debido a que los “índices” comúnmente usados para calcular la diversidad, como la entropía de Shannon y el índice de Gini-Simpson, no obedecen al principio de replicación, el cual dice que si se tienen N comunidades con el mismo número

de especies e igualmente diversas, sin ninguna especie compartida entre ellas, la diversidad del conjunto de estas comunidades debe ser igual a N veces la diversidad de una sola comunidad (Jost, 2007, 2010). Esto puede conducir a incoherencias si se utilizan estos índices para identificar la diversidad (Hsieh & Chao, 2017; Jost, 2006). Así, estos “índices” son transformados a números de Hill, que se pueden interpretar como el número efectivo de especies igualmente frecuentes en el conjunto del que se extraen las unidades de muestreo, que reflejan diferentes aspectos de la diversidad y se presentan como perfiles de diversidad que son totalmente comparables (Chao & Jost, 2015). Además, los intervalos de confianza se usan para evaluar la significancia, cuando los perfiles y sus intervalos de confianza no se cruzan entonces se puede indicar que un área es más o menos diversa que la otra (Chao et al., 2014).

Para estimar la diversidad de la comunidad de orquídeas epífitas de la Concesión de Conservación La Suiza, se estimaron perfiles de diversidad “propuesta”, que se interpretan como la “verdadera diversidad” y se comparan con la diversidad “empírica”, que representa la diversidad observada, para el intervalo entre $0 \leq q \leq 2$ de acuerdo a Chao & Jost (2015). A continuación, se tratará a la diversidad “empírica” como observada y la diversidad “propuesta” como estimada. Los perfiles se interpretan enfocándose en los valores de q para 0, 1 y 2, que son análogos a los índices más conocidos y representan aspectos claros de la diversidad (riqueza de especies, abundancia relativa y dominancia). Para ello, se utilizó la función ChaoHill propuesta por Chao & Jost (2015) en el software R (R Core Team, 2023). El error estándar (SE) y los intervalos de confianza al 95% fueron calculados en base a un método de bootstrapping (método de remuestreo) usando 1000 replicaciones.

3.4.1.2. Representatividad de la muestra

La representatividad de la muestra (de individuos de orquídeas epífitas) en las unidades muestrales (dosel y sotobosque), fue estimada mediante un perfil para el intervalo entre $0 \leq q \leq 2$, a partir de los datos del muestreo. La representatividad de la muestra de cualquier orden q cuantifica la cobertura generalizada de la muestra, es decir, la proporción del número total de individuos del conjunto que pertenecen a especies detectadas por el muestreo (Chao et al., 2020), esto nos permite evaluar el alcance de la diversidad no detectada.

Si todas las especies se observaron en el estudio, entonces el perfil estimado tendrá una completitud muestral igual a la unidad (o el 100%) para todos los órdenes de q , o se mostrarían valores menores a la unidad (o por debajo del 100%) lo cual indicaría la

existencia de diversidad no detectada y en qué grado. El perfil de completitud estimado generalmente aumenta con el orden q , ya que existe mucha más incertidumbre en detectar la riqueza de especies que en detectar las especies “típicas” o las “muy abundantes” (Chao et al., 2020). Para estimar este perfil, se utilizó la función “Completeness” del paquete iNEXT.4steps (Chao et al., 2020) del software R. Los intervalos de confianza al 95% fueron calculados en base a un método de bootstrapping (método de remuestreo) de 99 replicaciones.

3.4.2. Descripción de la red de interacciones orquídea epífita-hospedero y caracterización de la influencia de los hospederos en la red

3.4.2.1. Construcción de la red de interacciones

Se construyeron dos redes de interacciones bipartitas orquídea epífita- hospedero, una para los hospederos de dosel y otra para los hospederos de sotobosque, esto con el fin de evaluar si existen disimilitudes en las redes de interacciones, dado las diferencias estructurales entre estos hospederos.

Cada red fue construida a nivel de individuo de hospedero, debido a la naturaleza de la curva de abundancia de especies, ya que muy pocas especies son abundantes, pero la gran mayoría son medianamente abundantes o raras. Por ende, no se encontraron la cantidad necesaria de individuos (réplicas) para cada especie de hospedero. Además, de esta manera se muestra que existen diferencias en los rasgos eco-morfológicos, y en la importancia en la red de interacciones, entre individuos de la misma especie de hospedero (Burns & Zotz, 2010).

Para ello, se formaron matrices cuantitativas de interacciones entre las especies de orquídeas epífitas (columnas) y los individuos de hospederos (filas), cada celda de la matriz contiene el número de interacciones observadas de orquídeas (abundancia) en cada individuo hospedero.

3.4.2.2. Descripción de la red de interacciones

Para caracterizar la estructura de las redes, se calcularon las siguientes métricas: especialización complementaria, anidamiento y modularidad.

- **Especialización complementaria:** Se midió mediante el índice H^2 , el cual es una medida cuantitativa de la especialización en una red y su rango es desde 0 (no especialización) a 1 (especialización perfecta) (Blüthgen et al., 2006).

- **Anidamiento:** El grado de anidamiento de las matrices fue estimada con la métrica cuantitativa: WNODA (Anidamiento ponderado basado en el solapamiento y la abundancia decreciente; Pinheiro et al., 2019) y varía de 0 (no anidado) a 100 (totalmente anidado).
- **Modularidad:** Se cuantificó basado en el algoritmo de Beckett (2016), el cual detecta módulos en redes bipartitas, teniendo en cuenta la naturaleza cuantitativa de los enlaces, y va de 0 (no subgrupos o módulos) a 1 (completamente separado en subgrupos).

Para cada red se construyeron diferentes modelos nulos, obtenidos mediante la construcción de 100 modelos aleatorizados usando el método “vazsnull” (Vásquez et al., 2007), el cual mantiene los totales marginales y la conectividad de la red. El número de aleatorizaciones fue elegido debido al gran tiempo de cálculo que requiere el algoritmo.

La significancia de cada métrica con respecto a los modelos nulos fue estimada usando el procedimiento de Monte Carlo (p -valor < 0.05), y calculando los valores de puntuación Z o desviaciones normales estándar para cada red. Estos valores de z se obtuvieron a partir del valor de la métrica de la matriz real menos el promedio de la métrica de las réplicas aleatorias (100), dividido por la desviación estándar de las réplicas (Almeida-Neto et al., 2008; Bascompte et al., 2003), si el valor es mayor que $+2$ o -2 quiere decir que es significativo.

Todas las métricas y aleatorizaciones fueron calculadas usando el paquete bipartite (Dormann et al., 2008) del software R (R Core Team, 2023).

3.4.2.3. Caracterización de la importancia de los hospederos en la red

Para caracterizar la importancia o influencia de cada hospedero individual en las redes, se calculó la métrica “*strength*” o fuerza (suma de las dependencias de las orquídeas para cada individuo) para cada hospedero, mediante la función “specieslevel” del paquete bipartite.

3.4.3. Evaluación de los caracteres eco-morfológicos que determinan la fuerza de los hospederos en la red

Para evaluar qué caracteres eco-morfológicos determinan la fuerza de los hospederos en la red de interacciones con las orquídeas epífitas tanto en el dosel como en el sotobosque, se utilizaron modelos lineales generalizados (GLMs) para cada unidad muestral. Debido al comportamiento de la variable respuesta (fuerza) se realizaron modelos con una distribución de Gamma y una *función link* logarítmica, la cual se utiliza para vincular la variable respuesta y la función de predicción, esto es necesario para garantizar que los valores ajustados del

modelo sean positivos, permitiendo al mismo tiempo ceros en los datos (Smith & Warren, 2019).

Con el fin de mejorar la interpretación de los resultados de la regresión y para reducir el impacto potencial de la multicolinealidad (Aiken & West, 1991), las variables predictoras continuas se centraron. Esto se realizó restando la media de cada variable en todas las observaciones de esa variable en el conjunto de datos, de forma que la nueva media de la variable sea cero (Iacobucci et al., 2016).

3.4.3.1. Modelos lineales generalizados para los hospederos de dosel

Se construyó un modelo de partida múltiple utilizando como predictores los rasgos eco-morfológicos de los árboles de dosel, se eligieron en primer lugar las variables que describen la estructura del hospedero (DAP, altura del tronco y área de la copa), ya que deberían tener los efectos más directos, seguidas de las que describen el microhábitat (rugosidad del tronco, cobertura del dosel y cobertura de musgos). Se incluyeron también interacciones bidireccionales ecológicamente razonables (cobertura de musgos y rugosidad del tronco). Debido a la alta correlación entre las variables altura total y altura del tronco; y entre las variables altura de la copa y área de la copa, se eligieron sólo una de ellas para la construcción del modelo: altura del tronco y área de la copa.

3.4.3.2. Modelos lineales generalizados para los hospederos del sotobosque

Se construyó un modelo de partida múltiple utilizando como predictores los rasgos eco-morfológicos de los árboles, arbustos y helechos arborescentes del sotobosque, se eligieron en primer lugar las variables que describen la estructura del hospedero (DAP y altura total), ya que deberían tener los efectos más directos, seguidas de las que describen el microhábitat (rugosidad del tronco y cobertura de musgos). Se incluyeron también interacciones bidireccionales ecológicamente razonables (cobertura de musgos y rugosidad del tronco).

Los modelos lineales generalizados se ajustaron con el paquete “lme4” (Bates et al., 2015).

Para cada unidad muestral (dosel y sotobosque) los modelos de partida se simplificaron mediante una selección de variables que cumplan con tener bajo grado de multicolinealidad entre ellas. Para esto, se utilizó el Factor de inflación de la varianza (VIF), el cual es una medida para analizar la magnitud de la multicolinealidad de los términos del modelo, es decir el grado en que algunos de los predictores del conjunto de datos pueden aproximarse como combinaciones lineales de otros predictores del conjunto de datos (Craney & Surles,

2007). Un VIF inferior a 5 indica una baja correlación de ese predictor con otros predictores (James et al., 2013).

Por lo tanto, el modelo con todas las variables con $VIF < 5$ se consideró el más adecuado, y las variables predictoras incluidas en este modelo se consideraron como los factores que afectan la fuerza de los hospederos en la red de interacciones. Se evaluaron las contribuciones de las variables explicativas mediante el análisis de su significancia (p -valor < 0.05) mediante tablas de Análisis de varianza tipo II, utilizando la función Anova del paquete “car” (Fox & Weisberg, 2019).

Por último, se comprobó gráficamente que se cumplan los supuestos de un modelo de regresión lineal múltiple (normalidad y homogeneidad de la varianza de los residuos de la variable respuesta, independencia entre las variables predictoras, no observaciones influyentes), para ambos modelos finales (hospederos de dosel y sotobosque), mediante gráficos de diagnóstico (Zuur et al., 2009), utilizando el paquete performance (Lüdecke et al., 2021).

Todos los comandos de los paquetes mencionados fueron ejecutados en el software R.

IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

4.1. RESULTADOS

4.1.1. Comunidad de hospederos y orquídeas epífitas

En las 10 parcelas seleccionadas, se muestrearon en total 67 individuos de hospederos, pertenecientes a 52 especies. Los árboles de dosel fueron en total 10 individuos, pertenecientes a 6 especies, mientras que en el sotobosque se muestrearon 57 hospederos entre árboles jóvenes, helechos arborescentes y arbustos, pertenecientes a 48 especies (ver Anexo 7).

Las especies de orquídeas epífitas encontradas fueron 51, distribuidas en 638 individuos, y 22 géneros (ver Anexo 8). La subtribu Pleurothallidinae albergó la mayor riqueza de especies (21), esta subtribu incluye a los géneros: *Lepanthes*, *Masdevallia*, *Myoxanthus*, *Platystele*, *Pleurothallis*, *Specklinia*, *Stelis* y *Trichosalpinx*. El género *Maxillaria* contiene el mayor número de especies, con 11 sp. (Fig. 6). La especie *Stelis* sp4 fue la especie más abundante y *Cyrtochilum* sp1 la más rara, es decir, la de menor abundancia (ver Anexo 8). De las orquídeas muestreadas, 2 especies son endémicas para el Perú: *Lepanthes katleri* y *Pleurothallis scurrula*.

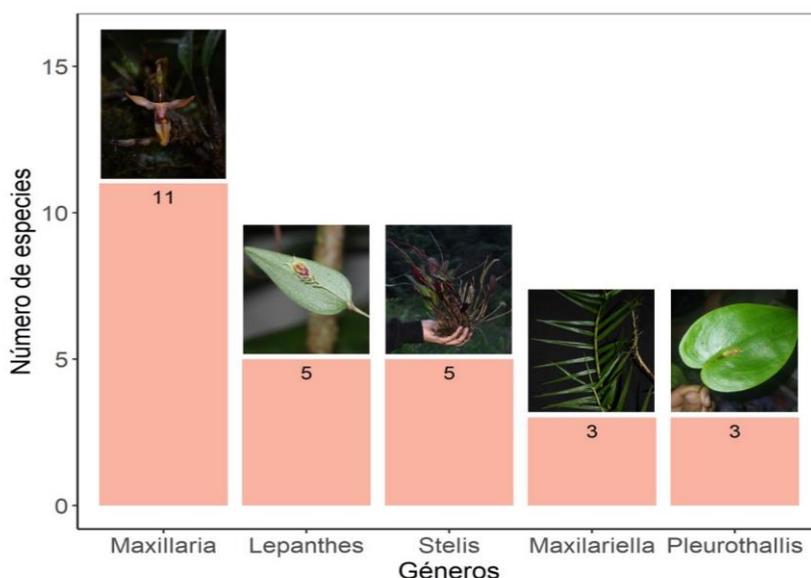


Figura 6. Géneros de orquídeas epífitas con más especies en la Concesión de Conservación La Suiza.

4.1.2. Estimación de la diversidad y representatividad de la muestra

4.1.2.1. Estimación de la diversidad

Diversidad de orquídeas epífitas de la Concesión de Conservación La Suiza: La riqueza de especies de orquídeas epífitas ($q=0$) observada en el área de estudio fue de 51 especies, y la abundancia de orquídeas fue de 638 individuos. Mientras que la riqueza estimada fue de 68 especies, lo que indica que habría 17 especies en promedio de orquídeas epífitas aún por detectar en esta área (Tabla 1). En términos de especies típicas y muy abundantes ($q=1$ y $q=2$, respectivamente) los dos perfiles de diversidad (observada y estimada) no difieren significativamente, debido a que los perfiles y los intervalos de confianza se superponen (Fig. 7), por lo que se puede inferir que se detectaron casi todas las especies típicas y abundantes de orquídeas epífitas mediante el muestreo.

Diversidad de orquídeas epífitas en los hospederos de dosel y de sotobosque: La riqueza de especies ($q=0$) de orquídeas epífitas observada en los hospederos de dosel fue de 40 especies, y la abundancia de orquídeas fue de 359 individuos. Mientras que, en los hospederos de sotobosque, la riqueza estimada fue de 28 especies de orquídeas epífitas, y la abundancia de orquídeas fue de 279 individuos. La riqueza estimada tanto para los hospederos de dosel como de sotobosque, fue de 50 y 37 especies, respectivamente (Fig 8.) Por lo que se puede inferir que hay aproximadamente 10 especies de orquídeas epífitas que no fueron detectadas en el dosel, y 9 especies en el sotobosque (Tabla 1).

Para $q=1$ y $q=2$, la diversidad observada y estimada es ligeramente mayor en el dosel que en el sotobosque, siendo para $q=2$ casi idéntico (Fig. 8). Además, los perfiles de diversidad observado y estimado para ambas unidades muestrales, para estos órdenes de q , no son distinguibles porque los intervalos de confianza se superponen, por lo que se puede inferir que se capturaron casi todas las especies típicas y abundantes de orquídeas epífitas en el dosel y sotobosque mediante el muestreo (Fig. 8).

Dado que en el área de estudio la riqueza estimada de especies de orquídeas epífitas o riqueza total de especies ($q=0$) es 68, y en los hospederos de dosel y sotobosque es menor (50 y 37 especies respectivamente), hay especies que no se comparten entre estas unidades muestrales. Sólo 19 especies de orquídeas epífitas de las 68 se comparten entre los hospederos de dosel y sotobosque, 31 (50-19) especies solo pertenecen a los hospederos de dosel y 18 (37-19) solo pertenecen a los hospederos de sotobosque (Tabla 1).

Diversidad de orquídeas epífitas en las especies de hospederos con mayor abundancia de orquídeas: De las cinco especies de hospederos, *Alzatea verticillata* (Alzateaceae) es la especie de árbol que alberga mayor riqueza de especies ($q=0$), tanto observada (27 sp.) como estimada (32 sp.), y abundancia de orquídeas (153 individuos). Mientras que *Ficus* sp. (Moraceae) es la especie de hospedero que alberga menor riqueza, tanto observada (10 sp.) como estimada (12 sp.), y abundancia de orquídeas (29 individuos) (Anexo 13). En todos los perfiles de diversidad se puede observar que los intervalos de confianza de la diversidad observada y estimada se superponen, tanto para $q=0$, 1 y 2, indicando que en estas especies de hospederos la diversidad observada es bastante cercana a la diversidad real (la riqueza de especies, las especies típicas y las especies abundantes) (Anexo 14).

La diversidad estimada de las cinco especies de hospederos es comparable, debido a que los intervalos de confianza se superponen (Fig. 9). Los perfiles de diversidad de las cinco especies de hospederos tienen diferentes formas, lo cual indica que la diversidad varía, con una contribución diferente de la riqueza de especies, especies típicas y abundantes de orquídeas epífitas por especie de hospedero en el área de estudio. *Alzatea verticillata* fue la especie de árbol hospedero que más contribuyó a la diversidad total y de especies raras de orquídeas epífitas, ya que es el perfil con menor equitatividad (grado de homogeneidad existente en las abundancias relativas de las especies), esto se puede observar en que la curva es muy pronunciada (Fig. 9). Por otro lado, en el caso de las especies *Pouteria* sp1 (Sapotaceae), *Blakea multiflora* (Melastomataceae) y *Ficus* sp. los perfiles tienden a la equitatividad completa (la mayoría de las especies son típicas y abundantes), esto se puede observar en que las curvas son casi totalmente horizontales (Fig.9), por lo que se infiere que estas especies de hospederos no contribuyen con especies raras de orquídeas epífitas del área de estudio.

Tabla 1: Valores numéricos para la diversidad observada y estimada para $q=0, 1$ y 2 para la data de orquídeas epífitas de la Concesión de Conservación La Suiza y en los hospederos de dosel y sotobosque

Diversidad	Concesión de Conservación La Suiza			Dosel			Sotobosque		
	q=0	q=1	q=2	q=0	q=1	q=2	q=0	q=1	q=2
Observada	51.00	29.16	20.30	40.00	21.14	13.85	28.00	17.21	12.57
Estimada	67.64	30.78	20.93	49.97	22.77	14.36	36.97	18.42	13.11
No detectadas	16.64	1.62	0.63	9.97	1.63	0.51	8.97	1.21	0.54
SE (observada)	2.66	1.10	1.10	2.18	1.14	1.12	1.94	0.94	1.03
SE (estimada)	17.69	1.24	1.17	13.68	1.26	1.21	10.15	1.07	1.12

Nota: SE basado en un método de bootstrapping de 1000 replicaciones. La fila “No detectadas” representa la diferencia entre las especies estimadas y observadas, es decir, especies potencialmente a ser descubiertas con un muestreo más intenso.

Orquídeas epífitas de la Concesión de Conservación La Suiza

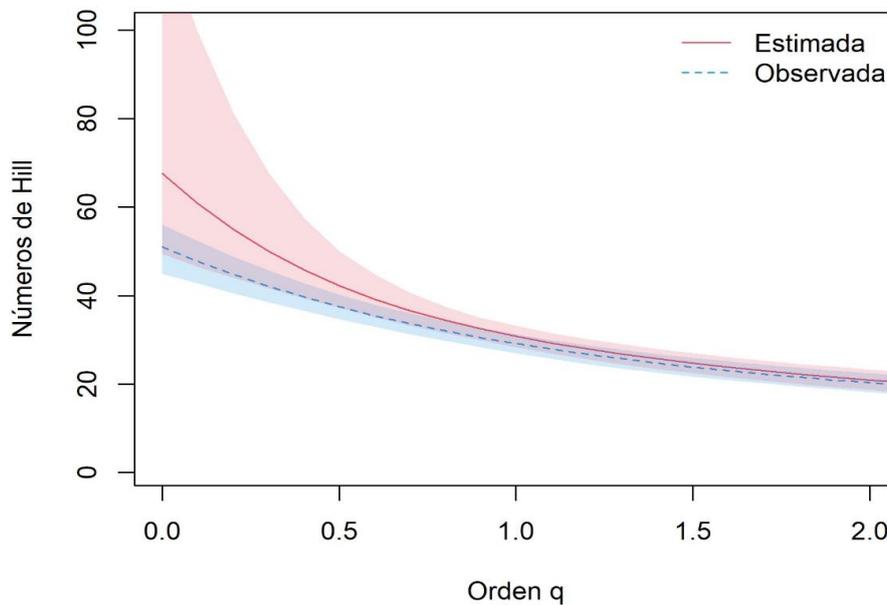


Figura 7. Perfiles de diversidad observada (línea punteada) y diversidad estimada (línea sólida) para las especies de orquídeas epífitas de la Concesión de Conservación La Suiza para q entre 0 y 2 con intervalo de confianza del 95% (áreas sombreadas basado en un método de bootstrapping de 1000 replicaciones).

Orquídeas epífitas del dosel y sotobosque

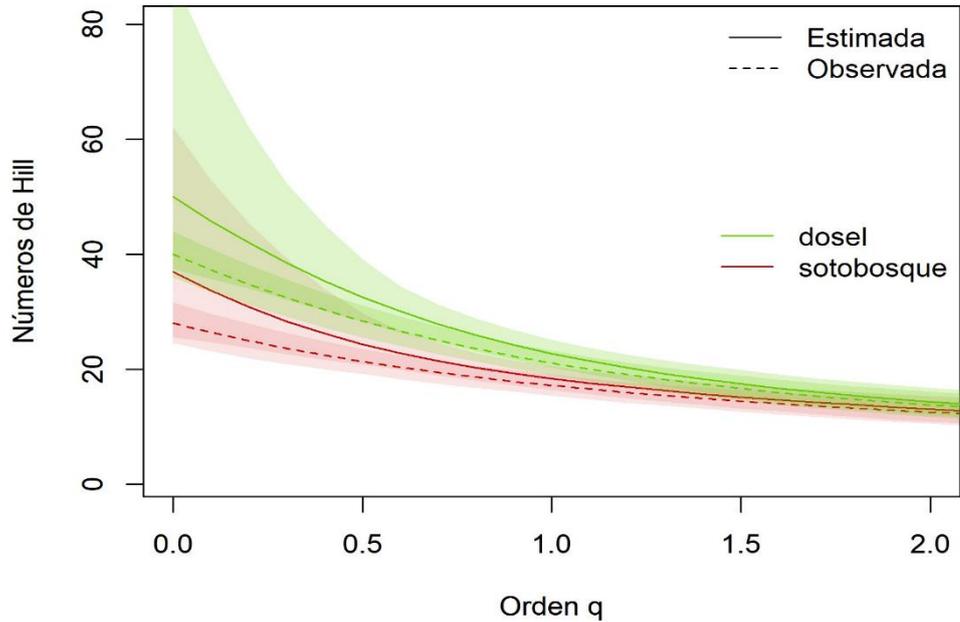


Figura 8. Perfiles de diversidad observada (línea punteada) y diversidad estimada (línea sólida) para las especies de orquídeas epífitas en el dosel y sotobosque, para q entre 0 y 2 con intervalo de confianza del 95% (áreas sombreadas basado en un método de bootstrapping de 1000 replicaciones).

