

<https://doi.org/10.15517/rev.biol.trop.v73i1.57994>

Diversidad y distribución vertical de orquídeas y bromelias epífitas en dos bosques contrastantes de los Andes nororientales de Colombia

Diana P. Joya¹;  <https://orcid.org/0000-0002-5896-4684>

Diego Suescún C.^{1*};  <https://orcid.org/0000-0002-4901-6332>

Sandra Y. Espinosa¹;  <https://orcid.org/0000-0001-6237-8664>

Paula A. Morales-Morales^{2*};  <https://orcid.org/0000-0002-9167-6027>

1. Instituto de Proyección Regional y Educación a Distancia-IPRED, Universidad Industrial de Santander, Málaga, Santander, Colombia; joyadiana05@gmail.com, dsuescu@unal.edu.co (*Correspondencia), sandrayuliethepinosap@gmail.com
2. Maestría en Bosques y Conservación Ambiental, Universidad Nacional de Colombia, Sede Medellín, Medellín, Colombia; pmoralesm@unal.edu.co (*Correspondencia)

Recibido 28-XII-2023. Corregido 04-II-2025. Aceptado 26-III-2025.

ABSTRACT

Diversity and vertical distribution of epiphytic orchids and bromeliads in two contrasting forests from Northeast Andes of Colombia

Introduction: Functional traits analysis allows an understanding of the mechanisms that structure plant communities epiphytes. The distribution of taxonomic and functional epiphyte diversity along vertical gradients is a key tool to track epiphytes' response to environmental changes, especially in biodiversity hotspots, where a high number of endemic species are threatened.

Objective: To relate the taxonomic and functional epiphyte diversity and their vertical distribution with forest structural variables of the Montane and Dry Forest ecosystems in the Colombian Andes.

Methods: Epiphyte diversity in each study site was recorded in 35 random phorophytes. Alpha and functional diversity were compared for five vertical strata of the canopy (Z1-Z5) and related to forest structural and floristics variables such as tree richness, tree density, diameter at breast height (DBH), canopy height, crown area, and canopy openness.

Results: The Montane Forest presented a greater diversity of epiphytes, mainly orchids, with *Stelis angustifolia* as the dominant species. In contrast, the Dry Forest presented a greater Bromeliad abundance, and *Tillandsia recurvata* was dominant. Montane forest epiphytes were represented by three functional groups: tank-bromeliads, shallow tank-bromeliads, and ramicauls-orchids, while in the Dry Forest shallow tank-bromeliads and nebulo-phyte-bromeliads. Positive correlations were found between epiphyte richness, abundance, and diversity with variables related to phorophyte size (DBH and crown area) in montane forest. There was also a different tendency on the preference for some strata between Orchids (Z2-Z3) and Bromeliads (Z3-Z4).

Conclusion: Differences were found in the taxonomic and functional diversity of epiphytes between the two forests, where orchids and bromeliads often coexist in similar environments but are distributed in different habitats, resulting from adaptation to specific environmental conditions, which allows them to coexist in different niches within the ecosystem.

Key words: Andean forests; ecosystem functions; oak forest; phorophyte; *Quercus humboldtii*.



RESUMEN

Introducción: El análisis de rasgos funcionales permite la comprensión de los mecanismos que estructuran a las comunidades de plantas epífitas. La distribución de la diversidad taxonómica y funcional de epífitas en el gradiente vertical es una herramienta fundamental para entender la respuesta de las epífitas a cambios ambientales, especialmente en puntos calientes de biodiversidad, donde la concentración de especies endémicas está altamente amenazada.

Objetivo: Relacionar la diversidad taxonómica y funcional, y la distribución vertical de las epífitas con variables estructurales de bosque montano y bosque seco de los Andes en Colombia.

Métodos: La diversidad de epífitas se registró en 35 forófitos al azar para cada bosque. Se comparó la diversidad alfa y funcional para cinco estratos del dosel (Z1-Z5), y se relacionó con variables estructurales y florísticas como riqueza arbórea, densidad arbórea, diámetro a la altura del pecho (DAP), altura del dosel, área de copa y apertura del dosel.

