



Smithsonian
Scholarly Press

CONTRIBUCIONES DEL SMITHSONIAN A LA BOTÁNICA • NÚMERO 112



Reserva Forestal Fortuna, Panamá

Interacción de los efectos del clima y
los suelos sobre la biota de un
bosque tropical húmedo premontano

Editado por
James W. Dalling y Benjamin L. Turner

SERIE DE PUBLICACIONES DEL INSTITUTO SMITHSONIAN

El énfasis en la publicación como medio para “difundir el conocimiento” fue expresado por el primer Secretario del Smithsonian. En su plan formal para la Institución, Joseph Henry esbozó un programa que incluía la siguiente declaración: “Se propone publicar una serie de informes, dando cuenta de los nuevos descubrimientos en la ciencia y de los cambios hechos año tras año en todas las ramas del conocimiento.” Esta tónica centrada en la investigación básica se ha mantenido a lo largo de los años en miles de tomos emitidos como publicaciones en serie bajo el sello del Smithsonian, comenzando con las Contribuciones del Smithsonian al Conocimiento en 1848, y continuando con las siguientes series activas:

Contribuciones del Smithsonian a la antropología
Contribuciones del Smithsonian a la botánica
Contribuciones del Smithsonian a la historia y la tecnología
Contribuciones del Smithsonian a las ciencias marinas
Contribuciones del Smithsonian a la conservación de museos
Contribuciones del Smithsonian a la paleobiología
Contribuciones del Smithsonian a la zoología

En estas series, el *Smithsonian Institution Scholarly Press* (SISP) publica tanto artículos científicos cortos como monografías a gran escala que informan sobre las investigaciones y las colecciones de los museos y centros de investigación de la Institución. Las series Contribuciones del Smithsonian se distribuyen a través de listas de correo de intercambio a bibliotecas, universidades e instituciones similares alrededor del mundo.

Los manuscritos destinados a la publicación bajo las series Contribuciones se someten a sustanciales revisiones y evaluaciones por pares a cargo del Consejo editorial de SISP, así como a evaluación por el SISP para asegurar el cumplimiento de las pautas de preparación de manuscritos (disponibles en <https://scholarlypress.si.edu>). Las publicaciones de acceso abierto del SISP se encuentran bajo licencias de Creative Commons según el estado de los derechos de autor del contenido. Cada una se publica inicialmente en línea en <https://smithsonian.figshare.com/ScholarlyPress> y en formato impreso en cantidades limitadas.

Reserva Forestal Fortuna, Panamá

Interacción de efectos del clima y los
suelos sobre la biota de un bosque
tropical húmedo premontano

Editado por
James W. Dalling y Benjamin L. Turner



Smithsonian

Scholarly Press

WASHINGTON, D.C.

2021

RESUMEN

Dalling, James W., y Benjamin L. Turner. Reserva Forestal Fortuna, Panamá: Interacción de efectos del clima y los suelos sobre la biota de un bosque tropical húmedo premontano. *Contribuciones del Smithsonian a la botánica*, número 112, x + 302 páginas, 66 figuras, 23 láminas, 125 tablas, 2021. — La Reserva Forestal Fortuna y las áreas altas adyacentes del Bosque de Palo Seco en el oeste de Panamá sustentan algunos de los bosques tropicales de tierras bajas y premontanas más extensamente estudiados en el mundo. Los bosques de Fortuna se encuentran entre los más diversos de América Central y, por lo tanto, tienen una importancia excepcional para la preservación de la biodiversidad regional. Este tomo reúne más de 50 años de investigación sobre el clima, la geología, los suelos y los principales grupos de plantas de Fortuna. Abarcando la Divisoria continental a unos 1000 m sobre el nivel del mar, algunas partes de la reserva reciben más de 6000 mm de precipitación anual, aunque existe una variación considerable en la cobertura de nubes y la estacionalidad. La fertilidad del suelo también varía notablemente, lo que refleja la compleja geología volcánica regional. Los gradientes resultantes de clima y fertilidad a lo largo de la reserva dan forma a la composición, estructura y diversidad de las comunidades de plantas. Una red de 12 parcelas de una hectárea en Fortuna contiene más de 400 especies de árboles de más de 5 cm de diámetro a la altura del pecho y revela una amplia rotación compositiva a lo largo de la reserva. Una especie de árbol, *Oreomunnea mexicana*, forma rodales monodominantes en los que de otra manera serían bosques ricos en especies, mientras que los bosques en suelos extremadamente infértiles están dominados por la palma de dosel *Colpothrinax aphanopetala* e incluyen la conífera tropical *Podocarpus oleifolius*. También hay casi 400 especies de briófitas, casi 300 especies de helechos y licófitas, 31 especies de palmeras, 80 especies de bromelias y más de 200 especies de orquídeas. Muchas especies de hongos ectomicorrízicos identificados a partir de cuerpos fructíferos son nuevos para la ciencia. En general, los resultados de Fortuna destacan la notable diversidad de plantas que se encuentran en los bosques montanos y la medida en que sus comunidades están estructuradas según gradientes de clima y fertilidad del suelo. Los capítulos de este tomo proporcionan una base para futuras investigaciones y exploraciones en esta fascinante región.

Imagen de portada: Vista de la parte este de la Reserva Forestal Fortuna desde la Quijada de Diablo hacia Cerro Pata de Macho. Fotografía: Cecilia Prada.

Publicado por SMITHSONIAN INSTITUTION SCHOLARLY PRESS
P.O. Box 37012, MRC 957, Washington, D.C. 20013-7012
<https://scholarlypress.si.edu>

Copyright © 2021 Smithsonian Institution

Los derechos de todo el texto y las imágenes de esta publicación, incluidos los diseños de portada e interiores, son propiedad del Instituto Smithsonian, de los autores contribuyentes, o de terceros.



Este trabajo se encuentra bajo una licencia de Atribución-No Comercial 4.0 Internacional de Creative Commons (CC BY-NC 4.0).

Número de control de la Biblioteca del Congreso: 2020946813

ISSN: 1938-2812 (en línea); 0081-024X (impreso)

Fecha de publicación (en línea): 26 de marzo de 2021

c El papel utilizado en esta publicación cumple con los requisitos mínimos del Norma Nacional Estadounidense para la permanencia del papel para materiales de biblioteca impresos Z39.48-1992.

Contenido

PREFACIO	v
AGRADECIMIENTOS	IX
1. INTRODUCCIÓN A LA RESERVA FORESTAL FORTUNA: EFECTOS DEL SUELO Y EL CLIMA SOBRE LAS COMUNIDADES ARBÓREAS DE UN BOSQUE TROPICAL PREMONTANO	1
<i>James W. Dalling, Cecilia M. Prada, Katherine D. Heineman, Kelly M. Andersen, Arturo Morris, Juliana Pardo, Emily Hollenbeck, Pedro Caballero, Carlos Espinosa, Evidelio García, y Benjamin L. Turner</i>	
2. MAPA GEOLÓGICO DE LA RESERVA FORESTAL FORTUNA	35
<i>Cesar Silva, Damian Cárdenas, Liliana Londoño, Benjamin L. Turner, y Carlos Jaramillo</i>	
3. SUELOS DE LA RESERVA FORESTAL FORTUNA	47
<i>Benjamin L. Turner y James W. Dalling</i>	
4. HONGOS DE LA RESERVA FORESTAL FORTUNA: TAXONOMÍA Y ECOLOGÍA CON ÉNFASIS EN COMUNIDADES ECTOMICORRÍZICAS	137
<i>Adriana Corrales y Clark L. Ovrebo</i>	
5. LAS BRIÓFITAS	155
<i>Noris Salazar Allen, José A. Gudiño L., Marla B. Johnston, Dilia Santamaría E., Clementina Chung C., Clotilde Arrocha, Eyvar Rodriguez, y Jörg Spörle</i>	
6. EL PAPEL DE LAS EPÍFITAS EN LA CAPTACIÓN DE LLUVIA POR UN BOSQUE TROPICAL MONTANO BAJO EN PANAMÁ	203
<i>Diana Carolina Gómez González, Gerhard Zotz, y Maaike Y. Bader</i>	
7. LAS ORQUÍDEAS DE FORTUNA, PANAMÁ: UNA LISTA DE VERIFICACIÓN DE VÍAS FOTOSINTÉTICAS, HÁBITAT DE CRECIMIENTO Y ADQUISICIÓN DE RECURSOS	213
<i>Katia Silvera</i>	

8. DIVERSIDAD Y ECOLOGÍA DE LOS HELECHOS EN FORTUNA	237
<i>Jéssica L. Viana y James W. Dalling</i>	
9. FLORA E IMPULSORES DE LAS DISTRIBUCIONES DE LAS PALMERAS EN LA RESERVA FORESTAL FORTUNA	271
<i>Kelly M. Andersen</i>	
ÍNDICE	289
ÍNDICE DE NOMBRES CIENTÍFICOS	293

7. Las orquídeas de Fortuna, Panamá: una lista de verificación de vías fotosintéticas, hábitat de crecimiento y adquisición de recursos

Katia Silvera^{1,2}

RESUMEN. Los bosques tropicales montanos son sitios conocidos de alta diversidad de orquídeas, pero su número de especies, la salud de la población y la adquisición de recursos siguen siendo poco estudiados. La Reserva Forestal Fortuna en el oeste de Panamá alberga especies de orquídeas con amplia distribución y orígenes compartidos con América del Norte y del Sur, así como especies endémicas y en peligro de extinción. En este capítulo, datos registrados de especímenes de herbario y valores de la composición foliar isotópica estable de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) informan un inventario actualizado de la flora de orquídeas de Fortuna y una evaluación de la diversidad de estrategias de uso de recursos y patrones de utilización de nutrientes con implicaciones para la conservación de las orquídeas montanas tropicales. Estos datos indican que las orquídeas pueden integrar diferentes fuentes de nitrógeno (N) a escala local. Las orquídeas epífitas muestran valores negativos de $\delta^{15}\text{N}$ en comparación con las terrestres, lo que sugiere una señal atmosférica de la deposición húmeda en forma de amonio y nitrato. Las especies terrestres con mayor contenido de N y mayor $\delta^{15}\text{N}$ pueden permitir un aumento en la fotosíntesis, especialmente en sitios expuestos o bordes de carreteras donde se espera que la intensidad de la luz sea mayor. Programas de conservación de orquídeas en Fortuna se pueden lograr enfocándose en inventarios para monitorear la diversidad de orquídeas y enfocándose en especies clave individuales a largo plazo. Se requiere un enfoque integrado con las agencias locales para lograr la sostenibilidad a largo plazo.

INTRODUCCIÓN

Orchidaceae es una de las familias más grandes y extendidas de plantas vasculares, con 30 080 especies reportadas en todo el mundo (Plants of the World Online [POWO], s.f.). Los bosques tropicales montanos son sitios conocidos por su gran diversidad de orquídeas, especialmente de especies miniatura, porque sus altas precipitaciones y ambientes húmedos promueven el epifitismo, que a su vez está relacionado con tasas aceleradas de diversificación (Gravendeel et al., 2004; Givnish et al., 2015). La región mesoamericana, que incluye la región volcánica occidental de Panamá, es particularmente rica en diversidad de orquídeas: casi el 10% de todas las especies de orquídeas se encuentran aquí (Bogarín et al., 2013; Bogarín et al., 2014). Panamá tiene 1432 especies de orquídeas reportadas (POWO, s.f.) y tiene una de las listas más grandes de especies endémicas de toda Mesoamérica (Bogarín et al., 2013). La Reserva Forestal Fortuna en el oeste de Panamá es uno de los sitios de bosque nuboso de elevación media más grandes de América Central, con al menos el 20% de la diversidad de plantas del país y una parte significativa de las especies endémicas de esta región (Dalling et al., este tomo).

Las epífitas son una de las formas de vida más frecuentes en los bosques tropicales nubosos montanos, siendo las orquídeas, por lejos, el grupo más rico en especies (Gradstein, 2008; Gómez González et al., 2017). Las orquídeas epífitas pueden tener la capacidad de colonizar sitios de nicho a escala fina porque las variaciones altitudinales en la deposición de niebla y las microcondiciones dentro de las ramas de las copas de los árboles crean una variedad multifacética de condiciones adecuadas (Givnish et al., 2015). La diversidad de orquídeas en Panamá alcanza su punto máximo en rangos altitudinales entre 1000 y 1500 m sobre el nivel del mar (snm) (Silvera et al., 2009; Givnish

¹ Departamento de Botánica y Ciencias de las Plantas, Universidad de California Riverside, 2150 Batchelor Hall, Riverside, CA 92521, EE. UU.

² Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales, Apartado 0843-03092, Balboa, Ancón, República de Panamá.

et al., 2015). La diversidad en la Reserva Forestal Fortuna tiene un rango de 700 a 2000 m snm. Los patrones de abundante diversificación de especies y endemismo en sitios de gran altitud están determinados no solo por combinaciones de variables climáticas sino también por procesos históricos y evolutivos y limitaciones de dispersión (Gradstein, 2008; Kessler y Kluge, 2008). Sin embargo, las evaluaciones de la calidad y diversidad de las epífitas en bosques tropicales montanos siguen siendo escasas (Gómez González et al., 2017).

La diversidad de orquídeas de la Reserva Forestal Fortuna en el oeste de Panamá combina especies que tienen una amplia distribución y orígenes compartidos con América del Norte y del Sur, así como especies que se comparten entre Costa Rica y Panamá y no se encuentran en ningún otro lugar (35 de 186 especies; Tabla 7.1). Además, al menos 10 especies que son endémicas de Panamá están presentes en Fortuna (Tabla 7.1 y apéndice 7.1). El Jardín Botánico Lankester en Costa Rica y el Herbario de la Universidad Autónoma de Chiriquí (UCH) en Panamá han unido esfuerzos y establecido una colaboración a largo plazo

enfocada en el estudio de la familia Orchidaceae (Bogarín et al., 2013; Bogarín et al., 2014). Estos esfuerzos han producido inventarios y muestras, y nuevos registros para la familia de las orquídeas, muchos de los cuales han sido documentados a través de la base de datos Epidendra, mantenida por el Jardín Botánico Lankester. Una lista de verificación para la región de la represa Fortuna en Chiriquí y Bocas del Toro, publicada por el Jardín Botánico de Missouri, enumera 252 especies de orquídeas para esta región (McPherson et al., 2010; para ver imágenes de orquídeas Fortuna, consulte <https://fortuna.life.illinois.edu>). En este análisis, información registrada de especímenes de herbario y valores de composición foliar isotópica de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ se utilizan para proporcionar primero un inventario de la flora de orquídeas para la Reserva Forestal Fortuna con énfasis en los dos géneros más grandes presentes en estos registros, *Maxillaria* y *Epidendrum*, y luego evaluar la diversidad de estrategias de uso de recursos y patrones de utilización de nutrientes con implicaciones para la conservación de las orquídeas tropicales montanas.

TABLA 7.1. Composición foliar isotópica estable de carbono y nitrógeno ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$), forma de crecimiento, %N, %C y relación C:N para 186 especies de orquídeas Fortuna recolectadas de hojas de herbario. La nomenclatura de especies sigue la base de datos *Plants of the World* administrada por Royal Botanic Gardens, Kew. Los nombres de las especies proporcionados entre paréntesis corresponden a los nombres sinónimos dados en la hoja del herbario. El número de accesión del herbario y las localidades de recolección se proporcionan en la Tabla 7.2. Asterisco (*) = especie endémica; guión (—) = sin datos.