Orquídeas epífitas a nivel de especie de hospedero

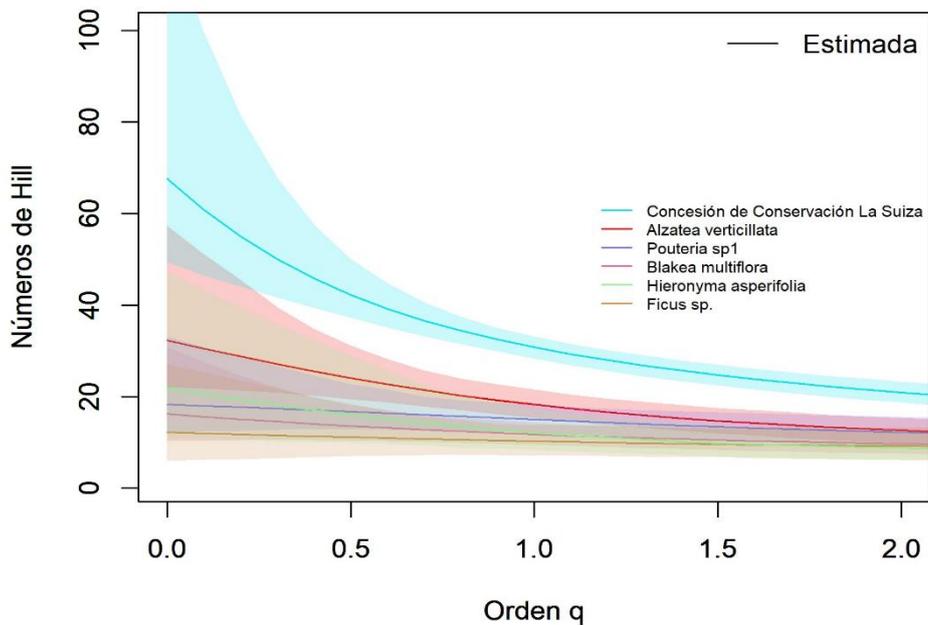


Figura 9. Perfiles de diversidad estimada para las especies de orquídeas epífitas en el área de estudio en comparación con las cinco especies de hospederos con mayor abundancia de orquídeas epífitas, para q entre 0 y 2 con intervalo de confianza del 95% (áreas sombreadas basado en un método de bootstrapping de 1000 replicaciones).

4.1.2.2. Representatividad de la muestra

Los dos perfiles estimados de completitud de la muestra aumentan con el orden de diversidad, como se espera, debido a que la incertidumbre de detección se reduce con el incremento de q (Fig. 10). El muestreo detectó el 80% del total de la riqueza de especies de orquídeas epífitas presentes en el dosel y el 76% en el sotobosque, por lo tanto, el 20% del total de especies de orquídeas epífitas en el dosel y el 24% en el sotobosque no fueron detectadas por el muestreo, respectivamente ($q=0$, Tabla 2). Mientras que para las especies típicas ($q = 1$), se detectó el 97% en el dosel y el 98% en el sotobosque, y alrededor del 100% de las especies muy abundantes ($q = 2$) para ambas unidades muestrales. En otras palabras, las especies no detectadas cubren alrededor del 3% de los individuos de orquídeas epífitas en los hospederos de dosel y el 2% en los de sotobosque. (Tabla 2).

Tabla 2: Valores numéricos del perfil de completitud de la muestra para los órdenes de q (0,1 y 2) para el dosel y el sotobosque.

Perfil de completitud de la muestra			
Unidad muestral	$q=0$	$q=1$	$q=2$
Dosel	80%	97%	100%
Sotobosque	76%	98%	100%

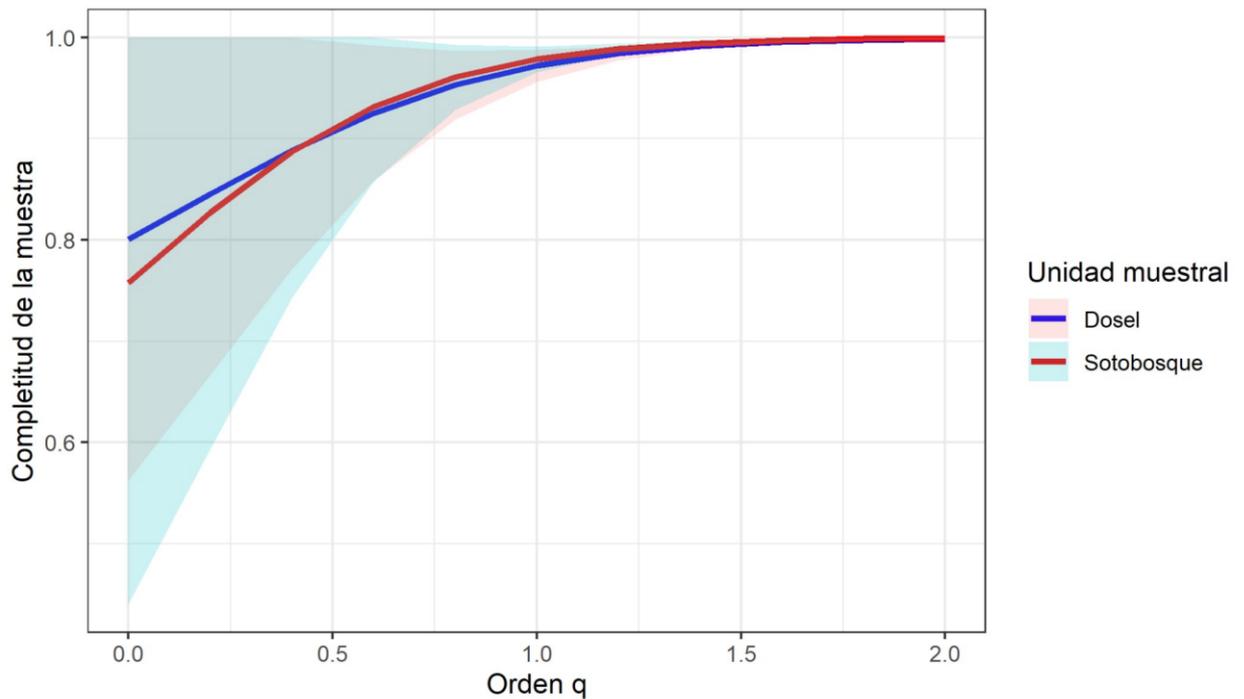


Figura 10. Gráfico de la curva de completitud de la muestra estimada en función del orden q entre 0 y 2, en los datos del dosel y sotobosque, para las especies de orquídeas epífitas.

4.1.3. Descripción de la red de interacciones y caracterización de la influencia de los hospederos en la red

4.1.3.1. Red de interacciones de los hospederos de dosel

La red de interacciones entre 40 especies de orquídeas epífitas y 10 individuos de hospederos, presentó 359 interacciones. La especie de orquídea epífita que tuvo la mayor cantidad de interacciones fue *Stelis* sp4 (todos los hospederos, 60 interacciones en total), seguida por *Elleanthus longibracteatus* (8 hospederos, 51 interacciones en total), mientras que 17 especies de orquídeas epífitas se relacionaron solo con un hospedero. El árbol de dosel que interactuó con la mayor cantidad de especies de orquídeas epífitas fue *Pouteria* sp1 (17 especies), seguido por un individuo de *Alzatea verticillata* (12 especies), asimismo, un individuo de la misma especie tuvo el menor números de interacciones con orquídeas epífitas (9 especies, 20 interacciones) (Fig. 11 y Anexo 15).

Las tres métricas de la red evaluadas con modelos nulos, se mostraron significativamente distintas de la expectativa nula (Puntuación Z mayor a +2 y -2; p valores < 0.05). La estructura de la red tuvo una especialización y anidamiento bajo, mostrando una asimetría baja en las interacciones (Tabla 3). Además, la red tuvo una baja modularidad, ya que se formaron 7 módulos, que contienen entre 4 a 8 especies de orquídeas epífitas, el quinto y octavo módulo de la red presentaron la mayor riqueza de especies de orquídeas epífitas (40%). Casi todos los árboles formaron su propio subgrupo, y los hospederos que compartieron un módulo tienen rasgos eco-morfológicos similares, en el caso de los módulos “blakmult1-hieraspe” y “ficuamer-fiscusp” fue el DAP, y en el caso de “alzavert3-alzavert4” fue el área de la copa (Anexo 16).

Fuerza de los hospederos

Pouteria sp1 tuvo la más alta suma de dependencias de orquídeas epífitas en la red de interacciones (7.82), seguido por un individuo de *Alzatea verticillata* (6.92) y uno de *Hieronyma asperifolia* (Phyllanthaceae) (5.12), mientras que la menor fuerza se observó en un individuo de *Ficus americana* (Moraceae) (1.76) (Anexo 17).

4.1.3.2. Red de interacciones de los hospederos del sotobosque

La red de interacciones presentó 279 interacciones entre 28 especies de orquídeas epífitas y 57 individuos de hospederos. La especie de orquídea epífita que se relacionó con la mayor cantidad de hospederos y tuvo la mayor cantidad de interacciones fue *Stelis* sp2 (19 hospederos, 52 interacciones), seguida por *Dichaea* sp2 (13 hospederos, 34 interacciones),

y 8 especies de orquídeas epífitas solo interactuaron con un hospedero. El hospedero que tuvo un mayor número de interacciones con orquídeas epífitas fue *Ficus* sp2 (Moraceae, 17 especies, 26 interacciones), seguido por un individuo de *Inga* sp3 (Fabaceae, 14 interacciones), asimismo, 25 hospederos interactuaron sólo con una especie de orquídea epífita (Fig. 12 y Anexo 15).

La especialización y modularidad se mostraron significativamente distintas de la expectativa nula (Puntuación Z mayor a +2 y -2; p valores < 0.05), mientras que en el caso del anidamiento la puntuación Z no fue significativa (menor a -2), pero el p valor si (menor a 0.05). La estructura de la red tuvo una especialización media y bajo anidamiento, mostrando una asimetría baja en las interacciones (Tabla 3). Además, la red tuvo una alta modularidad, ya que se formaron 9 módulos, que contienen entre 1 a 6 especies de orquídeas epífitas, el segundo y tercer módulo presentaron la mayor riqueza de especies de orquídeas epífitas (39%). Se observa que los subgrupos están formados por hospederos de diferentes especies y familias, y que la mayoría de hospederos que comparten módulos tienen un rasgo eco-morfológico similar, la cobertura de musgos (Anexo 16).

Fuerza de los hospederos

Con respecto al parámetro fuerza, se encontró que *Ficus* sp2 tuvo la mayor suma de dependencias de orquídeas epífitas en la red de interacciones (2.60), seguido por un individuo de *Miconia polytopica* (Melastomataceae) (2.54), y un helecho arborescente *Cyathea* sp10 (Cyatheaceae) (1.78), mientras que la menor fuerza la obtuvo otro helecho arborescente *Cyathea* sp11, junto con 3 individuos más entre helechos y arbustos (0.02) (Anexo 17).

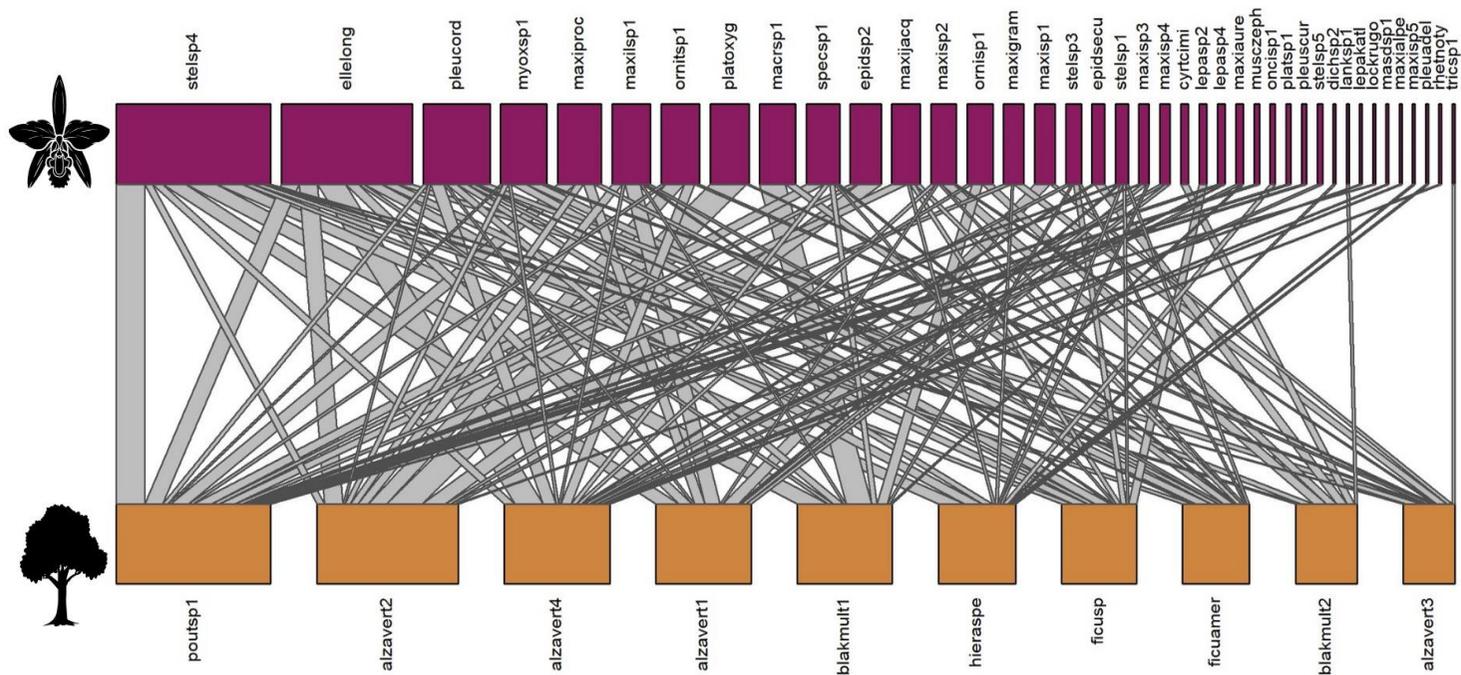


Figura 11. Red bipartita ponderada que representa las interacciones ecológicas entre los hospederos de dosel (recuadros anaranjados) y sus especies de orquídeas epífitas asociadas (recuadros violetas), estudiadas en la Concesión de Conservación La Suiza. El ancho de los recuadros representa el grado del nodo (número de interacciones). El grosor de las líneas grises (enlaces) indica el número de individuos de la especie de orquídea que se encontró en el árbol hospedero. Las abreviaturas utilizadas para cada nodo figuran en el Anexo 7 (hospederos) y Anexo 8 (orquídeas).

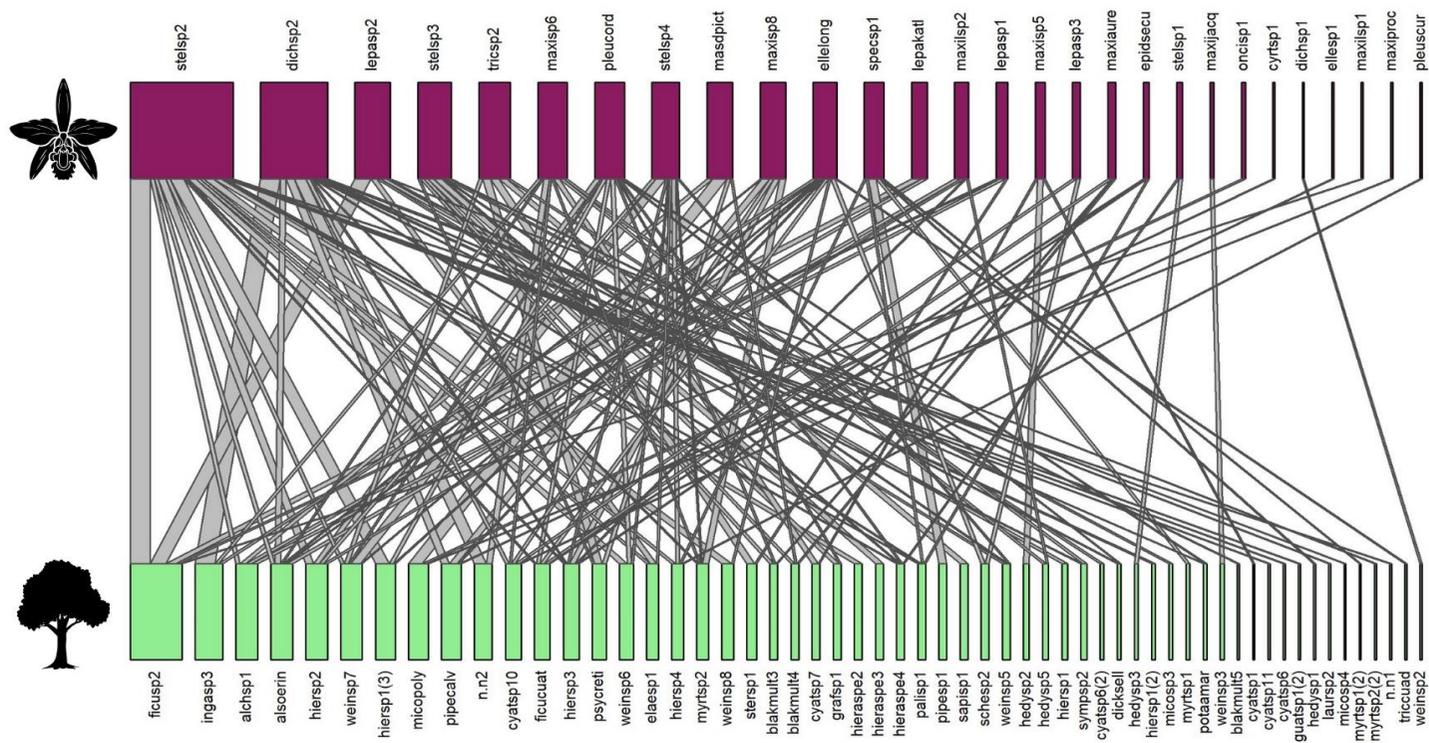


Figura 12. Red bipartita ponderada que representa las interacciones ecológicas entre los hospederos de sotobosque (recuadros verdes) y sus especies de orquídeas epífitas asociadas (recuadros violetas), estudiadas en la Concesión de Conservación La Suiza. El ancho de los recuadros representa el grado del nodo (número de interacciones). El grosor de las líneas grises (enlaces) indica el número de individuos de la especie de orquídea que se encontró en el hospedero. Las abreviaturas utilizadas para cada nodo figuran en el Anexo 7 (hospederos) y Anexo 8 (orquídeas).

Tabla 3: Métricas de la estructura de las redes de interacciones entre orquídeas epífitas y los hospederos de dosel y de sotobosque de la Concesión de Conservación La Suiza

Red	Especialización			Anidamiento			Modularidad		
	H2	Puntuación Z	p-valor	WNO DA	Puntuación Z	p-valor	Qw	Puntuación Z	p-valor
Dosel	0.34	4.43	0.00	22.68	-2.44	0.00	0.36	6.13	0.00
Sotobosque	0.50	3.64	0.00	8.11	-1.78	0.00	0.59	5.26	0.00

Nota: H²: índice de especialización, WNODA: índice de anidamiento y Qw: modularidad. Los valores de significancia de la red observada con respecto a los modelos nulos son representados mediante la puntuación Z y el p-valor del método de Monte Carlo para cada índice.

4.1.4. Evaluación de los caracteres eco-morfológicos que determinan la fuerza de los hospederos en la red

4.1.4.1. Hospederos de dosel

El modelo final retuvo las variables DAP, Altura del tronco, Cobertura del dosel y Área de la copa, para los hospederos del dosel, el resto de las variables se removieron para evitar colinealidad ($VIF > 5$) (Anexo 18). El modelo indicó que la Altura del tronco tiene un efecto positivo significativo en la fuerza del hospedero en la red, mientras que el DAP, la Cobertura del dosel y el Área de la copa no tuvieron efecto en la fuerza del hospedero en la red (Tabla 4).

El intercepto del modelo (1.302) es el Log promedio de la fuerza del hospedero para un árbol de dosel que tiene todos los caracteres eco-morfológicos con valores igual a la media de cada variable explicativa de la muestra. Mientras que los coeficientes de cada variable del modelo, representan el aumento medio del Log de la fuerza del hospedero por cada unidad adicional de la variable explicativa correspondiente, manteniendo constante todos los demás caracteres.

Los resultados del Análisis de varianza (Tipo II) muestran que el rasgo eco-morfológico **Altura del tronco** es significativo para el modelo ($p\text{-valor} < 0.05$, Tabla 4), por lo que el coeficiente de este rasgo añade valor al modelo ayudando a explicar la varianza dentro de la variable respuesta. Por lo tanto, existe una asociación estadísticamente significativa positiva

entre la fuerza de los hospederos en la red y la Altura del tronco de los árboles de dosel (Fig. 13), este rasgo eco-morfológico es el que mejor explica la variabilidad de la fuerza de los hospederos del dosel en la red de interacciones con orquídeas epífitas.

4.1.4.2. Hospederos del sotobosque

El modelo final retuvo las variables DAP, Altura total, Cobertura de musgos y Rugosidad del tronco, para los hospederos del sotobosque, el resto de variables se removieron para evitar colinealidad ($VIF > 5$) (Anexo 18). El modelo indicó que el DAP y la Cobertura de musgos tienen un efecto positivo significativo en la fuerza del hospedero en la red, mientras que la Altura total y la Rugosidad del tronco no tuvieron efecto en la fuerza del hospedero en la red (Tabla 4).

El intercepto del modelo (-0.699) es el Log promedio de la fuerza del hospedero para un hospedero de sotobosque que tiene todos los caracteres eco-morfológicos con valores igual a la media de cada variable explicativa de la muestra. Mientras que los coeficientes de cada variable del modelo, representan el aumento medio del Log de la fuerza del hospedero por cada unidad adicional de la variable explicativa correspondiente, manteniendo constante todos los demás caracteres.

Los resultados del Análisis de varianza (Tipo II) muestran que los rasgos eco-morfológicos **DAP y Cobertura de musgos** son significativos para el modelo (p -valor < 0.05 , Tabla 4), por lo que los coeficientes de estos rasgos añaden valor al modelo, ayudando a explicar la varianza dentro de la variable respuesta. Por lo tanto, existe una asociación estadísticamente significativa positiva entre la fuerza de los hospederos en la red y el DAP y la Cobertura de musgos de los hospederos (Fig. 14 y Fig. 15, respectivamente), estos rasgos eco-morfológicos son los que mejor explican la variabilidad de la fuerza de los hospederos del sotobosque en la red de interacciones con orquídeas epífitas.

Los resultados de los gráficos de diagnóstico para ambos modelos finales (hospederos de dosel y de sotobosque) se pueden ver en el Anexo 19 y 20, respectivamente.

Tabla 4: Resultados del Análisis de varianza (Tipo II) del modelo lineal generalizado para modelar la fuerza de los hospederos en la red en función de los caracteres eco-morfológicos, tanto para el dosel como para el sotobosque.