Resultados: El bosque montano presentó una mayor diversidad de epífitas, principalmente orquídeas, con *Stelis angustifolia* como especie dominante. En contraste, el bosque seco presentó una mayor abundancia de bromelias y *Tillandsia recurvata* como especie dominante. El bosque montano estuvo representado por tres grupos funcionales: bromelias tipo tanque, bromelias-tanque somero y orquídeas-ramicaule, mientras el bosque seco por bromelias tanque-somero y bromelias nebulofitas. Se encontraron correlaciones positivas entre la riqueza, abundancia y diversidad de las epífitas con variables relacionadas con el tamaño de los forófitos (DAP y área de copa) en el bosque montano. También hubo una tendencia diferente en la preferencia por estratos entre orquídeas (Z2-Z3) y bromeliáceas (Z3-Z4).

Conclusiones: Se encontraron diferencias en la diversidad taxonómica y funcional de epífitas entre los dos bosques, donde las orquídeas y bromeliáceas a menudo coexisten en ambientes similares, pero se distribuyen en distintos hábitats, resultado de la adaptación a condiciones específicas del entorno, lo que les permite coexistir en diferentes nichos dentro del ecosistema.

Palabras clave: bosques andinos; funciones ecosistémicas; robledal; forófito; *Quercus humboldtii*.

INTRODUCCIÓN

Para identificar los mecanismos que participan en el ensamblaje de comunidades de plantas epífitas es importante considerar sus rasgos funcionales (Alguacil et al., 2019), los cuales pueden ser analizados a lo largo de gradientes ambientales, considerando su distribución dentro del forófito (Petter et al., 2016). En las últimas décadas, se han realizado numerosos análisis de rasgos funcionales de epífitas a nivel de organismos y ecosistemas (Agudelo et al., 2019; Chen et al., 2019; Hietz et al., 2022), y existe un aumento en los estudios donde cuantifican sus cambios en relación con variables como la elevación, la precipitación o el tipo de bosque (Wagner et al., 2021; Zotz, 2016). Los gradientes verticales de luz, temperatura y humedad dentro de un bosque, propician una estratificación vertical de la diversidad de epífitas, pero pocos estudios relacionan tal patrón con los rasgos funcionales de las especies (Guzmán-Jacob et al., 2022; Petter et al., 2016). La

adaptación de rasgos específicos (forma de las hojas, estructuras para almacenamiento de agua, cambios estructurales de raíces, metabolismo, entre otros) y la diversidad en las combinaciones de estos rasgos permiten que muchas epífitas prosperen en el dosel (Chen et al., 2019; Zotz, 2016). Además, las diferentes condiciones ambientales tanto en el hábitat como en la estratificación vertical influyen en la riqueza y diversidad de epífitas, así como en su composición y variabilidad funcional (Küper et al., 2004; Quaresma et al., 2018). Comprender las respuestas de las epífitas a las condiciones ambientales cambiantes permitirá predecir los cambios en el funcionamiento de los diferentes ecosistemas (Giordani et al., 2012), especialmente en las regiones tropicales donde estas plantas tienen su mayor riqueza y abundancia (Schellenberger et al., 2018; Zotz, 2016).

En los Andes tropicales se encuentra una alta diversidad de ecosistemas y son considerados el “*Hottest Hotspot*” de biodiversidad mundial por su alto grado de endemismo y riqueza

de especies (Duque et al., 2021). En esta región se han estimado entre 45 000-50 000 especies de plantas vasculares, y gran parte son epífitas (Jørgensen et al., 2011). Las epífitas vasculares representan cerca del 10 % de la diversidad global de angiospermas (Zotz, 2013), además se han reportado en muestreos sistemáticos de bosques tropicales que constituyen cerca del 60 % de los individuos y hasta el 35 % de la riqueza total de especies (Gentry & Dodson, 1987). La alta diversidad de epífitas en el trópico ha sido explicada por la estratificación vertical de factores abióticos como la luz y la humedad en el bosque (Martínez-Meléndez et al., 2008; Sanger & Kirkpatrick, 2017), y se ha propuesto que la ocupación diferencial de estratos entre los taxa se debe a adaptaciones a diferentes porciones de microhábitats en los forófitos (Bartels & Chen, 2012; Gentry & Dodson, 1987; Martínez-Meléndez et al., 2008). Las familias con mayor número de especies de hábito epífito a nivel global y local son Orchidaceae contribuyendo entre 30-50 % de la riqueza, y Bromeliaceae, cuya representación es dominante en el dosel de bosques de tierras bajas, especialmente de bosques secos del neotrópico (Flores-Argüelles et al., 2022; Krömer et al., 2005; Siaz-Torres et al., 2021; Taylor et al., 2021; Zotz, 2013; Zotz, 2016).