Nombre de la especie	Forma de crecimiento	$\delta^{13}\text{C}$	%N	$\delta^{15}\text{N}$	%C	Relación C:N
<i>Acianthera glumacea</i> (Lindl.) Pridgeon & M.W.Chase (<i>Pleurothallis alexandrae</i>)	Epífita	-30,01	0,95	-4,02	47,86	50,38
<i>Acianthera sicaria</i> (Lindl.) Pridgeon & M.W.Chase	Epífita	-22,89	—	—	51,85	—
<i>Anathallis cuspidata</i> (Luer) Pridgeon & M.W.Chase (<i>Pleurothallis cuspidata</i>)	Epífita	-28,69	0,98	-2,72	44,57	45,48
<i>Barbosella dolichorhiza</i> Schltr.	Epífita	-25,89	0,84	-2,64	54,18	64,50
<i>Barbosella prorepens</i> (Rchb.f.) Schltr.	Epífita	-26,92	1,43	-0,03	51,35	35,91
<i>Baskervilla colombiana</i> Garay	Terrestre	-34,57	2,31	1,92	44,83	19,41
<i>Brachionidium dressleri</i> Luer	Terrestre	-32,25	3,36	-2,63	47,05	14,00
<i>Brassia chlorops</i> Endrés & Rchb.f. (<i>Ada chlorops</i>)	Epífita	-27,25	—	—	50,56	—
<i>Brassia chlorops</i> Endrés & Rchb.f. (<i>Ada chlorops</i>)	Epífita	-26,82	1,31	-3,18	54,59	41,67
<i>Brassia horichii</i> (I.Bock) M.W.Chase (<i>Mesospinidium horichii</i>)	Epífita	-29,37	2,23	-0,33	50,03	22,43
<i>Brassia horichii</i> (I.Bock) M.W.Chase (<i>Mesospinidium horichii</i>)	Epífita	-28,73	—	—	49,98	—
<i>Campylocentrum brenesii</i> Schltr.	Epífita	-18,62	—	—	49,47	—
<i>Coccineorchis bracteosa</i> (Ames & C.Schweinf.) Garay	Terrestre	-31,90	—	—	45,56	—
<i>Coccineorchis warszewicziana</i> Szlach., Rutk. & Mytnik	Terrestre	-26,89	1,05	-0,89	42,23	40,22
<i>Cyclopogon plantagineus</i> Schltr.	Terrestre	-30,01	4,39	3,42	45,47	10,36
<i>Cyrtochiloides ochmatochila</i> (Rchb.f.) N.H.Williams & M.W.Chase (<i>Oncidium ochmatochilum</i>)	Epífita	-29,68	—	—	49,72	—
<i>Cyrtochiloides ochmatochila</i> (Rchb.f.) N.H.Williams & M.W.Chase (<i>Oncidium ochmatochilum</i>)	Epífita	-24,69	1,32	—	53,57	40,58
<i>Daiotyta crassa</i> (Dressler) Dressler (<i>Chondrorhyncha crassa</i>)*	Epífita	-32,45	1,45	-3,09	42,09	29,03
<i>Dichaea costaricensis</i> Schltr.	Epífita	-28,82	1,40	-2,70	51,09	36,49

TABLA 7.1. (Continuación)

Nombre de la especie	Forma de crecimiento	$\delta^{13}\text{C}$	%N	$\delta^{15}\text{N}$	%C	Relación C:N
<i>Dichaea dressleri</i> Folsom*	Epífita	-31,36	1,51	-2,86	42,41	28,09
<i>Diodonopsis erinacea</i> (Rchb.f.) Pridgeon & M.W.Chase (<i>Masdevallia erinacea</i>)	Epífita	-31,06	0,87	-3,73	46,85	53,85
<i>Echinosepala sempergemma</i> (Luer) Pridgeon & M.W.Chase (<i>Myoxanthus sempergemma</i>)	Epífita	-28,33	1,48	-3,58	51,08	34,51
<i>Elleanthus glaucophyllus</i> Schltr.	Epífita	-29,05	—	—	46,76	—
<i>Elleanthus hymenophorus</i> (Rchb.f.) Rchb.f.	Terrestre	-30,19	1,84	—	35,16	19,11
<i>Elleanthus jimenezii</i> (Schltr.) C.Schweinf. (<i>Epilyna jimenezii</i>)	Epífita	-29,44	0,56	—	54,77	97,80
<i>Elleanthus jimenezii</i> (Schltr.) C.Schweinf. (<i>Epilyna jimenezii</i>)	Epífita	-28,61	—	—	52,77	—
<i>Elleanthus poiformis</i> Schltr.	Epífita	-29,83	1,16	0,38	51,18	44,12
<i>Elleanthus stolonifer</i> Barringer	Epífita	-29,52	1,44	—	49,85	34,62
<i>Epidendrum allenii</i> L.O.Williams	Epífita	-28,71	2,03	-2,83	45,62	22,47
<i>Epidendrum exile</i> Ames	Epífita	-29,12	—	—	47,23	—
<i>Epidendrum exile</i> Ames	Epífita	-28,25	—	—	47,47	—
<i>Epidendrum fortuneae</i> Hágsater & Dressler (<i>Oerstedella fortuneae</i>)*	Epífita	-30,41	1,69	—	50,36	29,80
<i>Epidendrum intermixtum</i> Ames & C.Schweinf.	Epífita	-27,79	2,32	-2,02	47,03	20,27
<i>Epidendrum intermixtum</i> Ames & C.Schweinf. (<i>Oerstedella intermixta</i>)	Epífita	-27,47	—	-3,17	—	—
<i>Epidendrum jejunum</i> Rchb.f.	Epífita	-26,98	—	—	42,72	—
<i>Epidendrum lacustre</i> Lindl.	Epífita	-34,44	—	—	43,40	—
<i>Epidendrum lacustre</i> Lindl.	Epífita	-27,88	—	—	44,43	—
<i>Epidendrum muscicola</i> Schltr.	Epífita	-28,44	—	—	50,49	—
<i>Epidendrum muscicola</i> Schltr.	Epífita	-27,79	—	—	50,14	—
<i>Epidendrum muscicola</i> Schltr.	Epífita	-27,26	—	—	53,92	—
<i>Epidendrum notabile</i> Schltr.	Epífita	-31,60	—	—	46,42	—
<i>Epidendrum notabile</i> Schltr.	Epífita	-30,20	—	—	46,53	—
<i>Epidendrum notabile</i> Schltr.	Epífita	-28,10	—	—	46,03	—
<i>Epidendrum odontochilum</i> Hágsater	Epífita	-25,36	—	—	44,60	—
<i>Epidendrum paranthicum</i> Rchb.f. (<i>Epidendrum sancti-ramoni</i>)	Epífita	-26,85	0,75	-3,15	52,97	70,63
<i>Epidendrum phyllocharis</i> Rchb.f.	Epífita	-32,52	—	—	45,13	—
<i>Epidendrum platystigma</i> Rchb.f.	Epífita	-29,60	—	—	51,32	—
<i>Epidendrum pleurothalloides</i> Hágsater	Epífita	-29,28	—	—	49,86	—
<i>Epidendrum radicans</i> Pav. ex Lindl.	Terrestre	-15,39	—	—	49,55	—
<i>Epidendrum sanchoi</i> Ames	Epífita	-33,50	—	—	49,69	—
<i>Epidendrum sanchoi</i> Ames	Epífita	-30,36	—	—	49,05	—
<i>Epidendrum selaginella</i> Schltr.	Epífita	-33,93	—	—	46,05	—
<i>Epidendrum talamancanum</i> (J.T.Atwood) Mora–Ret. & García Castro	Epífita	-28,49	1,24	-3,92	53,02	42,76
<i>Epidendrum turialvae</i> Rchb.f.	Epífita	-31,60	—	—	43,62	—
<i>Goodyera erosa</i> (Ames & C.Schweinf.) Ames, F.T.Hubb. & C.Schweinf.	Terrestre	-33,30	—	—	44,15	—

(Continua)

TABLA 7.1. (Continuación)

Nombre de la especie	Forma de crecimiento	$\delta^{13}\text{C}$	%N	$\delta^{15}\text{N}$	%C	Relación C:N
<i>Goodyera striata</i> Rchb.f.	Terrestre	-33,09	—	—	44,96	—
<i>Habenaria repens</i> Nutt.	Terrestre	-31,68	—	—	41,31	—
<i>Jacquiiniella globosa</i> (Jacq.) Schltr.	Epífita	-27,57	—	—	50,04	—
<i>Jacquiiniella standleyi</i> (Ames) Dressler	Epífita	-29,58	—	—	52,27	—
<i>Jacquiiniella teretifolia</i> (Sw.) Britton & P.Wilson	Epífita	-25,93	0,77	-5,60	46,28	60,10
<i>Kefersteinia excentrica</i> Dressler & Mora-Ret.	Epífita	-26,57	2,06	-1,21	48,67	23,63
<i>Kefersteinia lactea</i> (Rchb.f.) Schltr.	Epífita	-29,14	1,93	-0,78	49,79	25,80
<i>Kreodanthus sarcochilus</i> E.A.Christ. sp. nov. ined.	Terrestre	-31,53	2,29	-0,93	43,80	19,13
<i>Lepanthes brunnescens</i> Luer*	Epífita	-31,91	1,61	-3,26	43,36	26,93
<i>Lepanthes wendlandii</i> Rchb.f.	Epífita	-29,89	0,71	-7,04	47,09	66,32
<i>Lycaste schilleriana</i> Rchb.f.	Epífita	-30,32	1,11	-0,80	42,06	37,89
<i>Lycaste schilleriana</i> Rchb.f.	Epífita	-30,02	—	—	44,04	—
<i>Macroclinium alleniorum</i> Dressler & Pupulin	Epífita	-17,11	—	—	54,69	—
<i>Malaxis excavata</i> (Lindl.) Kuntze (<i>Malaxis hastilabia</i>)	Terrestre	-35,56	—	—	47,98	—
<i>Malaxis pandurata</i> (Schltr.) Ames	Terrestre	-33,36	3,01	4,15	43,57	14,48
<i>Malaxis simillima</i> (Rchb.f.) Kuntze	Terrestre	-28,33	3,15	-1,08	46,83	14,87
<i>Masdevallia chasei</i> Luer	Epífita	-27,32	0,85	-1,77	43,14	50,75
<i>Masdevallia nidifica</i> Rchb.f.	Epífita	-30,53	2,18	-1,38	45,89	21,05
<i>Maxillaria acervata</i> Rchb.f.	Epífita	-31,74	—	—	51,00	—
<i>Maxillaria adendrobium</i> (Rchb.f.) Dressler (<i>Ornithidium adendrobium</i>)	Epífita	-27,19	—	—	50,54	—
<i>Maxillaria angustissima</i> Ames, F.T.Hubb. & C.Schweinf.*	Epífita	-32,36	1,22	—	46,07	37,76
<i>Maxillaria angustissima</i> Ames, F.T.Hubb. & C.Schweinf.*	Epífita	-29,28	—	-5,10	—	—
<i>Maxillaria arachnitiflora</i> Ames & C.Schweinf.	Epífita	-28,84	—	-3,49	—	—
<i>Maxillaria bicallosa</i> (Rchb.f.) Garay	Epífita	-28,63	1,07	—	49,16	45,94
<i>Maxillaria biolleyi</i> (Schltr.) L.O.Williams	Epífita	-26,10	—	-1,89	—	—
<i>Maxillaria bracteata</i> (Schltr.) Ames & Correll	Epífita	-28,64	—	-3,22	—	—
<i>Maxillaria calcarata</i> (Schltr.) Molinari (<i>Cryptocentrum calcaratum</i>)	Epífita	-22,95	1,66	-3,49	50,49	30,42
<i>Maxillaria carinulata</i> Rchb.f. (<i>Maxillaria ampliflora</i>)	Epífita	-28,69	—	—	49,30	—
<i>Maxillaria chionantha</i> J.T.Atwood	Epífita	-30,03	1,48	—	50,02	33,80
<i>Maxillaria costaricensis</i> Schltr.	Epífita	-29,90	0,98	—	54,95	56,07
<i>Maxillaria dendrobioides</i> (Schltr.) L.O.Williams	Epífita	-28,25	1,22	—	54,00	44,26
<i>Maxillaria diuturna</i> Ames & C.Schweinf.	Epífita	-33,39	—	—	49,30	—
<i>Maxillaria diuturna</i> Ames & C.Schweinf.	Epífita	-28,99	—	-2,60	—	—
<i>Maxillaria flava</i> Ames, F.T.Hubb. & C.Schweinf. (<i>Camaridium ramonense</i>)	Epífita	-31,27	—	—	53,48	—
<i>Maxillaria fulgens</i> (Rchb.f.) L.O.Williams (<i>Ornithidium fulgens</i>)	Epífita	-28,08	—	—	49,58	—
<i>Maxillaria fulgens</i> (Rchb.f.) L.O.Williams (<i>Ornithidium fulgens</i>)	Epífita	-27,96	—	—	52,73	—
<i>Maxillaria inaequisepala</i> (C.Schweinf.) Molinari (<i>Cryptocentrum inaequisepalum</i>)	Epífita	-24,96	—	—	49,12	—

TABLA 7.1. (Continuación)

Nombre de la especie	Forma de crecimiento	$\delta^{13}\text{C}$	%N	$\delta^{15}\text{N}$	%C	Relación C:N
<i>Maxillaria inaudita</i> Rchb.f. (<i>Camaridium inauditum</i>)	Epífita	-33,85	—	—	45,78	—
<i>Maxillaria inaudita</i> Rchb.f. (<i>Camaridium inauditum</i>)	Epífita	-29,83	—	—	49,00	—
<i>Maxillaria longicolumna</i> J.T.Atwood*	Epífita	-28,70	1,43	-3,43	52,90	36,99
<i>Maxillaria minus</i> (Schltr.) L.O.Williams (<i>Maxillaria minor</i>)	Epífita	-28,74	—	-3,19	—	—
<i>Maxillaria monteverdensis</i> J.T.Atwood & Barboza (<i>Camaridium monteverdense</i>)	Epífita	-33,05	—	—	55,19	—
<i>Maxillaria nutantiflora</i> Schltr. (<i>Camaridium nutantiflorum</i>)*	Epífita	-28,00	—	—	49,78	—
<i>Maxillaria ramonensis</i> Schltr.	Epífita	-28,71	—	-3,13	—	—
<i>Maxillaria reichenheimiana</i> Endrés & Rchb.f.	Epífita	-33,47	—	—	42,68	—
<i>Maxillaria scalariformis</i> J.T.Atwood*	Epífita	-29,04	—	-2,14	—	—
<i>Maxillaria standleyi</i> (Ames) Molinari (<i>Cryptocentrum standleyi</i>)	Epífita	-31,38	—	—	46,79	—
<i>Maxillaria trilobata</i> Ames & Correll	Epífita	-30,12	—	-0,21	—	—
<i>Maxillaria valerioi</i> Ames & C.Schweinf.	Epífita	-27,79	—	-2,43	—	—
<i>Maxillaria variabilis</i> Bateman ex Lindl.	Epífita	-29,69	—	-2,91	—	—
<i>Maxillaria wercklei</i> (Schltr.) L.O.Williams	Epífita	-32,06	1,70	—	51,43	30,25
<i>Microchilus nigrescens</i> (Schltr.) Ormerod	Terrestre	-27,30	—	—	42,87	—
<i>Microchilus nigrescens</i> (Schltr.) Ormerod (<i>Erythrodes killipii</i>)	Terrestre	-33,81	—	—	43,33	—
<i>Miltoniopsis warszewiczii</i> (Rchb.f.) Garay & Dunst.	Epífita	-27,86	1,25	-3,53	50,56	40,45
<i>Muscarella segregatifolia</i> (Ames & C.Schweinf.) Karremans (<i>Pleurothallis segregatifolia</i>)	Epífita	-29,45	2,08	-1,07	43,66	20,99
<i>Myoxanthus trachychlamys</i> (Schltr.) Luer	Epífita	-28,30	0,72	-7,61	47,09	65,40
<i>Octomeria costaricensis</i> Schltr.	Epífita	-27,84	—	—	50,45	—
<i>Oncidium bryolophotum</i> Rchb.f.	Epífita	-30,20	3,40	—	49,27	14,49
<i>Oncidium bryolophotum</i> Rchb.f.	Epífita	-29,88	—	—	44,68	—
<i>Oncidium cheiroporum</i> Rchb.f.	Epífita	-26,85	1,72	—	53,00	30,81
<i>Oncidium cheiroporum</i> Rchb.f. (<i>Oncidium exauriculatum</i>)	Epífita	-27,57	0,91	—	46,97	51,62
<i>Oncidium exalatum</i> Hágsater*	Epífita	-28,80	1,10	—	51,08	46,44
<i>Oncidium luteum</i> Rolfe	Epífita	-27,52	1,92	—	47,32	24,65
<i>Oncidium macrobulbon</i> (Kraenzl.) M.W.Chase & N.H.Williams (<i>Sigmatostalix macrobulbon</i>)	Epífita	-28,81	1,87	—	47,34	25,32
<i>Oncidium nebulosum</i> Lindl. (<i>Oncidium klotzschianum</i>)	Epífita	-31,24	—	—	52,00	—
<i>Oncidium schroederianum</i> (O'Brien) Garay & Stacy	Epífita	-28,10	1,27	—	47,49	37,39
<i>Oncidium warszewiczii</i> Rchb.f.	Epífita	-31,20	—	—	50,20	—
<i>Oncidium warszewiczii</i> Rchb.f.	Epífita	-27,09	1,53	-2,79	49,65	32,45
<i>Otoglossum chiriquense</i> (Rchb.f.) Garay & Dunst.	Epífita	-27,82	1,50	-2,12	52,28	34,85
<i>Otoglossum chiriquense</i> (Rchb.f.) Garay & Dunst.	Epífita	-27,44	—	—	56,40	—
<i>Palmorchis silvicola</i> L.O.Williams	Epífita	-32,30	3,18	1,16	41,23	12,97
<i>Palmorchis trilobulata</i> L.O.Williams	Terrestre	-33,31	3,99	-1,12	45,03	11,29
<i>Palmorchis trilobulata</i> L.O.Williams	Terrestre	-32,57	—	—	41,58	—
<i>Pescatoria cerina</i> (Lindl. & Paxton) Rchb.f.	Terrestre	-24,40	—	—	48,71	—
<i>Phragmipedium caudatum</i> (Lindl.) Rolfe	Epífita	-26,00	—	—	53,83	—