Unidad muestral	Variable respuesta: Fuerza del hospedero			
	Parámetros del modelo	Estimado	SE	P
Dosel	Intercepto	1.302	0.116	
	DAP	0.001	0.008	0.921
	Altura del tronco	0.259	0.094	0.008 **
	Cobertura del dosel	-0.007	0.035	0.841
	Área de la copa	-0.002	0.002	0.365
Sotobosque	Intercepto	-0.699	0.192	
	DAP	0.082	0.031	0.013**
	Altura total	-0.024	0.065	0.678
	Cobertura de musgos	0.024	0.010	0.040**
	Rugosidad del tronco 3	-0.093	0.328	0.097
	Rugosidad del tronco 4	-1.045	0.408	

Nota: Los predictores se dan tras la selección de variables, Estimado: coeficiente de regresión, SE: error estándar, P: p-valor de la prueba de Wald Tipo II.

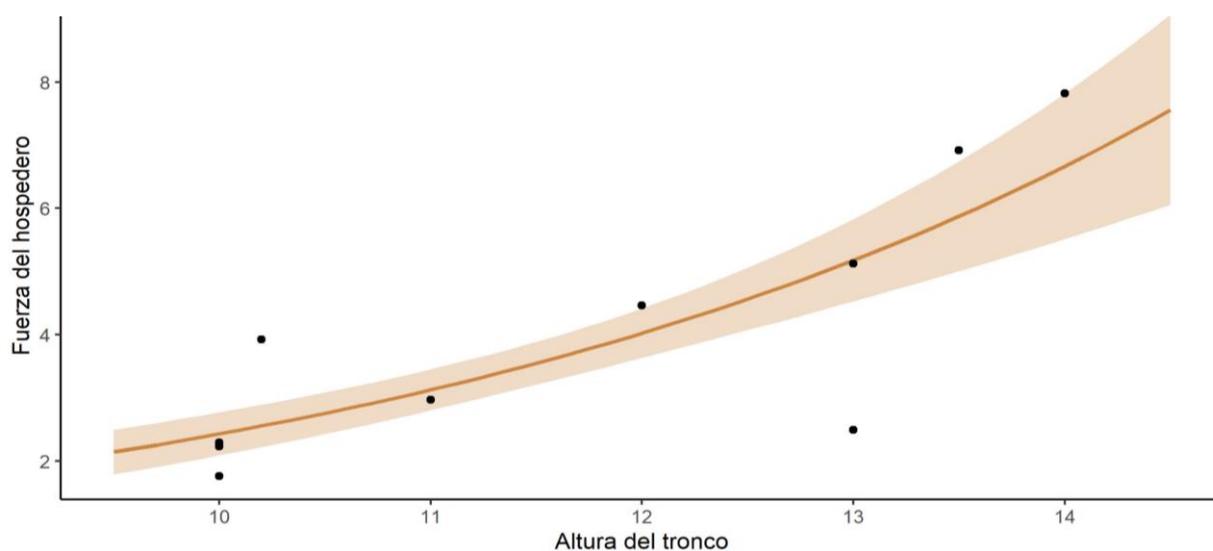


Figura 13. Predicción de la fuerza de los hospederos de dosel en la red de interacciones con orquídeas epífitas (línea continua), con intervalos de confianza del 95% (área sombreada), en función al rasgo: Altura del tronco (m) basado en el modelo. Los puntos negros son los datos observados.

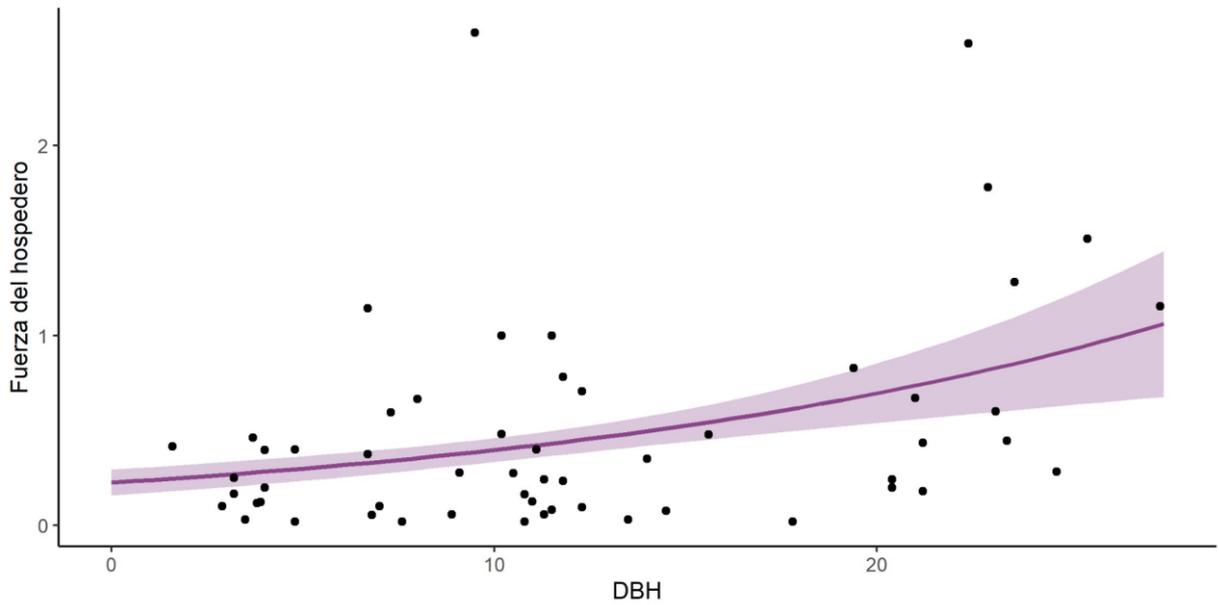


Figura 14. Predicción de la fuerza de los hospederos del sotobosque en la red de interacciones con orquídeas epífitas (línea continua), con intervalos de confianza del 95% (área sombreada), en función al rasgo: DAP (cm) basado en el modelo. Los puntos negros son los datos observados.

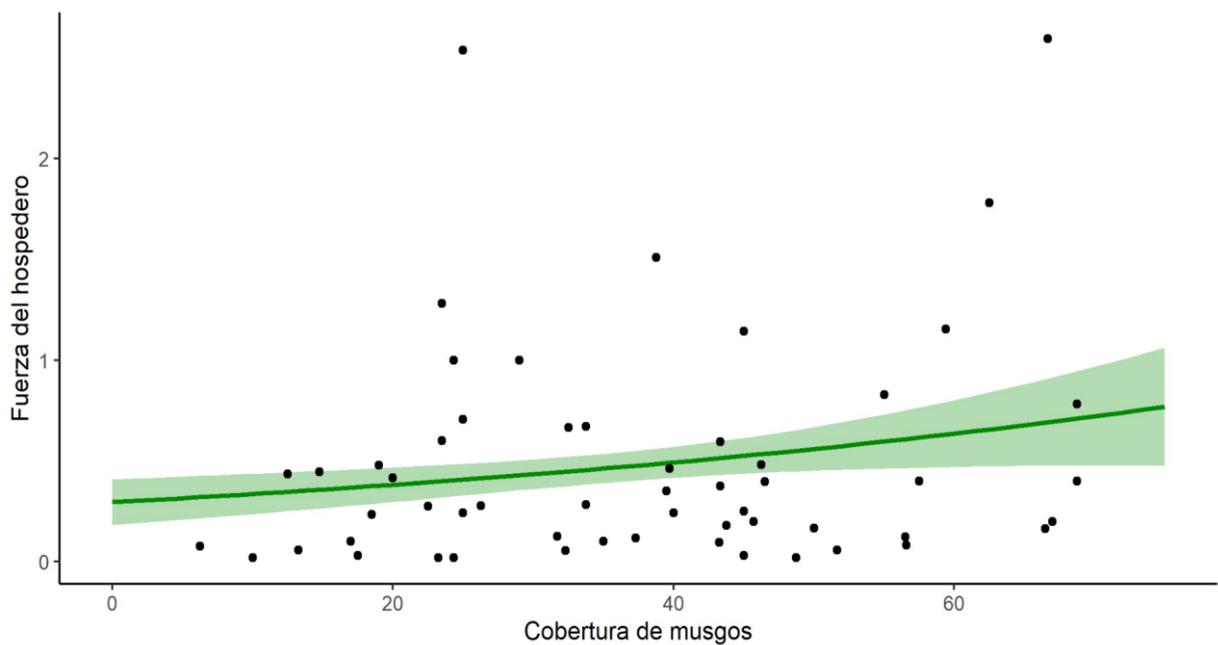


Figura 15. Predicción de la fuerza de los hospederos del sotobosque en la red de interacciones con orquídeas epífitas (línea continua), con intervalos de confianza del 95% (área sombreada), en función al rasgo: Cobertura de musgos (%). Los puntos negros son los datos observados.

4.2. DISCUSIÓN

La Concesión de Conservación La Suiza protege un estimado de casi 70 especies de orquídeas epífitas, la mayoría de estas especies se encontraron en diez árboles de dosel y en menor grado en los 57 hospederos del sotobosque. Se espera que un muestreo más extenso pueda revelar en promedio 17 especies aún por detectar. *Alzatea verticillata*, fue la especie de hospedero que albergó mayor riqueza de especies de orquídeas epífitas, por lo tanto, la que más contribuyó a la diversidad total y de especies raras en el área de estudio.

La red de interacciones entre los hospederos de dosel y las orquídeas epífitas registró un mayor número de interacciones que la red de interacciones entre los hospederos del sotobosque y las orquídeas epífitas, al menos 1.2 veces más. Mientras que la red dosel-orquídeas epífitas se caracterizó por ser homogénea en sus métricas, con una baja especialización, anidamiento y modularidad, la red sotobosque-orquídeas epífitas fue heterogénea, con una especialización media, bajo anidamiento y alta modularidad. Entre los hospederos de dosel y sotobosque, aquellos individuos con la mayor *fuerza* en las redes fueron *Pouteria* sp1 y *Ficus* sp2, respectivamente.

Por último, el rasgo eco-morfológico que mejor explica la variabilidad de la fuerza de los árboles de dosel en la red de interacciones con las orquídeas epífitas fue la altura del tronco, mientras que el DAP, la cobertura de dosel y el área de la copa no tuvieron efecto en la fuerza de los hospederos. En el caso del sotobosque, los rasgos eco-morfológicos que mejor explican la fuerza de los hospederos en la red de interacciones con las orquídeas epífitas fueron el DAP y la cobertura de musgos, mientras que la altura total del hospedero y la rugosidad del tronco no tuvieron efecto en la fuerza de los hospederos.

4.2.1. Caracteres eco-morfológicos que determinan la fuerza de los hospederos en la red de interacciones

Los rasgos que resultaron determinantes de la fuerza de los hospederos en la red de interacciones con orquídeas epífitas tanto de dosel como de sotobosque en el presente estudio, concuerdan con los hallados por diversos autores en bosques tropicales, tanto montanos como de elevaciones bajas. Por ejemplo, Silva et al. (2010) y Zotarelli et al. (2019) encontraron que el tamaño del hospedero (altura y DAP) tiene un rol importante en la estructura de la red de interacciones entre orquídeas epífitas y sus hospederos, mientras que otros autores (Francisco et al., 2018; Sáyago et al., 2013; Zhao et al., 2015) encontraron el

mismo patrón, pero para epífitas vasculares en general. Asimismo, Francisco et al. (2019) y Wang et al. (2016) encontraron que las epífitas estaban mejor representadas en el tronco de los hospederos que en la copa en bosques nubosos tropicales, recalcando la importancia del tamaño del tronco (gradiente vertical) para el establecimiento de las diversas especies de epífitas. Por otro lado, Zotz & Vollrath (2003) encontraron que los tapetes de briófitos en los hospederos influyen en la composición de las especies de epífitas de un bosque tropical lluvioso.

La importancia de los rasgos estructurales (altura y DAP) de los árboles hospederos para las orquídeas epífitas se debe en gran parte a que un hospedero de mayor tamaño es capaz de albergar un mayor número de especies de orquídeas con diferentes preferencias de hábitats, esto debido a un incremento del área del hábitat y al gran número de microambientes presentes a lo largo del árbol y el gradiente vertical del bosque, permitiendo una mayor variedad de nichos para su establecimiento (Zhao et al., 2015; Zotarelli et al., 2019). Además, los árboles de gran tamaño suelen ser más longevos (Sáyago et al., 2013; Wang et al., 2016), por lo tanto, están expuestos durante más tiempo a eventos de establecimiento de semillas y plántulas de epífitas, a causa de una mayor superficie expuesta, al mejoramiento de la calidad de su corteza, y a una mayor exposición a la humedad y luz, porque las copas de los árboles más grandes suelen estar más altas en el dosel (Woods et al., 2015; Zhao et al., 2015). En consecuencia, el tamaño del hospedero es un factor complejo que integra varios procesos ecológicos relevantes para el ensamblaje de las comunidades de epífitas, aunque este depende de la tasa de crecimiento del árbol, que suele variar entre especies (Wagner & Zotz, 2020).

La eliminación de los hospederos ecológicamente importantes en los bosques conlleva a la pérdida significativa de la diversidad local de epífitas (Obermüller et al., 2012), ya que la sustitución de árboles de gran tamaño por otros hospederos, tomaría probablemente muchos años, incluso con comunidades arbóreas muy diversas (Reid et al., 2016).

Por otro lado, el tronco del hospedero es una zona importante para las orquídeas epífitas, debido a que ofrece condiciones microclimáticas relativamente estables (Johansson, 1974). Esto a causa de ser el estrato del árbol más protegido de condiciones abióticas adversas, como es el aumento de la radiación directa, temperatura, y velocidad del viento (Zotz, 2016), lo cual, permite a esta zona retener mayor contenido de humedad y acumular sedimentos en su base (Francisco et al., 2019). Entre estas propiedades microclimáticas, la humedad del

aire puede ser el principal factor en el establecimiento y crecimiento de las epífitas vasculares (de Andrade Kersten et al., 2009; Wagner et al., 2015). Por lo tanto, los hospederos que tengan un mayor tamaño del tronco, en este caso, altura, permitirán un mayor desarrollo de las orquídeas epífitas.

En el caso de la importancia de la cobertura de musgos en los hospederos para las orquídeas epífitas, se puede deber a que estas plantas avasculares juegan un papel importante en la distribución de epífitas vasculares en árboles hospederos potenciales, ya que retienen agua, proporcionan anclaje para las plántulas de epífitas e interceptan el nitrato de la niebla (Johansson, 1974). Asimismo, se ha descrito al establecimiento de briófitos en el hospedero como un paso sucesional necesario en el desarrollo de las comunidades de epífitas (Dudgeon, 1923; Van oye, 1924). Sin embargo, a pesar de las evidencias positivas de las criptógamas sobre las epífitas vasculares, existe evidencia de que esta interacción puede tener un resultado negativo para las plántulas de las orquídeas, por ejemplo, Zotz & Andrade (2002) reportaron que la observación repetida de talos de líquenes foliosos que crecen en exceso en los hospederos, posiblemente, podrían matar a las plántulas de orquídeas epífitas.

A parte de los rasgos eco-morfológicos mencionados, existen otras características del hospedero que influyen en el establecimiento y supervivencia de las epífitas. Zhao et al. (2015) encontraron que el tamaño del hospedero está correlacionado con otros rasgos que podrían ser importantes para el desarrollo de las epífitas, los cuales incluyen la rugosidad de la corteza (relacionada con la retención de la humedad y la mejor germinación de las semillas de las epífitas) y la iluminación del dosel. Wagner et al. (2015) mencionan que las propiedades físicas de la corteza, como su estabilidad, textura y capacidad de retención de agua son importantes para la idoneidad de los árboles como hospedadores de epífitas. La estabilidad de la corteza puede depender de la ontogenia del árbol y de la parte de la planta, teniendo algunas especies mayores tasas de descamación en los troncos y las ramas grandes (López-Villalobos et al., 2008). Una corteza de textura rugosa impide que las semillas y plantas de epífitas sean arrastradas por las lluvias y provee una mayor probabilidad de colonización, establecimiento y supervivencia de las epífitas (Wagner et al., 2015).

Las propiedades químicas de la corteza y hojas de los hospederos también son rasgos relevantes para las epífitas. Wagner et al. (2015) mencionan que las epífitas obtienen sus nutrientes directamente de fuentes atmosféricas, de los tallos enriquecidos con lixiviados de hojas y cortezas, y de la hojarasca de árboles y epífitas (hojarasca atrapada directamente por

la estructura de algunas especies de epífitas), y estas propiedades químicas varían significativamente entre especies de hospederos (Cardelús et al., 2009). Además, los efectos alelopáticos de los exudados de los árboles pueden inhibir el crecimiento y la germinación de las epífitas, sobre todo en las primeras fases de su vida (Wagner et al., 2015). Por ejemplo, existe la hipótesis que las especies de árboles que exudan látex son malos hospederos para las orquídeas (Piers, 1968).

Por último, otro rasgo importante es la arquitectura del árbol, es decir los ángulos predominantes de las ramas, la distribución del diámetro de las ramas y la densidad de las hojas (Wagner et al., 2015). Por ejemplo, un hospedero con follaje denso puede amortiguar las fluctuaciones de temperatura y presión de vapor, disminuir la intensidad de la luz y reducir la caída de agua sobre las epífitas (Cardelús et al., 2009), siendo esto favorable; pero el efecto del follaje denso sobre la calidad del huésped puede depender del contexto, ya que en los bosques tropicales coexisten especies de árboles caducifolios y perennifolios (la proporción de estos está relacionado con la aridez del lugar), y durante la fase sin hojas de los árboles caducifolios, las epífitas experimentan microclimas más extremos (Einzmann et al., 2015). También, la inclinación predominante de las ramas puede influir en la idoneidad de las especies arbóreas hospederas a través de mecanismos como el peligro de caída de las epífitas en ramas más inclinadas que en horizontales, estas últimas, además, acumulan mayor materia orgánica del dosel que las ramas con inclinación más pronunciada (Nadkarni & Matelson, 1991).

Cabe destacar, que a medida que los árboles crecen, la mayoría de las características mencionadas, como es el tamaño, la arquitectura, las propiedades de la corteza (por ejemplo, la pérdida de la corteza) y las condiciones micro climáticas, también cambian, y estos cambios pueden influir en los patrones de ocupación de las epífitas y, en consecuencia, sus interacciones con los hospederos (Francisco et al., 2019).

4.2.2. Descripción de la red de interacciones y caracterización de la influencia de los hospederos en la red

Si bien no existen estudios sobre interacciones planta-planta que relacionen caracteres funcionales con el parámetro fuerza en la red, se puede mencionar los que sí hay para interacciones planta-animal. Koski et al. (2015) encontraron que las especies clave de la red de interacciones entre flores y polinizadores de una metacomunidad de plantas gramíneas, son las que tienen la mayor fuerza en la red, y que esta fuerza está estrechamente relacionada

con ciertos rasgos funcionales de las plantas, como es la abundancia floral. Además, Ramos-Robles et al. (2018) estudiaron las interacciones entre especies de plantas y sus frugívoros en un bosque tropical de México, determinando las especies que más contribuyen a la estructura de la red mediante el valor de su fuerza, y hallaron que los rasgos de las plantas que más aportan a este parámetro de la red es la abundancia, el tamaño y el contenido de agua de las frutas. No obstante, estos estudios tienen como participantes a los animales (aves, mamíferos, insectos, etc.) los que, a diferencia de las plantas, pueden elegir activamente los organismos con los cuáles se relacionan.

Dicho esto, los hospederos que resultaron importantes (con mayor fuerza) en las redes de interacciones de hospederos de dosel y de sotobosque (*Pouteria* sp1 y *Ficus* sp2, respectivamente), coinciden en ser individuos con un alto valor en los caracteres que influyen en la fuerza; en el caso de *Pouteria* sp1, es el árbol de dosel con mayor altura del tronco y tiene en general un gran tamaño, mientras que *Ficus* sp2, en el sotobosque, es un individuo con alta cobertura de musgos. *Ficus* sp2, que pertenece a la familia Moraceae, son representativas a nivel de bosques del Perú como hospederos de epífitas. Catchpole (2004) encontró 195 especies de epífitas en un solo árbol de este género, lo cual constituyó un récord mundial.

Los resultados sobre la estructura de ambas redes de interacciones (anidamiento, especialización y modularidad) concuerdan con los de otros autores.

En el caso del anidamiento, Zotarelli et al. (2019) también encontraron un bajo valor, pero significativo en una red de interacciones entre orquídeas epífitas y sus árboles hospederos en un bosque atlántico de Brasil. Recordemos que una red anidada ocurre cuando las parejas interactuantes de las especies con menor número de enlaces (interacciones) forman subconjuntos de las que tienen mayor número de enlaces (Burns, 2007).

El anidamiento en las redes comensalistas epífitas-hospedero, al parecer, es una tendencia habitual en este tipo de interacción ecológica (Burns & Zotz, 2010; Francisco et al., 2018; Francisco et al., 2019; Sáyago et al., 2013; Zhao et al., 2015). Burns (2007) menciona que una de las causas del anidamiento en este tipo de redes podría ser la colonización secuencial de especies de epífitas en árboles hospederos en desarrollo (crecimiento). Ceballos et al. (2016) y Taylor et al. (2016) encontraron que algunas especies de epífitas vasculares, por ejemplo, acumulan agua y restos orgánicos, fomentando el establecimiento de otras especies de epífitas. En el caso de las orquídeas, esto adquiere gran sentido. Como se sabe, la tasa de

germinación de las semillas de las orquídeas, en su hábitat natural, suele ser mayor en presencia de hongos micorrícicos saprófitos en el sustrato (Leake, 1994). Las hifas de estos hongos pueden cubrir la corteza de las ramas del árbol hospedero (Smith & Read, 2002), y dado que estos hongos están asociados a las raíces, el establecimiento de una especie de orquídea en un hospedero podría facilitar el establecimiento de otras especies de orquídeas, al aumentar las posibilidades de colonización micorrícica (Silva et al., 2010).

Otro factor que puede influir en el anidamiento es el tamaño de los hospederos. Zhao et al. (2015), Ceballos et al. (2016) y Francisco et al. (2018) informan que el anidamiento puede ocurrir cuando la comunidad de epífitas en hospederos pequeños forma subconjuntos de la comunidad de epífitas en hospederos más grandes, esto como posible resultado de la colonización de epífitas a lo largo del desarrollo del árbol. Alternativamente, puede surgir si las epífitas más especialistas, es decir las que interactuaron con uno o pocos hospederos, sólo aparecen en árboles hospedadores más grandes (Burns, 2007). Zotarelli et al. (2019) y Taylor et al. (2016) concluyeron que el DAP y la altura son rasgos que contribuyen a esta tendencia, lo cual explicaría que el valor del anidamiento en la red de interacciones de los hospederos de dosel, de este estudio, sea mayor que en los de sotobosque.

Los niveles de modularidad de las redes del presente estudio resultaron bajas pero significativas, y los hospederos que compartían módulo tienen rasgos eco-morfológicos similares. Recordemos que la modularidad se refiere a la tendencia de los componentes de la red de interacciones ecológicas a formar grupos o módulos con interacciones más fuertes entre ellos que con el resto de la red (Fortuna et al., 2010). Los resultados concuerdan con otros estudios, donde no se encontró una alta modularidad en redes de interacciones epífita-hospedero (Francisco et al., 2019; Zotarelli et al., 2019).