En los Andes de Colombia se encuentran ecosistemas tropicales contrastantes como los bosques secos y los bosques húmedos montanos, los cuales difieren en condiciones florísticas, climáticas, edáficas, entre otras. Los bosques secos presentan regímenes de precipitación entre 250-2 000 mm anuales y una marcada estación seca (Pizano & García, 2014); y aunque la diversidad de epífitas es menor que en los bosques húmedos, las bromelias son especialmente frecuentes, abundantes y dominantes (Reyes-García et al., 2008). Entre los bosques montanos se encuentran los bosques de roble o robledales, que van de los 1 800 a los 3 300 m.s.n.m., presentan niebla constante y alta dominancia del árbol *Quercus humboldtii* Bonpl. (Fagaceae), además de presentar una alta abundancia de epífitas (Llambí et al., 2019).

Los estudios de diversidad de plantas vasculares en los Andes, han identificado a Colombia como uno de los países con mayor riqueza de epífitas (Jørgensen et al., 2011), no obstante, los ecosistemas andinos se encuentran altamente amenazados por la deforestación, principalmente debido al aumento de la frontera agropecuaria y urbana (Clerici et al., 2020). Adicionalmente, las epífitas presentan altos niveles de endemismo y vulnerabilidad (Parra et al., 2016; Turner et al., 1996). Para ellas se hipotetiza incluso extinciones locales ante escenarios de cambio climático e intervenciones frecuentes (Zuleta et al., 2016). En bosques con diferencias climáticas, florísticas y estructurales se esperan diferencias en la composición taxonómica y funcional de los ensamblajes de epífitas vasculares, sin embargo, usualmente los estudios de diversidad de epífitas se realizan en sitios particulares con condiciones específicas o en varios sitios inmersos en la variación continua de algunos factores como potenciales determinantes de dicha diversidad. En este estudio se comparó la diversidad taxonómica y funcional de orquídeas y bromelias epífitas (en adelante epífitas) por estratos, entre dos bosques relativamente cercanos pero contrastantes en sus condiciones, enfocados en las diferencias estructurales y florísticas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio: El estudio se realizó en dos bosques contrastantes ubicados en los Andes tropicales, específicamente sobre la Cordillera Oriental (Santander, Colombia). El bosque montano está ubicado en el municipio de Molagavita, vereda El Llano (6°39'075" N & 72°46'200" W) a 3 160 m.s.n.m., y presenta una temperatura media anual de 13 °C (MSG 1). Dado que es un robledal, la especie arbórea dominante es *Q. humboldtii*, sin embargo, se encuentran por lo menos otras 22 especies de árboles característicos de los bosques andinos (*Brunellia* spp., *Hedyosmum* spp., *Clusia* spp., *Weinmannia* spp., etc.). En este sitio los árboles presentan en promedio una altura de 13.3 m, diámetro a la altura del pecho (DAP) de



24.4 cm y una densidad de 446 árboles/ha (Jaimés & Rosales, 2019). Por otra parte, el bosque seco se encuentra en el municipio de Enciso, vereda El Juncal (6°36'545"N & 72°42'498"W), a 1 580 m.s.n.m., y presenta una temperatura media anual de 20 °C. Este bosque no presenta dominancia de una especie arbórea en particular, sin embargo, resaltan por su abundancia *Astronium graveolens* Jacq. (Anacardiaceae) y *Bursera simaruba* (L.) Sarg. (Burseraceae). Los árboles de este bosque presentan una altura promedio de 7.5 m, DAP de 17.9 cm y una densidad de 244 árboles/ha (Jaimés & Rosales, 2019).