(Continua)

TABLA 7.1. (Continuación)

Nombre de la especie	Forma de crecimiento	$\delta^{13}\text{C}$	%N	$\delta^{15}\text{N}$	%C	Relación C:N
<i>Phragmipedium warszewiczianum</i> (Rchb.f.) Schltr.	Epífita	-26,89	2,09		55,62	26,61
<i>Platystele aurea</i> Garay (<i>Pleurothallis rubella</i>)	Epífita	-30,25	0,88	-5,20	45,57	51,78
<i>Platystele caudatisepala</i> (C.Schweinf.) Garay	Epífita	-33,20	—	—	49,01	—
<i>Platystele lancilabris</i> (Rchb.f.) Schltr.	Epífita	-30,34	—	—	46,28	—
<i>Platystele ovalifolia</i> (H.Focke) Garay & Dunst.	Epífita	-30,82	—	—	55,34	—
<i>Platystele oxyglossa</i> (Schltr.) Garay	Epífita	-31,08	1,07	-11,11	47,74	44,62
<i>Platystele stenostachya</i> (Rchb.f.) Garay	Epífita	-29,37	1,01	-5,76	45,66	45,21
<i>Platystele stenostachya</i> (Rchb.f.) Garay	Epífita	-29,21	—	—	46,30	—
<i>Pleurothallis bivalvis</i> Lindl. (<i>Pleurothallis angusta</i>)	Epífita	-28,86	1,05	-4,53	46,78	44,55
<i>Pleurothallis bivalvis</i> Lindl. (<i>Pleurothallis antonensis</i>)	Epífita	-30,19	0,88	-4,40	46,26	52,57
<i>Pleurothallis coriacardia</i> Rchb.f.	Epífita	-30,90	1,02	-1,41	46,50	45,59
<i>Pleurothallis dentipetala</i> Rolfe ex Ames	Epífita	-31,76	1,31	-0,03	46,62	35,59
<i>Pleurothallis eumecocaulon</i> Schltr.	Epífita	-28,08	0,86	-5,00	50,39	58,59
<i>Pleurothallis palliolata</i> Ames	Epífita	-28,96	1,43	1,02	48,84	34,15
<i>Pleurothallis rectipetala</i> Ames & C.Schweinf.	Epífita	-29,47	0,53	-7,15	44,42	83,81
<i>Pleurothallis ruscifolia</i> (Jacq.) R.Br.	Epífita	-29,02	0,79	-4,82	46,09	58,34
<i>Pleurothallis titan</i> Luer	Epífita	-26,38	1,07	-3,12	47,09	44,01
<i>Pleurothallopsis ujarensis</i> (Rchb.f.) Pridgeon & M.W.Chase (<i>Restrepiopsis ujarensis</i>)	Epífita	-25,53	0,91	-3,45	48,86	53,69
<i>Ponthieva brenesii</i> Schltr.	Epífita	-30,14	1,91	3,47	42,73	22,37
<i>Psilochilus macrophyllus</i> (Lindl.) Ames	Terrestre	-28,73	2,58	-1,49	45,84	17,77
<i>Psilochilus physurifolius</i> (Rchb.f.) Løjtnant	Terrestre	-30,03	—	—	45,85	—
<i>Scaphosepalum microdactylum</i> Rolfe	Epífita	-27,93	—	—	44,51	—
<i>Scaphyglottis amparoana</i> (Schltr.) Dressler	Epífita	-23,89	0,82	—	51,00	62,20
<i>Scaphyglottis arctata</i> (Dressler) B.R.Adams	Epífita	-27,36	1,04	-4,36	52,77	50,74
<i>Scaphyglottis densa</i> (Schltr.) B.R.Adams	Epífita	-26,66	—	—	51,28	—
<i>Scaphyglottis gigantea</i> Dressler	Epífita	-26,68	—	—	49,96	—
<i>Scaphyglottis gigantea</i> Dressler	Epífita	-24,90	1,19	—	49,45	41,55
<i>Scaphyglottis modesta</i> (Rchb.f.) Schltr.	Epífita	-30,52	—	—	44,76	—
<i>Scaphyglottis prolifera</i> (R.Br.) Cogn.	Epífita	-26,37	—	—	50,32	—
<i>Scaphyglottis prolifera</i> (R.Br.) Cogn.	Epífita	-25,66	—	—	48,29	—
<i>Scaphyglottis sessiliflora</i> B.R.Adams	Epífita	-31,79	1,88	—	49,39	26,27
<i>Scaphyglottis sigmoidea</i> (Ames & C.Schweinf.) B.R.Adams	Epífita	-32,17	1,51	—	49,10	32,52
<i>Scaphyglottis sigmoidea</i> (Ames & C.Schweinf.) B.R.Adams	Epífita	-29,10	—	—	49,03	—
<i>Sobralia amabilis</i> (Rchb.f.) L.O.Williams	Epífita	-28,63	0,97	—	54,09	55,76
<i>Sobralia candida</i> (Poepp. & Endl.) Rchb.f.	Epífita	-30,60	1,33	—	50,91	38,28
<i>Sobralia carazoi</i> C.H.Lank. & Ames	Epífita	-29,29	1,32	—	46,72	35,39
<i>Sobralia chrysostoma</i> Dressler	Terrestre	-29,37	0,51	—	52,41	102,76
<i>Sobralia kerryae</i> Dressler	Epífita	-29,05	1,01	—	52,24	51,72
<i>Sobralia leucoxantha</i> Rchb.f.	Epífita	-27,51	—	—	50,90	—
<i>Sobralia undatocarinata</i> C.Schweinf.	Terrestre	-32,22	2,02	—	43,21	21,39

TABLA 7.1. (Continuación)

Nombre de la especie	Forma de crecimiento	$\delta^{13}\text{C}$	%N	$\delta^{15}\text{N}$	%C	Relación C:N
<i>Sobralia undatocarinata</i> C.Schweinf.	Epífita	-31,63	1,09	—	47,79	43,84
<i>Specklinia colombiana</i> (Garay) Pridgeon & M.W.Chase (<i>Acostaea costaricensis</i>)	Epífita	-32,04	—	—	45,84	—
<i>Stelis despectans</i> Schltr.	Epífita	-29,74	0,55	—	46,21	84,02
<i>Stelis gigantea</i> Pridgeon & M.W.Chase (<i>Pleurothallis powellii</i>)	Epífita	-25,71	1,48	-2,03	45,13	30,49
<i>Stelis microchila</i> Schltr.	Epífita	-28,89	1,12	—	49,23	43,96
<i>Stelis pilosa</i> Pridgeon & M.W.Chase (<i>Pleurothallis amparoanum</i>)	Epífita	-27,05	1,00	-3,13	49,78	49,78
<i>Stelis segoviensis</i> (Rchb.f.) Pridgeon & M.W.Chase	Epífita	-29,78	—	—	47,73	—
<i>Stelis storkii</i> Ames	Epífita	-29,09	0,87	—	44,33	50,95
<i>Stelis superbiens</i> Lindl. (<i>Stelis leucopogon</i>)	Epífita	-29,55	0,89	—	42,58	47,84
<i>Stellamaris pergrata</i> (Ames) Mel.Fernández & Bogarín (<i>Trichosalpinx pergrata</i>)	Terrestre	-33,51	1,49	—	42,71	28,66
<i>Stenorrhynchos speciosum</i> (Jacq.) Rich.	Epífita	-32,67	1,98	—	44,09	22,27
<i>Systemoglossum panamense</i> Dressler & N.H.Williams*	Epífita	-28,17	1,13	—	52,88	46,80
<i>Trichosalpinx arbuscula</i> (Lindl.) Luer	Epífita	-27,31	0,67	—	40,14	59,91
<i>Trichosalpinx ciliaris</i> (Lindl.) Luer	Epífita	-28,58	0,99	-4,44	43,59	44,03
<i>Trichosalpinx dura</i> (Lindl.) Luer (<i>Pleurothallis foliata</i>)	Epífita	-28,24	0,57	-7,64	47,69	83,67

COMPOSICIÓN FOLIAR ISOTÓPICA DE CARBONO Y NITRÓGENO PARA EL ESTUDIO DE ESTRATEGIAS FUNCIONALES EN ORQUÍDEAS

La forma en que las especies de orquídeas epífitas sin acceso a los nutrientes minerales del suelo logran adquirir nutrientes sigue siendo poco conocida. El nitrógeno a menudo se considera un nutriente limitante en los bosques tropicales montanos húmedos (Vitousek, 1984; Tanner et al., 1998). Es importante, para comprender la dinámica de los nutrientes del ecosistema, determinar las fuentes de nutrientes y si las especies de orquídeas tropicales epífitas pueden depender únicamente de la deposición atmosférica como su principal fuente de nitrógeno, y también si las especies de orquídeas terrestres pueden absorber nitrógeno a través de raíces que están en contacto con el suelo. Muchas especies de orquídeas epífitas pueden crecer como especies terrestres siempre que se concentre una estera gruesa de materia orgánica húmeda y no completamente descompuesta cerca de la capa superior del suelo y las raíces estén presentes pero no totalmente enterradas, como en el caso de *Epidendrum radicans* Pav. ex Lindl, una especie que habita en el suelo en la Reserva Forestal Fortuna (Figura 7.1). Los nutrientes de la hojarasca en los bosques montanos pueden tener concentraciones totales más altas de N y relaciones C:N más bajas, con ciclos reducidos de nutrientes debido a la acumulación de materia orgánica, a causa de la descomposición incompleta y los efectos de la baja temperatura del suelo sobre la movilización de nutrientes y la actividad microbiana (Körner, 1989; Tanner et al., 1998; Wegner, et al. 2003). Otras fuentes de N para tanto las orquídeas terrestres como las epífitas pueden ser el N_2 fijado por microorganismos y el obtenido por transferencia directa de

N desde varias formas de micorrizas (Stewart et al., 1995; Hietz et al., 1999; Hietz et al., 2002). Los estudios que examinan la composición de N y C de las hojas entre diferentes formas de crecimiento tales como epífitas y especies terrestres en bosques tropicales montanos nubosos son pocos y escasos. El uso de isótopos estables para medir $\delta^{13}\text{C}$ proporciona una forma rápida y eficiente de identificar qué vías fotosintéticas se adquieren (Bender, 1971; Santiago et al., 2005; Silvera et al., 2010; Silvera y Lasso, 2016). De manera similar, el uso de $\delta^{15}\text{N}$ y su firma puede ser útil para determinar las fuentes y las vías preferidas por las cuales las orquídeas adquieren N, ya sea de fuentes atmosféricas o del suelo (Stewart et al., 1995; Högberg, 1997; Hietz et al., 1999; Hietz et al., 2002). Este capítulo detalla un análisis de N y C utilizando la composición isotópica estable del tejido foliar de orquídeas recolectadas en diferentes sitios en la Reserva Forestal Fortuna para comprender si existen diferencias en la disponibilidad de fuentes de nutrientes e identificar las tendencias de adquisición de recursos entre formas de crecimiento terrestres y epífitas.

MÉTODOS

Se recolectaron pequeños fragmentos (2–5 mg) de tejido de hojas secas de hojas de herbario para 186 especímenes que abarcaban 52 géneros y 157 especies de plantas recolectadas en diferentes sitios dentro de la Reserva Forestal Fortuna y depositadas en cinco herbarios principales que se conoce albergan un gran número de especies de orquídeas panameñas: el Herbario del Jardín Botánico de Missouri (MOBOT), el Herbario del Jardín Botánico Marie Selby (SEL), el Herbario



FIGURA 7.1. *Epidendrum radicans* Pav. ex Lindl. A Una especie de orquídea terrestre con raíces en el suelo Y flores de color rojo anaranjado brillante que se encuentra comúnmente en bordes de las carreteras y pastizales. Esta especie puede crecer como epífita en sitios de menor elevación. En la Reserva Forestal Fortuna, las plantas a menudo se encuentran esparcidas por el suelo o trepando sobre la vegetación de pastizales con tallos generalmente erguidos. Las plantas suelen ser vigorosas y pueden soportar fuertes vientos y luz solar directa.

de la Universidad de Florida (FLAS), el Herbario de la Universidad de Panamá (Universidad de Panamá) y el Herbario del Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales (SCZ).

Se determinaron los valores de $\delta^{13}\text{C}$ para 186 muestras de hojas. De estas, 174 también se analizaron para determinar la concentración de C (%C), 99 para la concentración de N (%N) y 73 para la composición de $\delta^{15}\text{N}$ utilizando un analizador elemental (Europa ANCA-SL, Europa Scientific, Ltd., Crewe, Reino Unido) en un espectrómetro de masas de relación isotópica de flujo continuo (PDZ Europa 20/20 Mass Spectrometer, PDZ Europa Scientific, Ltd.; y Finnigan-MAT DELTA Plus XL, Thermo Fisher Scientific, Waltham, MA, EE. UU.) en el Centro para Biogeoquímica de Isótopos Estables, Universidad de California en Berkeley, o el Centro de Espectrometría de Masas de Relación de Isótopos (FIRMS), Universidad de California en Riverside, utilizando un

analizador elemental (Elemental Combustion System ECS 4010, Costech, Valencia, CA, EE. UU.) interconectado con un espectrómetro de masas de relación isotópica (Delta V Advantage, Thermo Scientific, Bremen, Alemania).

Tanto $\delta^{13}\text{C}$ como $\delta^{15}\text{N}$ se expresan en notación delta (‰) en relación con los estándares internacionales para C (estándar Pee Dee Belemnite *Belemnitella americana*) y N (atmosférico, N₂). La nomenclatura de orquídeas proporcionada dentro de cada hoja de herbario se actualizó siguiendo la base de datos de *Plants of the World* administrada por Royal Botanic Gardens, Kew.