Una organización modular podría indicar que existen restricciones en las interacciones, es decir cierto grado de especificidad del hospedero. Genini et al. (2012) encontraron que la topología modular detectada en una comunidad de plantas hemiparásitas y sus árboles hospedadores podría estar relacionada con agentes de dispersión, como algunas especies de aves. Sin embargo, las semillas de las orquídeas son dispersadas aleatoriamente por el viento (Gowland et al., 2013), lo cual dificultaría la formación de módulos. Además, Nieder et al. (2000) no encontraron diferencias consistentes en la distribución espacial entre especies anemócoras y zoocoras de epífitas vasculares, sugiriendo que la disponibilidad del sustrato es el factor más relevante para la colonización y crecimiento de las epífitas.

En general, el bajo grado de especialización de los resultados obtenidos, es decir la medida en que las especies de la red se centran en interacciones particulares con otras especies (Blüthgen et al., 2006), concuerda con distintos trabajos (Ceballos et al., 2016; Francisco et al., 2018; Francisco et al., 2019; Zhao et al., 2015). Este bajo valor refleja el grado de especificidad de las epífitas con sus hospederos, esto quiere decir que las epífitas se establecen en sus hospederos en función de características específicas, en lugar de especies concretas (Sáyago et al., 2013; Taylor et al., 2016), lo cual es una tendencia esperada en plantas estructuralmente dependientes (Wagner et al., 2015). Sin embargo, Callaway et al. (2002) y Wagner et al. (2015) sugieren que las epífitas podrían mostrar un grado de especificidad en hábitats donde las condiciones climáticas no son óptimas para su rendimiento, como los afloramientos rocosos, ya que en estos hábitats hay baja diversidad de hospederos potenciales y baja abundancia de musgos.

La mayor especificidad en los hospederos de sotobosque en el presente estudio, podría deberse a una combinación de microclima y arquitectura del sustrato, ya que este estrato del bosque presenta condiciones lumínicas mucho más bajas, una mayor humedad del aire y una menor influencia del viento que el dosel, asimismo, la arquitectura compleja de los árboles pequeños y arbustos proporciona lugares más fáciles de colonizar, y muchas epífitas están adaptadas a estas condiciones (Krömer et al., 2007).

4.2.3. Estimación de la diversidad y representatividad de la muestra

La diversidad de orquídeas epífitas encontrada en el área de estudio es relativamente alta comparada a la diversidad encontrada por otros autores en bosques montanos de elevaciones y precipitaciones pluviales similares. Por ejemplo, Hernández-Pérez et al. (2018) encontraron 23 especies de orquídeas en un bosque montano de México, y Acuña Tarazona (2012) encontró 18 especies en un bosque montano del Parque Nacional Yanachaga Chemillén (PNYC), ambos trabajos muestrearon pocos individuos de árboles de dosel. Por otro lado, otros autores encontraron una mayor riqueza, Catchpole (2004) encontró 114 especies en un solo árbol hospedero (árbol emergente de 32 m de alto) de un bosque montano del PNYC, y Luke et al. (2010) encontraron 172 especies de orquídeas epífitas en un área muestreada de 175 m² de un bosque montano de Cusco.

Kreft et al. (2004) mencionan que existen dos parámetros climáticos como fuertes predictores de la diversidad de epífitas en los bosques neotropicales a escala regional: la precipitación anual y su distribución a lo largo del año, esto quiere decir que la riqueza de

epífitas incrementa con la precipitación y disminuye con el incremento del número de meses secos. De hecho, estudios ecofisiológicos muestran que el crecimiento de las epífitas está más limitado por la disponibilidad de agua que de nutrientes, especialmente durante la fase juvenil, donde muchas especies son sensibles a las sequías (Laube & Zotz, 2003; Zotz & Hietz, 2001). La Concesión de Conservación La Suiza es un lugar con una precipitación promedio anual de 2000 mm y con aproximadamente 6 meses secos, pero con lluvias ocasionales, entonces, según Kreft et al. (2004), se esperaría que la riqueza de especies de epífitas en este lugar sea intermedia. Además, la alta riqueza de especies epífitas en hábitats montanos es posible gracias a la elevada humedad del aire, por lo que el impacto de los meses secos se ve mitigado por la “precipitación horizontal” (Vogelmann, 1973).

El número de especies aún por detectar en el área de estudio podría ser incluso mayor para este tipo de bosque. El que se haya encontrado menos podría ser resultado de la escala del muestreo, ya que las orquídeas ocurren en menores densidades, su distribución es dispersa y en parches, y el tamaño de las poblaciones suele ser pequeño (Schmit-Neuerburg, 2002), por lo que escalas pequeñas no reflejarían la riqueza total de los bosques (Schuettpelz & Trapnell, 2006). La mayor riqueza de especies y la mayor proporción de orquídeas en la flora epífita de los bosques de montaña, son el resultado del mayor recambio florístico en estos hábitats, por lo que cada vez se acumulan más especies a medida que aumenta la superficie (Kreft et al., 2004).

Varios estudios han reportado, tanto para orquídeas como para epífitas vasculares en general, una clara asociación entre la diversidad (riqueza y abundancia) de epífitas con el tamaño del hospedero (Francisco et al., 2018; Hernández-Pérez et al., 2018; Laube & Zotz, 2006; Sáyago et al., 2013; Zotarelli et al., 2019). Como se mencionó anteriormente, las características específicas de los árboles de grandes dimensiones, generalmente más viejos, los hacen favorables para la diversificación de especies epífitas, en contraste, los árboles pequeños son generalmente jóvenes y tienen un área disponible pequeña para la colonización, con poca variación en las condiciones ambientales (Wang et al., 2016; Woods et al., 2015). Por lo que tiene sentido, que en el presente estudio la diversidad de orquídeas epífitas tanto observada como estimada haya sido al menos 1.35 veces mayor en los hospederos de dosel que en los de sotobosque.

La riqueza estimada de orquídeas en el sotobosque ocupa un poco más de la mitad (54.6%) de la riqueza total estimada de orquídeas de la Concesión de Conservación La Suiza, y existe

un número de especies que solo se encuentra en este estrato del bosque; por lo que junto con los resultados de Krömer et al. (2007), se demuestra que para realizar un inventario completo de epífitas se debe tener en cuenta todo el sotobosque del bosque, incluyendo árboles pequeños y arbustos que puedan albergar conjuntos de epífitas que difieren considerablemente de los árboles maduros (Gentry & Dodson, 1987; Gradstein et al., 2003; Krömer et al., 2005).

Por último, los resultados muestran que la especie de árbol *Alzatea verticillata* es la que más contribuye a la diversidad de orquídeas epífitas en el área de estudio. Esta especie es un árbol frecuente en los bosques húmedos sub montañosos, tiene una altura de entre 15 a 20 m (Beck et al., 2007), presenta un crecimiento ramificado con protuberancias y un fuste con muchas rugosidades y cavidades, todas estas características permitirían la acumulación de materia orgánica y una mayor retención de la humedad, los cuales son condiciones favorables para el desarrollo de las epífitas (Martínez-Meléndez et al., 2008). Montalvan García (2017) estudió la diversidad y distribución de epífitas vasculares en un bosque montano de Amazonas, encontrando mayor abundancia y riqueza de epífitas en la especie *Alzatea verticillata* frente a *Ficus* sp., debido a las condiciones favorables que presenta esta especie.

4.2.4. Comunidad de hospederos y orquídeas epífitas

La comunidad de hospederos de la Concesión de Conservación La Suiza estuvo conformada en su mayoría por las familias Cunoniaceae (6 sp.), Cyatheaceae (helechos arbóreos, 6 sp.) y Melastomataceae (5 sp.), las cuales son consideradas familias predominantes en los bosques montanos de la Selva Central del Perú (Giacomotti et al., 2021; Vásquez et al., 2005). La relevancia de los helechos arbóreos en la comunidad, podría ser debido a que este grupo de plantas puede retener mayor carga epífita en comparación con las angiospermas, a causa de su mayor capacidad de retención de agua en su corteza (Mehltreter et al., 2005).

Los bosques montanos se caracterizan por albergar una gran riqueza de especies de la subtribu Pleurothallidinae (Bøgh, 1992; Bussmann, 2001), esto concuerda con los resultados obtenidos, ya que este grupo mostró la mayor riqueza de especies de orquídeas epífitas (21 sp.). La dominancia de esta subtribu se debe, generalmente, a su tipo de dispersión (anemocoria), teniendo pequeñas semillas como polvo (Madison, 1979), y a que son polinizadas principalmente por moscas (van Dulmen, 2001). Además, al igual que los resultados presentados en este estudio, Montalvan García (2017) encontró una mayor diversidad de los géneros *Maxillaria* y *Stelis*, en dos especies de hospederos que son

relevantes para este estudio: *Alzatea verticillata* y *Ficus* sp. Por otro lado, la flora de los bosques montanos no solo se caracteriza por tener una riqueza elevada de especies, sino también por un pronunciado endemismo, en el que las orquídeas desempeñan un papel significativo (Küper et al., 2004), por lo que tiene sentido que se hayan encontrado especies endémicas en este estudio.

Por último, el área de estudio de la presente tesis es un bosque primario perturbado; diversos autores han encontrado que la diversidad de epífitas en bosques nubosos es mayor en bosques primarios maduros a comparación de hábitats antropogénicamente perturbados, como son los fragmentos de bosque primario y bosques secundarios (Cascante-Marín et al., 2009; Köster et al., 2009; Krömer & Gradstein, 2003). Esto podría deberse a que la arquitectura de los hospederos, en este tipo de bosques intervenidos, suele ser más homogénea, con copas poco ramificadas y con microclimas más secos, esto último, a causa de un dosel más abierto, asimismo, hay una menor cobertura de briófitos en los troncos y ramas, en comparación con los bosques naturales (Krömer & Gradstein, 2003). Sin embargo, Köster et al. (2009) y Williams-Linera et al. (1995) encontraron que la diversidad total de epífitas en bosques montanos neotropicales perturbados, es relevante y alta, lo cual indica cierto potencial para la conservación de epífitas en este tipo de hábitats. Köster et al. (2009) sugieren que la conservación incluso de pequeños parches de bosques primarios, es esencial para el mantenimiento a largo plazo de una alta diversidad de epífitas en bosques nubosos tropicales. Por lo tanto, la conservación del bosque estudiado en esta tesis es de suma importancia para la conservación del ensamblaje de orquídeas, ya que el área a pesar de haber sido intervenida, mantiene todavía características de un bosque primario.

V. CONCLUSIONES

1. La Conservación de Conservación La Suiza alberga un total de casi 70 especies de orquídeas epífitas, encontrándose una mayor diversidad en los hospederos de dosel. Sin embargo, es importante la inclusión del sotobosque al realizar un inventario completo de orquídeas epífitas.
2. Se encontró una alta diversidad de orquídeas epífitas en la especie de hospedero *Alzatea verticillata*, esto se debería a sus características eco-morfológicas distintivas.
3. La red de interacciones entre los hospederos de dosel y las orquídeas epífitas exhibió una frecuencia de interacciones superior, al menos 1.2 veces más que la red del sotobosque. La estructura de ambas redes siguió el patrón de las redes comensalistas epífita-hospedero (anidamiento significativo, baja modularidad y baja especialización).
4. El hospedero con mayor fuerza en la red de interacciones del dosel fue *Pouteria* sp1, el cual tiene la mayor altura del tronco, y en el caso del sotobosque, *Ficus* sp2, el cual es uno de los hospederos con mayor cobertura de musgos.
5. El rasgo que resultó influyente en la fuerza de los hospederos de dosel en la red de interacciones con orquídeas epífitas, es la altura del tronco. Esto debido a que un mayor tamaño del hospedero sugiere una mayor área del hábitat y un mayor número de microambientes, asimismo, esta zona del árbol es generalmente la más estable, al estar más protegido de las condiciones abióticas adversas.
6. Los rasgos que resultaron influyentes en la fuerza de los hospederos del sotobosque en la red de interacciones con orquídeas epífitas son el DAP y la cobertura de musgos. Esto debido a que los hospederos más grandes o longevos son capaces de refugiar un mayor número de especies de epífitas, y a que las plantas avasculares tienen un papel importante en el establecimiento de las epífitas.

VI. RECOMENDACIONES

1. Evaluar el mismo número de individuos por especie de hospedero en este trabajo fue difícil, debido a que es complicado encontrar el mismo número de repeticiones en una parcela, ya que ciertas especies tienden a tener mayor abundancia. Sin embargo, se recomienda tener las suficientes repeticiones por especie, para poder tener un valor promedio de los caracteres eco-morfológicos por especie de hospedero, y poder incluir todos los hospederos (tanto de dosel como del sotobosque) en una sola red de interacciones, esto se podría hacer ampliando el tamaño del muestreo.
2. Ampliar el estudio a otros grupos taxonómicos de epífitas vasculares, como son los helechos, bromelias, aráceas, y también, epífitas avasculares, tanto musgos como líquenes.
3. Seguir usando los números de Hill para generar perfiles de diversidad, ya que es un método novedoso, que permite interpretar mejor los índices de diversidad, y comparar la diversidad observada y estimada.
4. Utilizar otros parámetros de las redes de interacciones para seguir conociendo la estructura de las redes epífita-hospedero, como pueden ser los índices de centralidad.
5. Evaluar la importancia de otros caracteres eco-morfológicos de los hospederos, como es el pH de la corteza, la capacidad de retención de agua y la arquitectura (inclinación de las ramas, diámetro de las ramas), debido a que también son rasgos relevantes para el para establecimiento y desarrollo de las orquídeas epífitas.
6. Revisitar la zona de estudio en las épocas de floración de las orquídeas o construir un vivero de las especies epífitas colectadas, para así poder controlar su floración, lo cual facilita considerablemente la identificación taxonómica.

VII. BIBLIOGRAFÍA

- Acuña Tarazona, M. E. (2012). Flora epífita vascular representativa de bosque montano y de llanura amazónica del Parque Nacional Yanachaga Chemillén (Oxapampa, Pasco). Universidad Nacional Mayor de San Marcos. Recuperado de: <https://cybertesis.unmsm.edu.pe/handle/20.500.12672/1425>
- Adhikari, Y., Fischer, H., & Fischer, A. (2012). Host tree utilization by epiphytic orchids in different land-use intensities in Kathmandu Valley, Nepal. *Plant Ecology*, 213. <https://doi.org/10.1007/s11258-012-0099-0>
- Aiken, L. S., & West, S. G. (1991). *Multiple regression: Testing and interpreting interactions* (pp. xi, 212). Sage Publications, Inc.
- Almeida-Neto, M., Guimarães, P., Guimarães Jr, P. R., Loyola, R. D., & Ulrich, W. (2008). A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: Reconciling concept and measurement. *Oikos*, 117(8), 1227-1239. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2008.16644.x>
- Barker, M. G., & Pinard, M. A. (2001). Forest canopy research: Sampling problems, and some solutions. En K. E. Linsenmair, A. J. Davis, B. Fiala, & M. R. Speight (Eds.), *Tropical Forest Canopies: Ecology and Management: Proceedings of ESF Conference, Oxford University, 12–16 December 1998* (pp. 23-38). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-017-3606-0_3
- Bascompte, J., & Jordano, P. (2014). *Mutualistic Networks*. Princeton University Press. <https://www.jstor.org/stable/j.ctt5hhnpq>
- Bascompte, J., Jordano, P., & Olesen, J. M. (2006). Asymmetric Coevolutionary Networks Facilitate Biodiversity Maintenance. *Science*, 312(5772), 431-433. <https://doi.org/10.1126/science.1123412>
- Bascompte, J., Jordano, P., Melián, C. J., & Olesen, J. M. (2003). The nested assembly of plant–animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100(16), 9383-9387. <https://doi.org/10.1073/pnas.1633576100>

- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1–48. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- Beck, A., Haug, I., Oberwinkler, F., & Kottke, I. (2007). Structural characterization and molecular identification of arbuscular mycorrhiza morphotypes of *Alzatea verticillata* (Alzateaceae), a prominent tree in the tropical mountain rain forest of South Ecuador. *Mycorrhiza*, 17(7), 607-625. <https://doi.org/10.1007/s00572-007-0139-0>
- Beckett, S. J. (2016). Improved community detection in weighted bipartite networks. *Royal Society Open Science*, 3(1), 140536. <https://doi.org/10.1098/rsos.140536>
- Bellay, S., Oliveira, E. F. de, Almeida-Neto, M., Abdallah, V. D., Azevedo, R. K. de, Takemoto, R. M., & Luque, J. L. (2015). The patterns of organisation and structure of interactions in a fish-parasite network of a neotropical river. *International Journal for Parasitology*, 45(8), 549-557. <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2015.03.003>
- Bennett, D.E. & Christenson, E. A. (1993). *Icones Orchidacearum Peruvianum*. Plates 1-200. Cornell University.
- Bennett, D.E. & Christenson, E. A. (1995). *Icones Orchidacearum Peruvianum*. Plates 201-400. Cornell University.
- Bennett, D.E. & Christenson, E. A. (1998). *Orchids of Peru. Icones Orchidacearum Peruvianum*. Plates 401-600. Cornell University.
- Bennett, D.E. & Christenson, E. A. (2001). *Orchids of Peru. Icones Orchidacearum Peruvianum*. Plates 601-800. Cornell University Press.
- Benzing, D. H. (1986). The Vegetative Basis of Vascular Epiphytism. *Selbyana*, 9(1), 23-43.
- Benzing, D. H., & Seemann, J. (1978). Nutritional Piracy and Host Decline: A New Perspective on the Epiphyte-Host Relationship. *Selbyana*, 2(2/3), 133-148.
- Berlow, E. L., Neutel, A.-M., Cohen, J. E., De Ruiter, P. C., Ebenman, B., Emmerson, M., Fox, J. W., Jansen, V. A. A., Iwan Jones, J., Kokkoris, G. D., Logofet, D. O., McKane, A. J., Montoya, J. M., & Petchey, O. (2004). Interaction strengths in food webs: Issues and opportunities. *Journal of Animal Ecology*, 73(3), 585-598. <https://doi.org/10.1111/j.0021-8790.2004.00833.x>

- Blick, R., & Burns, K. C. (2009). Network properties of arboreal plants: Are epiphytes, mistletoes and lianas structured similarly? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 11(1), 41-52. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2008.10.002>
- Blüthgen, N., Menzel, F., & Blüthgen, N. (2006). Measuring specialization in species interaction networks. *BMC Ecology*, 6(1), 9. Doi: <https://doi.org/10.1186/1472-6785-6-9>
- Bøgh, A. (1992). Composition and Distribution of the Vascular Epiphyte Flora of an Ecuadorian Montane Rain Forest. *Selbyana*, 13, 25-34.
- Brako, L., & Zarucchi, J. L. (1993). Catalogue of the Flowering Plants and Gymnosperms of Peru. Missouri Botanical Garden.
- Burns, K. C. (2007). Network properties of an epiphyte metacommunity. *Journal of Ecology*, 95(5), 1142-1151. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2007.01267.x>
- Burns, K. C., & Zotz, G. (2010). A hierarchical framework for investigating epiphyte assemblages: Networks, meta-communities, and scale. *Ecology*, 91(2), 377-385. <https://doi.org/10.1890/08-2004.1>
- Bussmann, R. (2001). Epiphyte diversity in a tropical Andean Forest—Reserva Biológica San Francisco, Zamora-Chinchipec, Ecuador. *Ecotropica*, 7, 43-60.
- 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>
- Cardelús, C. L., Mack, M. C., Woods, C., DeMarco, J., & Treseder, K. K. (2009). The influence of tree species on canopy soil nutrient status in a tropical lowland wet forest in Costa Rica. *Plant and Soil*, 318(1), 47-61. <https://doi.org/10.1007/s11104-008-9816-9>
- Cascante-Marín, A., Meijerfeldt, N. von, Leeuw, H. M. H. de, Wolf, J. H. D., Oostermeijer, J. G. B., & Nijs, J. C. M. den. (2009). Dispersal limitation in epiphytic bromeliad communities in a Costa Rican fragmented montane landscape. *Journal of Tropical Ecology*, 25(1), 63-73. <https://doi.org/10.1017/S0266467408005622>
- Catchpole, D. J. (2004). The ecology of vascular epiphytes on a *Ficus* L. host (Moraceae) in a Peruvian cloud forest [Thesis, University Of Tasmania].

<https://doi.org/10.25959/23212790.v1>

- Ceballos, S. J., Chacoff, N. P., & Malizia, A. (2016). Interaction network of vascular epiphytes and trees in a subtropical forest. *Acta Oecologica*, 77, 152-159. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2016.10.007>
- Chao, A., & Jost, L. (2015). Estimating diversity and entropy profiles via discovery rates of new species. *Methods in Ecology and Evolution*, 6(8), 873-882. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12349>
- Chao, A., Gotelli, N., Hsieh, T. C., Sander, E., Ma, K., Colwell, R., & Ellison, A. (2014). Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: A framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs*, 84, 45-67. <https://doi.org/10.1890/13-0133.1>
- Chao, A., Kubota, Y., Zelený, D., Chiu, C. H., Li, C. F., Kusumoto, B., Yasuhara, M., Thorn, S., Wei, C. L., Costello, M. J., & Colwell, R. K. (2020). Quantifying sample completeness and comparing diversities among assemblages. *Ecological Research*, 35(2), 292-314. <https://doi.org/10.1111/1440-1703.12102>
- Chiu, C.-H., & Chao, A. (2014). Distance-Based Functional Diversity Measures and Their Decomposition: A Framework Based on Hill Numbers. *PLOS ONE*, 9(7), e100014. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0100014>
- Craney, T., & Surlis, J. (2007). Model-Dependent Variance Inflation Factor Cutoff Values. *Quality Engineering*, 14(3), 391-403. <https://doi.org/10.1081/QEN-120001878>
- Cribb, P., Kell, S., Dixon, K., & Barrett, R. (2003). Orchid conservation: A global perspective. En *Orchid conservation*. Natural History Publications, Kota Kinabalu (pp. 1-24).
- de Andrade Kersten, R., Borgo, M., & Menezes Silva, S. (2009). Diversity and distribution of vascular epiphytes in an insular Brazilian coastal forest. *Revista de Biología Tropical*, 57(3), 749-759.
- De la Cadena, E. (2011). Expediente Técnico para Concesión con fines de Conservación “La Suiza”. *Ulcumano Ecolodge*. Recuperado de: <https://ulcumanoecolodge.files.wordpress.com/2011/10/conssetion-of-conservation-technic-document.pdf>
- Dehling, M. (2018). The Structure of Ecological Networks. Dáttilo W and Rico-Gray V(eds)

- Ecological networks in the tropics an integrative overview of species interactions from some of the most species-rich habitats on earth. Springer International Publishing AG. Switzerland, (pp. 29-42).
- Dehling, D. M., Jordano, P., Schaefer, H. M., Böhning-Gaese, K., & Schleuning, M. (2016). Morphology predicts species' functional roles and their degree of specialization in plant–frugivore interactions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1823), 20152444. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.2444>
- Delmas, E., Besson, M., Brice, M.-H., Burkle, L. A., Dalla Riva, G. V., Fortin, M.-J., Gravel, D., Guimarães Jr., P. R., Hembry, D. H., Newman, E. A., Olesen, J. M., Pires, M. M., Yeakel, J. D., & Poisot, T. (2019). Analysing ecological networks of species interactions. *Biological Reviews*, 94(1), 16-36. <https://doi.org/10.1111/brv.12433>
- Dormann, C. F., Fründ, J., Blüthgen, N., & Gruber, B. (2009). Indices, Graphs and Null Models: Analyzing Bipartite Ecological Networks. <https://publications.goettingen-research-online.de/handle/2/61194>
- Dormann, C., Gruber, B., & Fründ, J. (2008). Introducing the bipartite Package: Analysing Ecological Networks. *R News*, 8.
- Dudgeon, W. (1923). Succession of epiphytes in the *Quercus incana* forest at Landour, western Himalayas. Preliminary notes. *Journal of the Indian Botanical Society*, 3, 270–272.
- 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, plu073. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plu073>
- Fay, M. F. (2018). Orchid conservation: How can we meet the challenges in the twenty-first century? *Botanical Studies*, 59(1), 16. <https://doi.org/10.1186/s40529-018-0232-z>
- Fortuna, M. A., Stouffer, D. B., Olesen, J. M., Jordano, P., Mouillot, D., Krasnov, B. R., Poulin, R., & Bascompte, J. (2010). Nestedness versus modularity in ecological networks: Two sides of the same coin? *Journal of Animal Ecology*, 79(4), 811-817.
- Fox, J., & Weisberg, S. (2019). *An R Companion to Applied Regression*, Third edition. Sage, Thousand Oaks CA. Recuperado de: <https://socialsciences.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion/>.
- Francisco, T., Couto, D. R., Evans, D. M., Garbin, M. L., & Ruiz-Miranda, C. R. (2018).

