

Descripción taxonómica y funcional de un ensamblaje de epífitas vasculares en la Cordillera Occidental Colombiana

Taxonomic and functional description of an assemblage of vascular epiphytes in the Western Colombian Andes

Leidy Laura Arias Martínez ^{1*}, Juan Camilo González ², Alejandro Zuluaga Tróchez ³

- Recibido: 11/Ene/2023
- Aceptado: 09/Nov/2023
- Publicación en línea: 05/Dic/2023

Citación: Arias LL, González JC, Zuluaga A. 2024. Descripción taxonómica y funcional de un ensamblaje de epífitas vasculares en la Cordillera Occidental Colombiana. *Caldasia* 46(2):433-445. doi: <https://doi.org/10.15446/caldasia.v46n2.106005>

RESUMEN

Las epífitas vasculares son componentes taxonómicos y funcionales relevantes en los ecosistemas húmedos, por lo que explorar su diversidad cobra relevancia en los bosques montanos del Valle del Cauca, donde se considera que existe submuestreo de estas plantas. Con el objetivo de caracterizar la diversidad taxonómica y funcional del ensamblaje de epífitas vasculares de un bosque muy húmedo montano bajo, se colectaron y censaron las especies de epífitas vasculares. Se estimó la composición, riqueza y diversidad taxonómica; y se caracterizó funcionalmente el ensamblaje empleando como rasgos funcionales el tipo de hábito, clonalidad, tipo de metabolismo, toma de nutrientes, y síndrome de dispersión; y estimando la riqueza funcional (FRic), la uniformidad funcional (FEve) y la divergencia funcional (FDiv). Se registraron 210 especies, en 26 familias, siendo Orchidaceae la de mayor riqueza. El ensamblaje se caracterizó por la prevalencia de epífitas verdaderas, presencia de estructuras de clonación, presencia de rasgos que facilitan la toma de nutrientes, y por la dominancia del metabolismo C₃. Se obtuvo un FRic de 0,52, un FEve de 0,57, y un FDiv de 0,74. Los resultados nutren el conocimiento de las especies de epífitas vasculares de los ecosistemas andinos y permitieron postular dinámicas de ocupación, que pueden contribuir en la comprensión integral de la ecología de estas plantas en los bosques húmedos montanos.

Palabras clave: Bosques húmedos, composición funcional, composición taxonómica, diversidad taxonómica, diversidad funcional.

^{1*} Universidad del Valle, Cl. 13 #100-00, Cali, Colombia. arias.leidy@correounivalle.edu.co

² Investigador Independiente.

³ Universidad del Valle, Cl. 13 #100-00, Cali, Colombia.

* Autor para correspondencia.



ABSTRACT

Vascular epiphytes are a relevant taxonomic and functional component in wet ecosystems, which is why the epiphyte diversity is important in Valle del Cauca montane forests, where it is considered that there is subsampling of these plants. To characterize the taxonomic and functional diversity of a vascular epiphytes assemblage in a lower montane wet forest; the species of vascular epiphytes were collected and counted. We estimated the composition, richness, and taxonomic diversity; and the assembly was characterized functionally by using as functional traits the habit of life, clonality, metabolic type, spinescence, nutrient taking, dispersal syndrome; and we estimated functional richness (FRic), functional evenness (FEve), and functional divergence (Fdiv). We recorded 210 species, in 26 families: with Orchidaceae as the richest family. The assembly was characterized by the prevalence of true epiphyte, presence of structure of clonality, presence of traits for nutrient taking, and dominance of C3 metabolism. We recorded an FRic of 0.52, an FEve of 0.57, and a FDiv of 0.74. The results complement the knowledge of the vascular epiphyte species of the Andean ecosystems and allow us to postulate occupation dynamics, which can contribute to the comprehensive understanding of the ecology of these plants in montane humid forests.

Keywords: Wet forest, functional composition, taxonomic composition, taxonomic diversity, functional diversity.

INTRODUCCIÓN

Las epífitas, según la circunscripción de Zotz *et al.* (2021a), son un grupo que abarca cerca de 31 mil especies y son un componente botánico importante, representando cerca del 10 % del total de las plantas vasculares. De manera desproporcionada, el Neotrópico contribuye con la más alta diversidad de especies a nivel global (Taylor *et al.* 2022), siendo Colombia, con 5520 especies, junto con Ecuador, Costa Rica, y Panamá, los países con mayor riqueza de especies (Taylor *et al.* 2022). La alta riqueza de epífitas vasculares en estas regiones se ha asociado principalmente a los ecosistemas con alta disponibilidad de humedad atmosférica (Gotsch *et al.* 2016, Karger *et al.* 2021), en los que localmente, las epífitas vasculares pueden representar desde el 17,5 % hasta el 50 % de las especies vasculares (Kelly *et al.* 2004, Cascante-Marín y Nivia-Ruíz 2013). Adicional a esta alta representatividad taxonómica, las epífitas vasculares son consideradas indicadores ambientales dado su susceptibilidad a cambios ambientales (Bartels y Chen 2012, Rosbotham 2014). También, desde el enfoque funcional de la diversidad, se ha mostrado que los ensamblajes de epífitas vasculares cumplen diferentes roles dentro de los ecosistemas, desde interacciones biológicas puntuales, como los tanques de las bromelias que funcionan como refugios para la fauna, o como las relaciones

estrechas de polinización presentes en algunas orquídeas (Zotz 2016); hasta generar impacto comunitario en aspectos microclimáticos, como la temperatura y la evapotranspiración (Freiberg 2001, Stuntz *et al.* 2002), en el ciclo de nutrientes, el hidrológico y el energético (Holwerda *et al.* 2013, Zotz, 2016).

La pérdida de los ecosistemas colombianos a causa de la deforestación ha aumentado desde 1990 (IDEAM 2017), y sumado a la presión colonizadora, particularmente en ecosistemas andinos montañosos (Velasco-Linares y Vargas 2008), ha generado debilitamiento de los ecosistemas andinos y ha conllevado a la pérdida de biodiversidad (Cuesta *et al.* 2012). Este impacto ha provocado la disminución de la densidad y la riqueza florística (Velasco-Linares y Vargas 2008), afectando particularmente a las epífitas, lo cual expone la necesidad de continuar la exploración de la diversidad de estas plantas en los ecosistemas andinos colombianos, con el fin proporcionar información valiosa para el manejo del uso del suelo en pro de la conservación. El estudio de las epífitas vasculares en los Andes colombianos, se ha abordado principalmente desde la diversidad taxonómica (Wolf 1993, Higuera y Wolf 2010, Ruiz-Vega *et al.* 2015, Benavides *et al.* 2017) y más recientemente, desde la exploración funcional de los ensamblajes (Agudelo *et al.* 2019).

En comparación con otros grupos de plantas, las epífitas vasculares presentan menos estudios enfocados en reconocer su diversidad taxonómica y funcional, particularmente, se ha mostrado que para los bosques montanos del Valle del Cauca hay un submuestreo de estas plantas (Mendietta-Leiva et al. 2020). Es así, que dada la alta representatividad en términos taxonómicos que pueden tener en este tipo de ecosistemas, y su relación con los mismos, es pertinente continuar la exploración de los diferentes aspectos de la diversidad de este grupo de plantas. Este estudio tuvo como objetivo caracterizar la composición y diversidad taxonómica y la composición y diversidad funcional de un ensamblaje de epífitas vasculares en un bosque muy húmedo montano bajo de la Cordillera Occidental colombiana.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

La reserva natural de la sociedad civil Cerro El Inglés se ubica en el paraje Las Amarillas, vereda El Brillante, corregimiento Boquerón en el municipio de El Cairo, Valle del Cauca, a 4°45' Norte y 76°17' Oeste (Fig. 1). Esta reserva hace parte en la Serranía de los Paraguas (corredor Tatáma-Paraguas), una región montañosa ubicada en el centro de la Cordillera Occidental colombiana entre los hotspots de diversidad de los Andes Tropicales y el Chocó Biogeográfico. La reserva comprende cerca de 756 hectáreas protegidas, que corresponden principalmente a una zona de vida de bosque muy húmedo montano bajo, con periodos cortos de verano y neblina y humedad la mayor parte del año. La elevación máxima es de 2400 m s.n.m y la mínima de 1800; la temperatura media anual es de 17,8 °C y la precipitación es de 2476 mm.