Selección de los forófitos e inventario de epífitas: El inventario de epífitas se realizó empleando el método SVERA (Wolf et al., 2009). Para cada tipo de bosque se inventariaron todas las epífitas presentes en 35 árboles forófitos elegidos al azar ($n = 70$ árboles). Los forófitos se seleccionaron con base en seis categorías diamétricas: cinco individuos (5-10, 10.1-15, 15.1-20 y 20.1-25 cm DAP) y diez individuos con DAP mayor a 30 cm (Wolf et al., 2009). La posición vertical para cada epífita fue definida de acuerdo con una modificación de la propuesta de Johansson (1974); la zona uno (Z1) se definió desde la base hasta la altura de 1.3 m del tronco principal; la zona dos (Z2) incluyó el tronco principal desde 1.3 m hasta la primera ramificación, la zona tres (Z3) el tercio basal de las ramas, la zona cuatro (Z4) el tercio medio de las ramas y la zona cinco (Z5) como el tercio externo de las ramas. Para cada tipo de bosque la unidad de muestreo (n) fue: cada nivel de estrato vertical (Z1-Z5) dentro de cada forófito ($n = 35 \times 5 = 175$). Posteriormente, se determinó la riqueza y abundancia para cada especie de epífita en cada forófito. La altura máxima para Z1 fue 1.3 m; para el caso de plantas con crecimiento clonal, se definió un individuo como una colonia de plantas de la misma especie claramente separada de otra (Sanford, 1968). Cada especie fue asignada a un grupo funcional de epífitas vasculares según su morfología de acuerdo con Agudelo et al. (2019) y Reyes-García et al. (2022). Se recolectaron

las muestras botánicas para su debida identificación taxonómica, dichos ejemplares fueron depositados en el herbario Jardín Botánico de Medellín (JAUM) (NYBG, s.f.).

Variables florísticas y estructurales del bosque: A partir del inventario previo de árboles realizado en las parcelas permanentes, se usó la variable florística: RAC (riqueza arbórea en el cuadrante); y entre las variables estructurales se usaron: H (altura) en m, DAP en cm, AC (área de copa) en m^2 , y DP (densidad de árboles de la parcela). Se estimó la AD (apertura del dosel) en siete árboles por parcela, usando nueve fotografías hemisféricas tomadas en tres círculos concéntricos alrededor del forófito seleccionado: cuatro fotografías en el círculo principal con una superficie de 500 m^2 , cuatro en el intermedio con una superficie de 100 m^2 y una en el círculo interior con 25 m^2 (Roblero, 2013). Las fotografías fueron tomadas con una cámara fijada a 1.5 m de altura, y fueron procesadas mediante el software GAP Light Analyzer (Versión 2.0), calibrando los parámetros latitud, longitud, elevación y pendiente de cada sitio (Frazer et al., 1999).

Análisis de datos: Para determinar la eficiencia del muestreo, se realizaron curvas de acumulación de especies respecto a los forófitos censados y curvas de rarefacción respecto a los individuos de epífitas registrados para cada bosque. En cuanto a la caracterización de la diversidad de epífitas por bosque, se usaron los estimadores de riqueza Chao1 no paramétrico y los números de Hill (Gradstein et al., 2003; Martínez-Meléndez et al., 2008). Además, para comparar la diversidad por forófito y estrato se usó índice de diversidad de Shannon (Moreno, 2001). Para determinar las variables estructurales y florísticas más relevantes y no correlacionadas entre sí, se usaron correlaciones de Spearman y Pearson con las variables de diversidad de epífitas, solo si se cumplió el supuesto de normalidad. Luego de la selección y para determinar gráficamente las variables estructurales y florísticas más relacionadas a la diversidad de epífitas, se realizó un análisis