- Structure and robustness of an epiphyte–phorophyte commensalistic network in a neotropical inselberg. *Austral Ecology*, 43(8), 903-914. <https://doi.org/10.1111/aec.12640>
- Francisco, T., Dayvid, C., Garbin, M., Muylaert, R., & Ruiz-Miranda, C. (2019). Low modularity and specialization in a commensalistic epiphyte–phorophyte network in a tropical cloud forest. *Biotropica*, 51. <https://doi.org/10.1111/btp.12670>
- Genini, J., Côrtes, M. C., Guimarães Jr, P. R., & Galetti, M. (2012). Mistletoes Play Different Roles in a Modular Host–Parasite Network. *Biotropica*, 44(2), 171-178. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2011.00794.x>
- Gentry, A. H. (1982). Neotropical Floristic Diversity: Phytogeographical Connections Between Central and South America, Pleistocene Climatic Fluctuations, or an Accident of the Andean Orogeny? *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 69(3), 557-593. <https://doi.org/10.2307/2399084>
- Gentry, A. H. (1986). Endemism in Tropical Versus Temperate Plant Communities. In *Conservation Biology: the science of scarcity and diversity* (ed M.E. Soulé).
- Gentry, A. H. (1993). A field guide to the families and genera of woody plants of northwest South America (Colombia, Ecuador, Peru), with supplementary notes on herbaceous taxa. Washington DC, USA: Conservation International.
- Gentry, A. H., & Dodson, C. H. (1987). Diversity and Biogeography of Neotropical Vascular Epiphytes. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 74(2), 205-233. <https://doi.org/10.2307/2399395>
- Ghimire, M. (2009). Epiphytic orchids of Nepal. *Banko Janakari*, 18. <https://doi.org/10.3126/banko.v18i2.2173>
- Giacomotti, J., Reynel Rodríguez, C., Fernandez-Hilario, R., Revilla, I., Palacios-Ramos, S., Terreros Camac, S., Daza Yomona, A., & Linares-Palomino, R. (2021). Diversidad y composición florística en un gradiente altitudinal en Chanchamayo, Selva Central del Perú. *Folia Amazónica*, 30, 1-14. <https://doi.org/10.24841/fa.v30i1.533>
- Goicochea, A., Gutiérrez, A., Ruiz, A. & Salas, M. (2019). Orquídeas de Perú. Relación de especies y sus sinónimos. Corporación G y G E.I.R.L. Moyobamba, San Martín, 288 pp.
- Gotsch, S. G., Nadkarni, N., & Amici, A. (2016). The functional roles of epiphytes and

- arboreal soils in tropical montane cloud forests. *Journal of Tropical Ecology*, 32(5), 455-468. <https://doi.org/10.1017/S026646741600033X>
- Gowland, K. M., van der Merwe, M. M., Linde, C. C., Clements, M. A., & Nicotra, A. B. (2013). The host bias of three epiphytic *Aeridinae* orchid species is reflected, but not explained, by mycorrhizal fungal associations. *American Journal of Botany*, 100(4), 764-777. <https://doi.org/10.3732/ajb.1200411>
- Gradstein, S., Nadkarni, N., Krömer, T., Holz, I., & Nöske, N. (2003). A Protocol for rapid and representative sampling of vascular and non-vascular epiphyte diversity of tropical rain forests. *Selbyana*, 24, 105-111. <https://doi.org/10.2307/41750962>
- Gravendeel, B., Smithson, A., Slik, F. J. W., & Schuiteman, A. (2004). Epiphytism and pollinator specialization: Drivers for orchid diversity? *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 359(1450), 1523-1535. <https://doi.org/10.1098/rstb.2004.1529>
- Grubb, P. J., & Whitmore, T. C. (1966). A Comparison of Montane and Lowland Rain Forest in Ecuador: II. The Climate and its Effects on the Distribution and Physiognomy of the Forests. *Journal of Ecology*, 54(2), 303-333. <https://doi.org/10.2307/2257951>
- Hernández-Pérez, E., Solano, E., & Ríos-Gómez, R. (2018). Host affinity and vertical distribution of epiphytic orchids in a montane cloud forest in southern Mexico. *Botanical Sciences*, 96(2). <https://doi.org/10.17129/botsci.1869>
- Hoeber, V., Weichgrebe, T., & Zotz, G. (2019). Accidental epiphytism in the Harz Mountains, Central Europe. *Journal of Vegetation Science*, 30(4), 765-775. <https://doi.org/10.1111/jvs.12776>
- Hoeber, V., & Zotz, G. (2022). Accidental epiphytes: Ecological insights and evolutionary implications. *Ecological Monographs*, 92(4), e1527. <https://doi.org/10.1002/ecm.1527>
- Holdridge, L.R. (1978). *Ecología basada en zonas de vida*. San José, Costa Rica. Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas.
- Hsieh, T. C., & Chao, A. (2017). Rarefaction and Extrapolation: Making Fair Comparison of Abundance-Sensitive Phylogenetic Diversity among Multiple Assemblages. *Systematic Biology*, 66(1), 100-111. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syw073>
- Hsieh, T. C., Ma, K. H., & Chao, A. (2016). iNEXT: An R package for rarefaction and

- extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods in Ecology and Evolution*, 7(12), 1451-1456. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12613>
- Iacobucci, D., Schneider, M. J., Popovich, D. L., & Bakamitsos, G. A. (2016). Mean centering helps alleviate “micro” but not “macro” multicollinearity. *Behavior Research Methods*, 48(4), 1308-1317. <https://doi.org/10.3758/s13428-015-0624-x>
- Ingram, S. W., Ferrell-Ingram, K., & Nadkarni, N. M. (1996). Floristic Composition of Vascular Epiphytes in a Neotropical Cloud Forest, Monteverde, Costa Rica. *Selbyana*, 17(1), 88-103.
- James, G., Witten, D., Hastie, T., & Tibshirani, R. (2013). *An introduction to statistical learning: with applications in R*. New York: Springer. Car
- Johansson, D. (1974). Ecology of vascular epiphytes in West African rain forest. *Acta Phytogeographica Suecia*, 59. doi: 10.1093/jexbot/52.364.2067.
- Jost, L. (2006). Entropy and diversity. *Oikos*, 113(2), 363-375. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.14714.x>
- Jost, L. (2007). Partitioning Diversity into Independent Alpha and Beta Components. *Ecology*, 88(10), 2427-2439. <https://doi.org/10.1890/06-1736.1>
- Jost, L. (2010). The Relation between Evenness and Diversity. *Diversity*, 2, 207-232. <https://doi.org/10.3390/d2020207>
- Kelly, D. L., O'Donovan, G., Feehan, J., Murphy, S., Drangeid, S. O., & Marcano-Berti, L. (2004). The epiphyte communities of a montane rain forest in the Andes of Venezuela: Patterns in the distribution of the flora. *Journal of Tropical Ecology*, 20(6), 643-666. <https://doi.org/10.1017/S0266467404001671>
- Koopowitz, H., Lavarack, P.S., & Dixon, K.W. (2003). The nature of threats to orchid conservation. En Dixon KW, Kell SP, Barrett RL y Cribb PJ (Eds), (p. 25-42). Sabah Natural History Publications.
- Koski, M. H., Meindl, G. A., Arceo-Gómez, G., Wolowski, M., LeCroy, K. A., & Ashman, T.-L. (2015). Plant–flower visitor networks in a serpentine metacommunity: Assessing traits associated with keystone plant species. *Arthropod-Plant Interactions*, 9(1), 9-21. <https://doi.org/10.1007/s11829-014-9353-9>
- Köster, N., Friedrich, K., Nieder, J., & Barthlott, W. (2009). Conservation of epiphyte

- diversity in an Andean landscape transformed by human land use. *Conservation Biology: The Journal of the Society for Conservation Biology*, 23(4), 911-919. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2008.01164.x>
- Kreft, H., Köster, N., Küper, W., Nieder, J., & Barthlott, W. (2004). Diversity and biogeography of vascular epiphytes in Western Amazonia, Yasuní, Ecuador. *Journal of Biogeography*, 31(9), 1463-1476. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2004.01083.x>
- Kress, W. J. (1989). The Systematic Distribution of Vascular Epiphytes. En U. Lüttge (Ed.), *Vascular Plants as Epiphytes: Evolution and Ecophysiology* (pp. 234-261). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-642-74465-5_9
- Krömer, T., & Gradstein, S. R. (2003). Species Richness of Vascular Epiphytes in Two Primary Forests and Fallows in the Bolivian Andes. *Selbyana*, 24(2), 190-195.
- Krömer, T., Kessler, M., & Gradstein, S. (2007). Vertical stratification of vascular epiphytes in submontane and montane forest of the Bolivian Andes: The importance of the understory. *Plant Ecology*, 189, 261-278. <https://doi.org/10.1007/s11258-006-9182-8>
- Krömer, T., Kessler, M., Robbert Gradstein, S., & Acebey, A. (2005). Diversity patterns of vascular epiphytes along an elevational gradient in the Andes. *Journal of Biogeography*, 32(10), 1799-1809. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01318.x>
- Küper, W., Kreft, H., Nieder, J., Köster, N., & Barthlott, W. (2004). Large-scale diversity patterns of vascular epiphytes in Neotropical montane rain forests. *Journal of Biogeography*, 31(9), 1477-1487. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2004.01093.x>
- Laube, S., & Zotz, G. (2003). Which abiotic factors limit vegetative growth in a vascular epiphyte? *Functional Ecology*, 17(5), 598-604. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2003.00760.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>
- Leake, J. R. (1994). The biology of myco-heterotrophic ('saprophytic') plants. *New*

- Phytologist, 127(2), 171-216. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1994.tb04272.x>
- León, B. (2006). El libro rojo de las plantas endémicas del Perú. Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Facultad de Ciencias Biológicas.
- López-Villalobos, A., Alejandro, F.-P., & Ortiz-Pulido, R. (2008). The relationship between bark peeling rate and the distribution and mortality of two epiphyte species. *Plant Ecology*, 198, 265-274. <https://doi.org/10.1007/s11258-008-9402-5>
- Lüdecke, D., Ben-Shachar, M. S., Patil, I., Waggoner, P., & Makowski, D. (2021). performance: An R package for assessment, comparison and testing of statistical models. *Journal of Open Source Software*, 6(60). <https://doi.org/10.21105/joss.03139>
- Luer, C. (1990) *Icones Pleurothallidinarum VII. Systematics of Platystele (Orchidaceae)*. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden 38: 1–135.
- Lugo, A. E., & Scatena, F. N. (1992). Epiphytes and Climate change research in the Caribbean: A proposal. *Selbyana*, 13, 123-130.
- Luke, R. R., Janovec, J. P., Christenson, E., Pinder, J. E., & McNew Barfield, K. (2010). Diversity and Abundance of Orchids in a Peruvian Cloud Forest. *Journal of the Botanical Research Institute of Texas*, 4(1), 317-332.
- Machado, G. M. O., Gritz, G. S., & Gasper, A. L. (2022). Neglected epiphytism: Accidental epiphytes dominate epiphytic communities on tree ferns in the Atlantic Forest. *Biotropica*, 54(1), 251-261.
- Madison, M. (1979). Distribution of Epiphytes in a Rubber Plantation in Sarawak. *Selbyana*, 5(2), 207-213.
- Mai Morente, P. (2014). Flora epífita vascular de Uruguay con énfasis en helechos (Polypodiofitas). Universidad de la República de Uruguay. <https://www.colibri.udelar.edu.uy/jspui/handle/20.500.12008/4055>
- Martínez-Falcón, A., Martínez-Adriano, C., & Dáttilo, W. (2019). Redes complejas como herramientas para estudiar la diversidad de las interacciones ecológicas (pp. 265-284).
- Martínez-Meléndez, N., Pérez-Farrera, M. A., & Flores-Palacios, A. (2008). Estratificación vertical y preferencia de hospedero de las epífitas vasculares de un bosque nublado

- de Chiapas, México. *Revista de Biología Tropical*, 56(4), 2069-2086.
- 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>
- Mello, M. A. R., Rodrigues, F. A., Costa, L. da F., Kissling, W. D., Şekercioğlu, Ç. H., Marquitti, F. M. D., & Kalko, E. K. V. (2015). Keystone species in seed dispersal networks are mainly determined by dietary specialization. *Oikos*, 124(8), 1031-1039. <https://doi.org/10.1111/oik.01613>
- Moffett, M. W. (2000). What's "Up"? A Critical Look at the Basic Terms of Canopy Biology1. *Biotropica*, 32(4a), 569-596. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2000.tb00506.x>
- Mondragón, D., & Elliott, D. D. (2013). The Population Dynamics of Epiphytic Orchids: A Review and Methodological Guide. En M. Lowman, S. Devy, & T. Ganesh (Eds.), *Treetops at Risk: Challenges of Global Canopy Ecology and Conservation* (pp. 377-385). Springer. https://doi.org/10.1007/978-1-4614-7161-5_39
- Montalvan García, D. D. (2017). Especies epífitas vasculares en *Ficus* sp. Y *Alzatea verticillata* en la ACP Bosque berlín, Utcubamba Amazonas [Universidad Nacional de Cajamarca]. <http://repositorio.unc.edu.pe/handle/20.500.14074/1710>
- Muñoz, M. C., Schaefer, H. M., Böhning-Gaese, K., & Schleuning, M. (2017). Importance of animal and plant traits for fruit removal and seedling recruitment in a tropical forest. *Oikos*, 126(6), 823-832. <https://doi.org/10.1111/oik.03547>
- Nadkarni, N. M., & Matelson, T. J. (1989). Bird Use of Epiphyte Resources in Neotropical Trees. *The Condor*, 91(4), 891-907. <https://doi.org/10.2307/1368074>
- Nadkarni, N. M., & Matelson, T. J. (1991). Fine Litter Dynamics within the Tree Canopy of a Tropical Cloud Forest. *Ecology*, 72(6), 2071-2082. <https://doi.org/10.2307/1941560>
- Newman, B., Ladd, P., Batty, A., & Dixon, K. (2007). Ecology of orchids in urban bushland reserves – can orchids be used as indicators of vegetation condition? *Lankesteriana*, 7(1-2). <https://doi.org/10.15517/lank.v7i1-2.19531>
- Nieder, J., Engwald, S., Klawun, M., & Barthlott, W. (2000). Spatial Distribution of Vascular Epiphytes (including Hemiepiphytes) in a Lowland Amazonian Rain

- Forest (Surumoni Crane Plot) of Southern Venezuela1. *Biotropica*, 32(3), 385-396.
<https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2000.tb00485.x>
- Nurfadilah, S. (2015). Diversity of Epiphytic Orchids and Host Trees (Phorophytes) in Secondary Forest of Coban Trisula, Malang Regency, East Java, Indonesia. *BIOTROPIA - The Southeast Asian Journal of Tropical Biology*, 22(2), Article 2.
<https://doi.org/10.11598/btb.2015.22.2.450>
- Obermüller, F. A., Silveira, M., Salimon, C. I., & Daly, D. C. (2012). Epiphytic (including hemiepiphytes) diversity in three timber species in the southwestern Amazon, Brazil. *Biodiversity and Conservation*, 21(2), 565-575.
<https://doi.org/10.1007/s10531-011-0201-2>
- Olesen, J. M., Damgaard, C. F., Fuster, F., Heleno, R. H., Nogales, M., Rumeu, B., Trøjelsgaard, K., Vargas, P., & Traveset, A. (2018). Disclosing the double mutualist role of birds on Galápagos. *Scientific Reports*, 8(1), Article 1.
<https://doi.org/10.1038/s41598-017-17592-8>
- Olesen, J., Bascompte, J., Dupont, Y., & Jordano, P. (2007). The modularity of pollination networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104, 19891-19896. <https://doi.org/10.1073/pnas.0706375104>
- OSINFOR. (2013). Protocolo para la herborización: colección y preservado de ejemplares botánicos en procesos de supervisión forestal. Recuperado de <https://n9.cl/idg8>
- Paine, R. T. (1969). The Pisaster-Tegula Interaction: Prey Patches, Predator Food Preference, and Intertidal Community Structure. *Ecology*, 50(6), 950-961.
<https://doi.org/10.2307/1936888>
- Panzou, G. J., & Feldpausch, T. R. (2020). Measuring crown dimensions for tropical forest trees a field manual guide. Geography, College of Life and Environmental Sciences, University of Exeter, UK.
- Patrón, F. L. R. (2022). *Platystele peruviana* sp nov. (Orchidaceae), the smallest orchid from Peru. *Phytotaxa*, 564(1), Article 1. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.564.1.9>
- Perry, D. R. (1978). A Method of Access into the Crowns of Emergent and Canopy Trees. *Biotropica*, 10(2), 155-157. <https://doi.org/10.2307/2388019>
- Piers, F. (1968). Orchids of Africa. *Angraecum distichum* and *A. aporoides*. *Amer. Orch. Soc. Bull*, 37, 998- 999.

- Pinheiro, R. B. P., Felix, G. M. F., Dormann, C. F., & Mello, M. A. R. (2019). A new model explaining the origin of different topologies in interaction networks. *Ecology*, 100(9), e02796. <https://doi.org/10.1002/ecy.2796>
- Poltz, K., & Zotz, G. (2011). Vascular Epiphytes on Isolated Pasture Trees Along a Rainfall Gradient in the Lowlands of Panama. *Biotropica*, 43(2), 165-172. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2010.00669.x>
- R Core Team (2023). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- Ramos-Robles, M., Dáttilo, W., Díaz-Castelazo, C., & Andresen, E. (2018). Fruit traits and temporal abundance shape plant-frugivore interaction networks in a seasonal tropical forest. *Die Naturwissenschaften*, 105(3-4), 29. <https://doi.org/10.1007/s00114-018-1556-y>
- Reid, J. L., Chaves-Fallas, J. M., Holl, K. D., & Zahawi, R. A. (2016). Tropical forest restoration enriches vascular epiphyte recovery. *Applied Vegetation Science*, 19(3), 508-517. <https://doi.org/10.1111/avsc.12234>
- Reynel, C., Pennington, T. D., & Pennington, R. T. (2016). *Árboles del Perú*. Lima, Perú: Bellido.
- Richardson, B. A., Rogers, C., & Richardson, M. J. (2000). Nutrients, diversity, and community structure of two phytotelm systems in a lower montane forest, Puerto Rico. *Ecological Entomology*, 25(3), 348-356. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.2000.00255.x>
- Rodríguez, E. & Rojas, R. (2002). *El Herbario: Administración y Manejo de Colecciones Botánicas*. Herbarium Truxillense -Jardín Botánico de Missouri-Perú.
- Sandacz, D., Vitt, P., Knight, T. M., CaraDonna, P., & Havens, K. (2023). The effects of the decline of a keystone plant species on a dune community plant-pollinator network. *Frontiers in Conservation Science*, 4. Recuperado de: <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fcosc.2023.1183976>
- Sanford, W. (2008). The distribution of epiphytic orchids in Nigeria in relation to each other and to geographic location and climate, type of vegetation and tree species. *Biological Journal of the Linnean Society*, 1, 247-285. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1969.tb00120.x>

- Sáyago, R., Lopezaraiza-Mikel, M., Quesada, M., Álvarez-Añorve, M. Y., Cascante-Marín, A., & Bastida, J. Ma. (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>
- Schmit-Neuerburg, V. (2002). Dynamics of vascular epiphyte vegetation in the Venezuelan lowland rain forest of the Surumoni Crane Project.
- Schneider, C. A., Rasband, W. S., & Eliceiri, K. W. (2012). NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods*, 9(7), Article 7. <https://doi.org/10.1038/nmeth.2089>
- Schuettpelez, E., & Trapnell, D. W. (2006). Exceptional Epiphyte Diversity on a Single Tree in Costa Rica. *Selbyana*, 27(1), 65-71.
- Schweinfurth, C. (1958). Orchids of Peru: Vol.30 (4), 1-260. Chicago Natural History Museum.
- Schweinfurth, C. (1959). Orchids of Peru: Vol.30 (4), 261-531. Chicago Natural History Museum.
- Schweinfurth, C. (1960). Orchids of Peru: Vol.30 (4), 532-786. Chicago Natural History Museum.
- Schweinfurth, C. (1961). Orchids of Peru: Vol.30, 787-1026. Chicago Natural History Museum.
- Schweinfurth, C. (1970). Orchids of Peru: Vol.33 (4), 1-80. Chicago Natural History Museum.
- SERFOR. (2020). Plan Nacional de las Orquídeas Amenazadas del Perú—Período 2020—2029. Servicio Nacional Forestal y de Fauna Silvestre. <http://repositorio.serfor.gob.pe/handle/SERFOR/897>
- Shaw, J. D., & Bergstrom, D. M. (1997). A Rapid Assessment Technique of Vascular Epiphyte Diversity at Forest and Regional Levels. *Selbyana*, 18(2), 195-199.
- Silva, I., Ferreira, A., Lima, M., Lima, M., & Soares, J. (2010). Networks of epiphytic orchids and host trees in Brazilian gallery forests. *Journal of Tropical Ecology*, 26, 127-137. <https://doi.org/10.1017/S0266467409990551>

- Smith, C., & Warren, M. (2019). *GLMs in R for Ecology*. Recuperado de: <https://books.google.com.pe/books?id=MgnyzwEACAAJ>
- Smith, S. E., & Read, D. J. (2002). INTRODUCTION. En S. E. Smith & D. J. Read (Eds.), *Mycorrhizal Symbiosis (Second Edition)* (pp. 1-8). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-012652840-4/50001-2>
- Solomon, S., Qin, D., Manning, M., Chen, Z., Marquis, M., Avery, K., M.Tignor, & Miller, H. (2007). *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Working Group I Contribution to the Fourth Assessment Report of the IPCC (Vol. 1)*.
- Still, C. J., Foster, P. N., & Schneider, S. H. (1999). Simulating the effects of climate change on tropical montane cloud forests. *Nature*, 398(6728), Article 6728. <https://doi.org/10.1038/19293>
- Sun, X., Zhao, L., Zhao, D., Huo, Y., & Tan, W. (2020). Keystone species can be identified based on motif centrality. *Ecological Indicators*, 110, 105877. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.105877>
- Swarts, N. D., & Dixon, K. W. (2009). Terrestrial orchid conservation in the age of extinction. *Annals of Botany*, 104(3), 543-556. <https://doi.org/10.1093/aob/mcp025>
- Taylor, A., Saldaña, A., Zotz, G., Kirby, C., Díaz, I., & Burns, K. (2016). Composition patterns and network structure of epiphyte–host interactions in Chilean and New Zealand temperate forests. *New Zealand Journal of Botany*, 54(2), 204-222. <https://doi.org/10.1080/0028825X.2016.1147471>
- Thébault, E., & Fontaine, C. (2010). Stability of ecological communities and the architecture of mutualistic and trophic networks. *Science (New York, N.Y.)*, 329(5993), 853-856. <https://doi.org/10.1126/science.1188321>
- Timmermann, A., Oberhuber, J., Bacher, A., Esch, M., Latif, M., & Roeckner, E. (1999). Increased El Niño frequency in a climate model forced by future greenhouse warming. *Nature*, 398(6729), Article 6729. <https://doi.org/10.1038/19505>
- Timóteo, S., Ramos, J. A., Vaughan, I. P., & Memmott, J. (2016). High Resilience of Seed Dispersal Webs Highlighted by the Experimental Removal of the Dominant Disperser. *Current Biology*, 26(7), 910-915. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.01.046>
- Tremblay, R. L., Ackerman, J. D., Zimmerman, J. K., & Calvo, R. N. (2005). Variation in

- sexual reproduction in orchids and its evolutionary consequences: A spasmodic journey to diversification. *Biological Journal of the Linnean Society*, 84(1), 1-54. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2004.00400.x>
- Trimanto, T., & Danarto, S. (2020). Diversity of Epiphytic Orchids, Hoya, Dischidia and Phorophytes (Host Trees) in Bawean Island Nature Reserve and Wildlife Reserve, East Java, Indonesia. *Journal of Tropical Biodiversity and Biotechnology*, 5, 78. <https://doi.org/10.22146/jtbb.53795>
- Tryon, R. & Stolze, R. (1989). Pteridophyta of Peru Part I: Vol.20, 145. Field Museum of Natural.
- Tryon, R. & Stolze, R. (1991). Pteridophyta of Peru Part IV: Vol.27, 176. Field Museum of Natural.
- Tryon, R. & Stolze, R. (1993). Pteridophyta of Peru Part V: Vol.32, 190. Field Museum of Natural.
- Umana, N. H.-N., & Wanek, W. (2010). Large Canopy Exchange Fluxes of Inorganic and Organic Nitrogen and Preferential Retention of Nitrogen by Epiphytes in a Tropical Lowland Rainforest. *Ecosystems*, 13(3), 367-381. <https://doi.org/10.1007/s10021-010-9324-7>
- Valenzuela, L., Villalba, M.I, Vázquez, R., Monteagudo, A., & Flores, J. (2022). Orquídeas de la Reserva de Biosfera Oxapampa - Ashaninka - Yanesha (1ed). Jardín Botánico de Missouri y Municipalidad provincial de Oxapampa.
- van Dulmen, A. (2001). Pollination and Phenology of Flowers in the Canopy of Two Contrasting Rain Forest Types in Amazonia, Colombia. *Plant Ecology*, 153(1/2), 73-85.
- Van oye, M. P. (1924). Epiphytes des troncs d'arbres au Congo Belge. *Revue Generale de Botanique*, 36, 481-498
- Vasas, V., & Jordán, F. (2006). Topological Keystone Species in Ecological Interaction Networks: Considering Link Quality and Non-Trophic Effects. *Ecological Modelling*, 196, 365-378. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2006.02.024>
- Vásquez, R., Rojas, R., Monteagudo, A., Meza, K., Van der Werff, H., Ortiz, R., & Catchpole, D. (2005). Flora Vasculare de la selva central del Perú: Una aproximación de la composición florística de tres Áreas Naturales Protegidas. *Arnaldoa*, 12,

112-125.