Muestreo

La colecta se realizó durante los meses de febrero y agosto de 2021. Se siguió el proceso de muestreo SVERA (Wolf et al. 2009) con modificaciones. Se muestrearon 35 árboles (hospederos), distribuidos en seis categorías: diez árboles con DAP > 30 cm; cinco con DAP entre 5-10 cm; cinco con DAP entre 10,1-15 cm; cinco con DAP entre 15,1-20 cm; cinco con DAP entre 20,1-25 cm; y cinco con DAP entre 25,1-30 cm. A diferencia de Wolf et al. (2009), se seleccionó como primer árbol uno con DAP > 30 cm y con alta representatividad de epífitas. De este, se colectaron individuos de las diferentes especies de plantas vasculares. Siguiendo el mecanismo del vecino más cercano y aleatorizando la categoría de DAP, se escogió el segundo ár-

bol; del cual se realizó el proceso de colecta. Este proceso de escoger y muestrear se repitió hasta completar los 35 árboles. Para cada árbol se estimó su altura, el DAP, las coordenadas geográficas, y se registró la distancia y orientación con respecto al árbol muestreado anteriormente, a diferencia de Wolf et al. (2009) no se registró el número de ramificaciones debido a la dificultades generadas por las complejidad de las arquitecturas de los hospederos, y a la sobreposición entre ramas de árboles vecinos.

Con las colecciones de los primeros árboles, se identificaron morfotipos con los que fue posible contabilizar la cantidad de individuos presentes en cada árbol, evitando así la sobre colecta. La determinación de individuos en las plantas cuyos crecimientos imposibilitaban la fácil separación espacial entre posibles conespecíficos, se contabilizaron siguiendo la determinación de individuo de Sanford (1968): “dense stands”. Esta determinación fue necesaria particularmente en algunas orquídeas, en piperáceas, y en algunos helechos. La dificultad práctica de estimar inclusive un “dense stands” en Hymenophyllaceae, hizo necesario excluir esta familia de los análisis basados en las abundancias, esta exclusión se realizó también para el género *Elaphoglossum* Schott ex J. Sm., dada la dificultad de diferenciar morfotipos en campo. En este estudio no fueron incluidos los individuos en etapas tempranas de desarrollo, debido a la alta dificultad en la determinación taxonómica.

La colecta se realizó manualmente con tijeras y corta-ramas. Para los árboles más altos, y en los que se presentaron condiciones seguras, como tronco y ramas gruesas, se empleó equipo de escalada y personal capacitado para la colecta. Para los árboles restantes, más bajos y/o delgados, la colecta se realizó manualmente con tijeras y corta-ramas. El inventario se realizó por medio de binoculares y por conteo directo en los árboles que se escalaron. Las muestras se procesaron y almacenaron en el herbario CUVC Luis Sigifredo Espinal-Tascón de la Universidad del Valle, donde se depositaron los ejemplares fértiles. La identificación de especies se realizó empleando claves taxonómicas, bases en línea como la del Herbario Nacional Colombiano (COL), el herbario del Jardín Botánico de Missouri (MOBOT), o el New York Botanical Garden (NY) y por medio de consultas a especialistas.

Análisis taxonómico

La riqueza se determinó como el número total de especies, incluyendo aquellas plantas determinadas únicamente a

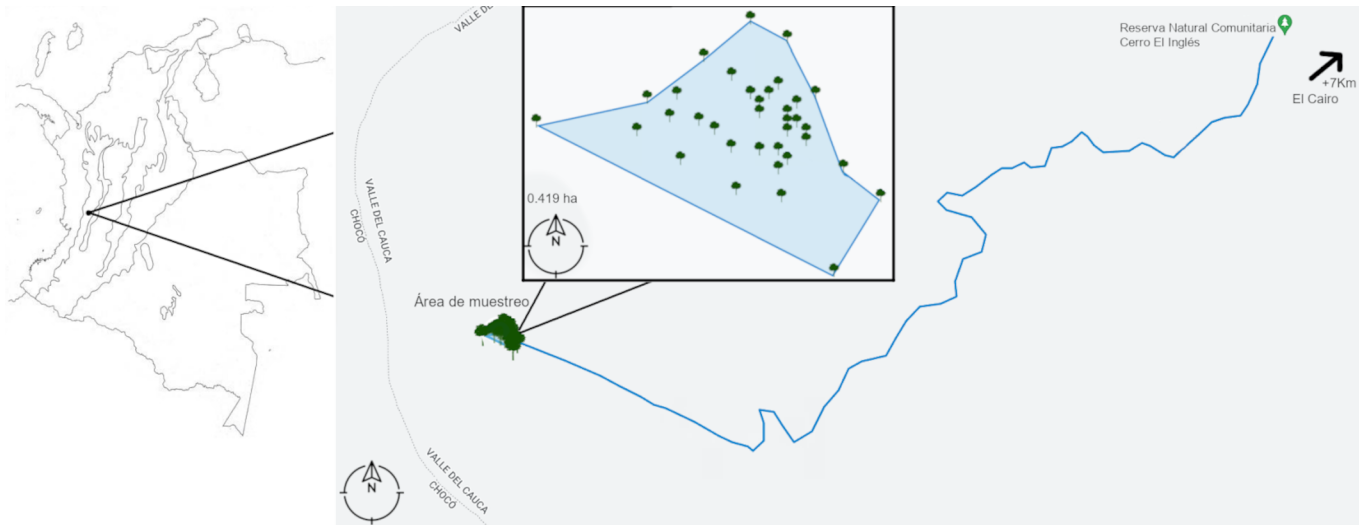


Figura 1. Ubicación y detalle del área de estudio.

género o familia y con una morfoespecie identificable. La diversidad se estimó usando los índices de diversidad de Simpson y Shannon-Wiener del paquete *Biodiversity* en R (Kindt y Coe 2005), empleando cada árbol como unidad de muestreo.

Análisis funcional

Los rasgos funcionales empleados fueron seleccionados de la lista de Perez-Harguindeguy *et al.* (2013) en la cual se proponen diferentes rasgos de las plantas que se relacionan con su desarrollo y pueden predecir la influencia de las especies en los procesos ecosistémicos. Se evaluaron para cada especie y se omitió la variabilidad intraespecífica en los análisis demográficos, específicamente en la estimación de los índices de diversidad funcional. Para cada especie, se evaluó la forma de vida, incluyendo las epífitas vasculares suscritas por Zotz (2013) que incluye las epífitas verdaderas y las hemiepífitas; también se consideraron las trepadoras nómadas (suscritas por Zotz 2013) como parte del ensamblaje de epífitas, refiriéndonos a las mismas de ahora en adelante como hemiepífitas secundarias (suscritas por Benzing 1990). La forma de vida se asignó revisando la lista actualizada de Zotz *et al.* (2021a), descripciones originales, observaciones en campo y la opinión de expertos en determinadas familias.

La clonalidad, entendida como la capacidad de reproducirse o regenerarse vegetativamente formando individuos nuevos o expandiéndose horizontalmente gracias a diversas estructuras, como rizomas o estolones (Perez-Harguindeguy *et al.* 2013), se abordó como la presencia o

ausencia de dichas estructuras; se determinó la presencia de estas estructuras en cada especie empleando bases de datos como *Sciencedirect*, o *Google scholar*, y observando los individuos colectados. Se usó bases de datos como *Sciencedirect*, o *Google scholar*, para reconocer la presencia de rasgos asociados a la estrategia de toma de nutrientes en cada especie, como la asociación con bacterias fijadoras de nitrógeno, micorrizas arbusculares (MA), endófitos tabicados oscuros (ETO), micorrizas ericoides, micorrizas orquidoides, o tanques. Empleando bibliografía diversa, se evaluó el modo de dispersión en cada especie (anemocoria, endozoocoria, exozoocoria, mirmecocoria, hidrocoria y balisticoria). Finalmente, se registró el tipo de metabolismo en cada especie empleando bases de datos como *Sciencedirect*, o *Google scholar*. Cuando los rasgos abordados desde las bases de datos, carecían de información para la especie, se empleó la aproximación de conespecíficos y revisiones para el género o la familia. Estos rasgos fueron seleccionados dada su relación con la historia de vida (forma de vida o hábito), por su posible relevancia en el hábito epífita (estrategias de toma de nutrientes y clonalidad), y por su relación con factores abióticos y bióticos (síndrome de dispersión y metabolismo); también se tuvo como consideración la disponibilidad de bibliografía de cada uno de los rasgos.