de componentes principales (ACP) incluyendo las variables de riqueza de epífitas (RE), abundancia de epífitas (AE) y diversidad de epífitas (DE). Posteriormente, se realizaron regresiones lineales entre la RE y la DE con el primer eje de un ACP con base en las variables estructurales y florísticas de cada bosque, pero excluyendo las variables relacionadas a las epífitas de esta ordenación (MSG 2). Para evaluar las diferencias en la riqueza y abundancia de epífitas, y entre grupos funcionales por estratos en cada bosque, se usaron pruebas no paramétricas de Kruskal-Wallis. Adicionalmente, para comparar nuestros resultados con bosques montanos y bosques secos neotropicales, se realizó una búsqueda de estudios con métodos similares, donde se recopiló información del tipo de bosque, país, sitio, autor, número de especies, densidad de especies por árbol, y número de forófitos muestreados. Los análisis se desarrollaron usando los paquetes *INEXT*, *stats*, *vegan*, *car* y *corr* en el software R versión 4.0.2. (R Core Team, 2019).

RESULTADOS

1a. Diversidad y composición de epífitas entre bosques: En el bosque montano se

encontró un total de 1240 individuos epífitas pertenecientes a 11 especies de Orchidaceae y Bromeliaceae. Las orquídeas estuvieron representadas por dos géneros, seis especies y 964 individuos. Ésta fue la familia más frecuente, abundante y dominante en dicho bosque. Las orquídeas estuvieron presentes en el 74.28 % de los forófitos, y abarcaron el 77.77 % de la abundancia. *Stelis angustifolia* Kunth abarcó el 73.71 % de la abundancia de epífitas. Las bromelias en cambio presentaron una menor abundancia en comparación con las orquídeas con 276 individuos distribuidos en dos géneros y cinco especies. Bromeliaceae estuvo presente en el 88.57 % de los forófitos inventariados y no se presentó dominancia de una especie en particular (Fig. 1). Por otro lado, en el bosque seco se registró un total de 5 024 individuos de epífitas distribuidos en cuatro especies, todas pertenecientes a la familia Bromeliaceae. El género *Tillandsia* fue el más abundante, frecuente y dominante, estuvo presente en el 97.14 % de los forófitos inventariados. *Tillandsia recurvata* (L.) L., representó el 92 % de la abundancia total de este bosque (Fig. 1). De acuerdo con los índices de diversidad Chao1 y Hill q = 0, la representatividad del muestreo en ambos bosques fue suficiente, se observó más del 90 %

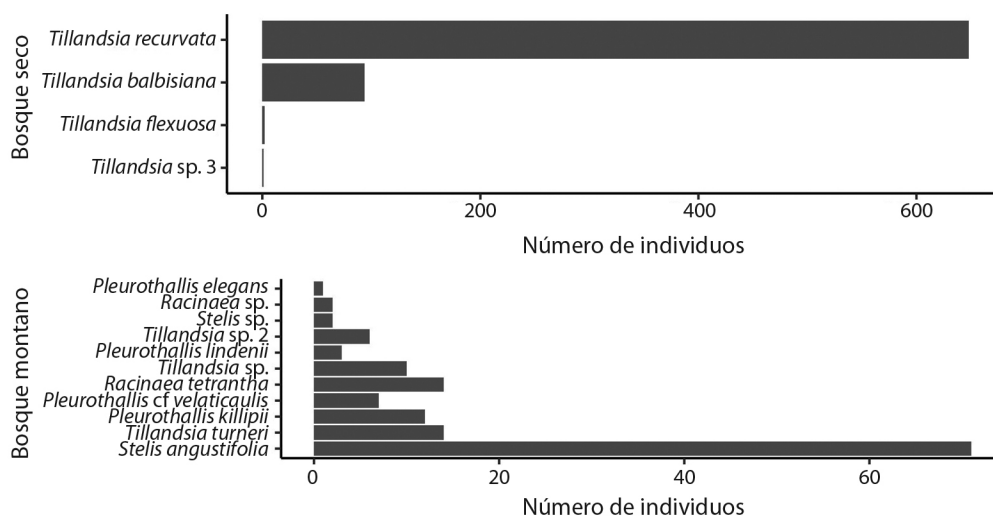


Fig. 1. Abundancia de todas las especies de epífitas encontradas en un bosque montano y un bosque seco en Santander, Colombia. / **Fig. 1.** Abundance of all epiphyte species found in a montane forest and a dry forest in Santander, Colombia.

de las especies esperadas (MSG 3, Chao1-rob = 11.33, Chao1-bst = 4.00, H_{q0} -rob = 11, H_{q0} -bst = 4). No se encontraron especies epífitas en común entre los dos bosques (Similitud = 0).