RESULTADOS

Los valores foliares de $\delta^{13}\text{C}$ en todas las especies variaron entre un mínimo de $-35,56\text{‰}$ para la especie terrestre *Malaxis excavata* (Lindl.) Kuntze y un máximo de $-15,39\text{‰}$ para la especie terrestre *Epidendrum radicans* (Tabla 7.1) con un promedio de $-29,13\text{‰}$. Los valores foliares de $\delta^{15}\text{N}$ oscilaron entre un mínimo de $-11,11\text{‰}$ para la especie epífita *Platystele oxyglossa* (Schltr.) Garay y un máximo de $4,15\text{‰}$ para la especie terrestre *Malaxis pandurata* (Schltr.) Ames (Tabla 7.1) con un valor promedio de $-2,63\text{‰}$ para las 73 muestras medidas. La concentración de N foliar osciló entre un mínimo de $0,51\%$ y un máximo de $4,39\%$. De igual forma, la concentración de C foliar osciló entre un mínimo de $35,16\%$ y un máximo de $56,40\%$, con un valor promedio de $48,08\%$. La relación C:N fue significativamente menor en las especies terrestres en comparación con las especies epífitas (Figura 7.2, panel superior) (prueba *t*, $p = 0,0002$) y no mostró diferencias con el aumento de la elevación (Figura 7.2, panel inferior). El $\delta^{15}\text{N}$ foliar se correlacionó negativamente con $\delta^{13}\text{C}$, con las especies terrestres tendiendo a mostrar valores de $\delta^{15}\text{N}$ más altos y positivos en comparación con las epífitas (Figura 7.3; Figura 7.4, panel superior). Además de mostrar valores de $\delta^{15}\text{N}$ más bajos y más negativos, las epífitas tienen concentraciones más bajas de N en comparación con las especies terrestres (Figura 7.4, panel superior). Hay un aumento significativo en la concentración de C con valores crecientes de $\delta^{13}\text{C}$ ($p < 0,01$), y las especies terrestres muestran concentraciones de C más bajas en comparación con las epífitas (Figura 7.4, panel inferior). Curiosamente, no se encontró un aumento en la concentración de N con una mayor elevación para las epífitas o las especies terrestres, pero las especies terrestres tienden a mostrar una concentración relativamente más alta en comparación con las epífitas en diferentes elevaciones (Figura 7.5).

DISCUSIÓN

VÍAS FOTOSINTÉTICAS Y PATRONES DE ADQUISICIÓN DE RECURSOS

Los estudios grandes de $\delta^{13}\text{C}$ son útiles para distinguir entre las diferentes rutas fotosintéticas debido a la discriminación diferencial mediada por enzimas contra $^{13}\text{CO}_2$ durante la asimilación fotosintética de C entre el metabolismo ácido de las crasuláceas (CAM) y la fotosíntesis C₃ (Bender et al., 1973; Osmond et al., 1973; Santiago et al., 2005; Silvera et al., 2005). La gran mayoría de las especies de orquídeas en la Reserva Forestal Fortuna utilizan la fotosíntesis C₃ como su principal vía fotosintética. De 186 especies medidas, solo tres mostraron valores de

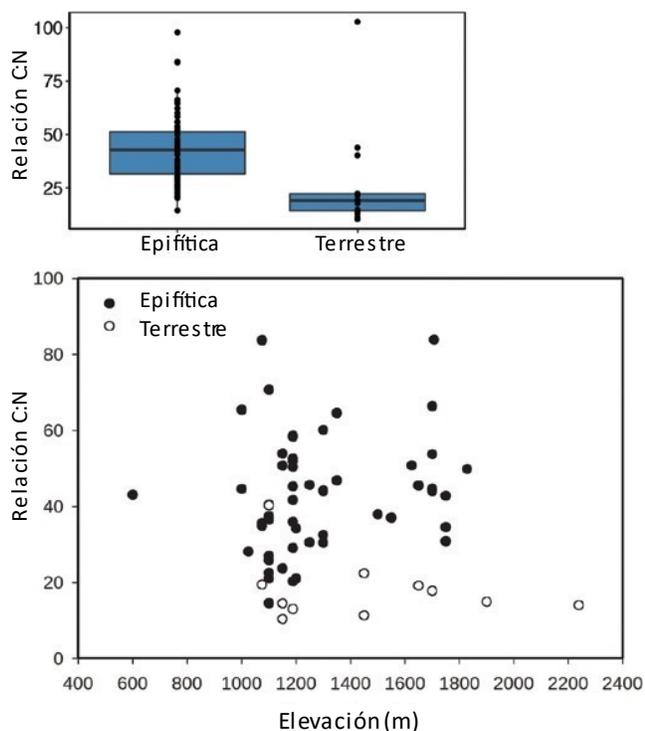


FIGURA 7.2. Diagrama de caja para la distribución de relaciones C:N para 54 especies de orquídeas epífitas y 11 terrestres (panel superior) y relaciones C:N de 83 especies de orquídeas epífitas y 16 terrestres en función de la elevación (panel inferior). Los círculos cerrados representan especies epífitas y los círculos abiertos representan especies terrestres.

$\delta^{13}\text{C}$ menos negativos que -22‰ característicos de la vía CAM: *Campylocentrum brenesii* Schltr., *Macroclinium alleniorum* Dressler & Pupulin y *Epidendrum radicans*. *Epidendrum radicans* es una especie terrestre que se encuentra comúnmente al borde de los caminos en la Reserva Forestal Fortuna (Figura 7.1), pero también puede crecer como epífita (Muthukumar y Shenbagam, 2017). Muchas especies dentro de *Epidendrum* y *Maxillaria* pueden verse creciendo como epífitas y como especies terrestres en diferentes sitios. $\delta^{15}\text{N}$ foliar se puede utilizar para discernir patrones de adquisición de recursos entre diferentes formas de crecimiento, incluso dentro de la misma especie, lo que abre nuevas e interesantes áreas de investigación en la ecofisiología de las orquídeas.

Las diferencias en $\delta^{15}\text{N}$ de la planta encontradas entre formas de crecimiento son el resultado de diferencias en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de la fuente. Las epífitas utilizan principalmente fuentes de N empobrecidas en ^{15}N (deposición atmosférica), y las hojas muestran valores negativos de $\delta^{15}\text{N}$ en comparación con las especies terrestres (Figura 7.3, panel superior de la Figura 7.4). Las epífitas obtienen menos N del suelo, pero pueden recibir una pequeña cantidad de N derivado del suelo de parte de las hojas de los árboles. La posición de los individuos dentro del dosel y sus fisiologías únicas podrían explicar las diferencias entre los valores de $\delta^{15}\text{N}$ entre las epífitas (Hietz et al., 1999). Por ejemplo, la señal de $\delta^{15}\text{N}$ de las

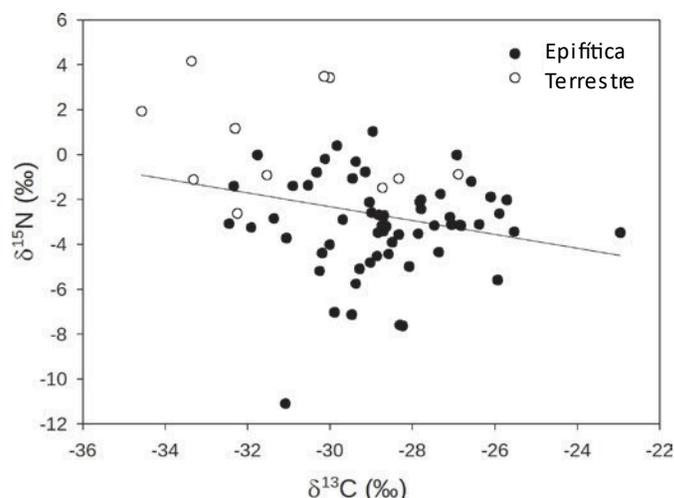


FIGURA 7.3. Diagrama de isótopos duales de composición isotópica estable de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y composición isotópica estable de nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) de tejido fotosintético para 62 especies de orquídeas epífitas y 11 terrestres a partir de muestras derivadas de especímenes de herbario recolectados en diferentes sitios dentro de la Reserva Forestal Fortuna, Panamá. Los círculos cerrados representan especies epífitas y los círculos abiertos representan especies terrestres.

epífitas que se encuentran en los estratos más bajos debería ser mayor porque estas plantas deberían recibir más nutrientes de la escorrentía de las ramas y hojas de los árboles hospedantes. Las epífitas muestran valores negativos de $\delta^{15}\text{N}$ en comparación con las terrestres, lo que sugiere una señal atmosférica de la deposición húmeda en forma de amonio y nitratos. Las especies terrestres con mayor contenido de N y mayor $\delta^{15}\text{N}$ pueden permitir un aumento en la fotosíntesis, especialmente en sitios expuestos o bordes de carreteras donde se espera que la intensidad de la luz sea mayor.

Las especies de orquídeas también difieren en sus requerimientos de N y C para el establecimiento de plántulas. Las epífitas generalmente están expuestas a altos niveles de luz en las primeras etapas de desarrollo en comparación con las especies terrestres, cuyas semillas necesitarían germinar simbióticamente en la hojarasca, con diferentes demandas de carbono suministrado por micorrizas (Alghamdi, 2019). La dinámica del hábitat epífita puede cambiar a lo largo de la vida de una especie de orquídea debido al crecimiento del árbol hospedante o cambios en la comunidad (Bogarín et al., 2013). Los requerimientos de recursos de semillas y plántulas también difieren entre las especies de orquídeas epífitas y las terrestres en los bosques tropicales montanos nublados. Las especies terrestres no son fotosintéticas en las primeras etapas de desarrollo y dependen completamente de simbiontes fúngicos para la adquisición de C.

Las especies más singulares en Fortuna incluyen *Sobralia chrysostoma* Dressler, una especie terrestre con una relación C:N de 102,76 (Tabla 7.1, Figura 7.2), la mayor relación C:N de cualquier especie medida en la Reserva Forestal Fortuna. *Sobralia* pertenece a un grupo de especies efímeras y delicadas con flores que se sabe que duran solo unas pocas horas. *Sobralia chrysostoma* crece en áreas abiertas, ventosas y expuestas al borde de los caminos, y las plantas de esta especie florecen

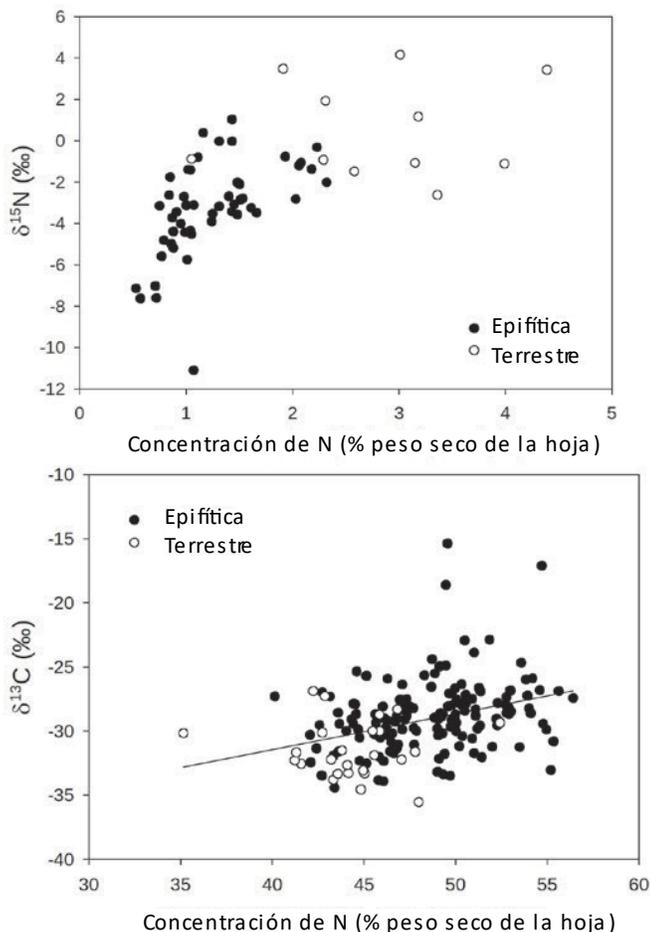


FIGURA 7.4. Gráficas de composición isotópica estable y contenido de nutrientes (% peso seco de la hoja) para nitrógeno de 50 especies de orquídeas epífitas y 11 terrestres (panel superior); y para carbono de 149 epífitas y 25 especies de orquídeas terrestres (panel inferior). Los círculos cerrados representan especies epífitas y los círculos abiertos representan especies terrestres.

en forma gregaria a lo largo de montañas distantes en la Reserva. Las vistas de esta especie floreciendo todas al mismo tiempo en las primeras horas de la mañana son espectaculares (Figura 7.6). Las hojas de *S. chrysostoma* son gruesas y esclerófilas y, por lo tanto, es probable que tengan una mayor inversión o asignación de C para resistir los fuertes vientos creciendo en ambientes expuestos. Los niveles más bajos de absorción de nutrientes junto con el crecimiento lento y la baja herbivoría contribuyen así a una relación de C:N foliar más alta en comparación con otras especies de orquídeas epífitas o terrestres. Otra especie interesante es *Elleanthus jimenezii* (Schltr.) C. Schweinf., una especie epífita con una relación C:N de 97,8. *Elleanthus* está estrechamente relacionado con las especies de *Sobralia*, y las plantas se encuentran comúnmente en áreas de alta montaña a alrededor de 1500 m de altitud (Szlachetko y Kolanowska, 2016). Las orquídeas pueden integrar diferentes fuentes de N a escala local.

En la Reserva Forestal Fortuna, la disponibilidad de agua y las

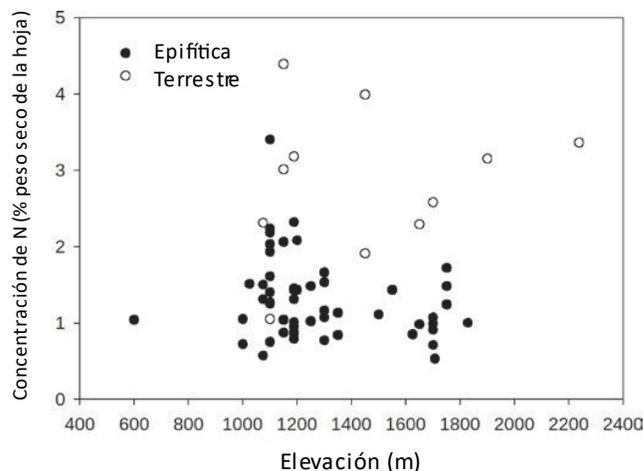


FIGURA 7.5. Contenido de nitrógeno como función de la elevación para 54 especies de orquídeas epífitas y 11 terrestres. Los círculos cerrados representan especies epífitas y los círculos abiertos representan especies terrestres.

fuentes de deposición atmosférica son probablemente los principales impulsores de las diferencias en los valores de $\delta^{15}\text{N}$, especialmente entre las formas de crecimiento epífitas y terrestres. En áreas donde el N es relativamente alto, los tejidos pueden enriquecerse con ^{15}N , pero el $\delta^{15}\text{N}$ foliar puede disminuir con el aumento de la disponibilidad de agua (Amundson et al., 2003, Vitória et al., 2018). Las especies terrestres pueden mostrar asociaciones de micorrizas que pueden afectar los valores de $\delta^{15}\text{N}$, especialmente en la etapa de plántula, y deben investigarse más a fondo. La composición isotópica de la hoja brinda información sobre las respuestas de las plantas a los cambios ambientales y puede usarse como un indicador del cambio ecológico, especialmente bajo los escenarios actuales de cambio climático (Vitória et al., 2018).

DIVERSIDAD DE ORQUÍDEAS EN LA RESERVA FORESTAL FORTUNA

La Reserva Forestal Fortuna es uno de los bosques tropicales montanos nubosos mejor conservados de América Central y alberga una diversidad de plantas excepcionalmente alta, especialmente de especies que prosperan en ambientes con alta humedad y bajos niveles de luz. El punto más alto de la reserva es el Cerro Chorcha, a 2213 m, y el punto más bajo se encuentra a 700 m. Estas diferencias en la elevación y el contraste del terreno accidentado con alta humedad constante, entrada de niebla y clima fresco crean microhábitats adecuados para el establecimiento de orquídeas. La Tabla 7.1 enumera 186 especies diferentes de orquídeas de diferentes sitios contrastantes. De estos, *Maxillaria* y *Epidendrum* son los géneros con el mayor número de especies (Figura 7.7).