Empleando una matriz final de especies por rasgos funcionales (cinco por especie) y una matriz de la abundancia de las especies por unidad de muestreo, se estimó la riqueza funcional (FRic), que expresa el volumen del espacio funcional ocupado por la comunidad; la uniformidad fun-

cional (FEve), que describe la equidad de distribución de rasgos en el espacio funcional; y la divergencia (FDiv), que expresa la distancia de las frecuencias de especies desde el centro del espacio funcional (Mason *et al.* 2005, Villéger *et al.* 2008). Estos índices se estimaron empleando el paquete *mFD* en R (Magneville *et al.* 2022).

RESULTADOS

Descripción taxonómica

La curva de especies estimadas por unidad de muestreo (Fig. 2) refleja que la cantidad de hospederos muestreados permitió acercarse a la riqueza esperada de especies.

Se registraron un total de 210 morfotipos, de los cuales el 50 % fueron identificados a nivel específico (106 especies), 30 % identificado hasta género y el 16 % hasta nivel de familia. distribuidas en 27 familias y 63 géneros. Orchidaceae fue la familia con mayor cantidad de especies con 37, seguida por Ericaceae con 24 especies, Araceae con 23 especies, Dryopteridaceae con 19, Melastomataceae con 17, y Bromeliaceae, Gesneriaceae y Polypodiaceae con once especies cada una. Se registraron ocho familias con una sola especie (Suplemento Tabla 1). En términos de riqueza

de géneros, Orchidaceae, con 16 géneros fue la familia dominante, seguida por Polypodiaceae con seis géneros, Gesneriaceae con cinco, y Araceae, Bromeliaceae y Ericaceae con cuatro géneros cada una. En total nueve familias presentaron un único género (Suplemento Tabla 1).

Excluyendo a la familia Hymenophyllaceae y a *Elaphoglossum*, se registró la presencia de 1509 individuos, de los cuales el 28 % correspondió a orquídeas, el 12 % a ericáceas, 11 % a bromelias y 9 % a aráceas (Fig. 3). Las familias Begoniaceae, Asteraceae, Burmanniaceae, Campanulaceae, Malvaceae y Myrsinaceae fueron las menos representadas, con un máximo de tres individuos.

El índice de Shannon para el ensamblaje fue de $4,03 \pm 0,35$ y el índice de Simpson fue de $0,97 \pm 0,01$.

Descripción funcional

El índice de riqueza funcional FRic fue de $0,52 \pm 0,31$, la uniformidad funcional FEve fue de $0,57 \pm 0,15$ y la divergencia funcional FDiv fue de $0,74 \pm 0,07$.

El ensamblaje mostró dominancia de especies epífitas verdaderas sobre las hemiepífitas y las hemiepífitas secunda-

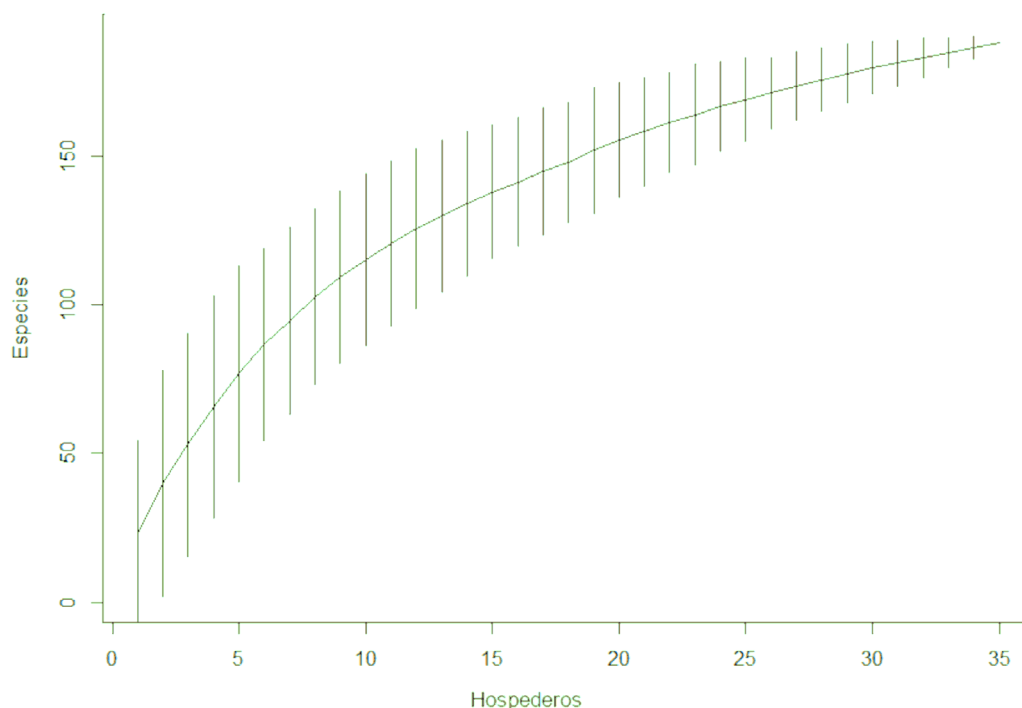


Figura 2. Curva de acumulación de especies estimadas por unidad de muestreo.

rias, representando el 84 % de todas las especies (Fig. 4). Las especies hemiepífitas secundarias pertenecieron principalmente a los géneros *Philodendron* Schott., *Drymonia* Mart. y *Piper* L. Las hemiepífitas se registraron en la familia Clusiaceae, Marcgraviaceae, algunas Melastomataceae y helechos (Suplemento Tabla 1). En términos demográficos (número de individuos), se conservó el mismo patrón de prevalencia de las epífitas verdaderas, representando el 87 % del total de individuos (Fig. 5).

En cuanto al metabolismo, el 84,4 % de las especies presentaron metabolismo tipo C3, las especies restantes presentaron metabolismo tipo CAM (Fig. 4). Este último se registró principalmente en la familia Bromeliaceae, Clusiaceae, Orchidaceae y Piperaceae. Demográficamente, el 79 % del total de los individuos del ensamblaje presentaron el metabolismo C3 (Fig. 5).

Para el ensamblaje, el 43 % de las especies no presentó estructuras asociadas a la clonalidad, las especies restantes presentaron algún tipo de estructura de clonación (Fig. 4). El ensamblaje se caracterizó demográficamente por un 61

% de individuos con presencia de algún tipo de estructura de clonación (Fig. 5).

Para el 65,8 % de las especies se registró algún tipo de estrategia para adquirir nutrientes (Fig. 4), como la presencia de MA, orquidoides, ericoides, ETO, o tanques; el 20 % no registró estrategia para adquirir nutrientes; y para 28 especies no se obtuvo información sobre la presencia o ausencia de este tipo de rasgo. Demográficamente, el ensamblaje se caracterizó por presentar cerca del 79 % de individuos con alguna estrategia (Fig. 5). Los rasgos asociados a la toma de nutrientes fueron principalmente representados por especies con presencia de micorrizas orquidoides (Orchidaceae), micorrizas arbusculares (Araaceae y helechos) y micorrizas ericoides (Ericaceae), las restantes estrategias incluyeron los tanques en las bromelias, y las micorrizas de tipo ETO (Suplemento Tabla 1).