1b. Relación de la diversidad de epífitas con la estructura y florística de los bosques:

En el bosque montano, se encontraron correlaciones fuertes (> 0.5) positivas y significativas, entre la riqueza, abundancia y diversidad de epífitas con variables del bosque relacionadas con el tamaño de los forófitos como el DAP y la AC. A la vez, se encontraron correlaciones fuertes (> 0.5) negativas y significativas con las variables RAC y DP. En cuanto a la AD, si bien se encontraron correlaciones negativas e intermedias (-0.43) estas no fueron significativas. Las correlaciones de la altura de los forófitos y la diversidad de epífitas fueron bajas, aunque significativas en el caso de la riqueza y el índice de Shannon. Para el caso del bosque seco, se encontró una correlación fuerte (> 0.5), positiva y significativa entre la abundancia de epífitas

y variables del tamaño de los forófitos (DAP, H y AC). Las variables florísticas al igual que el AD presentaron correlaciones débiles y no significativas en este bosque (MST 1).

Se evidenció una asociación entre la diversidad de epífitas (RE, AE, DE) y las variables del tamaño de los forófitos (DAP, AC, H), y una relación negativa con las variables relacionadas a la densidad y la riqueza de forófitos (DP, RAC), especialmente en el bosque montano donde los coeficientes de estas variables fueron mayores (Fig. 2, MST 2). La influencia del conjunto de variables estructurales y florísticas sobre la riqueza y diversidad de epífitas por bosque se encontró significativa en el caso de la riqueza de epífitas para el bosque montano ($R_{rob} R^2 = 0.46$, $p\text{-value} = 0.0002$; $S_{rob} R^2 = -0.28$, $p\text{-value} = 0.01$), donde la variable RAC fue la más importante para determinar la riqueza. Para el caso de la riqueza y diversidad de epífitas en el bosque seco, las regresiones múltiples no se encontraron significativas ($R_{bst} R^2 = -0.02$, $p\text{-value} = 0.53$; $S_{bst} R^2 = 0.012$, $p\text{-value} = 0.38$).