Maxillaria es un género neotropical de aproximadamente 646 especies distribuidas en el continente americano desde el sur de Florida y el norte de México hacia América Central y las Antillas Menores, hasta Colombia, Brasil, Bolivia y el norte de Argentina (POWO, s.f.; Atwood y Mora de Retana, 1999; Pridgeon et al., 2009). Las especies de *Maxillaria* se pueden encontrar desde cerca del nivel del mar hasta los 3500 m de altitud (Pridgeon et al., 2009). La mayoría de las especies de *Maxillaria*



FIGURA 7.6. *Sobralia chrysostoma* Dressler. Una especie común en los bordes de los caminos en la Reserva Forestal Fortuna. Las plantas de esta especie florecen en sincronía a varios kilómetros de distancia y las flores duran solo unas pocas horas.

son epífitas. Sin embargo, en los bosques tropicales nubosos montanos, las especies de *Maxillaria* pueden mostrar patrones de crecimiento terrestre al crecer en laderas empinadas y expuestas; por ejemplo, *Maxillaria inaudita* (Figura 7.8) es una especie de bosques nubosos que

florece de enero a agosto y produce cañas agrupadas largas y alargadas con crecimiento monopodial (Atwood y Mora de Retana, 1999; Whitten y Blanco, 2011); y *Maxillaria fulgens* (Figura 7.9) es una orquídea arbustiva robusta con flores anaranjadas brillantes polinizadas por colibríes que crece en las orillas de los caminos en Fortuna (Whitten y Blanco, 2011).

El numeroso género Neotropical *Epidendrum* tiene aproximadamente 1500 especies. La mayoría de las especies de *Epidendrum* en la Reserva Forestal de Fortuna son epífitas, pero también son comunes las especies terrestres, que crecen especialmente en las laderas de las montañas (Pinheiro y Cozzolino, 2013). *Epidendrum radicans* es una especie del complejo *E. secundum* conocida por tener hábitats terrestres llenos de malezas, con raíces que brotan a lo largo de los tallos, y puede crecer en áreas abiertas expuestas y perturbadas y reproducirse vegetativamente (Bierzychudek, 1981; Hammel et al., 2003).

ENFOQUES DE CONSERVACIÓN PARA PRESERVAR LA DIVERSIDAD DE ORQUÍDEAS EN LA RESERVA FORESTAL FORTUNA

Cada vez que la investigación de las orquídeas y los hallazgos científicos informan la legislación, los programas de conservación florecen. Las especies de orquídeas están protegidas por leyes internacionales que regulan el comercio de especies a través de las fronteras, especialmente de plantas recolectadas en la naturaleza. La Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres (CITES, <https://www.cites.org>) ratificada en 1975 y firmada por más de 160 naciones en todo el mundo (incluyendo Panamá), restringe y monitorea el comercio de especies de orquídeas bajo la premisa de que las orquídeas son un producto tan deseado que, sin dicha regulación, las especies de orquídeas pueden extinguirse en el futuro. Aunque estas restricciones se aplican para regular el comercio de especies a través de las fronteras internacionales, se necesitan urgentemente esfuerzos in situ para mantener la salud de las poblaciones para conservar verdaderamente la biodiversidad de las orquídeas, especialmente en países en desarrollo con un gran número de especies. Estos esfuerzos recaen en cada país individual, y las legislaciones locales que abordan el manejo de las frágiles poblaciones de orquídeas pueden brindar vías para desarrollar soluciones a largo plazo para mantener la diversidad de orquídeas. El primer paso es establecer áreas protegidas como parques nacionales o reservas naturales dentro de cada país para evitar la destrucción del hábitat por deforestación o fragmentación. Una vez que existen áreas protegidas, ejemplos de esfuerzos dirigidos a proteger a las poblaciones de orquídeas dentro de estos sitios incluyen el otorgar subsidios para incentivar los esfuerzos de conservación en comunidades locales y promover la propagación genuina de orquídeas por parte de viveros comerciales y agencias gubernamentales, o como medios de vida alternativos para comunidades pobres situadas dentro o cerca de poblaciones de orquídeas, con el propósito de reducir la tasa de extracción de orquídeas de su hábitat natural para fines de venta. Estos esfuerzos también deberían ir acompañados de sanciones a quienes extraigan orquídeas de la naturaleza de forma ilegal sin los permisos correspondientes. Entonces, la conservación puede sostenerse primero enfocándose en inventarios para monitorear la diversidad de un área protegida como la Reserva Forestal de Fortuna, y segundo, enfocándose en especies clave individuales basadas en investigaciones que pueden

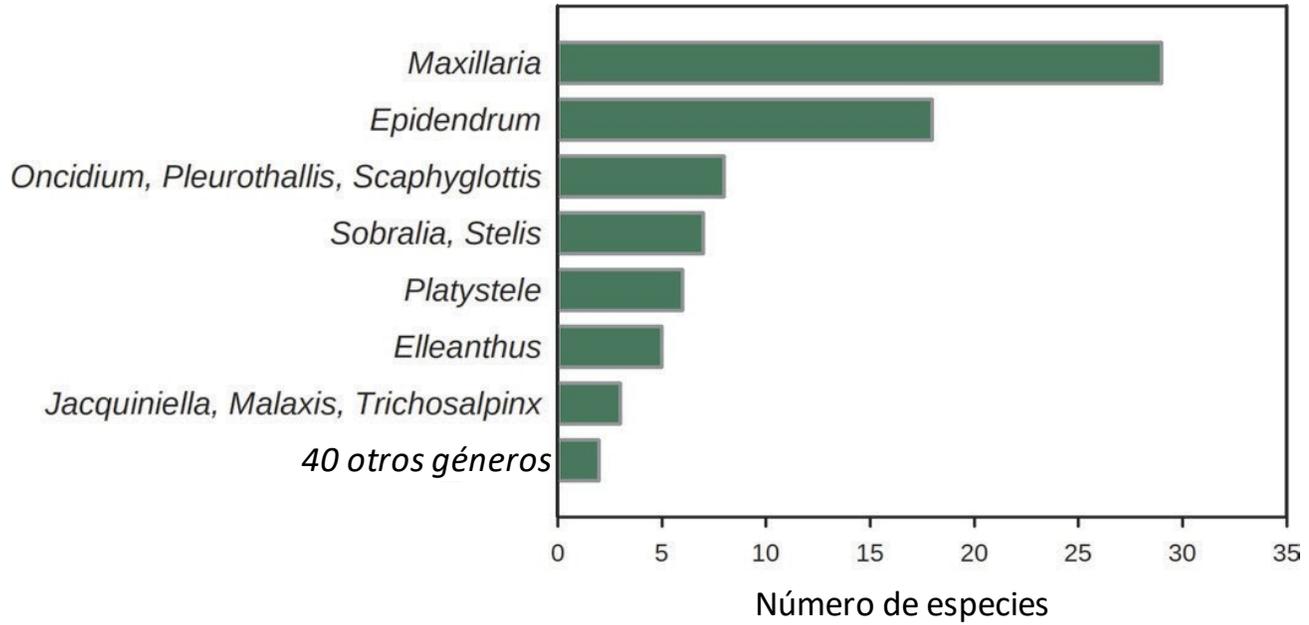


FIGURA 7.7. Los géneros de orquídeas más diversos presentes en la Reserva Forestal Fortuna. Las barras representan el número de especies por género. Los datos se generaron utilizando 187 especies a partir de muestras derivadas de especímenes de herbario recolectados en diferentes sitios dentro de la Reserva Forestal Fortuna, Panamá.



FIGURA 7.8. *Maxillaria inaudita* Rchb.f. creciendo en suelos expuestos con tallos erectos. Las inflorescencias llevan fragantes flores blancuecinas. Fotos por Gaspar Silvera.



FIGURA 7.9. *Maxillaria fulgens* (Rchb.f.) L. O. Williams creciendo a un lado de una carretera a través de la Divisoria Continental en la Reserva Forestal Fortuna. Las flores de esta especie se producen en grandes racimos brillantes y son polinizadas por colibríes.

monitorearse a largo plazo.

La conservación puede aplicar métodos informados por hallazgos científicos. Sin embargo, estas vías solo pueden funcionar si se ha realizado un inventario exhaustivo y las especies se han identificado correctamente. La taxonomía para la conservación se basa en la idea de que proporcionar una identificación precisa y describir la diversidad de orquídeas dentro de sitios particulares es una vía para hacer de la diversidad genética un foco de los esfuerzos de conservación (Schuiteman y de Vogel, 2003). Este capítulo proporciona un inventario de especies para la Reserva Forestal Fortuna que se puede utilizar para futuras investigaciones. El Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales (STRI) mantiene una pequeña instalación de investigación en la Reserva Forestal Fortuna con una colección in situ de orquídeas que sirve no solo como colección de referencia, sino también como un jardín de propagación natural dentro de una reserva forestal. Por ejemplo, las plantas de la especie terrestre en peligro de extinción *Phragmepedium longifolium* (Warsz. & Rchb.f.) Rolfe se han propagado magníficamente dentro de esta colección viva, que consta de grandes parches que pueden



FIGURA 7.10. *Phragmepedium longifolium* (Warsz. & Rchb.f.) Rolfe creciendo en las instalaciones del Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales. Fotos por Gaspar Silveira.

propagarse naturalmente y producir varios cientos de inflorescencias en una sola temporada de floración. (Figura 7.10). Esta especie es particularmente vulnerable a la extinción debido a la extracción masiva en sus hábitats naturales, por lo que ha sido incluida en el Apéndice I de CITES y en la Lista Roja de Especies Amenazadas de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) (Pupulín, 2002; Muñoz et al., 2010). *Phragmepedium longifolium* suele crecer en parches aislados cerca de ríos o zonas con mucha humedad, con tan solo unos pocos individuos por población (Muñoz et al., 2010; Muñoz y Warner, 2016). No existen datos ecológicos ni poblacionales de esta especie en Panamá. El mantenimiento de colecciones vivas en un centro de investigación proporciona una vía para estudiar la dinámica de la población o los estudios de polinización, además de un banco de germoplasma con fines de conservación. Los investigadores que trabajan en taxonomía, biología de la polinización, bioprospección e interacciones entre plantas y animales pueden usar colecciones vivas para la investigación y la prueba de hipótesis. La colección viva en la estación de investigación de STRI en Fortuna dentro de la Reserva Forestal proporciona una instantánea útil de las orquídeas que florecen en un

mes determinado y que probablemente se encontrarán en el campo. Para la investigación de orquídeas, esta colección in situ es única, muy valiosa y, a menudo, pasada por alto.

ESTUDIOS FUTUROS

Aún se necesita una evaluación integral de la diversidad de orquídeas en la Reserva Forestal de Fortuna, con un seguimiento mensual de poblaciones y tiempos de floración. La investigación sobre el papel de los hongos micorrízicos asociados con las semillas de orquídeas y su papel en la nutrición de las orquídeas y la supervivencia de las plántulas sería un área excelente para futuras investigaciones. La investigación que utiliza $\delta^{15}\text{N}$ foliar como marcador del metabolismo del N puede ser útil para caracterizar los mecanismos fisiológicos utilizados por diferentes formas de crecimiento bajo escenarios actuales de cambio climático.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a Kent Perkins, Marc Frank, Mark Whitten y Norris Williams del Herbario de la Universidad de Florida; Bruce

Holst del Jardín Botánico Marie Selby; Jim Solomon del Herbario del Jardín Botánico de Missouri; y a Mireya Correa del Herbario de la Universidad de Panamá por el acceso a las colecciones del herbario. Agradezco a Delores Lucero del Centro de Espectrometría de Masas de Relación de Isótopos (FIRMS) de la Universidad de California en Riverside y a Stefania Mambelli del Centro para Biogeoquímica de Isótopos Estables, Universidad de California en Berkeley, por su ayuda con el análisis isotópico. Gracias a Louis Santiago por sus valiosas sugerencias para mejorar este manuscrito y a Gaspar Silvera por su ayuda con la identificación de especies y por proporcionar imágenes. Este trabajo fue apoyado por la subvención DEB 1442199 de la NSF y el Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales.

APÉNDICE 7.1

Número de acceso en el herbario y sitio de recolección de 186 especies de orquídeas de la Reserva Forestal Fortuna. La nomenclatura de especies sigue la base de datos *Plants of the World* administrada por Royal Botanic Gardens, Kew. Los nombres de las especies proporcionados entre paréntesis corresponden a los nombres sinónimos dados en las hojas del herbario. Asterisco (*) = especie endémica.

Nombre de la especie	Número de colección del herbario	Sitio de recolección
<i>Acianthera glumacea</i> (Lindl.) Pridgeon & M.W.Chase (<i>Pleurothallis alexandrae</i>)	MOBOT 4273643	Chiriquí: Proyecto Hidroeléctrico Fortuna en talud boscoso lado sur del río y río arriba del campamento
<i>Acianthera sicaria</i> (Lindl.) Pridgeon & M.W.Chase	FLAS Dressler-5451	Chiriquí: Campamento Hornito, presa Fortuna, elev. 1000–1200 m
<i>Anathallis cuspidata</i> (Luer) Pridgeon & M.W.Chase (<i>Pleurothallis cuspidata</i>)	MOBOT 3326498	Chiriquí: Por sendero al Cerro Pate Macho; laderas boscosas
<i>Barbosella dolichorhiza</i> Schltr.	MOBOT 5463884	Chiriquí: Campamento Hornito, Presa Fortuna
<i>Barbosella prorepens</i> (Rchb.f.) Schltr.	MOBOT 5463907	Chiriquí: cerca de Vivero, 2–3 km al S de la Presa Fortuna; Valle de hornito
<i>Baskervilla colombiana</i> Garay	MOBOT 4273395	Chiriquí: Pendiente NW de la confluencia de los ríos Hornito y Chiriquí; bosque nuboso
<i>Brachionidium dressleri</i> Luer	MOBOT 2481263	Chiriquí: Cerro Hornitos, 40 km noroeste de Gualaca
<i>Brassia chlorops</i> Endrés & Rchb.f. (<i>Ada chlorops</i>)	FLAS Dressler-5514	Chiriquí: Campamento Hornito, presa Fortuna, elev. 1000–1200 m
<i>Brassia chlorops</i> Endrés & Rchb.f. (<i>Ada chlorops</i>)	MOBOT 4272326	Chiriquí: Cerca de la represa Fortuna en las laderas del Cerro Hornito arriba de Los Planes; laderas boscosas
<i>Brassia horichii</i> (I.Bock) M.W.Chase (<i>Mesospinidium horichii</i>)	FLAS Dressler-5350	Chiriquí: Campamento Hornito, presa Fortuna, elev. 1000–1200 m
<i>Brassia horichii</i> (I.Bock) M.W.Chase (<i>Mesospinidium horichii</i>)	MOBOT 4971080	Chiriquí: Campamento Hornito, Presa Fortuna
<i>Campylocentrum brenesii</i> Schltr.	FLAS Dressler-5458	Chiriquí: Campamento Hornito, presa Fortuna, elev. 1000–1200 m
<i>Coccineorchis bracteosa</i> (Ames & C.Schweinf.) Garay	FLAS Dressler-5395	Chiriquí: Campamento Hornito, Presa Fortuna a Cerro Fortuna, elev. 1200–1500 m