La dispersión de propágulos (frutos, semillas o esporas) en el ensamblaje se caracterizó por los síndromes de anemocoria y endozoocoria (Fig. 4). La anemocoria se registró principalmente en la familia Asteraceae, Bromeliaceae, Orchidaceae y en los helechos. Mientras que la endozooco-

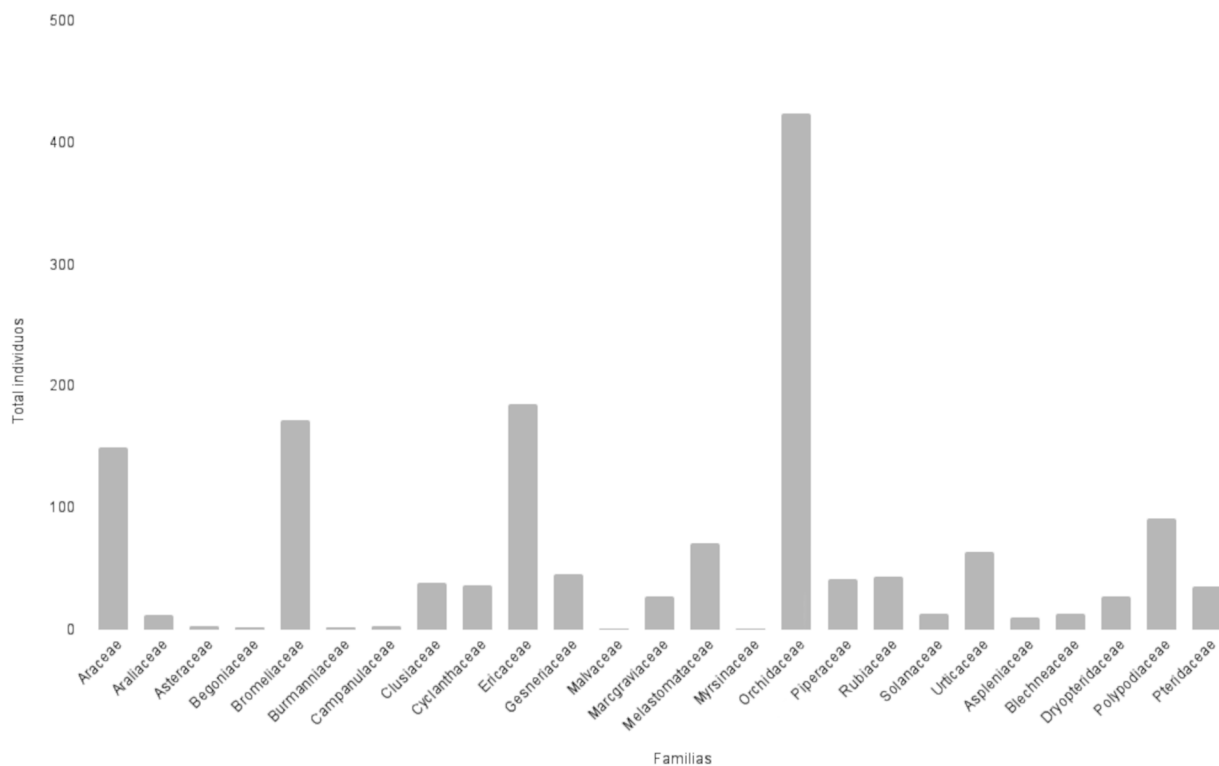


Figura 3. Abundancia de epífitas vasculares por familias. En el extremo derecho se muestran las cinco familias de helechos registradas.

ria fue más variable en términos de familias. Demográficamente, se registró una cantidad similar de individuos con estrategia de anemocoria y endozoocoria (Fig. 5).

DISCUSIÓN

Composición y diversidad taxonómica

Este estudio es una importante contribución al conocimiento de la diversidad taxonómica de epífitas vasculares en los ecosistemas andinos de Colombia, esto se demuestra dada la alta riqueza de especies reportada en este estudio (210 especies) para una pequeña área del centro de la Cordillera Occidental, 0,419 hectáreas aproximadamente. Este registro, contrastado con los dos más grandes estudios de epífitas vasculares en ecosistemas andinos colombianos de los que se tuvo acceso, demuestra la posible alta acumulación de especies en el centro de la Cordillera Occidental, ya que Agudelo *et al.* (2019) para un gran área de cobertura en el norte de la Cordillera Central y una pequeña porción del norte de la Cordillera Occidental, registraron 163 especies entre epífitas, hemiepífitas y trepadoras nómadas en diez parcelas siguiendo SVERA en cada una; y en diez parcelas siguiendo SVERA en el norte de la Cordillera Central en los Andes colombianos, Benavides *et al.* (2017) registraron 772 especies entre epífitas, hemiepífitas y trepadoras nómadas. Algunas de las características que podrían explicar estas diferencias en diversidad, es la exclusividad de muestreo en una región de alta montaña en este estudio, mientras que Agudelo *et al.* (2019) y Benavides *et al.* (2017) incluyeron en sus esfuerzos de muestreo ecosistemas de baja montaña; también es destacable que Benavides *et al.* (2017) y Agudelo *et al.* (2019) emplearon algunas parcelas de muestreo ubicadas en zonas degradadas, contrastando con el área altamente conservada empleada en el presente estudio.

La alta riqueza se recogió en los índices de Shannon (4,03) y Simpson (0,97), que, en contraste a otros ecosistemas, como los bosque amazónicos (Arévalo y Betancur 2004), reflejan la interesante contribución de estas plantas a la diversidad de ecosistemas húmedos de montaña. Es así que ese estudio realza la importancia de las epífitas vasculares en estos ecosistemas y destaca la necesidad de incrementar los esfuerzos en la elaboración de inventarios florísticos.

Composición y diversidad funcional

En comparación con otros grupos de plantas, son pocos los estudios que caracterizan el espacio funcional de en-

samblajes de epífitas vasculares a partir de diferentes tipos de rasgos (Hietz *et al.* 2022), como los empleados en este estudio, que van desde aspectos metabólicos hasta de defensa física. Los acercamientos a la descripción funcional de los ensamblajes se han enfocado principalmente en rasgos funcionales asociados a la forma, composición química y proporción de isótopos en las hojas (Petter *et al.* 2016, Agudelo *et al.* 2019, Hietz *et al.* 2022). Los rasgos abordados en dichos estudios reflejan el sesgo de los investigadores por los rasgos foliares en las epífitas, lo cual es entendible dado la importancia de estos órganos en el desarrollo de las plantas. Dada esa tendencia, el presente estudio amplía el conocimiento sobre la distribución de los rasgos funcionales en las epífitas vasculares particularmente en los ecosistemas andinos.

El ensamblaje estudiado se caracterizó por una alta riqueza funcional FRic ($0,52 \pm 0,31$), que indica una alta ocupación del espacio funcional y por tanto puede denotar que los recursos potencialmente disponibles están siendo ampliamente utilizados por las especies (Mason *et al.* 2005). Sin embargo, este índice no toma en cuenta la abundancia de las especies, lo que podría estar limitando una descripción más integral de la diversidad funcional. La uniformidad funcional FEVe fue baja ($0,57 \pm 0,15$), esto permite entender que, si bien los recursos están siendo empleados por las especies, algunas partes del nicho funcional están siendo subutilizadas (Mason *et al.* 2005). Esta apreciación se basa en la asunción de la disponibilidad de recursos en todo el espacio del nicho (Mason *et al.* 2005), por lo que la baja FEVe puede dar indicios de una posible disposición en el espacio del nicho dada la disponibilidad de recursos o de factores abióticos, esta especulación puede ser abordada a futuro de manera experimental. Finalmente, el ensamblaje presentó una alta divergencia funcional FDiv ($0,74 \pm 0,07$), lo que indica una posible baja competencia entre las especies más abundantes, dado el espacio funcional. Esta última interpretación, puede indicar una marcada diferenciación funcional entre las especies abundantes, lo cual fue evidente principalmente en la estrategia de toma de nutrientes entre las familias más abundantes: Bromeliaceae, Orchidaceae, Ericaceae, y Araceae (Suplemento Tabla 1).

La clara dominancia de epífitas verdaderas en el ensamblaje estudiado fue consistente con lo reportado para ensamblajes de Panamá y del escudo de la Guyana en Venezuela, en los que las especies epífitas verdaderas fueron predominantes sobre las hemiepífitas (Nieder *et al.* 2000,

Zotz y Schultz 2008). La representación de las hemiepífitas secundarias en los ensamblajes, es difícil de establecer en la literatura, dado la dificultad conceptual (Zotz 2013) y a la dificultad de su determinación en campo. La alta representación de las epífitas verdaderas sobre las hemiepífitas y hemiepífitas secundarias, puede relacionarse con la presencia de contacto con el suelo en estas últimas plantas. Las hemiepífitas al tener dos fases en su desarrollo, una fase juvenil epífita y una fase de enraizamiento con el suelo (Zotz *et al.* 2021b), pueden presentar un mayor tiempo de ocupación vegetativa en el hospedero, esto podría influir en una ventaja comunitaria para las epífitas verdaderas, en términos de tiempos de desarrollo más cortos que en el conjunto de hemiepífitas.