- Vásquez, R., Rojas, R., Monteagudo, A., Valenzuela, L., & Huamantupa, I. (2018). Catálogo de los árboles del Perú. *Q'euña*, 9(1).
- Vázquez, D. P., Melián, C. J., Williams, N. M., Blüthgen, N., Krasnov, B. R., & Poulin, R. (2007). Species abundance and asymmetric interaction strength in ecological networks. *Oikos*, 116(7), 1120-1127. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15828.x>
- Vidal-Russell, R., & Nickrent, D. L. (2008). The first mistletoes: Origins of aerial parasitism in Santalales. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 47(2), 523-537. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2008.01.016>
- Vogelmann, H. W. (1973). Fog Precipitation in the Cloud Forests of Eastern Mexico. *BioScience*, 23(2), 96-100. <https://doi.org/10.2307/1296569>
- 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, plu092. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plu092>
- Wake, D. (1987). Adaptive Radiation of Salamanders in Middle American Cloud Forests. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 74. <https://doi.org/10.2307/2399397>
- Wagner, K., & Zotz, G. (2020). Including dynamics in the equation: Tree growth rates and host specificity of vascular epiphytes. *Journal of Ecology*, 108(2), 761-773. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13333>
- Wang, X., Long, W., Schamp, B. S., Yang, X., Kang, Y., Xie, Z., & Xiong, M. (2016). Vascular Epiphyte Diversity Differs with Host Crown Zone and Diameter, but Not Orientation in a Tropical Cloud Forest. *PLOS ONE*, 11(7), e0158548. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0158548>
- Williams-Linera, G., Sosa, V., & Platas, T. (1995). The Fate of Epiphytic Orchids After Fragmentation of a Mexican Cloud Forest. *Selbyana*, 16(1), 36-40.
- Woods, C. L., Cardelús, C. L., & DeWalt, S. J. (2015). Microhabitat associations of vascular epiphytes in a wet tropical forest canopy. *Journal of Ecology*, 103(2), 421-430. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12357>
- Wu, J., Liu, Y., Sui, H., Xu, B., Chongliang, Z., Ren, Y., & Xue, Y. (2019). Using network

- analysis to identify keystone species in the food web of Haizhou Bay, China. *Marine and Freshwater Research*, 71. <https://doi.org/10.1071/MF18417>
- Zelenko, H., & Bermúdez, P. (2009). *Orchids Species of Peru*. Zai Publications.
- Zhang, S. B., Dai, Y., Hao, G. Y., Li, J. W., Fu, X. W., & Zhang, J. L. (2015). Differentiation of water-related traits in terrestrial and epiphytic *Cymbidium* species. *Frontiers in Plant Science*, 6. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2015.00260>
- 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>
- Zotarelli, H. G. S., Molina, J. M. P., Ribeiro, J. E. L. S., & Sofia, S. H. (2019). A commensal network of epiphytic orchids and host trees in an Atlantic Forest remnant: A case study revealing the important role of large trees in the network structure. *Austral Ecology*, 44(1), 114-125. <https://doi.org/10.1111/aec.12659>
- Zotz, G. (2016). *Plants on Plants – The Biology of Vascular Epiphytes*. Springer International Publishing. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-39237-0>
- Zotz, G., Almeda, F., Arias, S., Hammel, B., & Pansarin, E. (2021). Do secondary hemiepiphytes exist? *Journal of Tropical Ecology*, 37(6), 286-290. <https://doi.org/10.1017/S0266467421000407>
- Zotz, G., & Andrade, J. L. (2002). *Ecología de epífitas y hemiepífitas*. Pp. 271-296 in Guariguata, M. & Kattan, G. (eds). *Ecología de Bosques lluviosos Neotropicales*. IICA, San José, Costa Rica.
- Zotz, G., & Bader, M. Y. (2009). Epiphytic Plants in a Changing World-Global: Change Effects on Vascular and Non-Vascular Epiphytes. En U. Lüttge, W. Beyschlag, B. Büdel, & D. Francis (Eds.), *Progress in Botany* (pp. 147-170). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-540-68421-3_7
- Zotz, G., & Hietz, P. (2001). The physiological ecology of vascular epiphytes: Current knowledge, open questions. *Journal of Experimental Botany*, 52(364), 2067-2078. <https://doi.org/10.1093/jexbot/52.364.2067>
- Zotz, G., & Vollrath, B. (2003). The Epiphyte Vegetation of the Palm *Socratea exorrhiza*: Correlations with Tree Size, Tree Age and Bryophyte Cover. *Journal of Tropical*

Ecology, 19(1), 81-90.

Zotz, G., Weigelt, P., Kessler, M., Kreft, H., & Taylor, A. (2021). EpiList 1.0: A global checklist of vascular epiphytes. *Ecology*, 102(6), e03326. <https://doi.org/10.1002/ecy.3326>

Zuur, A., Ieno, E., Walker, N., Saveliev, A., & Smith, G. (2009). *Mixed effects models and extensions in ecology with R*, 1st edn. New York: Springer-Verlag.

VIII. ANEXOS

Anexo 1: Tabla de las coordenadas geográficas de la ubicación de la Concesión de Conservación La Suiza.

Datum WGS84 - Zona 18L	Norte	Este
Vértice 1	452193	8824946
Vértice 2	452228	8824950
Vértice 3	452265	8824905
Vértice 4	452365	8824931
Vértice 5	452934	8825103
Vértice 6	8824170	452959
Vértice 7	8824092	452707
Vértice 8	8824413	452665
Vértice 9	8824406	452592
Vértice 10	8824456	452586
Vértice 11	8824569	452241
Vértice 12	8824541	452190

Anexo 2: Metodología de colecta de orquídeas epífitas. A: técnica de escalada de cuerda simple de Perry, B: colecta de epífitas utilizando la tijera telescópica en el dosel, C: muestreo de epífitas en las Zonas 4 y 5 de los árboles de dosel, D: muestra de orquídea colectada.



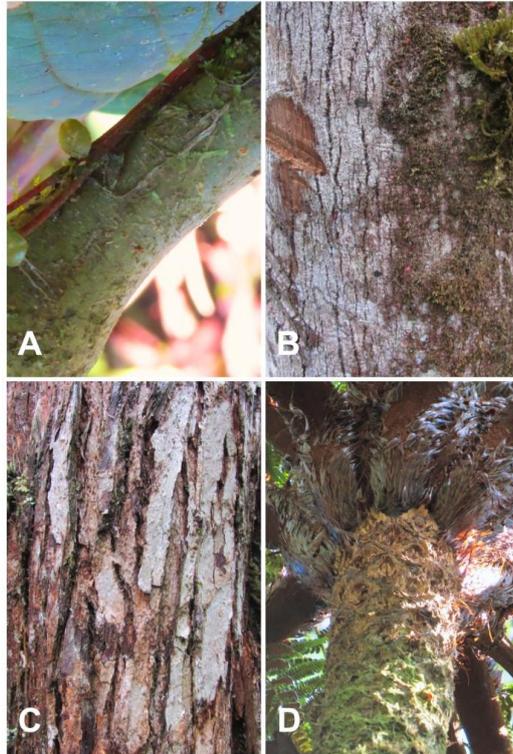
Anexo 3: Metodología de conteo de orquídeas epífitas. A: conteo e identificación de orquídeas en los árboles de dosel mediante la técnica de escalada, B: conteo e identificación de orquídeas mediante el uso de binoculares en los hospederos del sotobosque, C: conteo de clones de orquídeas epífitas creciendo juntos considerado como un individuo (dentro del círculo blanco).



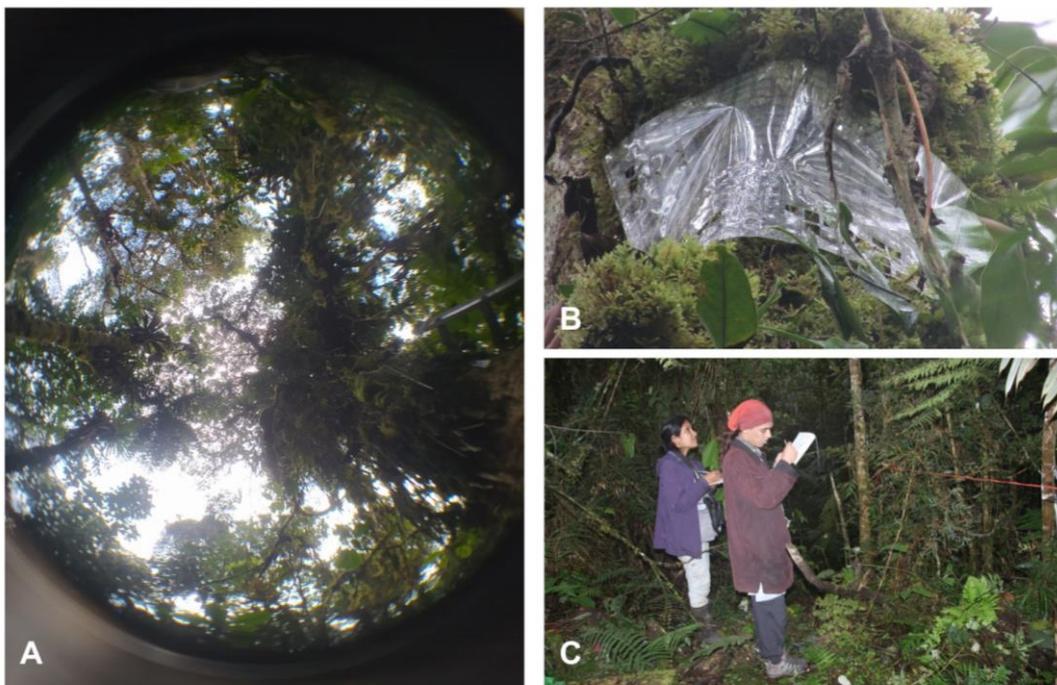
Anexo 4: Determinación taxonómica de la vegetación. A: identificación en gabinete usando claves especializadas, B: colecta de orquídeas epífitas identificadas, C y D: Prensado de hospederos (izquierda) y orquídeas epífitas (derecha).



Anexo 5: Categorías de la Rugosidad del tronco. A: categoría 1, B: categoría 2, C: categoría 3 y D: categoría 4.



Anexo 6: Medidas de los rasgos eco-morfológicos de los hospederos. A: foto de la Cobertura de dosel, usando el lente ojo de pez, B: medida de la Cobertura de musgos usando una plantilla y C: toma de datos del DAP y Altura.



Anexo 7: Lista de especies y familias de los hospederos evaluados en la Concesión de Conservación La Suiza. Se proporciona el código de la especie, el número de individuos tanto de dosel como de sotobosque y el total de individuos para cada especie.

Familia/Especie	Código de la especie	Número de individuos		Total de individuos
		Dosel	Sotobosque	
Alzateaceae				
<i>Alzatea verticillata</i>	alzavert	4	0	4
Annonaceae				
<i>Guatteria</i> sp1	guatasp1	0	1	1
Araliaceae				
<i>Schefflera</i> sp2	schesp2	0	1	1
Chloranthaceae				
<i>Hedyosmum</i> sp1	hedysp1	0	1	1
<i>Hedyosmum</i> sp2	hedysp2	0	1	1
<i>Hedyosmum</i> sp3	hedysp3	0	1	1
<i>Hedyosmum</i> sp5	hedysp5	0	1	1
Cunoniaceae				
<i>Weinmannia</i> sp2	weinsp2	0	1	1
<i>Weinmannia</i> sp3	weinsp3	0	1	1
<i>Weinmannia</i> sp5	weinsp5	0	1	1
<i>Weinmannia</i> sp6	weinsp6	0	1	1
<i>Weinmannia</i> sp7	weinsp7	0	1	1
<i>Weinmannia</i> sp8	weinsp8	0	1	1
Cyatheaceae				
<i>Alsophila erinacea</i>	alsoerin	0	1	1
<i>Cyathea</i> sp1	cyatasp1	0	1	1
<i>Cyathea</i> sp6	cyatasp6	0	2	2

Continuación ...

<i>Cyathea</i> sp7	cyatasp7	0	1	1
<i>Cyathea</i> sp10	cyatasp10	0	1	1
<i>Cyathea</i> sp11	cyatasp11	0	1	1
Dicksoniaceae				
<i>Dicksonia sellowiana</i>	dicksell	0	1	1
Euphorbiaceae				
<i>Alchornea</i> sp1	alchsp1	0	1	1
Fabaceae				
<i>Inga</i> sp3	ingasp3	0	1	1
Gentianaceae				
<i>Potalia amara</i>	potaamar	0	1	1
Lauraceae				
<i>Lauraceae</i> sp2	laursp2	0	1	1
Malvaceae				
<i>Sterculia</i> sp1	stersp1	0	1	1
Melastomataceae				
<i>Blakea multiflora</i>	blakmult	2	3	5
<i>Graffenrieda</i> sp1	grafsp1	0	1	1
<i>Miconia polytopica</i>	micopoly	0	1	1
<i>Miconia</i> sp3	micosp3	0	1	1
<i>Miconia</i> sp4	micosp4	0	1	1
Meliaceae				
<i>Trichilia cuadriuga</i>	triccuad	0	1	1
Moraceae				
<i>Ficus americana</i>	ficuamer	1	0	1
<i>Ficus cuatrecasiana</i>	ficucuat	0	1	1
<i>Ficus</i> sp.	ficusp	1	0	1

Continuación ...

<i>Ficus</i> sp2	ficusp2	0	1	1
Myrtaceae				
<i>Myrtaceae</i> sp1	myrtsp1	0	2	2
<i>Myrtaceae</i> sp2	myrtsp2	0	2	2
Phyllanthaceae				
<i>Hieronyma asperifolia</i>	hieraspe	1	3	4
<i>Hieronyma</i> sp1	hiersp1	0	3	3
<i>Hieronyma</i> sp2	hiersp2	0	1	1
<i>Hieronyma</i> sp3	hiersp3	0	1	1
<i>Hieronyma</i> sp4	hiersp4	0	1	1
Piperaceae				
<i>Piper calvescentinerve</i>	pipecalv	0	1	1
<i>Piper</i> sp1	pipesp1	0	1	1
Rubiaceae				
<i>Elaeagia</i> sp1	elaesp1	0	1	1
<i>Palicourea</i> sp1	palisp1	0	1	1
<i>Psychotria reticulata</i>	psycreti	0	1	1
Sapindaceae				
<i>Sapindaceae</i> sp1	sapisp1	0	1	1
Sapotaceae				
<i>Pouteria</i> sp1	poutsp1	1	0	1
Symplocaceae				
<i>Symplocos</i> sp2	sympsp2	0	1	1
Indeterminado				
Ind1	n.n1	0	1	1
Ind2	n.n2	0	1	1

Anexo 8: Lista de especies, tribus y subfamilias de las orquídeas epífitas encontradas en la Concesión de Conservación La Suiza. Se proporciona el código de la especie, el número de individuos tanto en los hospederos de dosel como del sotobosque y el total de individuos para cada especie.

Subfamilia	Tribu/Especie	Código de la especie	Número de individuos		Total de individuos
			Dosel	Sotobosque	
Epidendroideae	Cymbidieae				
	<i>Cyrtochilum cimiciferum</i>	cyrtcimi	3	0	3
	<i>Cyrtochilum</i> sp1	cyrtsp1	0	1	1
	<i>Dichaea</i> sp1	dichsp1	0	1	1
	<i>Dichaea</i> sp2	dichsp2	1	34	35
	<i>Lockhartia rugosifolia</i>	lockrugo	1	0	1
	<i>Macroclinium</i> sp1	macrsp1	14	0	14
	<i>Maxilariella graminifolia</i>	maxigram	8	0	8
	<i>Maxilariella</i> sp1	maxilsp1	15	1	16
	<i>Maxilariella</i> sp2	maxilsp2	0	7	7
	<i>Maxillaria alpestris</i>	maxialpe	1	0	1
	<i>Maxillaria aurea</i>	maxiaure	3	4	7
	<i>Maxillaria jacquelineana</i>	maxijacq	11	2	13
	<i>Maxillaria procurrens</i>	maxiproc	17	1	18
	<i>Maxillaria</i> sp1	maxisp1	8	0	8
	<i>Maxillaria</i> sp2	maxisp2	10	0	10
	<i>Maxillaria</i> sp3	maxisp3	4	0	4
	<i>Maxillaria</i> sp4	maxisp4	4	0	4
	<i>Maxillaria</i> sp5	maxisp5	1	5	6

Continuación ...

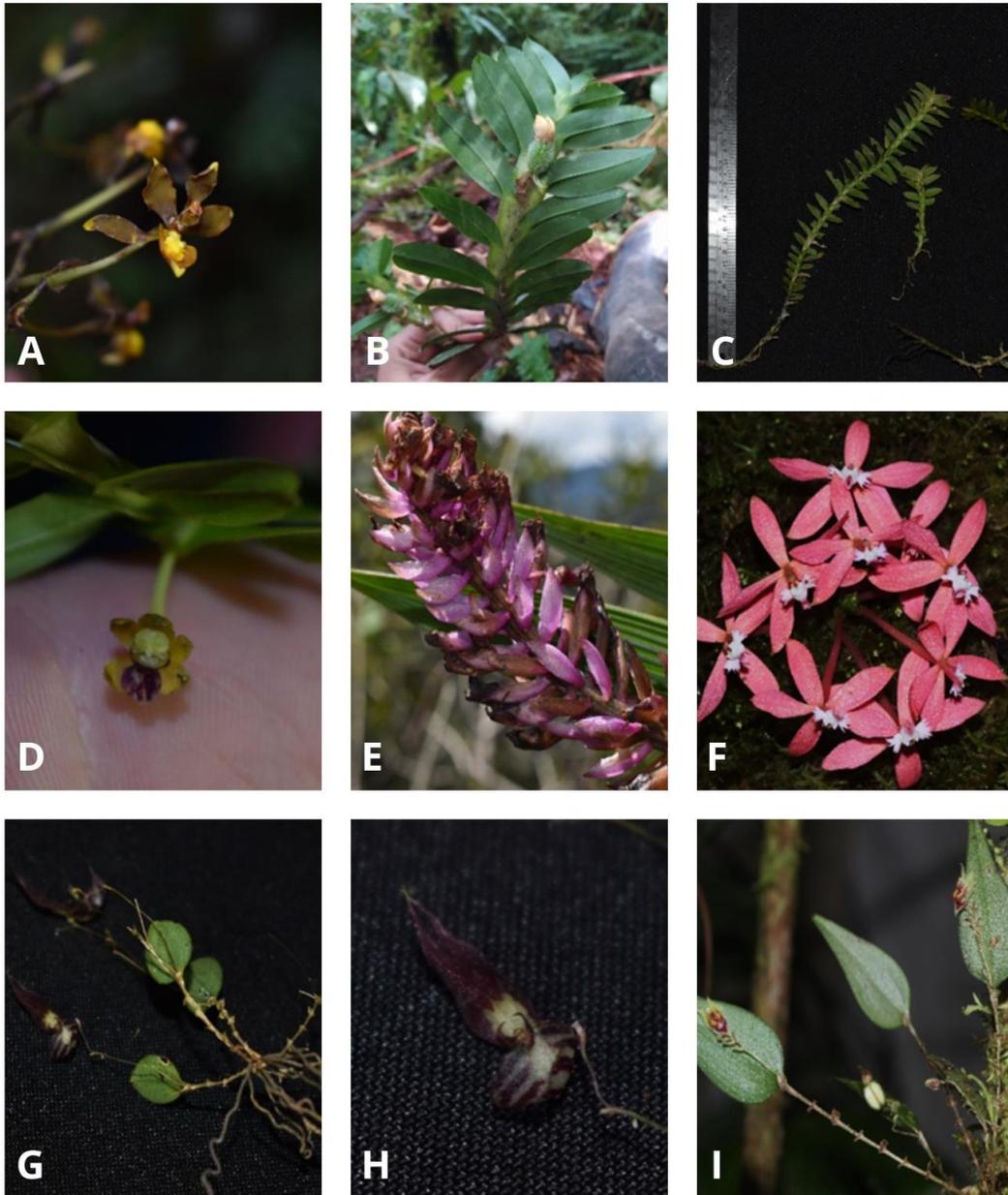
<i>Maxillaria</i> sp6	maxisp6	0	15	15
<i>Maxillaria</i> sp8	maxisp8	0	13	13
<i>Oncidium</i> sp1	oncisp1	2	2	4
<i>Ornithidium</i> sp1	ornitsp1	15	0	15
<i>Ornithocephalus</i> sp1	ornisp1	10	0	10
<i>Rhetinantha notylioglossa</i>	rhetnoty	1	0	1
Epidendreae				
<i>Epidendrum secundum</i>	epidsecu	5	3	8
<i>Epidendrum</i> sp2	epidsp2	12	0	12
<i>Lepanthes katleri</i> *	lepakatl	1	8	9
<i>Lepanthes</i> sp1	lepassp1	0	6	6
<i>Lepanthes</i> sp2	lepassp2	3	18	21
<i>Lepanthes</i> sp3	lepassp3	0	4	4
<i>Lepanthes</i> sp4	lepassp4	3	0	3
<i>Masdevallia picturata</i>	masdpict	1	0	1
<i>Masdevallia</i> sp1	masdsp1	0	13	13
<i>Muscarella zephyrina</i>	musczech	2	0	2
<i>Myoxanthus</i> sp1	myoxsp1	18	0	18
<i>Platystele oxyglossa</i>	platoxyg	15	0	15
<i>Platystele</i> sp1	platsp1	2	0	2
<i>Pleurothallis adeleae</i>	pleuadel	1	0	1
<i>Pleurothallis cordata</i>	pleucord	26	15	41
<i>Pleurothallis scurrula</i> *	pleuscur	2	1	3
<i>Specklinia</i> sp1	specsp1	13	10	23
<i>Stelis</i> sp1	stelsp1	5	3	8
<i>Stelis</i> sp2	stelsp2	0	52	52

Continuación ...