Nombre de la especie	Número de colección del herbario	Sitio de recolección
<i>Coccineorchis warszewicziana</i> Szlach., Rutk. & Mytnik	MOBOT 3659052	Chiriquí: Presa Fortuna a lo largo de Quebrada
<i>Cyclopogon plantagineus</i> Schltr.	MOBOT 3502879	Chiriquí: Cerca de la presa Fortuna a lo largo del sendero que cruza el valle de Quebrada Hornito
<i>Cyrtochiloides ochmatochila</i> (Rchb.f.) N.H.Williams & M.W.Chase (<i>Oncidium ochmatochilum</i>)	FLAS Dressler-5466	Chiriquí: Campamento Hornito, presa Fortuna, elev. 1000–1200 m
<i>Cyrtochiloides ochmatochila</i> (Rchb.f.) N.H.Williams & M.W.Chase (<i>Oncidium ochmatochilum</i>)	MOBOT 3714801	Chiriquí: Cerca de la Presa Fortuna a lo largo del sendero que cruza el río Hornito; laderas boscosas
<i>Daiotyia crassa</i> (Dressler) Dressler* (<i>Chondrorhyncha crassa</i>)	MOBOT 4622799	Chiriquí: Gualaca-Chiriquí Grande, cerca del lago Fortuna a lo largo del sendero hasta la estación meteorológica en el río Hornito saliendo del lado N de la carretera
<i>Dichaea costaricensis</i> Schltr.	MOBOT 4893570	Chiriquí: Campamento Hornito, Presa Fortuna
<i>Dichaea dressleri</i> Folsom*	MOBOT 2928645	Chiriquí: Proyecto Hidroeléctrico Fortuna a lo largo del río Chiriquí río arriba del campamento y en transición cerca del campamento
<i>Diodonopsis erinacea</i> (Rchb.f.) Pridgeon & M.W.Chase (<i>Masdevallia erinacea</i>)	MOBOT 3311771	Chiriquí: Entre la presa Fortuna y la Divisoria Continental; bosque sobre suelo blanquecino
<i>Echinosepala sempergemmata</i> (Luer) Pridgeon & M.W.Chase (<i>Myoxanthus sempergemmatum</i>)	MOBOT 2623825	Chiriquí: Camino desde la finca Linares ~1400 m hasta la cima del Cerro Hornito a 1750 m
<i>Elleanthus glaucophyllus</i> Schltr.	FLAS Dressler-6247	Chiriquí: Valle de Fortuna, S de la presa cerca de Quebrada Arena
<i>Elleanthus hymenophorus</i> (Rchb.f.) Rchb.f.	FLAS 205748	Chiriquí: Presa Fortuna, camino a la estación meteorológica del río Hornito
<i>Elleanthus jimenezii</i> (Schltr.) C.Schweinf. (<i>Epilyna jimenezii</i>)	FLAS Dressler-5341	Chiriquí: Campamento Hornito, presa Fortuna, elev. 1000–1200 m
<i>Elleanthus jimenezii</i> (Schltr.) C.Schweinf. (<i>Epilyna jimenezii</i>)	FLAS Blanco2997	Chiriquí: Gualaca, cerca del Lago Fortuna; Sendero Quebrada Alemán
<i>Elleanthus poiformis</i> Schltr.	MOBOT 5345800	Chiriquí: Valle de Fortuna, ~0.5 km N de la presa
<i>Elleanthus stolonifer</i> Barringer	FLAS Blanco2934	Chiriquí: Gualaca, cerca del Lago Fortuna
<i>Epidendrum allenii</i> L.O.Williams	MOBOT 3201936	Chiriquí: Presa Fortuna a lo largo de Quebrada Los Chornos al N del embalse
<i>Epidendrum exile</i> Ames	FLAS Dressler-sn	Chiriquí: Campamento Hornito, presa Fortuna, elev. 1000–1200 m
<i>Epidendrum exile</i> Ames	MOBOT 2937322	Chiriquí: Vertiente noroeste de la confluencia de los ríos Hornito y Chiriquí
<i>Epidendrum fortuneae</i> Hágsater & Dressler (<i>Oerstedella fortuneae</i>)*	MOBOT 2928625	Chiriquí: Proyecto Hidroeléctrico Fortuna; en el bosque nuboso en la cresta detrás del campamento
<i>Epidendrum intermixtum</i> Ames & C.Schweinf.	UPA 13388	Chiriquí: Protero de Pitty, S de la Presa Fortuna
<i>Epidendrum intermixtum</i> Ames & C.Schweinf. (<i>Oerstedella intermixta</i>)	SEL 56434	Chiriquí: Por encima de la presa Fortuna; bosque húmedo montano

(Continúa)

Nombre de la especie	Número de colección del herbario	Sitio de recolección
<i>Epidendrum jejunum</i> Rchb.f.	FLAS Dressler-sn	Chiriquí: Cerca de campamento Hornito, Presa Fortuna, elev. 1000–1200 m
<i>Epidendrum lacustre</i> Lindl.	MOBOT 3431736	Chiriquí: Cerca de Presa Fortuna a lo largo de la carretera al N del lago en la orilla de la carretera
<i>Epidendrum lacustre</i> Lindl.	MOBOT 3032062	Chiriquí: Cerca de Presa Fortuna, pendiente inferior del Cerro Fortuna; Proyecto Hidroeléctrico Fortuna; selva premontana
<i>Epidendrum muscicola</i> Schltr.	FLAS Dressler-5363	Chiriquí: Campamento Hornito, presa Fortuna, elev. 1000–1200 m
<i>Epidendrum muscicola</i> Schltr.	FLAS Dressler-5765	Chiriquí: Cerro Hornito, nor-noroeste de Gualaca, elev. 1750–2000 m
<i>Epidendrum muscicola</i> Schltr.	MOBOT 4622802	Chiriquí: Gualaca-Chiriquí Grande, cerca del lago Fortuna, a lo largo del sendero a la estación meteorológica en el río Hornito saliendo del lado N de la carretera, ~5 km al S de la estación científica.
<i>Epidendrum notabile</i> Schltr.	FLAS Dressler-5424	Chiriquí: Campamento Hornito, Presa Fortuna, elev. 1200–1500 m
<i>Epidendrum notabile</i> Schltr.	FLAS Dressler-5424	Chiriquí: Campamento Hornito, Presa Fortuna, elev. 1200–1500 m
<i>Epidendrum notabile</i> Schltr.	MOBOT 3431746	Chiriquí: Cerca de Presa Fortuna a lo largo del sendero que cruza el valle al S del lago
<i>Epidendrum odontochilum</i> Hágsater	MOBOT 4305124	Chiriquí: Cerca de Presa Fortuna a lo largo del sendero cerca del río Hornito
<i>Epidendrum paranthicum</i> Rchb.f. (<i>Epidendrum sancti-ramoni</i>)	MOBOT 2710890	Chiriquí: N de presa Fortuna en bosque frente a campamento en la otra margen del río Chiriquí
<i>Epidendrum phyllocharis</i> Rchb.f.	FLAS Dressler-5360	Chiriquí: Campamento Hornito, presa Fortuna, elev. 1000–1200 m
<i>Epidendrum platystigma</i> Rchb.f.	MOBOT 4298832	Bocas del Toro: Cresta noroeste del Cerro Pate Macho desde la cumbre hasta Finca Serrano
<i>Epidendrum pleurothalloides</i> Hágsater	MOBOT 5781117	Chiriquí: Cerca de Presa Fortuna en las laderas del Cerro Hornito arriba de Los Planes; laderas boscosas
<i>Epidendrum radicans</i> Pav. ex Lindl.	MOBOT 3432782	Chiriquí: Los Llanos cerca de Volcán. Herbazal
<i>Epidendrum sanchoi</i> Ames	FLAS Dressler-5326	Chiriquí: Campamento Hornito, presa Fortuna, elev. 1000–1200 m
<i>Epidendrum sanchoi</i> Ames	FLAS Dressler-5326	Chiriquí: Campamento Hornito, presa Fortuna, elev. 1000–1200 m
<i>Epidendrum selaginella</i> Schltr.	FLAS Dressler-5659	Chiriquí: Campamento Hornito, presa Fortuna, elev. 1000–1200 m
<i>Epidendrum talamancanum</i> (J.T.Atwood) Mora-Ret. & García Castro	MOBOT 2623817	Chiriquí: Sendero desde la finca Linares ~1400 m hasta la cima del Cerro Hornito a 1750 m. Área plana similar a un brezal, un claro con un dosel de 3 a 5 m
<i>Epidendrum turialvae</i> Rchb.f.	FLAS Dressler-5492	Chiriquí: Campamento Hornito, presa Fortuna, elev. 1000–1200 m
<i>Goodyera erosa</i> (Ames & C.Schweinf.) Ames, F.T.Hubb. & C.Schweinf.	FLAS Dressler-5701	Chiriquí: Campamento Hornito, presa Fortuna, elev. 1000–1200 m

Nombre de la especie	Número de colección del herbario	Sitio de recolección
<i>Goodyera striata</i> Rchb.f.	FLAS Dressler-5534	Chiriquí: Cerro Hornito, nor-noreste de Gualaca, elev. 1600–1700 m
<i>Habenaria repens</i> Nutt.	FLAS Dressler-6258	Chiriquí: Valle de Fortuna, S de la presa cerca de la estación STRI, elev. 1100–1200 m
<i>Jacqiniella globosa</i> (Jacq.) Schltr.	FLAS Dressler-5438	Chiriquí: Campamento Hornito, presa Fortuna, elev. 1000–1200 m
<i>Jacqiniella standleyi</i> (Ames) Dressler	FLAS Dressler-5332	Chiriquí: Campamento Hornito, presa Fortuna, elev. 1000–1200 m
<i>Jacqiniella teretifolia</i> (Sw.) Britton & P.Wilson	MOBOT 2932836	Chiriquí: Área del proyecto de la represa Fortuna, ~8 km al N del campamento principal; ladera empinada, bosque primario
<i>Kefersteinia excentrica</i> Dressler & Mora-Ret.	MOBOT 3716832	Chiriquí: Cerca de la Presa Fortuna a lo largo del sendero que cruza el río Hornito; laderas boscosas
<i>Kefersteinia lactea</i> (Rchb.f.) Schltr.	MOBOT 4893548	Chiriquí: Campamento Hornito, Presa Fortuna
<i>Kreodanthus sarcochilus</i> E.A.Christ. sp. nov. ined.	MOBOT 2908235	Bocas del Toro: Cresta noroeste del Cerro Pate Macho desde la cumbre hasta Finca Serrano
<i>Lepanthes brunnescens</i> Luer*	MOBOT 3716824	Chiriquí: Cerca de Presa Fortuna a lo largo de la carretera y en el bosque entre la carretera y el embalse
<i>Lepanthes wendlandii</i> Rchb.f.	SEL 14782	Chiriquí: Bosque enano en Cerro Hornito; sépalos anaranjados, pétalos y labelo rojos
<i>Lycaste schilleriana</i> Rchb.f.	FLAS Dressler-5390	Chiriquí: Campamento Hornito, presa Fortuna, elev. 1000–1200 m
<i>Lycaste schilleriana</i> Rchb.f.	MOBOT 2628639	Chiriquí: Área al este del campamento principal en la presa de Fortuna
<i>Macroclinium alleniorum</i> Dressler & Pupulin	FLAS Dressler-5501	Chiriquí: Campamento Hornito, presa Fortuna, elev. 1000–1200 m
<i>Malaxis excavata</i> (Lindl.) Kuntze (<i>Malaxis hastilabia</i>)	FLAS Dressler-6096	Chiriquí: Valle de Fortuna, cerca del oleoducto, al N del lago
<i>Malaxis pandurata</i> (Schltr.) Ames	MOBOT 3311774	Chiriquí: Cerca de Presa Fortuna a lo largo del sendero cerca de la estación forestal hacia el río
<i>Malaxis simillima</i> (Rchb.f.) Kuntze	MOBOT 2908231	Chiriquí: ladera sureste y cumbre del Cerro Pate Macho; sendero desde el río Palo Alto, 4 km al noreste de Boquete; bosque nuboso y bosque enano
<i>Masdevallia chasei</i> Luer	UPA 36026	Chiriquí: Por sendero al Cerro Pate Macho; laderas boscosas
<i>Masdevallia nidifica</i> Rchb.f.	MOBOT 3201961	Chiriquí: Presa Fortuna a lo largo de Quebrada Bonita al oeste de la carretera
<i>Maxillaria acervata</i> Rchb.f.	FLAS Dressler-5439	Chiriquí: Campamento Hornito, presa Fortuna, elev. 1000–1200 m
<i>Maxillaria adendrobium</i> (Rchb.f.) Dressler (<i>Ornithidium adendrobium</i>)	FLAS 212831	Bocas del Toro: Camino cruzando presa Fortuna a Chiriquí Grande, elev. 1111 m. Cultivada en huerta al lado de carretera de doña Isabel Martínez
<i>Maxillaria angustissima</i> Ames, F.T.Hubb. & C.Schweinf.*	SEL 81901	Chiriquí: Valle de Fortuna, 1 km N de la presa

(Continúa)

Nombre de la especie	Número de colección del herbario	Sitio de recolección
<i>Maxillaria angustissima</i> Ames, F.T.Hubb. & C.Schweinf.*	FLAS 212844	Bocas del Toro: Camino a través de la presa Fortuna a Chiriquí Grande
<i>Maxillaria arachnitiflora</i> Ames & C.Schweinf.	SEL 56656	Chiriquí: Por encima de la presa Fortuna; bosque húmedo montano
<i>Maxillaria bicallosa</i> (Rchb.f.) Garay	FLAS 212860	Bocas del Toro: Camino a través de la presa Fortuna a Chiriquí Grande
<i>Maxillaria biolleyi</i> (Schltr.) L.O.Williams	SEL 84898	Chiriquí: Región de la Presa Fortuna a lo largo del sendero al Cerro Hornito
<i>Maxillaria bracteata</i> (Schltr.) Ames & Correll	SEL 65933	Chiriquí: Cerca de Presa Fortuna
<i>Maxillaria calcarata</i> (Schltr.) Molinari (<i>Cryptocentrum calcaratum</i>)	MOBOT 2941738	Chiriquí: A lo largo de la carretera entre Gualaca y la presa Fortuna
<i>Maxillaria carinulata</i> Rchb.f. (<i>Maxillaria ampliflora</i>)	FLAS Dressler-5797	Chiriquí: Cerro Hornito, elev. 1800–2100 m
<i>Maxillaria chionantha</i> J.T.Atwood	FLAS 212884	Bocas del Toro: Camino a través de la presa Fortuna a Chiriquí Grande
<i>Maxillaria costaricensis</i> Schltr.	FLAS 212894	Chiriquí: Fortuna, sin localidad exacta; recolectada e importada por Katia Silvera en 2001. Simpátrica con <i>Oncidium cheiophorum</i> ; floreció bajo cultivo en la Universidad de Florida; Colección Mark Whitten #1910
<i>Maxillaria dendrobioides</i> (Schltr.) L.O.Williams	FLAS 212911	Bocas del Toro: Camino a través de la presa Fortuna a Chiriquí Grande; cultivada en el jardín al lado de la carretera de doña. Isabel Martínez
<i>Maxillaria diuturna</i> Ames & C.Schweinf.	SEL 45578	Chiriquí: Al este de Fortuna, campamento principal
<i>Maxillaria diuturna</i> Ames & C.Schweinf.	FLAS 212921	Bocas del Toro: Camino a través de la presa Fortuna a Chiriquí Grande, elev. 1111 m; cultivada en el jardín al lado de la carretera de doña Isabel Martínez
<i>Maxillaria flava</i> Ames, F.T.Hubb. & C.Schweinf. (<i>Camaridium ramonense</i>)	FLAS Dressler-5441	Chiriquí: Campamento Hornito, presa Fortuna, elev. 1000–1200 m
<i>Maxillaria fulgens</i> (Rchb.f.) L.O.Williams (<i>Ornithidium fulgens</i>)	FLAS Dressler-5452	Chiriquí: Campamento Hornito, presa Fortuna, elev. 1000–1200 m
<i>Maxillaria fulgens</i> (Rchb.f.) L.O.Williams (<i>Ornithidium fulgens</i>)	FLAS 214869	Bocas del Toro: Camino a través de la presa Fortuna a Chiriquí Grande, elev. 1111 m; cultivada en el jardín al lado de la carretera de doña Isabel Martínez
<i>Maxillaria inaequisepala</i> (C.Schweinf.) Molinari (<i>Cryptocentrum inaequisepalum</i>)	FLAS Dressler-5453	Chiriquí: Campamento Hornito, presa Fortuna, elev. 1000–1200 m
<i>Maxillaria inaudita</i> Rchb.f. (<i>Camaridium inauditum</i>)	FLAS Dressler-5586	Chiriquí: Cerro Fortuna, elev. 1400–1500 m
<i>Maxillaria inaudita</i> Rchb.f. (<i>Camaridium inauditum</i>)	FLAS Whitten-2763	Chiriquí: Camino de la presa Fortuna a Chiriquí Grande; florecida bajo cultivo
<i>Maxillaria longicolumna</i> J.T.Atwood*	MOBOT 2928592	Chiriquí: pendiente S del Cerro Pate Macho a lo largo del río Palo Alto; bosque húmedo montano
<i>Maxillaria minus</i> (Schltr.) L.O.Williams (<i>Maxillaria minor</i>)	SEL 71060	Chiriquí: Presa Fortuna a lo largo de Quebrada Arena
<i>Maxillaria monteverdensis</i> J.T.Atwood & Barboza (<i>Camaridium monteverdense</i>)	FLAS Dressler-5758	Chiriquí: Cerro Hornito, nor-noeste de Gualaca, elev. 1750–2000 m
<i>Maxillaria nutantiflora</i> Schltr. (<i>Camaridium nutantiflorum</i>)*	FLAS Dressler-5786	Chiriquí: Cerro Fortuna, elev. 1300–1400 m
<i>Maxillaria ramonensis</i> Schltr.	SEL 56446	Chiriquí: Por encima de la presa Fortuna; bosque húmedo montano