Además, el espacio en el hospedero ocupado por las hemiepífitas, está relacionado con sus etapas de desarrollo, alcanzando mayor tamaño, y en congruencia un mayor espacio ocupado en el hospedero, en la etapa de enraizamiento (Zotz *et al.* 2021b), por lo que mientras una hemiepífita genera contacto con el suelo, el espacio en el hospedero puede ser fácilmente ocupado por epífitas verdaderas. Siguiendo esta misma idea se puede explicar la desventaja de las trepadoras nómadas con respecto a las epífitas verdaderas, ya que las primeras germinan y desarrollan parte de su vida en el suelo. Sin embargo, es necesario estudiar más profundamente las diferentes fases de desarrollo de las hemiepífitas secundarias, actualmente denominadas trepadoras nómadas, y su relación con los hospederos.

Para el ensamblaje estudiado la presencia de estructuras de clonalidad fue resaltable. Estas estructuras podrían presentar una ventaja demográfica dentro del ensamblaje, ya que se registraron principalmente en las familias más abundantes en individuos, como la Orchidaceae, Bromeliaceae, helechos y aráceas (Suplemento Tabla 1). Sin embargo, es importante mencionar que otras familias abundantes en individuos, como Ericaceae, no evidenció estas estructuras, por lo que la ausencia de estos rasgos no condiciona estrictamente el éxito demográfico para este ensamblaje. Si bien se ha evidenciado que durante condiciones desfavorables la población de una especie de bromelia puede mantenerse gracias a estas estructuras (Mondragón *et al.* 2004), desafortunadamente, no existen revisiones intensas que permitan comprender si la interesante proporción de la presencia de estos rasgos en este estudio, configure una ventaja en el hábito de vida epífita, a excepción de una revisión en helechos, en la que se propone la

importancia de la clonalidad en los helechos epífitos y resaltan el rizoma como rasgo que adicionalmente permite la reserva de recursos (Sun *et al.* 2019).

Para el síndrome de dispersión, en este estudio se evidenció una proporción similar entre especies y cantidad de individuos con síndrome de dispersión anemocoria y endozoocoria, lo cual se ha reportado en la literatura para ecosistemas de la Amazonia (Janzen *et al.* 2020). Sin embargo, no parece un patrón general en los ensamblajes de epífitas vasculares ya que la dispersión por anemocoria, se reconoce como el síndrome predominante (Zotz 2016), y es el modo de dispersión dominante en algunos ensamblajes en Centroamérica y Suramérica (Janzen *et al.* 2020). La resaltable proporción de endozoocoria registrada en este estudio, puede sugerir un interesante número de relaciones ecológicas plantas-aves en el fragmento de bosque estudiado, ya que, en epífitas, la endozoocoria se asocia principalmente a la distribución por aves (Gentry y Dodson 1987). Esta información es relevante en función de nuevas exploraciones que permitan evaluar esta asunción y explorar la importancia de las epífitas vasculares en la dieta y desarrollo de la avifauna en los Andes colombianos. El síndrome de dispersión es un rasgo funcional importante que puede ayudar en la realización de modelos de distribución, como se evidencia en el estudio de Di Musciano *et al.* (2020), en el que el síndrome de dispersión es incluido en modelos de distribución a partir de la estimación de las distancias de dispersión.

Para este ensamblaje se registró una mayor presencia de fotosíntesis tipo C3, en contraste a la fotosíntesis tipo CAM. En comparación con otros estudios en el Neotrópico, la baja proporción de especies y de individuos con registro de metabolismo CAM registrada en este estudio, fue similar a la proporción encontrada por Zotz (2004) para Panamá. Estos resultados contrastan con la teoría, ya que el metabolismo CAM se ha considerado importante dentro de las epífitas vasculares, inclusive se ha estimado que cerca de 57 % de todas las epífitas vasculares pueden ser CAM (Lüttge 2004). Sin embargo, recientes estudios, muestran una perspectiva diferente encontrando una proporción de 9,9 % de presencia de especies CAM en una amplia base de datos de epífitas vasculares (Hietz *et al.* 2022). Esta relevancia, y proporción de especies CAM en los ensamblajes aún debe ser explorada, pues las metodologías usadas tradicionalmente para distinguir entre tipos de metabolismos, deben ser complementadas con otras técnicas, con el

fin de poder identificar las variaciones en la ocurrencia de este metabolismo (Silvera *et al.* 2010). Para este estudio, otra explicación de la baja proporción de especies CAM, converge en las condiciones del área de estudio, siendo un bosque húmedo y con una altitud cercana a los 2300 m s. n. m. y 2383 m s. n. m., se aleja de las características de las zonas que favorecen el metabolismo CAM, como ambientes secos (Reinert *et al.* 2003, Zotz 2004, Kerbauy *et al.* 2012, Silvera y Lasso 2016) y con altitudes entre los cero hasta los 1500 m s. n. m (Kerbauy *et al.* 2012). A pesar de esta baja presencia, es interesante resaltar que la proporción de especies registradas con metabolismo CAM fue considerablemente mayor en las partes altas de los hospederos, lo que se podría relacionar con mayores condiciones de estrés hídrico (Suplemento Fig. 1).

La estrategia de toma de nutrientes dominante en este estudio fue la asociación con hongos. La relevancia de esta asociación en las epífitas vasculares también fue reportada por Rains *et al.* (2003). El resultado registrado en este estudio, se podría entender desde la limitación de nutrientes que ha sido una característica tradicional en el hábito epífita y por la presencia de niebla en el área de estudio, ya que según Rains *et al.* (2003), esta puede facilitar el

desarrollo de la comunidad de micorrizas en las epífitas vasculares. Para este ensamblaje la dominancia de estrategias para la adquisición de nutrientes, puede asociarse a la escasez de nutrientes en el dosel en comparación al suelo, sin embargo, esta especulación debe ser abordada experimentalmente.

En número de especies, la presencia de MA en el ensamblaje fue resaltante; estas asociaciones con hongos Glomeromycetes, son una importante simbiosis en todas las plantas, con presencia en cerca del 85 % de todas las especies (Lehnert *et al.* 2017), sin embargo, su presencia en el dosel se propone como escasa dada la limitación de la dispersión de estos hongos a factores diferentes al viento (Bermudes y Benzing 1989). Los registros de MA en este estudio podrían asociarse a la presencia de diferentes condiciones favorables para estos hongos como, ramas cubiertas con tierra (Zotz y Hietz 2001), alto nivel de humedad y potencial biótico para la dispersión (Rains *et al.* 2003). Las micorrizas orchidoides y ericoides, asociadas a Basidiomicetes y Ascomicetes, respectivamente, tiene una presencia vinculada fuertemente con esas líneas evolutivas, por lo que su alta proporción en este estudio es un reflejo de la demografía de esas familias. Otra estrategia asociada