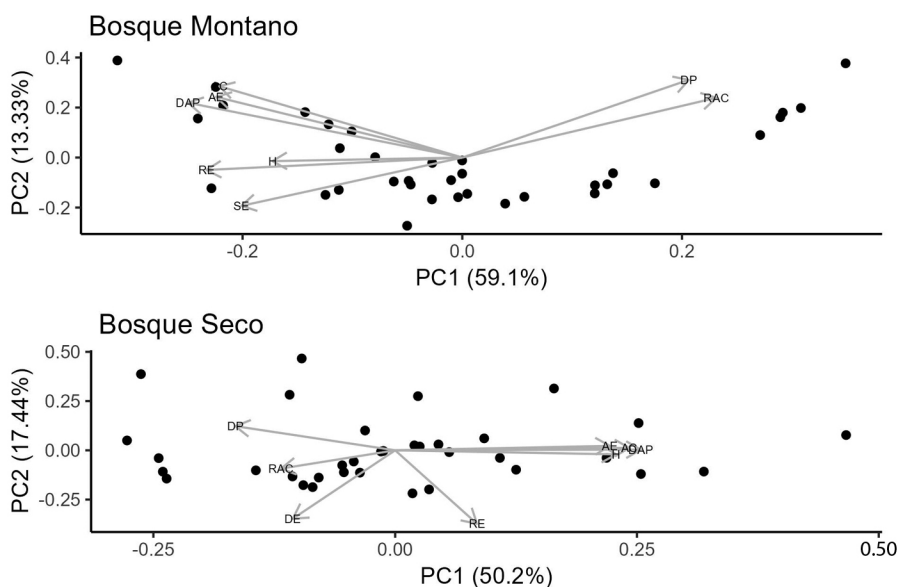


Fig. 2. Análisis de componentes principales (ACP) y coeficientes entre las variables de estudio en ambos tipos de bosques: DAP (Diámetro a la altura del pecho), H (Altura total del forófito), AC (Área de copa), DP (Densidad de árboles de la parcela), RAC (Riqueza de árboles en el cuadrante), DE (Diversidad de epífitas, Índice de Shannon para epífitas). / **Fig. 2.** Principal component analysis (PCA) and coefficients between the study variables in both types of forests: DAP (Diameter at breast height), H (Total phorophyte height), AC (Crown area), DP (Tree density in the plot), RAC (Tree richness in the quadrant), DE (Epiphyte diversity, Shannon index for epiphytes).

Al usar el primer eje del ACP (MST 2) de las variables estructurales y florísticas para predecir la riqueza y diversidad de epífitas por bosque, sólo se encontró significativa la regresión en el caso de la diversidad de epífitas en el bosque seco, aunque la proporción de la varianza explicada fue muy baja para ambos bosques ($S_{bst} \sim ACP1$, $t = -2.042$, $p\text{-value} = 0.0492$, $R^2 = 0.085$; $S_{rob} \sim ACP1$, $t = -0.627$, $p\text{-value} = 0.535$, $R^2 = -0.018$). La predicción de la riqueza de epífitas a partir de esta combinación de variables no resultó significativa para ningún bosque ($R_{bst} \sim ACP1$, $t = 1.768$, $p\text{-value} = 0.0863$, $R^2 = 0.058$; $R_{rob} \sim ACP1$, $t = -0.415$, $p\text{-value} = 0.681$, $R^2 = -0.024$) (MST 3).

2. Relación de la diversidad con la estratificación vertical: En cuanto a la riqueza y abundancia de epífitas a lo largo del gradiente vertical para cada tipo de bosque, sólo se encontraron diferencias para la abundancia en el bosque seco (KW_{bst} chi-squared = 23.731, d.f. = 4, $p\text{-value} = 9.044e-05$). En particular hubo

diferencias entre los estratos Z3 y Z5 y entre Z4 y Z5 con un nivel de significancia de 0.05. En el bosque montano la riqueza y abundancia de epífitas fue similar entre estratos (KW_{rob} chi-squared = 3.6786, d.f. = 4, $p\text{-value} = 0.4513$) (Fig. 3).

La composición funcional de los dos bosques fue totalmente distinta. El bosque montano estuvo conformado por tres grupos funcionales: bromelias-tanque (Brom_tanque), bromelias tanque-somero (Brom_tanque-somero) y orquídeas-ramicaule (Orq_ramicaule), mientras que el bosque seco por dos: bromelias nebulofitas (Brom_nebulofita) y bromelias de tanque somero (Fig. 4). Al evaluar las diferencias entre grupos funcionales por estratos por tipo de bosque, se encontraron diferencias significativas en la abundancia de los grupos funcionales por estrato, tanto para el bosque montano (Kruskal-Wallis Chi-squared = 43.126, d.f. = 2, $p\text{-value} = 4.318e-10$) como para el bosque seco (Kruskal-Wallis Chi-squared = 21.016, d.f. = 1, $p\text{-value} = 4.555e-6$).