Nombre de la especie	Número de colección del herbario	Sitio de recolección
<i>Maxillaria reichenheimiana</i> Endrés & Rchb.f.	FLAS Dressler-5402	Chiriquí: Campamento Hornito, Presa Fortuna, a Cerro Fortuna, 1200–1500 m
<i>Maxillaria scalariformis</i> J.T. Atwood*	SEL 83980	Chiriquí: Gualaca-Chiriquí Grande; carretera sobre el Lago Fortuna
<i>Maxillaria standleyi</i> (Ames) Molinari (<i>Cryptocentrum standleyi</i>)	FLAS Dressler-5496	Chiriquí: Campamento Hornito, presa Fortuna, elev. 1000–1200 m
<i>Maxillaria trilobata</i> Ames & Correll	SEL 71468	Chiriquí: Presa Fortuna a lo largo de Quebrada Arena
<i>Maxillaria valerioi</i> Ames & C. Schweinf.	SEL 56324	Chiriquí: Área de la presa de Fortuna
<i>Maxillaria variabilis</i> Bateman ex Lindl.	SEL 61459	Chiriquí: Cerca de Presa Fortuna a lo largo de la carretera al N del lago
<i>Maxillaria wercklei</i> (Schltr.) L.O. Williams	FLAS 213101	Bocas del Toro: Camino a través de la presa Fortuna a Chiriquí Grande; cultivada en el jardín al lado de la carretera de doña Isabel Martínez
<i>Microchilus nigrescens</i> (Schltr.) Ormerod	FLAS Dressler-5339	Chiriquí: Campamento Hornito, Presa Fortuna
<i>Microchilus nigrescens</i> (Schltr.) Ormerod (<i>Erythrodes killipii</i>)	FLAS Dressler-5339	Chiriquí: Campamento Hornito, Presa Fortuna
<i>Miltoniopsis warszewiczii</i> (Rchb.f.) Garay & Dunst.	MOBOT 4272346	Chiriquí: Cerca de Presa Fortuna a lo largo de la carretera y en el bosque entre la carretera y el embalse
<i>Muscarella segregatifolia</i> (Ames & C. Schweinf.) Karremans (<i>Pleurothallis segregatifolia</i>)	MOBOT 2999583	Chiriquí: Quebrada Aleman, ~13 km N de Los Planes de Hornito, Proyecto Hidroeléctrico Fortuna; bosque premontano
<i>Myoxanthus trachychlamys</i> (Schltr.) Luer	SEL 15387	Chiriquí: Arriba del campamento en la represa Fortuna; flores blancas, olor a queso podrido
<i>Octomeria costaricensis</i> Schltr.	FLAS Dressler-5327	Chiriquí: Campamento Hornito, presa Fortuna, elev. 1000–1200 m
<i>Oncidium bryolophotum</i> Rchb.f.	FLAS Dressler-6054	Chiriquí: Área de Fortuna, lado N del río Chiriquí cerca de Sierpe
<i>Oncidium bryolophotum</i> Rchb.f.	MOBOT 3201963	Chiriquí: Presa Fortuna a lo largo de Quebrada Bonito al oeste de la carretera
<i>Oncidium cheirophorum</i> Rchb.f.	MOBOT 2627293	Chiriquí: Camino desde la finca Linares ~1400 m hasta la cima del Cerro Hornito a 1750 m
<i>Oncidium cheirophorum</i> Rchb.f. (<i>Oncidium exauriculatum</i>)	FLAS 213117	Bocas del Toro: Camino a través de la presa Fortuna a Chiriquí Grande; cultivada en el jardín al lado de la carretera de doña Isabel Martínez
<i>Oncidium exalatum</i> Hágsater*	MOBOT 2937525	Chiriquí: A lo largo de la carretera al sitio de la Presa Fortuna, al N de Gualaca; 36,5 km más allá del puente sobre el río Esti, 1400 m, ~19 km al N de Los Planes de Hornito, ~17 km al N del empalme al túnel
<i>Oncidium luteum</i> Rolfe	MOBOT 3393412	Chiriquí: A lo largo de la ruta propuesta de la carretera sobre la Presa Fortuna, al N del lago; laderas boscosas 1110–1150 m
<i>Oncidium macrobulbon</i> (Kraenzl.) M.W. Chase & N.H. Williams (<i>Sigmatostalix macrobulbon</i>)	MOBOT 2894583	Chiriquí: Cerca de Gualaca ~17 km de Planes de Hornito, La Fortuna sobre camino hacia presa, elev. 1200 m
<i>Oncidium nebulosum</i> Lindl. (<i>Oncidium klotzschianum</i>)	FLAS Dressler-5585	Chiriquí: Cerro Fortuna, elev. 1,400–1,500 m
<i>Oncidium schroederianum</i> (O'Brien) Garay & Stacy	MOBOT 3399704	Chiriquí: Campamento Hornito, Presa Fortuna
<i>Oncidium warszewiczii</i> Rchb.f.	FLAS Dressler-5755	Chiriquí: Cerro Hornito, nor-noreste de Gualaca, elev. 1750–2000 m

(Continúa)

Nombre de la especie	Número de colección del herbario	Sitio de recolección
<i>Oncidium warszewiczii</i> Rchb.f.	MOBOT 4272328	Chiriquí: Cerca de Presa Fortuna en las laderas del Cerro Hornito arriba de Los Planes; laderas boscosas
<i>Otoglossum chiriquense</i> (Rchb.f.) Garay & Dunst.	FLAS Dressler-5584	Chiriquí: Cerro Fortuna, elev. 1400–1500 m
<i>Otoglossum chiriquense</i> (Rchb.f.) Garay & Dunst.	MOBOT 4273416	Chiriquí: A lo largo de la carretera entre Gualaca y Chiriquí Grande, 1 km al S de la Divisoria Continental y el límite de Bocas del Toro; bosque virgen a lo largo de la carretera
<i>Pabstiella pleurothalloides</i> (Cogn.) Luer (<i>Pleurothallis pleurothalloides</i>)	MOBOT 3772357	Bocas del Toro: Por carretera entre Gualaca y Chiriquí Grande; ~9 km al N de la mitad del puente sobre el Lago Fortuna a lo largo de un banco empinado sobre la carretera
<i>Palmorchis silvicola</i> L.O.Williams	UPA 17796	Chiriquí: suroeste de campamento Hornito, subiendo a Finca Pitti, bordeando el bosque y regresando por el lado S del campamento
<i>Palmorchis trilobulata</i> L.O.Williams	FLAS Dressler-5345	Chiriquí: Campamento Hornito, presa Fortuna, elev. 1000–1200 m
<i>Palmorchis trilobulata</i> L.O.Williams	MOBOT 2628582	Chiriquí: Pendiente de la colina sobre el campamento; en la represa Fortuna
<i>Pescatoria cerina</i> (Lindl. & Paxton) Rchb.f.	FLAS Dressler-5442	Chiriquí: Campamento Hornito, presa Fortuna, elev. 1000–1200 m
<i>Phragmipedium caudatum</i> (Lindl.) Rolfe	FLAS Dressler-6048	Chiriquí: Cerca de Vivero, 2–3 km S de la Presa Fortuna, Valle de Hornito
<i>Phragmipedium warszewiczianum</i> (Rchb.f.) Schltr.	FLAS 149690	Chiriquí: La Fortuna, Chiriquí; plantas epífitas; floreció bajo cultivo; muestra, JTAtwood, Jr 782
<i>Platystele aurea</i> Garay (<i>Pleurothallis rubella</i>)	MOBOT 4273626	Chiriquí: Presa Fortuna; área boscosa
<i>Platystele caudatisepala</i> (C.Schweinf.) Garay	FLAS Dressler-5462	Chiriquí: Campamento Hornito, Presa Fortuna, elev. 1000–1200 m
<i>Platystele lancilabris</i> (Rchb.f.) Schltr.	FLAS Dressler-5413	Chiriquí: Campamento Hornito, Presa Fortuna, a Cerro Fortuna, 1200–1500 m
<i>Platystele ovalifolia</i> (H.Focke) Garay & Dunst.	FLAS Dressler-5508	Chiriquí: Campamento Hornito, Presa Fortuna, elev. 1000–1200 m
<i>Platystele oxyglossa</i> (Schltr.) Garay	MOBOT 2623594	Chiriquí: Presa Fortuna, cima de la montaña sobre el campamento al sur
<i>Platystele stenostachya</i> (Rchb.f.) Garay	FLAS Dressler-5444	Chiriquí: Campamento Hornito, presa Fortuna, elev. 1000–1200 m
<i>Platystele stenostachya</i> (Rchb.f.) Garay	SEL 79273	Chiriquí: Bosque Fortuna al lado de la carretera 59 km al N de Chiriquí; flores amarillas
<i>Pleurothallis bivalvis</i> Lindl. (<i>Pleurothallis angusta</i>)	MOBOT 3201975	Bocas del Toro: Carretera del oleoducto cerca de la Divisoria Continental, Presa Fortuna
<i>Pleurothallis bivalvis</i> Lindl. (<i>Pleurothallis antonensis</i>)	MOBOT 2937577	Chiriquí: Proyecto Hidroeléctrico La Fortuna en pendiente boscosa al lado sur del río y río arriba del campamento
<i>Pleurothallis coriacardia</i> Rchb.f.	SEL 93279	Chiriquí: Reserva Fortuna; bosque montano bajo; epífita sobre rama caída; flores de color naranja translúcido con líneas rojas
<i>Pleurothallis dentipetala</i> Rolfe ex Ames	MOBOT 4273633	Chiriquí: Área del proyecto de la represa Fortuna, pendiente noroeste de la confluencia de los ríos Hornito y Chiriquí; bosque nuboso bajo

Nombre de la especie	Número de colección del herbario	Sitio de recolección
<i>Pleurothallis eumecocaulon</i> Schltr.	MOBOT 4658642	Bocas del Toro: Epífita en bosque entre Fortuna y Chiriquí Grande, elev. 1180 m
<i>Pleurothallis palliolata</i> Ames	MOBOT 3224437	Chiriquí: Distrito Boquete, Presa Fortuna; mayormente recolectada a lo largo del arroyo en suelo de arena blanca con una capa de humus muy delgada
<i>Pleurothallis rectipetala</i> Ames & C.Schweinf.	MOBOT 2937272	Chiriquí: Cerro Hornito
<i>Pleurothallis ruscifolia</i> (Jacq.) R.Br.	MOBOT 4272349	Chiriquí: Cerca de Presa Fortuna por sendero a través del Río Hornito; laderas boscosas
<i>Pleurothallis titan</i> Luer	MOBOT 4273442	Chiriquí: Por camino entre Gualaca y presa Fortuna en Río Chiriquí, 7,9 km noroeste de Los Planes Hornito, elev. 1300 m
<i>Pleurothallopsis ujarensis</i> (Rchb.f.) Pridgeon & M.W.Chase (<i>Restrepiopsis ujarensis</i>)	SEL 15411	Chiriquí: En un gran tronco de árbol en el bosque nuboso de Cerro Hornito; flores de color verde pálido
<i>Ponthieva brenesii</i> Schltr.	MOBOT 2628583	Chiriquí: Pendiente de la colina sobre el campamento; en la Presa Fortuna
<i>Psilochilus macrophyllus</i> (Lindl.) Ames	MOBOT 3608753	Chiriquí: Presa Fortuna, cima de la montaña sobre el campamento al sur
<i>Psilochilus physurifolius</i> (Rchb.f.) Løjtnant	FLAS Dressler-5391	Chiriquí: Campamento Hornito, Presa Fortuna, a Cerro Fortuna, elev. 1200–1500 m
<i>Scaphosepalum microdactylum</i> Rolfe	FLAS Dressler-5418	Chiriquí: Campamento Hornito, Presa Fortuna, elev. 1000–1400 m
<i>Scaphyglottis amparoana</i> (Schltr.) Dressler	FLAS 213157	Bocas del Toro: Camino a través de la presa Fortuna a Chiriquí Grande; cultivada en el jardín al lado de la carretera de doña Isabel Martínez
<i>Scaphyglottis arctata</i> (Dressler) B.R.Adams	MOBOT 3311767	Chiriquí: Entre la presa Fortuna y la Divisoria Continental; bosque sobre suelo blanquecino
<i>Scaphyglottis densa</i> (Schltr.) B.R.Adams	FLAS Dressler-5788	Chiriquí: Campamento Hornito, presa Fortuna, elev. 1000–1200 m
<i>Scaphyglottis gigantea</i> Dressler	FLAS Dressler-5940	Chiriquí: Cerro Horqueta N de Boquete
<i>Scaphyglottis gigantea</i> Dressler	MOBOT 3772331	Chiriquí: Cerro Hornito, pendiente orientada al S a la que se accede desde Los Planes de Hornito
<i>Scaphyglottis modesta</i> (Rchb.f.) Schltr.	FLAS Dressler-6286	Chiriquí: Valle de Fortuna
<i>Scaphyglottis prolifera</i> (R.Br.) Cogn.	FLAS Dressler-5440	Chiriquí: Campamento Hornito, presa Fortuna, elev. 1000–1200 m
<i>Scaphyglottis prolifera</i> (R.Br.) Cogn.	FLAS Dressler-5440	Chiriquí: Campamento Hornito, presa Fortuna, elev. 1000–1200 m
<i>Scaphyglottis sessiliflora</i> B.R.Adams	MOBOT 3303748	Chiriquí: Distrito Boquete, Presa Fortuna, a lo largo del sendero que sigue la divisoria Continental; bosque nuboso
<i>Scaphyglottis sigmoidea</i> (Ames & C.Schweinf.) B.R.Adams	FLAS Dressler-5760	Chiriquí: Cerro Hornito, nor-noreste de Gualaca, elev. 1750–2000 m
<i>Scaphyglottis sigmoidea</i> (Ames & C.Schweinf.) B.R.Adams	MOBOT 5313064	Chiriquí: Cerro Hornito (Cerro Pata de Macho); borde sur de la Presa Fortuna y cuenca de la reserva, sendero de cresta que conduce a la cumbre; vegetación de bosque nuboso enano
<i>Sobralia amabilis</i> (Rchb.f.) L.O.Williams	MOBOT 4304243	Chiriquí: Presa Fortuna, al N del embalse, cresta a lo largo de la Divisoria Continental y hacia el sur desde la Quebrada de Arena

(Continúa)