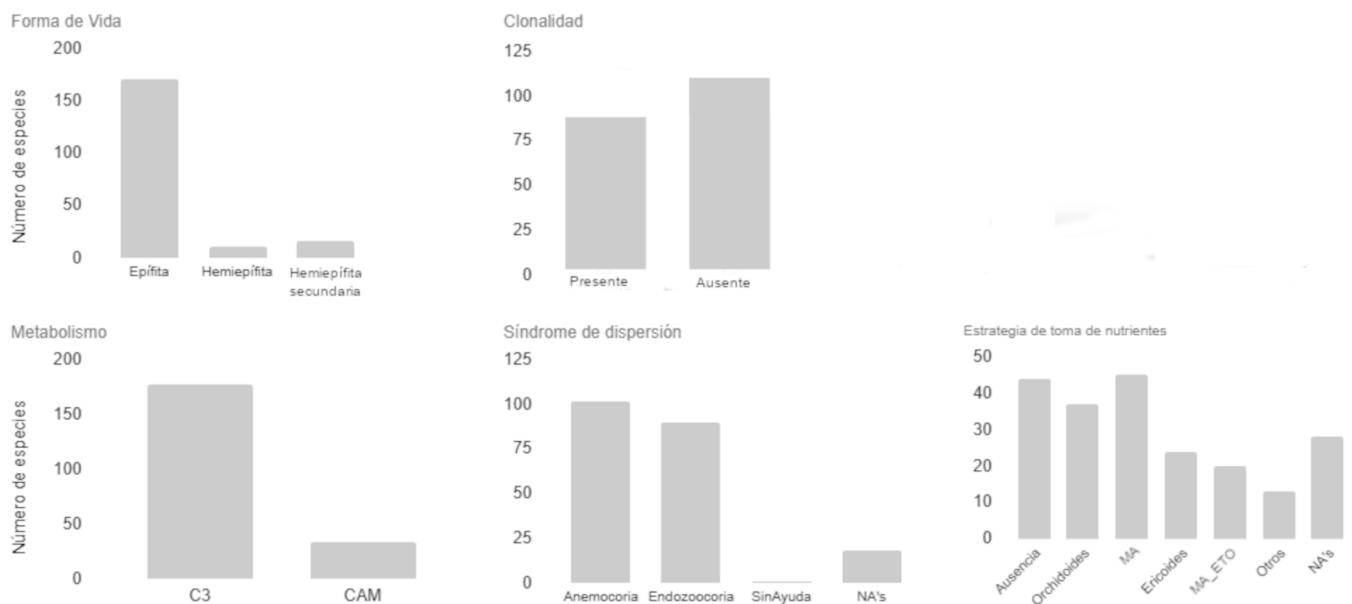


Figura 4. Número de especies para cada categoría de cada rasgo funcional: Hábito, clonalidad, metabolismo, síndrome de dispersión y estrategia de toma de nutrientes. Para las estrategias de toma de nutrientes: MA, micorrizas arbusculares, MA_ETO, presencia de micorrizas arbusculares y endófitos tabicados oscuros, "Otras", incluye los tanques de las bromelias y las ocurrencias exclusivas de endófitos tabicados oscuros, NA's incluyen las morfoespecies para las cuales no se tuvo acceso a algún estudio que registrara la presencia o ausencia de alguno de los tipos de estrategias de toma de nutrientes abordados en este estudio. Para los síndromes de dispersión, "Sin ayuda" abarca una especie para la cual la revisión bibliográfica sugiere dispersión sin mediación, en la cual el fruto cae y germina cerca de la planta madre; NA's incluye algunas morfoespecies identificadas exclusivamente a nivel de familia, lo que no permitió un buen acercamiento bibliográfico sobre su dispersión.

a la adquisición de nutrientes registrada en este estudio fue el arreglo de las hojas a manera de tanque, presente solo en las bromelias, y aunque no es un rasgo exclusivo de las bromelias epífitas, si ha sido fuertemente relacionado con este hábito, ya que permite, no solo almacenar agua, sino además adquirir nutrientes (Zotz 2016).

Es importante mencionar que los dos últimos rasgos funcionales expuestos, el metabolismo y la estrategia de toma de nutrientes, son rasgos con alta variabilidad intraespecífica (Entry *et al.* 2002, Borland *et al.* 2011), por lo que una evaluación experimental de los individuos es necesaria con el fin de comprobar la composición de dichos rasgos en el ensamblaje.

Este estudio es el primer registro formal de la riqueza y composición taxonómica del ensamble de epífitas vasculares para la zona central de la Cordillera Occidental colombiana. Los resultados demuestran una alta riqueza de especies en un área relativamente pequeña en el centro de la Cordillera Occidental, lo que sugiere una posible alta acu-

mulación de especies en esta región de alta montaña. Esta riqueza se reflejó en los índices de Shannon y Simpson, que destacan la importante contribución de estas plantas a la diversidad de los ecosistemas húmedos de montaña. En este estudio se amplió el conocimiento sobre la distribución de rasgos funcionales en las epífitas vasculares en los ecosistemas andinos. Se observó una alta ocupación del espacio funcional, pero también se detectaron áreas subutilizadas, lo que sugiere una posible coexistencia y diferenciación funcional entre las especies más abundantes. Se resalta, además, el alto registro de la presencia de estrategias específicas para la toma de nutrientes, lo que podría estar relacionado con las condiciones ambientales y la disponibilidad de recursos en el área de estudio. Estos hallazgos resaltan la importancia de investigar más a fondo las estrategias propias de las epífitas para sobrevivir en su entorno particular. Finalmente, esta investigación resalta la necesidad de inventarios florísticos de epífitas vasculares desde diferentes componentes de la diversidad, que permiten evaluar desde aspectos relacionados con la conservación de especies, al reconocer la composición ta-

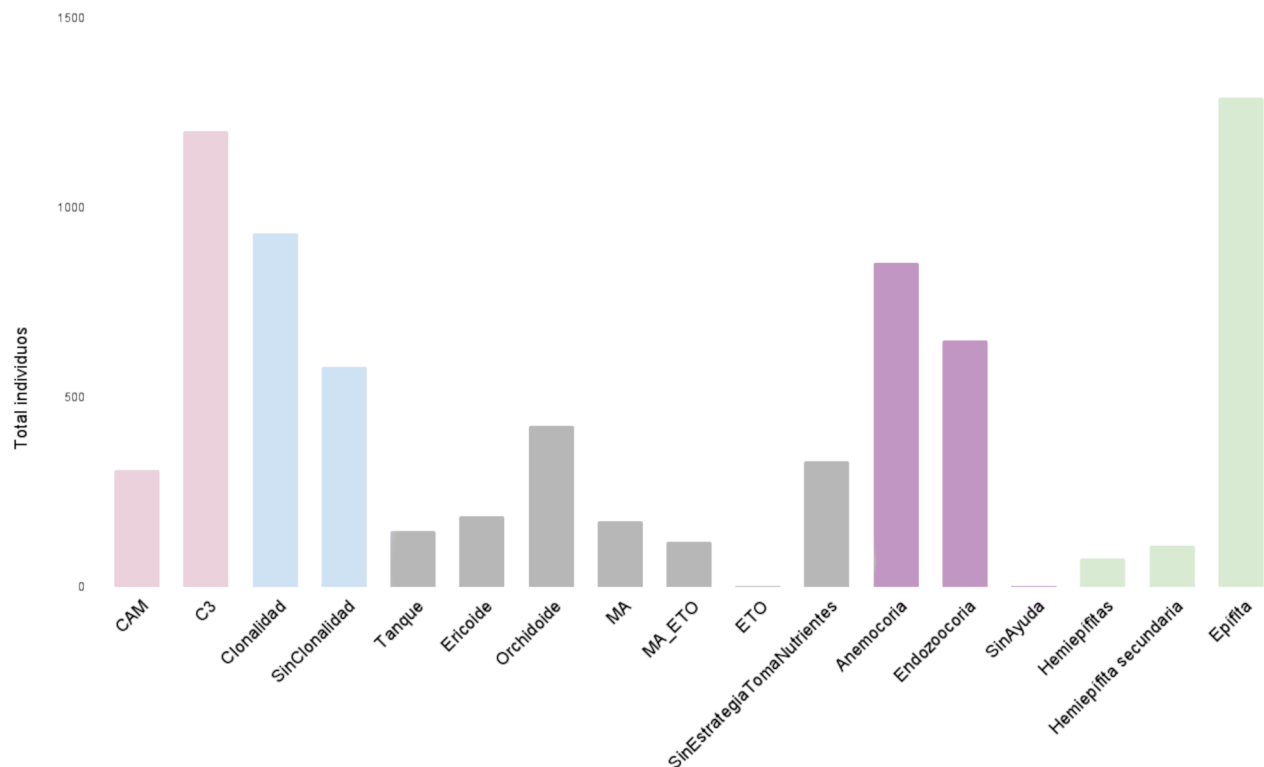


Figura 5. Total de individuos para cada categoría de cada rasgo funcional. Hábito en verde, síndrome de dispersión en púrpura, estrategia de toma de nutrientes en gris, clonalidad en azul y metabolismo en rosado. MA, micorrizas arbusculares, MA_ETO, presencia de micorrizas arbusculares y endófitos tabicados oscuros, ETO, endófitos tabicados oscuros.

xonómica; y que permiten reconocer parcialmente las dinámicas y relaciones del ensamblaje con los componentes del ecosistema, desde la evaluación de la composición funcional del ensamblaje.