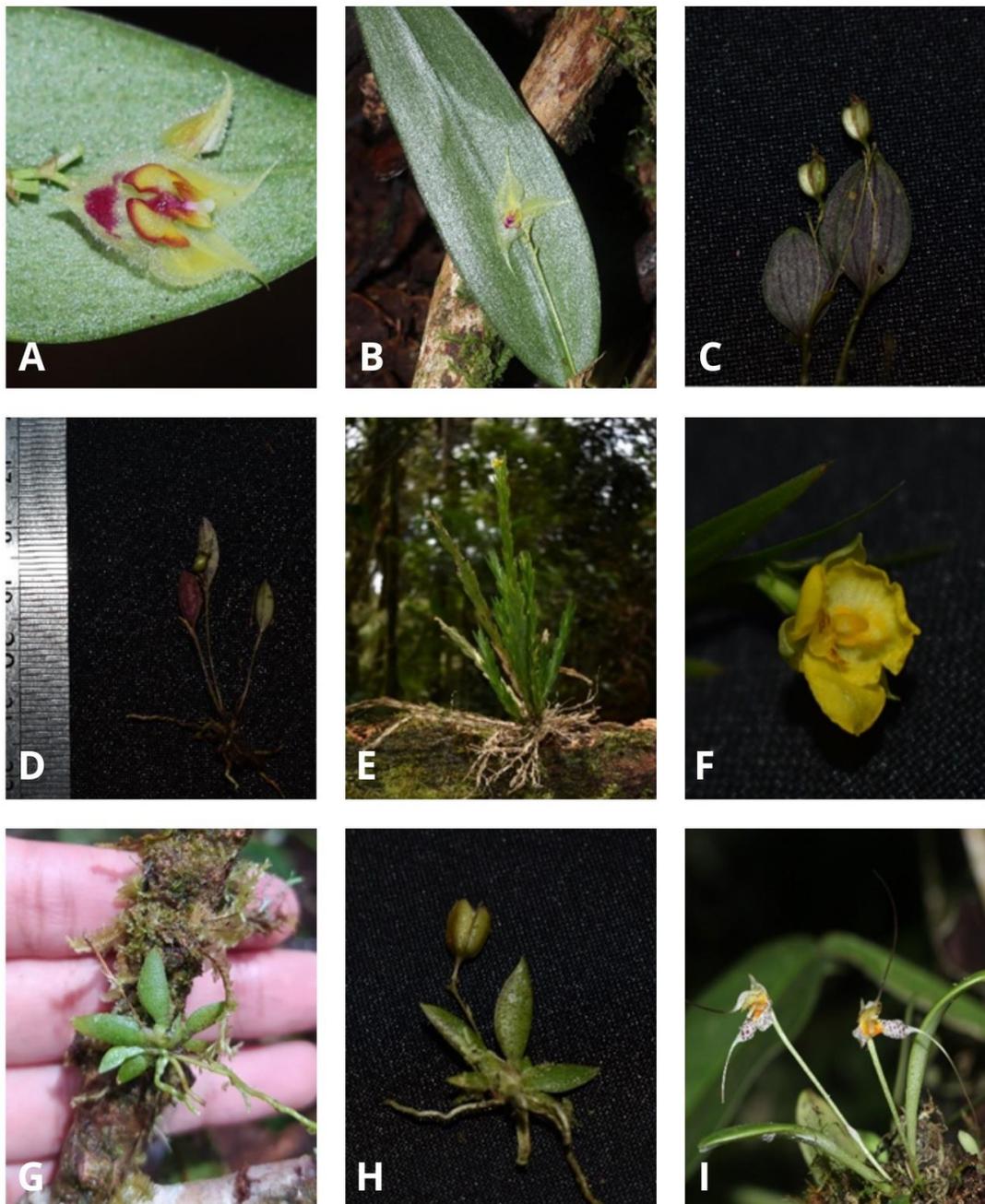
	<i>Stelis</i> sp3	stelsp3	6	17	23
	<i>Stelis</i> sp4	stelsp4	60	14	74
	<i>Stelis</i> sp5	stelsp5	2	0	2
	<i>Trichosalpinx</i> sp1	tricsp1	1	0	1
	<i>Trichosalpinx</i> sp2	tricsp2	0	16	16
	Sobralieae				
	<i>Elleanthus longibracteatus</i>	ellelong	51	12	63
	<i>Elleanthus</i> sp1	ellesp1	0	1	1
Orchidoideae	Cranichideae				
	<i>Lankesterella</i> sp1	lanksp1	1	0	1

*Especies de orquídeas epífitas endémicas para el Perú.

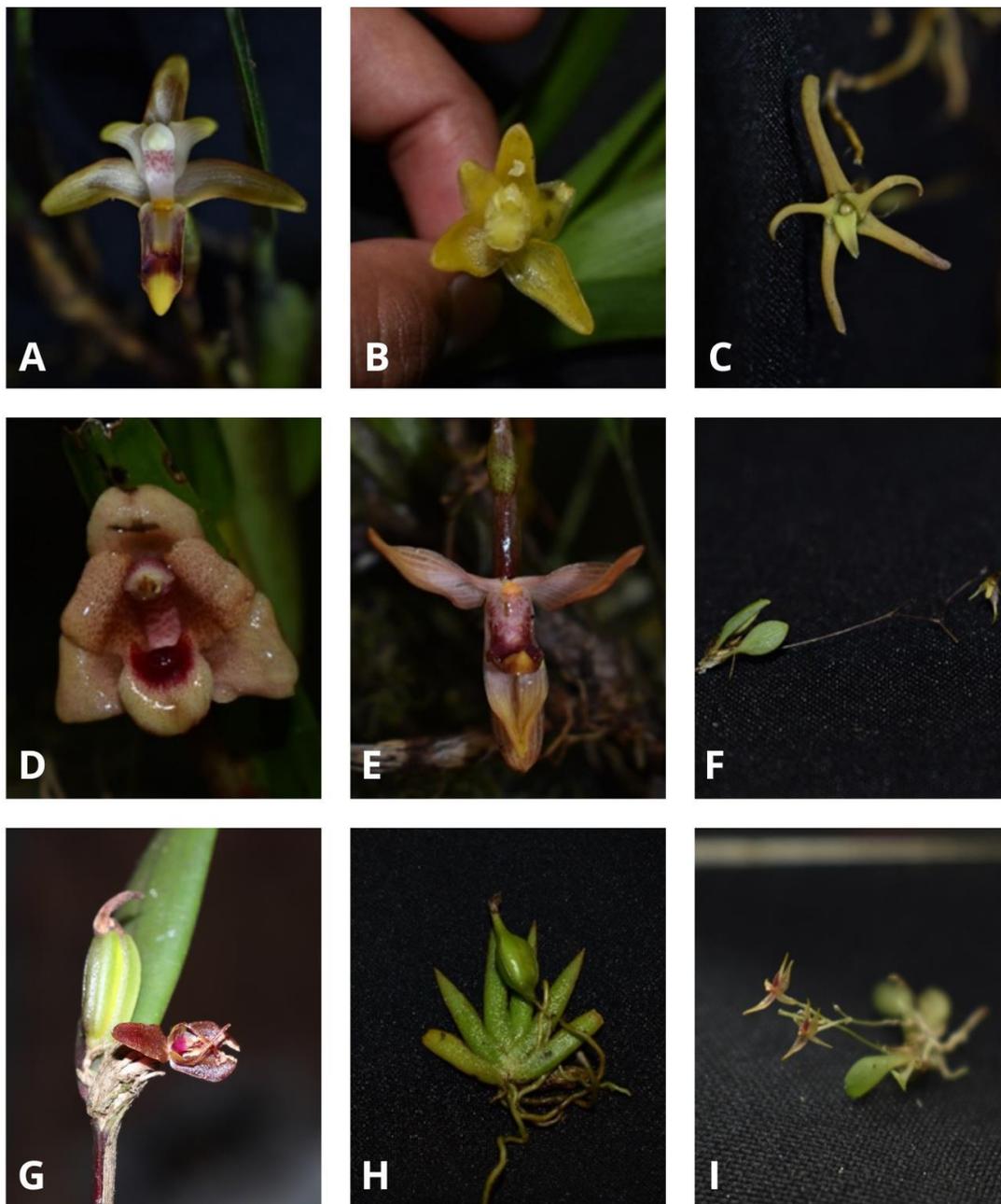
Anexo 9: Especies de orquídeas epífitas de la Concesión de Conservación La Suiza. A. *Cyrtochilum cimiciferum*, B. *Dichaea* sp1, C y D. *Dichaea* sp2, E. *Elleanthus longibracteatus*, F. *Epidendrum secundum*, G y H. *Lepanthes katleri*, I. *Lepanthes* sp1.



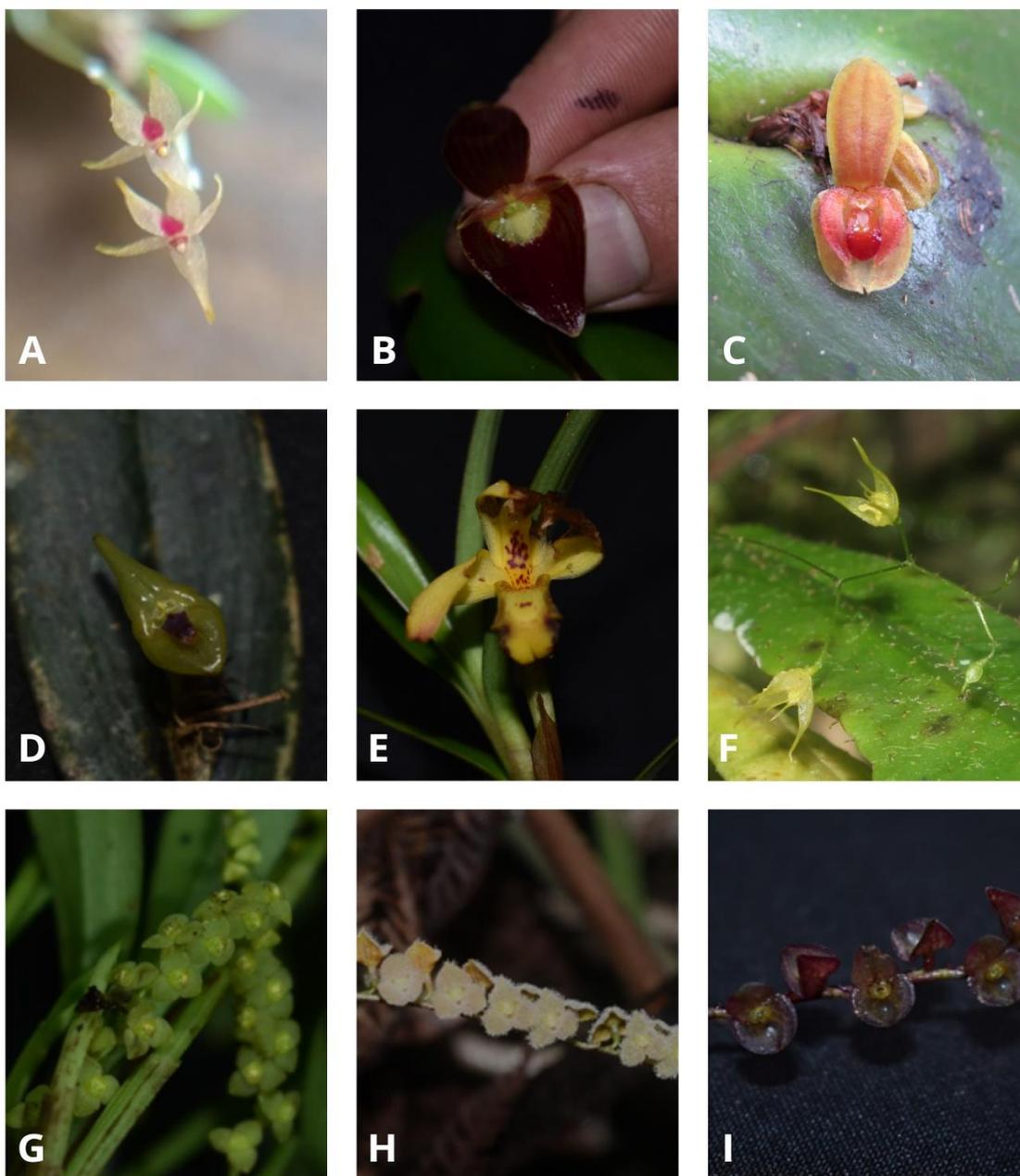
Anexo 10: Especies de orquídeas epífitas de la Concesión de Conservación La Suiza. A. *Lepanthes* sp1, B. *Lepanthes* sp2, C. *Lepanthes* sp3, D. *Lepanthes* sp4, E y F. *Lockhartia rugosifolia*, G y H. *Macroclinium* sp1, I. *Masdevallia picturata*.



Anexo 11: Especies de orquídeas epífitas de la Concesión de Conservación La Suiza. A. *Maxillaria alpestris*, B. *Maxillaria aurea*, C. *Maxillaria jacquelineana*, D. *Maxillaria procurrens*, E. *Maxillaria* sp1, F. *Muscarella zephyrina*, G. *Myoxanthus* sp1, H. *Ornithocephalus* sp1, I. *Platystele oxyglossa*.



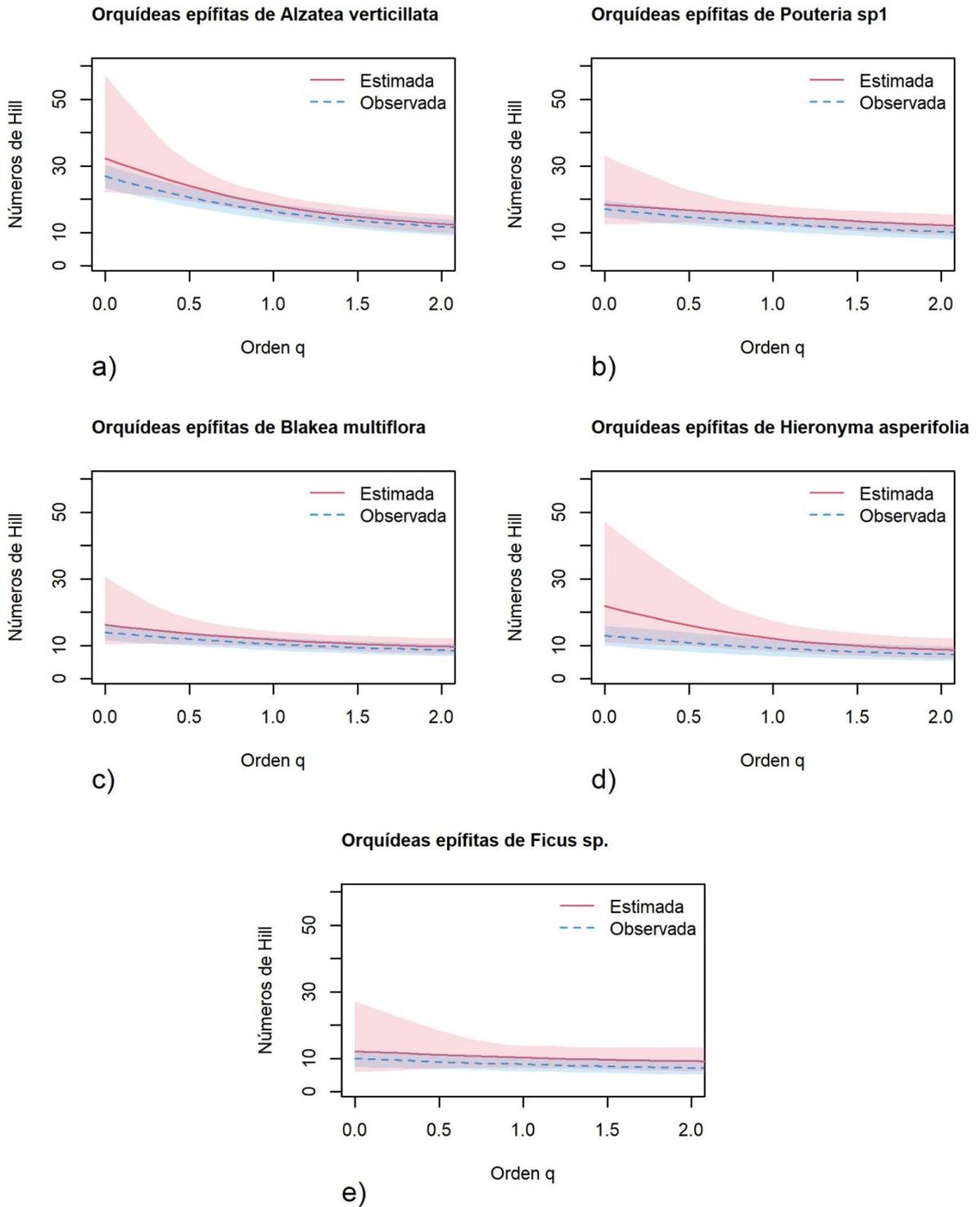
Anexo 12: Especies de orquídeas epífitas de la Concesión de Conservación La Suiza. A. *Platystele oxyglossa*, B. *Pleurothallis adeleae*, C. *Pleurothallis cordata*, D. *Pleurothallis scurrula*, E. *Maxillaria* sp2, F. *Specklinia* sp1, G. *Stelis* sp1, H. *Stelis* sp2, I. *Stelis* sp3.



Anexo 13: Valores numéricos para la diversidad observada y estimada para $q= 0, 1$ y 2 (con SE basado en un método de bootstrapping de 1000 replicaciones) para la data de orquídeas epífitas de los cinco hospederos con mayor abundancia de orquídeas. La fila “No detectadas” representa la diferencia entre las especies estimadas y observadas.

Diversidad	<i>Alzatea verticillata</i>			<i>Pouteria sp1</i>			<i>Blakea Multiflora</i>			<i>Hieronyma asperifolia</i>			<i>Ficus sp.</i>		
	q=0	q=1	q=2	q=0	q=1	q=2	q=0	q=1	q=2	q=0	q=1	q=2	q=0	q=1	q=2
Observada	27.00	16.28	11.75	17.00	12.76	10.29	14.00	10.42	8.66	13.00	9.25	7.41	10.00	8.26	7.19
Estimada	32.30	18.26	12.64	18.31	14.99	12.21	16.22	11.75	9.74	21.79	12.08	8.79	12.17	10.29	9.23
No detectadas	5.3	1.98	0.89	1.31	2.23	1.92	2.22	1.33	1.08	8.79	2.83	1.38	2.17	2.03	2.04
SE (observada)	1.93	1.25	1.20	1.35	1.20	1.21	1.29	0.97	0.94	1.77	1.34	1.16	1.24	1.10	1.10
SE (estimada)	10.42	1.53	1.38	5.68	1.59	1.67	4.93	1.23	1.18	9.22	2.27	1.64	4.92	1.78	1.78

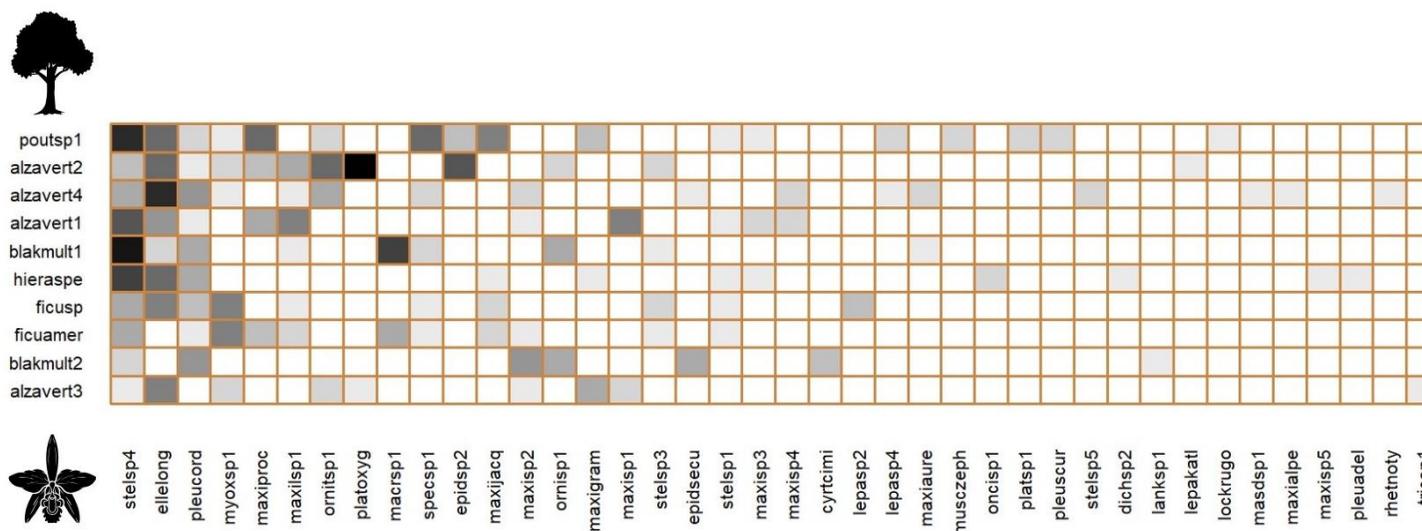
Anexo 14: Perfiles de diversidad observada (línea punteada) y diversidad estimada (línea sólida) para cada una de las cinco especies de hospederos con mayor abundancia de orquídeas epífitas, para q entre 0 y 2 con intervalo de confianza del 95% (áreas sombreadas basado en un método de bootstrapping de 1000 replicaciones).