Nombre de la especie	Número de colección del herbario	Sitio de recolección
<i>Sobralia candida</i> (Poepp. & Endl.) Rchb.f.	MOBOT 5345810	Bocas del Toro: Entre Fortuna y Chiriquí Grande, elev. 1000–1050 m
<i>Sobralia carazoi</i> C.H.Lank. & Ames	MOBOT 4649925	Chiriquí: Área de la Presa Fortuna; Fortuna-Chiriquí Grande, ~1 km; noroeste del centro de la presa
<i>Sobralia chrysostoma</i> Dressler	MOBOT 5170269	Bocas del Toro: N de la Divisoria Continental camino a Chiriquí Grande
<i>Sobralia kerryae</i> Dressler	MOBOT 5345793	Bocas del Toro: Entre Fortuna y Chiriquí Grande, elev. 850 m
<i>Sobralia leucoantha</i> Rchb.f.	FLAS Dressler-5494	Chiriquí: Campamento Hornito, presa Fortuna, elev. 1000–1200 m
<i>Sobralia undatocarinata</i> C.Schweinf.	FLAS 204924	Chiriquí: Presa Fortuna, al N del embalse, cresta a lo largo de la Divisoria Continental y hacia el S desde Quebrada de Arena
<i>Sobralia undatocarinata</i> C.Schweinf.	MOBOT 4951499	Chiriquí: Presa Fortuna, al N del embalse, cresta a lo largo de la Divisoria Continental y hacia el S desde Quebrada de Arena
<i>Specklinia colombiana</i> (Garay) Pridgeon & M.W.Chase (<i>Acostaea costaricensis</i>)	FLAS Dressler-5370	Chiriquí: Campamento Hornito, presa Fortuna, elev. 1000–1200 m
<i>Stelis despectans</i> Schltr.	MOBOT 2623608	Chiriquí: Presa Fortuna, cima de la montaña sobre el campamento hacia el sur
<i>Stelis gigantea</i> Pridgeon & M.W.Chase (<i>Pleurothallis powellii</i>)	MOBOT 3432755	Chiriquí: Cerca de Presa Fortuna; laderas boscosas a lo largo de la cresta en el límite sur de la cuenca
<i>Stelis microchila</i> Schltr.	MOBOT 4274940	Chiriquí: Cerca de La Sierpe, ~0.5 km al N de Río Chiriquí, Proyecto Hidroeléctrico Fortuna
<i>Stelis pilosa</i> Pridgeon & M.W.Chase (<i>Pleurothallis amparanum</i>)	MOBOT 2928621	Chiriquí: Cerro Hornitos
<i>Stelis segoviensis</i> (Rchb.f.) Pridgeon & M.W.Chase	FLAS Dressler-5507	Chiriquí: Campamento Hornito, Presa Fortuna, elev. 1000–1200 m
<i>Stelis storkii</i> Ames	MOBOT 4274953	Chiriquí: Distrito de Boquete, Presa Fortuna, Divisoria Continental; bosque nuboso
<i>Stelis superbiens</i> Lindl. (<i>Stelis leucopogon</i>)	MOBOT 2928671	Chiriquí: Por carretera entre Gualaca y Presa Fortuna, al N de Gualaca sobre el río Chiriquí; ~28 km más allá del puente sobre el río Esti; 11,5 km más allá de Los Planes de Hornito
<i>Stellamaris pergrata</i> (Ames) Mel.Fernández & Bogarín (<i>Trichosalpinx pergrata</i>)	MOBOT 2623595	Chiriquí: Presa Fortuna, cima de la montaña sobre el campamento hacia el sur
<i>Stenorrhynchos speciosum</i> (Jacq.) Rich.	MOBOT 3032040	Chiriquí: Cerca de Los Planes de Hornito por el camino a la presa Fortuna; al N de Gualaca en el Río Chiriquí, 2–3 km al este de Finca Linares; colinas altas
<i>Systeloglossum panamense</i> Dressler & N.H.Williams*	MOBOT 4971081	Chiriquí: Campamento Hornito, Presa Fortuna, hacia Cerro Fortuna, 1200–1500 m
<i>Trichosalpinx arbuscula</i> (Lindl.) Luer	MOBOT 2637405	Chiriquí: Proyecto Hidroeléctrico Fortuna; a lo largo del río Chiriquí río arriba del campamento y en la transición cerca del campamento
<i>Trichosalpinx ciliaris</i> (Lindl.) Luer	SEL 18356	Chiriquí: En el bosque nuboso enano en Cerro Hornito; flores moradas
<i>Trichosalpinx dura</i> (Lindl.) Luer (<i>Pleurothallis foliata</i>)	MOBOT 3131353	Chiriquí: Pendiente noroeste de la confluencia de los ríos Hornito y Chiriquí; bosque nuboso

REFERENCIAS

- Alghamdi, S. A. 2019. Influence of Mycorrhizal Fungi on Seed Germination and Growth in Terrestrial and Epiphytic Orchids. *Journal of Biological Sciences*, 26:495-502. <https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2017.10.021>
- Amundson, R., A. T. Austin, E. A. G. Schuur, K. Yoo, V. Matzek, C. Kendall, A. Uebersax, D. Brenner, y W. T. Baisden. 2003. Global Patterns of the Isotopic Composition of Soil and Plant Nitrogen. *Global Biogeochemical Cycles*, 17:1-10. <https://doi.org/10.1029/2002GB001903>
- Atwood, J. T., y D. E. Mora de Retana. 1999. Family #39 Orchidaceae: Tribe Maxillarieae: Subtribes Maxillariinae and Oncidiinae. *Fieldiana*, 40:1-182.
- Bender, M. M. 1971. Variations in the $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ Ratios of Plants in Relation to the Pathway of Photosynthetic Carbon Dioxide Fixation. *Phytochemistry*, 10:1239-1244. [https://doi.org/10.1016/S0031-9422\(00\)84324-1](https://doi.org/10.1016/S0031-9422(00)84324-1)
- Bender, M. M., I. Rouhani, H. M. Vines, y C. C. Black. 1973. $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ Ratio Changes in Crassulacean Acid Metabolism Plants. *Plant Physiology*, 52:427-430. <https://doi.org/10.1104/pp.52.5.427>
- Bierzuchudek, P. 1981. *Asclepias*, *Lantana*, and *Epidendrum*: A Floral Mimicry Complex? *Biotropica*, 13:54-58. <https://doi.org/10.2307/2388070>
- Bogarín, D., F. Pupulín, C. Arrocha, y J. Warner. 2013. Orchids without Borders: Studying the Hotspot of Costa Rica and Panama. *Lankesteriana*, 13:13-26. <https://doi.org/10.15517/lank.v0i0.11529>
- Bogarín, D., Z. Serracín, Z. Samudio, R. Rincón, y F. Pupulín. 2014. An Updated Checklist of the Orchidaceae of Panama. *Lankesteriana*, 14:135-364. <https://doi.org/10.15517/lank.v14i3.17958>
- Dalling, J. W., C. M. Prada, K. D. Heineman, K. M. Andersen, A. Morris, J. Pardo, E. Hollenbeck, P. Caballero, C. Espinosa, E. García, y B. L. Turner. 2021. Introduction to the Fortuna Forest Reserve: Soil and Climate Effects on the Tree Communities of a Premontane Tropical Forest. En *The Fortuna Forest Reserve, Panama: Interacting Effects of Climate and Soils on the Biota of Wet Premontane Tropical Forest*, ed. J. W. Dalling and B. L. Turner, pp. 1-33. Smithsonian Contributions to Botany, No. 112. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Scholarly Press.
- Givnish, T. J., D. Spalink, M. Ames, S. P. Lyon, S. J. Hunter, A. Zuluaga, W. J. D. Iles, M. A. Clements, M. T. K. Arroyo, J. Leebens-Mack, L. Endara, R. Kriebel, K. M. Neubig, W. M. Whitten, N. H. Williams, y K. M. Cameron. 2015. Orchid Phylogenomics and Multiple Drivers of Their Extraordinary Diversification. *Proceedings Biological Sciences*, 282:1-10. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.1553>
- Gómez González, D. C., C. Rodríguez Quiel, G. Zotz, y M. Y. Bader. 2017. Species Richness and Biomass of Epiphytic Vegetation in a Tropical Montane Forest in Western Panama. *Tropical Conservation Science*, 10:1-17. <https://doi.org/10.1177/1940082917698468>
- Gradstein, S. R. 2008. Epiphytes of Tropical Montane Forests: Impact of Deforestation and Climate Change. En *Tropical Mountain Forest: Patterns and Processes in a Biodiversity Hotspot*, ed. S. R. Gradstein, J. Homeier, y D. Gansert, pp. 51-65. Biodiversity and Ecology Series. Göttingen, Alemania: Universitätsverlag Göttingen.
- Gravendeel, B., A. Smithson, F. J. W. Slik, y A. Schuitman. 2004. Epiphytism and Pollinator Specialization: Drivers for Orchid Diversity? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 359:1523-1535. <https://doi.org/10.1098/rstb.2004.1529>
- Hammel, B. E., M. H. Grayum, C. Herrera, y N. Zamora. 2003. *Manual de Plantas de Costa Rica. Volumen III. Monocotiledóneas (Orchidaceae-Zingiberaceae)* [Costa Rica plants manual. Vol. 3. Monocots (Orchidaceae-Zingiberaceae)]. St. Louis: Missouri Botanical Garden Press.
- Hietz, P., W. Wanek, y M. Popp. 1999. Stable Isotopic Composition of Carbon and Nitrogen and Nitrogen Content in Vascular Epiphytes along an Altitudinal Transect. *Plant, Cell, & Environment*, 22:1435-1443. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.1999.00502.x>
- Hietz, P., W. Wanek, R. Wania, y N. M. Nadkarni. 2002. Nitrogen-15 Natural Abundance in a Montane Cloud Forest Canopy as an Indicator of Nitrogen Cycling and Epiphyte Nutrition. *Oecologia*, 131:350-355. <https://doi.org/10.1007/s00442-002-0896-6>
- Högberg, P. 1997. ^{15}N Natural Abundance in Soil-Plant Systems. *New Phytologist*, 137:179-203. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1997.00808.x>
- Kessler, M., y J. Kluge. 2008. Diversity and Endemism in Tropical Montane Forests: From Patterns to Processes. En *Tropical Mountain Forest: Patterns and Processes in a Biodiversity Hotspot*, ed. S. R. Gradstein, J. Homeier, y D. Gansert, pp. 35-50. Biodiversity and Ecology Series. Göttingen, Alemania: Universitätsverlag Göttingen.
- Körner, Ch. 1989. The Nutritional Status of Plants from High Altitudes. *Oecologia*, 81:379-391. <https://doi.org/10.1007/BF00377088>
- McPherson, G., M. Merello, y M. Fica. 2010. A Checklist of the Fortuna Dam Region, Chiriquí/Bocas Del Toro, Panama. <http://www.mobot.org/MOBOT/Research/fortuna.shtml>
- Muñoz, M., y J. Warner. 2016. Distribución de Poblaciones Silvestres y Descripción del Hábitat de *Phragmipedium* en Costa Rica [Distribution of wild populations and description of the *Phragmipedium* habitat in Costa Rica]. *Lankesteriana*, 7:66-70. <https://doi.org/10.15517/lank.v7i1-2.18442>
- Muñoz, M., J. Warner, y F. J. Albertazzi. 2010. Genetic Diversity Analysis of the Endangered Slipper Orchid *Phragmipedium longifolium* in Costa Rica. *Plant Systematics and Evolution*, 290:217-223. <https://doi.org/10.1007/s00606-010-0362-6>
- Muthukumar, T., y M. Shenbagam. 2017. Vegetative Anatomical Adaptations of *Epidendrum radicans* (Epidendroideae, Orchidaceae) to Epiphytic Conditions of Growth. *Modern Phytomorphology*, 11:117-130.
- Osmond, C. B., W. G. Allaway, B. G. Sutton, J. H. Troughton, O. Queiroz, L. Ulrich, y K. Winter. 1973. Carbon Isotope Discrimination in Photosynthesis of CAM Plants. *Nature*, 246:41-42. <https://doi.org/10.1038/246041a0>
- Pinheiro, F., y S. Cozzolino. 2013. *Epidendrum* (Orchidaceae) as a Model System for Ecological and Evolutionary Studies in the Neotropics. *Taxon*, 62:77-88. <https://doi.org/10.1002/tax.621007>
- Plants of the World Online (POWO). n.d. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. Consultado el 6 de septiembre de 2019. <http://plantsoftheworldonline.org>
- Pridgeon, A. M., P. J. Cribb, M. W. Chase, y F. N. Rasmussen. 2009. *Genera Orchidacearum Volume 5: Epidendroideae (Part II)*. New York: Oxford University Press.
- Pupulín, F. 2002. Catálogo Revisado y Anotado de las Orchidaceae de Costa Rica. *Lankesteriana*, 4:1-88.
- Santiago, L. S., K. Silvera, J. L. Andrade, y T. E. Dawson. 2005. El Uso de Isótopos Estables en Biología Tropical. *Interciencia*, 30:536-542.
- Schuitman, A., y E. de Vogel. 2003. Taxonomy for Conservation. En *Orchid Conservation*, ed. K. W. Dixon, S. P. Kell, R. L. Barrett, y P. J. Cribb, pp. 55-68. Kota Kinabalu, Sabah: Natural History Publications.
- Silvera, K., y E. Lasso. 2016. Ecophysiology and Crassulacean Acid Metabolism of Tropical Epiphytes. En *Tropical Tree Physiology: Adaptations and Responses in a Changing Environment, Tree Physiology*, ed. G. Goldstein and L. S. Santiago, pp. 25-43. Cham, Suiza: Springer International.
- Silvera, K., L. S. Santiago, y K. Winter. 2005. Distribution of Crassulacean Acid Metabolism in Orchids of Panama: Evidence of Selection for Weak and Strong Modes. *Functional Plant Biology*, 32:397-407. <https://doi.org/10.1071/FP04179>
- Silvera, K., L. S. Santiago, J. C. Cushman, y K. Winter. 2009. Crassulacean Acid Metabolism and Epiphytism Linked to Adaptive Radiations in the Orchidaceae. *Plant Physiology*, 149:1838-1847. <https://doi.org/10.1104/pp.108.132555>
- Silvera, K., L. S. Santiago, J. C. Cushman, y K. Winter. 2010. The Incidence of Crassulacean Acid Metabolism in Orchidaceae Derived from Carbon Isotope Ratios: A Checklist of the Flora of Panama and Costa Rica. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 163:194-222. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2010.01058.x>
- Stewart, G. R., S. Schmidt, L. L. Handley, M. H. Turnbull, P. D. Erskine, y C. A. Joly. 1995. ^{15}N Natural Abundance of Vascular Rainforest Epiphytes: Implications for Nitrogen Source and Acquisition. *Plant, Cell & Environment*, 18:85-90. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1995.tb00547.x>
- Szlachetko, D. L., y M. Kolanowska. 2016. Notes on the Genus *Epilyna* (Orchidaceae), with the Description of Four New Species. *Annales Botanici Fennici*, 53:15-20. <https://doi.org/10.5735/085.053.0203>
- Tanner, E. V. J., P. M. Vitousek, y E. Cuevas. 1998. Experimental Investigation of Nutrient Limitation of Forest Growth on Wet Tropical Mountains. *Ecology*, 79:10-22. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1998\)079\[0010:EIONLO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1998)079[0010:EIONLO]2.0.CO;2)
- Vitória, A. P., E. Ávila-Lovera, T. de Oliveira Vieira, A. P. L. do Couto-Santos, T. J. Pereira, L. S. Funch, L. Freitas, L. A. P. de Miranda, P. J. F. P. Rodrigues, C. E. Rezende, y L. S. Santiago. 2018. Isotopic Composition of Leaf Carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and Nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) of Deciduous and Evergreen Understorey Trees in Two Tropical Brazilian Atlantic Forests. *Journal of Tropical Ecology*, 34:145-156. <https://doi.org/10.1017/S0266467418000093>
- Vitousek, P. M. 1984. Litterfall, Nutrient Cycling, and Nutrient Limitation in Tropical Forests. *Ecology*, 65:285-298. <https://doi.org/10.2307/1939481>
- Wegner, C., M. Wunderlich, M. Kessler, y M. Schawe. 2003. Foliar C:N Ratio of Ferns along an Andean Elevational Gradient. *Biotropica*, 35:486-490. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2003.tb00605.x>
- Whitten, W. M., y M. Blanco. 2011. Defining Generic Limits in *Maxillaria*. *Orchids*, 80:104-113.