PARTICIPACIÓN DE LOS AUTORES

Leidy Laura Arias Martínez estuvo a cargo de conceptualizar y diseñar el experimento, analizar los datos, preparar las figuras y tablas, escribir el manuscrito original y revisar y aprobar el documento final. Juan Camilo Gonzales recopiló los datos, revisó y aprobó el documento final. Alejandro Zuluaga diseñó el experimento, recopiló los datos, revisó y aprobó el documento final.

AGRADECIMIENTOS

Se presenta un especial agradecimiento a la Organización Ambiental Comunitaria de Serraniagua por su apoyo logístico. Se extiende nuestro más sincero agradecimiento a Juan Diego Gamez, Melisa Alegría, Katherin Arango, Ricardo Cardona y Ronald Viafara por su apoyo incondicional en el trabajo de campo. Finalmente se agradece a los expertos Juan Sebastián Moreno, Laura Clavijo y David Sanín por su ayuda en la identificación taxonómica de ciertas familias.

CONFLICTO DE INTERÉS

Los autores no tienen ningún interés financiero o no financiero que declarar.

LITERATURA CITADA

- Agudelo CM, Benavides AM, Taylor T, Feeley KJ, Duque A. 2019. Functional composition of epiphyte communities in the Colombian Andes. *Ecology*. 100(12):e02858. doi: <https://doi.org/10.1002/ecy.2858>
- Arévalo R, Betancur J. 2004. Diversidad de epífitas vasculares en cuatro bosques del sector suroriental de la serranía de Chiriquete, Guayana Colombiana. *Caldasia*. 26(2):359-380.
- Bartels SF, Chen HY. 2012. Mechanisms regulating epiphytic plant diversity. *Crit. Rev. Plant. Sci.* 31(5):391-400. doi: <https://doi.org/10.1080/07352689.2012.680349>
- Benavides AB, Zuleta D, Benavides JC, Carmona J. 2017. Epiphyte biomass in northern andean forests. En: Pridgeon AM, Arosemena A, editores. *Proceedings of the 22th World Orchid Conference. Volumen 1. Guayaquil (Ecuador): Asociación Ecuatoriana de Orquideología*. p. 524-534.
- Benzing DH. 1990. *Vascular epiphytes: general biology and related biota*. Cambridge University Press.
- Bermudes D, Benzing DH. 1989. Fungi in neotropical epiphyte roots. *BioSystems*. 23(1):65-73. doi: [https://doi.org/10.1016/0303-2647\(89\)90009-9](https://doi.org/10.1016/0303-2647(89)90009-9)
- Borland AM, Barrera-Zambrano VA, Ceusters J, Shorrocks K. 2011. The photosynthetic plasticity of crassulacean acid metabolism: an evolutionary innovation for sustainable productivity in a changing world. *New Phytol.* 191(3):619-633. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03781.x>
- Cascante-Marín A, Nivia-Ruiz A. 2013. Neotropical flowering epiphyte diversity: local composition and geographic affinities. *Biodivers. Conserv.* 22(1):113-125. doi: <https://doi.org/10.1007/s10531-012-0404-1>
- Cuesta F, Muriel P, Beck S, Meneses RI, Halloy S, Salgado S, Ortiz E, Becerra MT, Editores. 2012. *Biodiversidad y cambio climático en los Andes tropicales*. Consorcio para el Desarrollo Sostenible de la Ecorregión Andina. Lima (Perú): Red Gloria-Andes.
- Di Musciano M, Di Cecco V, Bartolucci F, Conti F, Frattaroli AR, Di Martino L. 2020. Dispersal ability of threatened species affects future distributions. *Plant. Ecol.* 221(4):265-281. doi: <https://doi.org/10.1007/s11258-020-01009-0>
- Entry JA, Rygielwicz PT, Watrud LS, Donnelly PK. 2002. Influence of adverse soil conditions on the formation and function of arbuscular mycorrhizas. *Adv. Environ. Res.* 7(1):123-138. doi: [https://doi.org/10.1016/s1093-0191\(01\)00109-5](https://doi.org/10.1016/s1093-0191(01)00109-5)
- Freiberg M. 2001. The influence of epiphyte cover on branch temperature in a tropical tree. En: Linsenmair KE, Davis AJ, Fiala B, Speight MR, editores. *Tropical forest canopies: Ecology and management*. Dordrecht (Países Bajos): Springer. p. 241-250. doi: https://doi.org/10.1007/978-94-017-3606-0_19
- Gentry AH, Dodson CH. 1987. Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 74(2):205-233. doi: <https://doi.org/10.2307/2399395>
- Gotsch SG, Nadkarni N, Amici A. 2016. The functional roles of epiphytes and arboreal soils in tropical montane cloud forests. *J. Trop. Ecol.* 32(5):455-468. doi: <https://doi.org/10.1017/s026646741600033x>
- Hietz P, Wagner K, Nunes Ramos F, Cabral JS, Agudelo C, Benavides AM, Cach-Pérez MJ, Cardelús CL, Galván NC, Nascimento da Costa LE, Oliveira RP, Einzmann HJR, Farias RP, Guzmán V, Kattge J, Kessler M, Kirby C, Kreft H, Krömer T, Males J, Monsalve S, Moreno-Chacón M, Petter G, Reyes-García C, Saldaña A, Schellenberger D, Taylor A, Velázquez N, Wanek W, Woods CL, Zotz G. 2022. Putting vascular epiphytes on the traits map. *J. Ecol.* 110(2):340-358. doi: <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13802>
- Higuera D, Wolf JH. 2010. Vascular epiphytes in dry oak forests show resilience to anthropogenic disturbance, Cordillera Oriental, Colombia. *Caldasia*. 32(1):161-174.