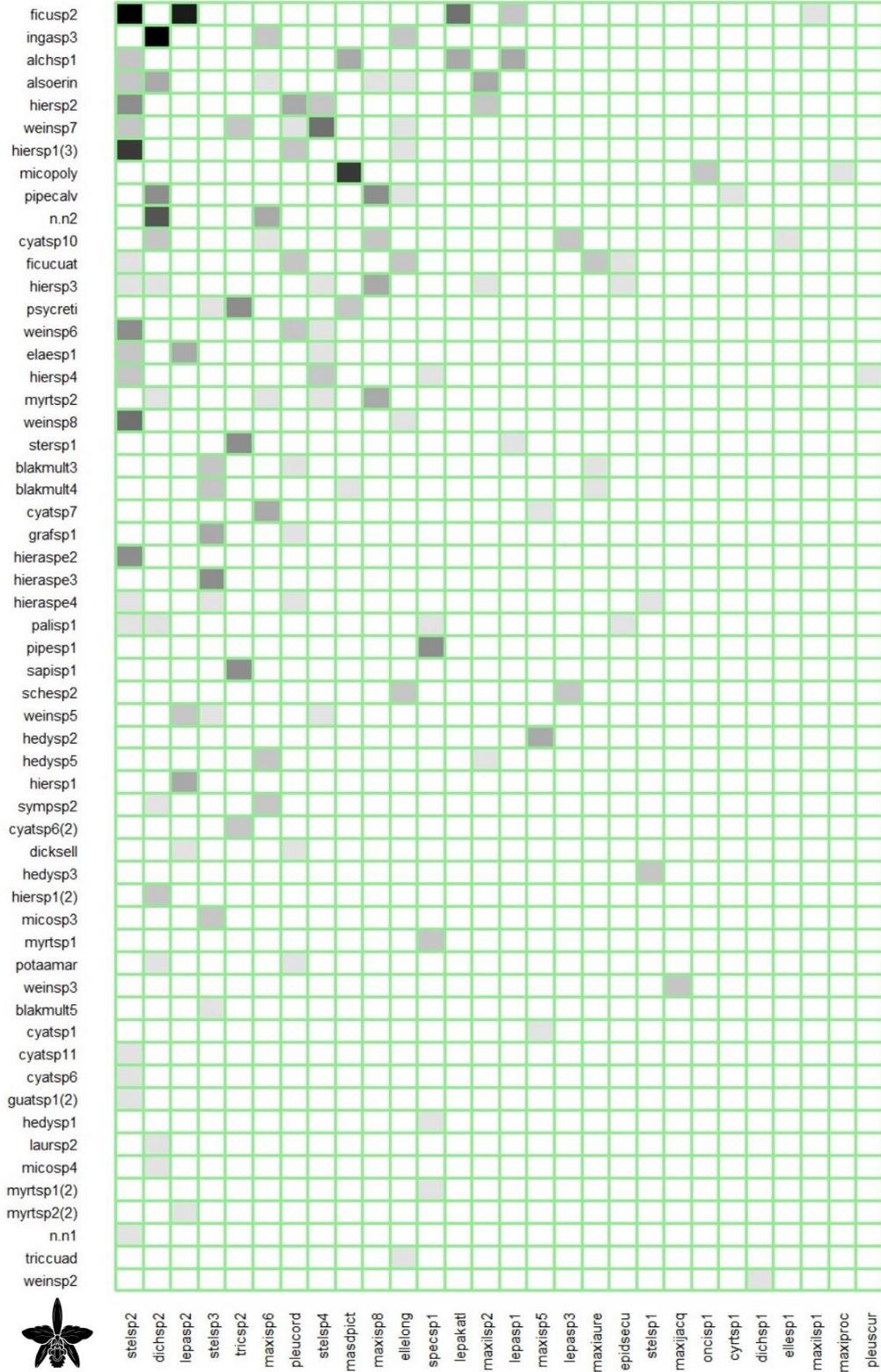
Anexo 15: Redes bipartitas ponderadas en forma de cuadrículas que representan las interacciones ecológicas entre los hospederos (izquierda) y sus especies de orquídeas epífitas asociadas (abajo), estudiadas en la Concesión de Conservación La Suiza.

La intensidad del color de las celdas representa el grado del nodo (número de interacciones). Las abreviaturas utilizadas para cada nodo figuran en el Anexo 7 (hospederos) y Anexo 8 (orquídeas). A. Red para los hospederos de dosel; B. Red para los hospederos del sotobosque.

A.



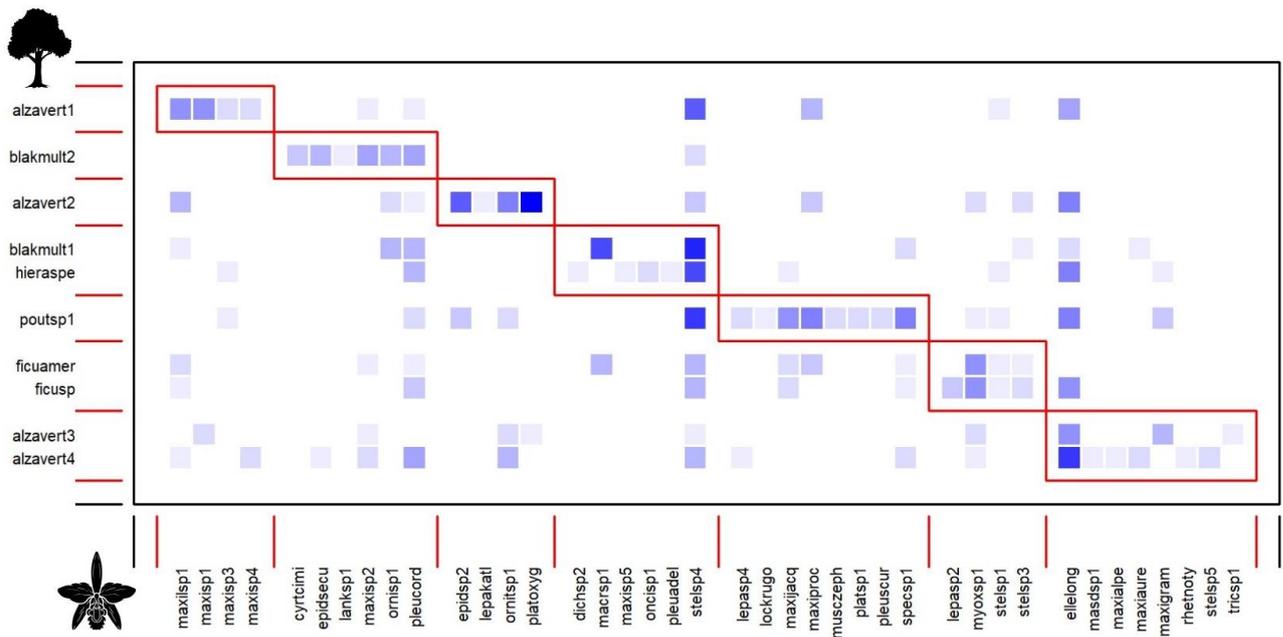
B.



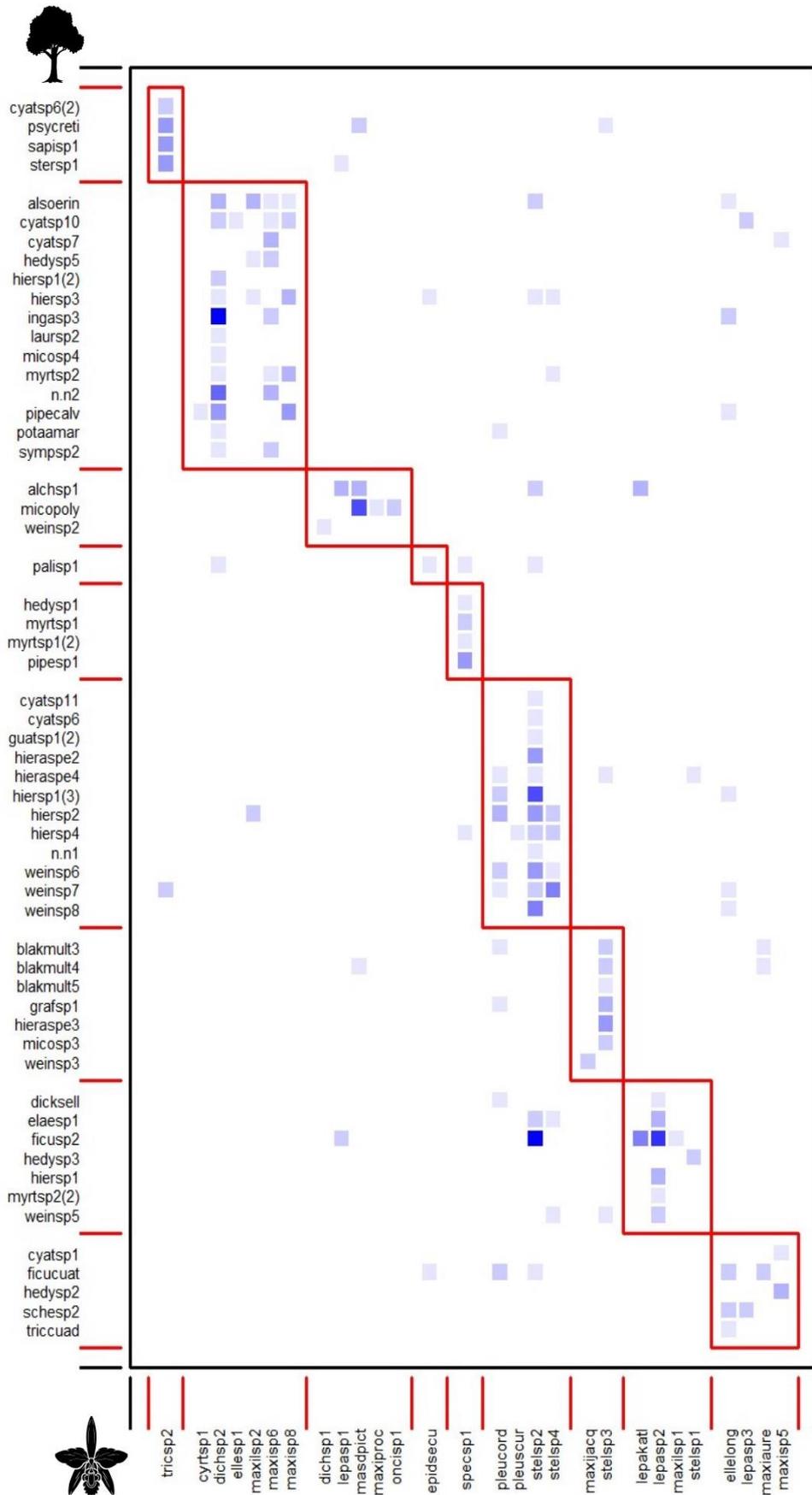
Anexo 16: Módulos de las redes de interacciones en forma de matrices, hospederos a la izquierda y especies de orquídeas epífitas abajo.

Los recuadros rojos delimitan los módulos, y las celdas rellenas dentro de los recuadros representan los vínculos dentro de los módulos. Las celdas cuadradas de color azul más oscuro indican interacciones más frecuentes. Las abreviaturas utilizadas para cada nodo figuran en el Anexo 7 (hospederos) y Anexo 8 (orquídeas). A. Red para los hospederos de dosel; B. Red para los hospederos del sotobosque.

A.



B.



tro fuerza de
bosque.

A.

Hospedero	Rasgos eco-morfológicos								Red
	Altura total (m)	Altura del tronco (m)	Altura de la copa (m)	Área de la copa (m ²)	Cobertura del dosel (%)	Cobertura de musgos (%)	DA P (c m)	Rugosidad del tronco	Fuerza
poutsp1	23	14	9	17	79.29	24.35	74	2	7.82
alzavert4	20.5	13.5	7	11.5	72.55	15.79	10 1.9	3	6.92
hieraspe	20	13	7	12.6	75.96	35.25	38	3	5.12
alzavert2	18	12	6	7.7	80.65	37.86	47	3	4.46
blakmult2	18.2	10.2	8	14	70.14	46.36	46	3	3.93
alzavert1	18.5	11	7.5	11.8	71.92	44.32	66	3	2.97
ficusp	20.5	13	7.5	19	73.57	29.46	62	3	2.49
alzavert3	14.5	10	4.5	10.8	71.64	61.03	44. 6	3	2.30
blakmult1	16	10	6	14.1	75.08	46.43	41. 7	3	2.23
ficuamer	21	10	11	19	80.16	20.37	61	2	1.76

B.

Hospedero	Rasgos eco-morfológicos				Red
	Altura total (m)	Cobertura de musgos (%)	DAP (cm)	Rugosidad del tronco	Fuerza
ficusp2	3	66.67	9.5	2	2.60
micopoly	12	25	22.4	3	2.54
cyatasp10	11	62.5	22.9	4	1.78
pipecalv	11	38.75	25.5	3	1.51
hiersp4	9	23.5	23.6	3	1.28
ficucuat	9	59.4	27.4	2	1.15
alchsp1	4	45	6.7	2	1.14
weinsp2	7	24.33	10.2	2	1.00
weinsp3	14	29	11.5	2	1.00
hiersp3	10	55	19.4	2	0.83
alsoerin	5	68.75	11.8	4	0.78
hiersp2	10	25	12.3	3	0.71
weinsp7	12	33.75	21	3	0.67
hedysp3	1.01	32.5	8	3	0.67
schesp2	8	56	50.9	3	0.67
hedysp2	10	23.5	23.1	3	0.60
ingasp3	6.5	43.33	7.3	2	0.59

Continuación ...

palisp1	6	46.25	10.2	2	0.48
hieraspe4	12	19	15.6	3	0.48
psycreti	4.5	39.7	3.7	2	0.46
blakmult4	12	14.75	23.4	3	0.44
blakmult3	13	12.5	21.2	3	0.43
stersp1	2.3	20	1.6	2	0.42
cyatasp7	5	68.75	11.1	4	0.40
pipesp1	3	57.5	4.8	2	0.40
myrtsp2	3	46.5	4	3	0.40
n.n2	5	43.33	6.7	2	0.38
hiersp1(3)	10	39.5	14	3	0.35
weinsp6	13	33.75	24.7	3	0.28
elaesp1	10	26.25	9.1	2	0.28
hedysp5	10	22.5	10.5	2	0.28
sapisp1	4.5	45	3.2	2	0.25
grafsp1	7	25	11.3	2	0.24
weinsp5	13	40	20.4	2	0.24
hieraspe3	12	18.5	11.8	3	0.24
cyatasp1	7	67	20.4	4	0.20
myrtsp1	7	45.7	4	2	0.20

Continuación ...

weinsp8	10	43.75	21.2	2	0.18
hiersp1	1.7	50	3.2	3	0.17
sympsp2	4	66.5	10.8	2	0.16
cyatasp6(2)	6	31.7	11	4	0.13
dicksell	5.5	56.5	3.9	4	0.12
micosp3	4.5	37.3	3.8	2	0.12
hedysp1	2.3	35	2.9	2	0.10
myrtsp1(2)	9	17	7	2	0.10
potaamar	6.8	43.25	12.3	2	0.10
triccuad	7	56.6	11.5	2	0.08
hieraspe2	12	6.25	14.5	3	0.08
blakmult5	10	13.25	11.3	3	0.06
hiersp1(2)	6	51.67	8.9	3	0.06
myrtsp2(2)	5.5	32.3	6.8	3	0.06
laursp2	3.2	45	3.5	2	0.03
micosp4	13	17.5	13.5	3	0.03
cyatasp11	8	48.75	17.8	4	0.02
cyatasp6	3.5	10	7.6	4	0.02
guatasp1(2)	7	23.25	10.8	2	0.02
n.n1	4.6	24.33	4.8	2	0.02

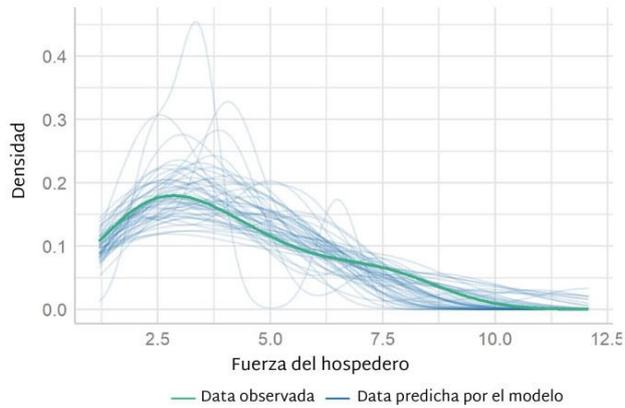
Anexo 18: Tabla de los valores finales del Factor de inflación de la varianza (VIF) para todas las variables explicativas incluidas en el modelo de partida para ambas unidades muestrales (dosel y sotobosque).

Unidad muestral	Variable explicativa	VIF
Dosel	DAP	1.49
	Altura del tronco	1.54
	Cobertura del dosel	1.22
	Área de la copa	1.12
	Rugosidad del tronco	5.30
	Cobertura de musgos	984.27
	Rugosidad del tronco: Cobertura de musgos	1403.87
Sotobosque	Variable explicativa	VIF
	DAP	2.86
	Altura total	3.12
	Rugosidad del tronco	1.58
	Cobertura de musgos	1.73
	Rugosidad del tronco: Cobertura de musgos	5.44

Anexo 19: Gráficos de diagnóstico del modelo lineal generalizado seleccionado para los hospederos de dosel.

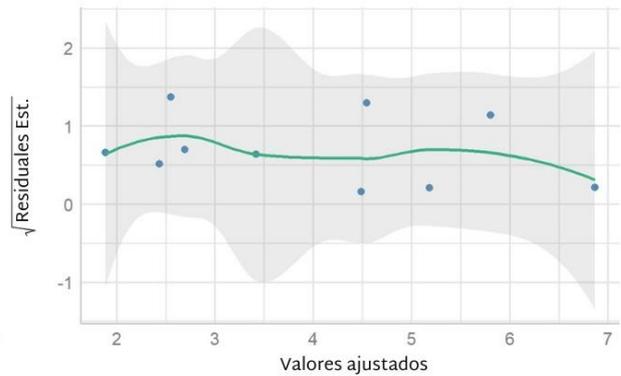
Comprobación predictiva posterior

Las líneas predichas por el modelo deben parecerse a la línea de datos observada



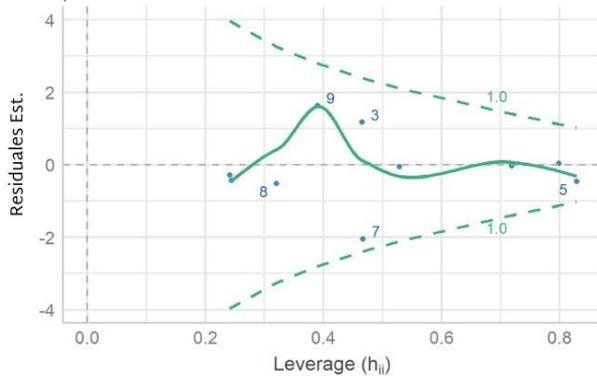
Homogeneidad de la Varianza

La línea de referencia debe ser plana y horizontal



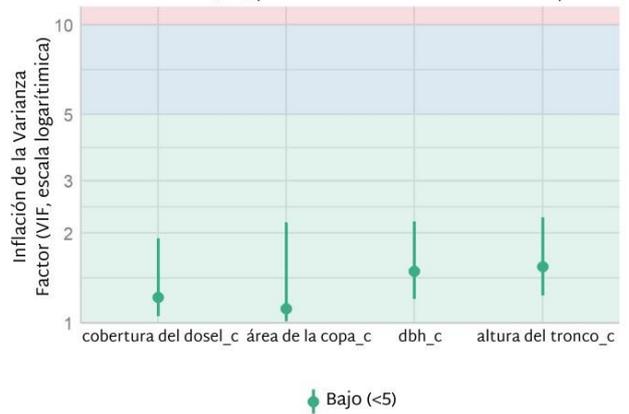
Observaciones influyentes

Los puntos deben estar dentro de las líneas de contorno



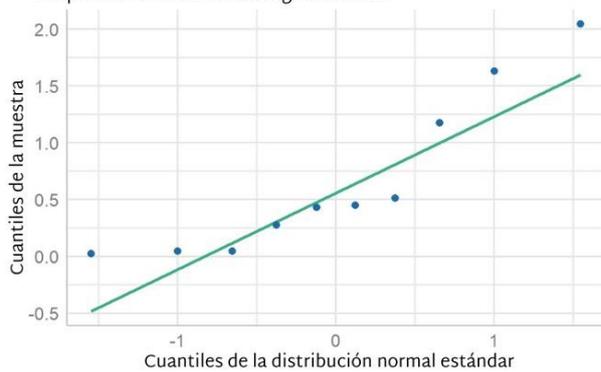
Colinealidad

Una alta colinealidad (VIF) puede inflar la incertidumbre de los parámetros



Normalidad de los Residuos

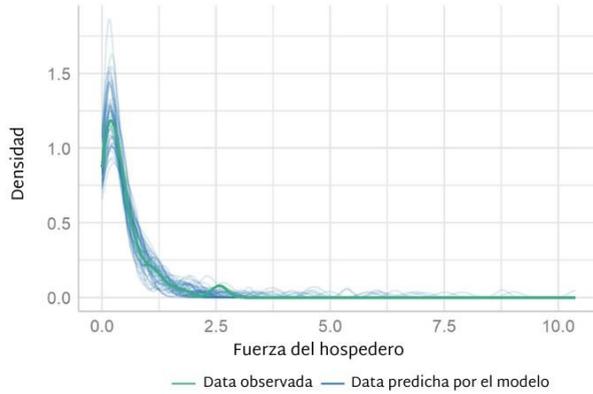
Los puntos deben caer a lo largo de la línea



Anexo 20: Gráficos de diagnóstico del modelo lineal generalizado seleccionado para los hospederos del sotobosque.

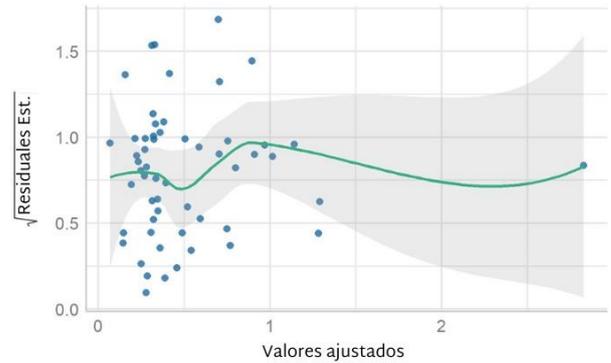
Comprobación predictiva posterior

Las líneas predichas por el modelo deben parecerse a la línea de datos observada



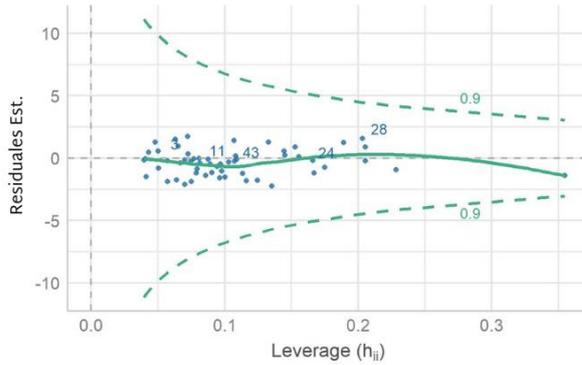
Homogeneidad de la Varianza

La línea de referencia debe ser plana y horizontal



Observaciones influyentes

Los puntos deben estar dentro de las líneas de contorno



Colinealidad

Una alta colinealidad (VIF) puede inflar la incertidumbre de los parámetros



Normalidad de los Residuos

Los puntos deben caer a lo largo de la línea