- Holwerda F, Bruijnzeel LA, Barradas VL, Cervantes J. 2013. The water and energy exchange of a shaded coffee plantation in the lower montane cloud forest zone of central Veracruz, Mexico. *Agr. Forest. Meteorol.* 173:1-13. doi: <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2012.12.015>
- IDEAM. c2017. Resultados monitoreo de la deforestación 2017. [Revisada en: 20 sep 2021]. <http://www.ideam.gov.co/web/atencion-y-participacion-ciudadana/publicaciones-ideam>
- Janzen T, Zotz G, Etienne RS. 2020. Community structure of vascular epiphytes: a neutral perspective. *Oikos*.129(6): 853-867. doi: <https://doi.org/10.1111/oik.06537>
- Karger DN, Kessler M, Lehnert M, Jetz W. 2021. Limited protection and ongoing loss of tropical cloud forest biodiversity and ecosystems worldwide. *Nat. Ecol. Evol.* 5(6):854-862. doi: <https://doi.org/10.1038/s41559-021-01450-y>
- Kelly DL, O'Donovan G, Feehan J, Murphy S, Drangeid SO, Marciano-Berti L. 2004. The epiphyte communities of a montane rain forest in the Andes of Venezuela: patterns in the distribution of the flora. *J. Trop. Ecol.* 20(6):643-666. doi: <https://doi.org/10.1017/S0266467404001671>
- Kerbaui GB, Takahashi CA, Lopez AM, Matsumura AT, Hamachi L, Félix LM, Pereira PN, Freschi L, Mercier H. 2012. Crassulacean acid metabolism in epiphytic orchids: current knowledge, future perspectives. In: Najafpour M, editor. *Applied photosynthesis*. Rijeka (Croacia): InTechOpen. p. 81-104. doi: <https://doi.org/10.5772/29144>
- Kindt R, Coe R. 2005. *Tree diversity analysis: a manual and software for common statistical methods for ecological and biodiversity studies*. Nairobi (Kenya): World Agroforestry Centre.
- Lehnert M, Krug M, Kessler M. 2017. A review of symbiotic fungal endophytes in lycophytes and ferns—a global phylogenetic and ecological perspective. *Symbiosis*. 71(2):77-89. doi: <https://doi.org/10.1007/s13199-016-0436-5>
- Lüttge U. 2004. Ecophysiology of crassulacean acid metabolism (CAM). *Ann. Bot.-London*. 93(6):629-652. doi: <https://doi.org/10.1093/aob/mch087>
- Nieder J, Engwald S, Klawun M, Barthlott W. 2000. Spatial distribution of vascular epiphytes (including Hemiepiphytes) in a Lowland Amazonian Rain Forest (Surumoni Crane Plot) of Southern Venezuela 1. *Biotropica*. 32(3):385-396. doi: [https://doi.org/10.1646/0006-3606\(2000\)032\[0385:SDOVEI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1646/0006-3606(2000)032[0385:SDOVEI]2.0.CO;2)
- Magneville C, Loiseau N, Albouy C, Casajus N, Claverie T, Escalas A, Leprieux F, Maire E, Mouillot D, Villéger S. 2022. mFD: an R package to compute and illustrate the multiple facets of functional diversity. *Ecography*. 2022(1). doi: <https://doi.org/10.1111/ecog.05904>
- Mason NW, Mouillot D, Lee WG, Wilson JB. 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos*. 111(1):112-118. doi: <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.13886.x>
- Mendieta-Leiva G, Ramos FN, Elias JP, Zotz G, Acuña-Tarazona M, Alvim FS, Barbosa DEF, Basilio GA, Batke SP, Benavides AM, Blum CT, Boelter CR, Brancalion PHS, Carmona MJ, Carvalho LP, Rosa-Manzano E, Einzmann HJR, Fernández M, Furtado SG, de Gasper AL, Guzmán-Jacob V, Hietz P, Irueme MV, Jiménez-López DA, Kessler M, Kreft H, Thorssten Krömer, Machado GMO, Martínez-Meléndez N, Martins PLSS, de Macêdo R, Mendes AF, Menini L, Mortara SR, Nardy C, Oliveira R, Pereira ACA, Pillaca L, Quaresma AC, Rodríguez C, Soto E, Taylor A, Vega MS, Wagner K, Werneck MS, Werner FA, Wolf JHD, Zartman CE, Zuleta D, Jiménez-Alfaro B. 2020. EpIG-DB: A database of vascular epiphyte assemblages in the Neotropics. *J. Veg. Sci.* 31(3):518-528. doi: <https://doi.org/10.1111/jvs.12867>
- Mondragón D, Durán R, Ramírez I, Valverde T. 2004. Temporal variation in the demography of the clonal epiphyte *Tillandsia brachycaulos* (Bromeliaceae) in the Yucatán Peninsula, Mexico. *J. Trop. Ecol.* 20(2):189-200. doi: <https://doi.org/10.1017/S0266467403001287>
- Perez-Harguindeguy N, Diaz S, Garnier E, Lavorel S, Poorter H, Jaureguiberry P, Cornelissen J. HC. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Aust. Bot.* 61:167–234. doi: <https://doi.org/10.1071/BT12225>
- Petter G, Wagner K, Wanek W, Sánchez-Delgado EJ, Zotz G, Cbral JS, Kreft H. 2016. Functional leaf traits of vascular epiphytes: vertical trends within the forest, intra-and interspecific trait variability, and taxonomic signals. *Funct. Ecol.* 30(2):188-198. doi: <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12490>
- Rains KC, Nadkarni NM, Bledsoe CS. 2003. Epiphytic and terrestrial mycorrhizas in a lower montane Costa Rican cloud forest. *Mycorrhiza*. 13(5):257-264. doi: <https://doi.org/10.1007/s00572-003-0224-y>
- Reinert F, Russo CAM, Salles LO. 2003. The evolution of CAM in the subfamily Pitcairnioideae (Bromeliaceae). *Biol. J. Linn. Soc.* 80(2):261-268. doi: <https://doi.org/10.1046/j.1095-8312.2003.00238.x>
- Rosbotham R. c2014. La diversidad y la densidad de las epífitas vasculares en la Reserva Cerro Candelaria: La diferencia entre las alturas y dos tipos de bosque nublado en Ecuador. Independent Study Project (ISP) Collection. 1862. [Revisada en:15 feb 2022]. https://digitalcollections.sit.edu/isp_collection/1862
- Ruiz-Vega R, Esquivel-Berrio C, Salgado-Cruz A, Saab-Ramos H. 2015. Catalogue of Vascular Epiphytic Sector Silencio (Natural National Park Paramillo) and Buffer Zone, Cordoba, Colombia. *Acta. Biol. Colomb.* 20(3):167-179. doi: <https://doi.org/10.15446/abc.v20n3.42572>
- Sanford WW. 1968. Distribution of epiphytic orchids in semi-deciduous tropical forest in southern Nigeria. *J. Ecol.* 56(3):697-705. doi: <https://doi.org/10.2307/2258101>
- Silvera K, Santiago LS, Cushman JC, Winter K. 2010. The incidence of crassulacean acid metabolism in Orchidaceae derived from carbon isotope ratios: a checklist of the flora of Panama and Costa Rica. *Bot. J. Linn. Soc.* 163(2):194-222. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2010.01058.x>

- Silvera K, Lasso E. 2016. Ecophysiology and crassulacean acid metabolism of tropical epiphytes. Tropical. En: Goldstein G, Santiago L, editores. *Tropical Tree Physiology Tree Physiology*. Volumen 6. Springer, Cham. p. 25-43. doi: https://doi.org/10.1007/978-3-319-27422-5_2
- Stuntz S, Simon U, Zotz G. 2002. Rainforest air-conditioning: the moderating influence of epiphytes on the microclimate in tropical tree crowns. *Int. J. Biometeorol.* 46(2):53-59. doi: <https://doi.org/10.1007/s00484-001-0117-8>
- Sun J, Chen Q, Li H, Chang Y, Gong H, Song L, Lu H. 2019. Progress on the clonality of epiphytic ferns. *Biodivers. Sci.* 27(11):1184. doi: <https://doi.org/10.17520/biods.2019120>
- Taylor A, Zotz G, Weigelt P, Cai L, Karger DN, König C, Kreft, H. 2022. Vascular epiphytes contribute disproportionately to global centres of plant diversity. *Global. Ecol. Biogeogr.* 31(1): 62-74. doi: <https://doi.org/10.1101/2021.05.21.445115>
- Velasco-Linares P, Vargas O. 2008. Problemática de los bosques altoandinos. En: Vargas O, editores. *Estrategias para la restauración ecológica de los bosques altoandinos*. Universidad Nacional de Colombia. p. 41-56.
- Villéger, S., Mason, N. W., & Mouillot, D. (2008). New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89(8): 2290-2301. doi: <https://doi.org/10.1890/07-1206.1>
- Wolf JHD. 1993. Epiphyte communities of tropical montane rain forests in the northern Andes. I. Lower montane communities. *Phytocoenologia*. 22(1):1-52. doi: <https://doi.org/10.1127/phyto/22/1993/1>
- Wolf JHD, Gradstein SR, Nadkarni NM. 2009. A protocol for sampling vascular epiphyte richness and abundance. *J. Trop. Ecol.* 25(2):107-121. doi: <https://doi.org/10.1017/s0266467408005786>
- Zotz G, Hietz P. 2001. The physiological ecology of vascular epiphytes: current knowledge, open questions. *J. Exp. Bot.* 52(364):2067-2078. doi: <https://doi.org/10.1093/jexbot/52.364.2067>
- Zotz G. 2004. How prevalent is crassulacean acid metabolism among vascular epiphytes? *Oecologia*. 138(2):184-192. doi: <https://doi.org/10.1007/s00442-003-1418-x>
- Zotz G, Schultz S. 2008. The vascular epiphytes of a lowland forest in Panama—species composition and spatial structure. *Plant. Ecol.* 195(1):131-141. doi: <https://doi.org/10.1007/s11258-007-9310-0>
- Zotz G. 2013. ‘Hemiepiphyte’: a confusing term and its history. *Ann. Bot-London*. 111(6):1015-1020. doi: <https://doi.org/10.1093/aob/mct085>
- Zotz G. 2016. *Plants on plants—the biology of vascular epiphytes*. Volumen 15. Switzerland: Springer International Publishing. doi: <https://doi.org/10.1007/978-3-319-39237-0>
- Zotz G, Weigelt P, Kessler M, Kreft H, Taylor A. 2021a. EpiList 1.0: a global checklist of vascular epiphytes. *Ecology. Epub-ahead*. 102(6). doi: <https://doi.org/10.1002/ecy.3326>
- Zotz G, Almeda F, Bautista-Bello AP, Eskov A, Giraldo-Cañas D, Hammel B, Harrison R, Köster N, Krömer T, Lowry II PP, Moran RC, Plunkett GM, Weichgrebe L. 2021b. Hemiepiphytes revisited. *PPEES*. 51:125620. doi: <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2021.125620>