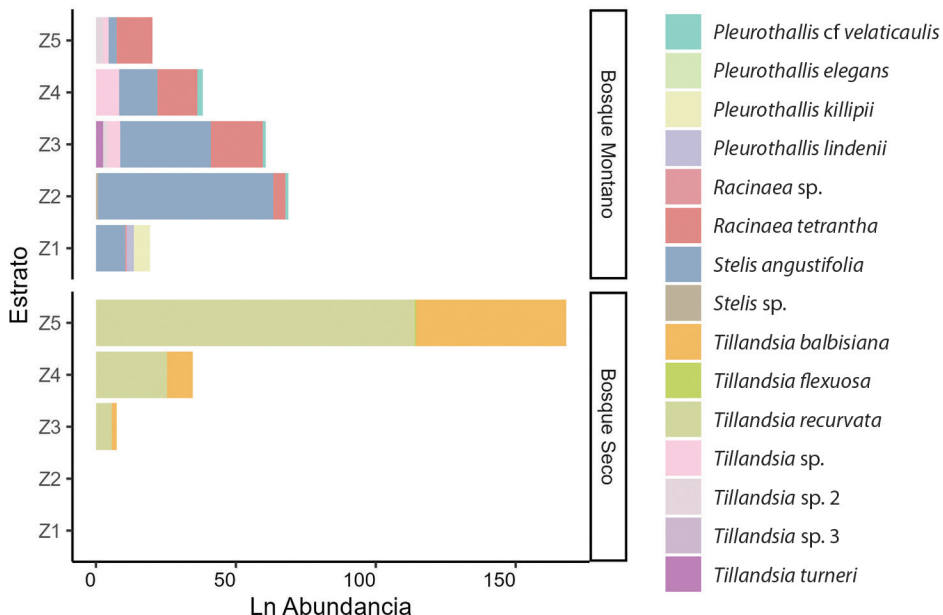


Fig. 3. Riqueza y abundancia de epífitas por estrato vertical (Z1-Z5) en un bosque montano y un bosque seco en Santander, Colombia. / **Fig. 3.** Richness and abundance of epiphytes by vertical stratum (Z1-Z5) in a montane forest and a dry forest in Santander, Colombia.

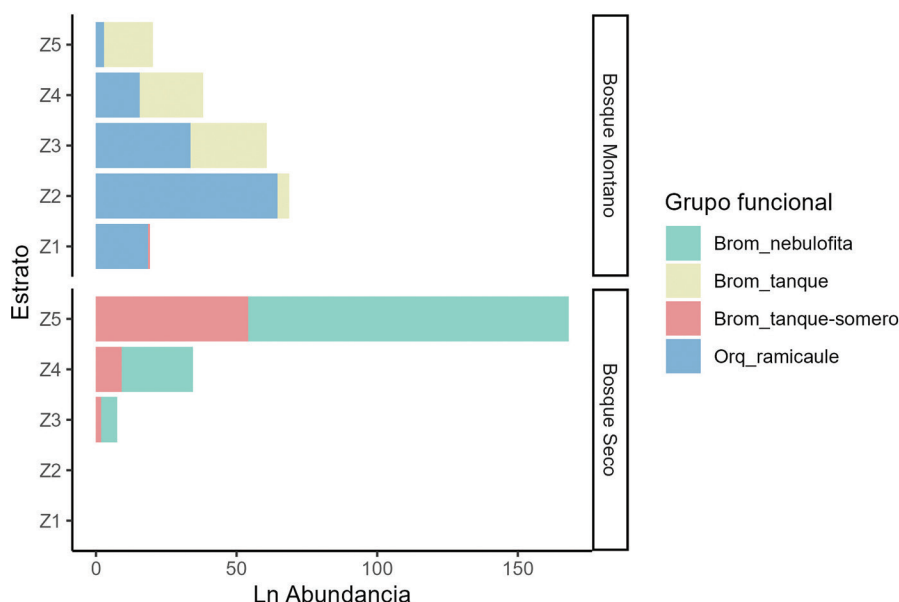


Fig. 4. Abundancia de los cuatro grupos funcionales presentes en los estratos verticales (Z1-Z5) de los árboles forófitos de un bosque montano y un bosque seco en Santander, Colombia. / **Fig. 4.** Abundance of the four functional groups present in the vertical strata (Z1-Z5) of phorophyte trees from a montane forest and a dry forest in Santander, Colombia.

DISCUSIÓN

Diversidad y composición de epífitas entre bosques: La riqueza de especies fue relativamente similar a la reportada en otros bosques neotropicales. En el bosque montano se registraron 11 especies, similar a Wolf (2005) e Higuera & Wolf (2010) que incluyeron un número similar de forófitos por unidad de muestreo y siguieron el mismo método (SVERA), aunque la riqueza fue baja comparada con otros bosques montanos neotropicales (Krömer et al., 2005). La dominancia observada de una especie (*Stelis angustifolia*-orquídea ramicaule) se considera atípica para este tipo de bosque, dado que la diversidad se ha documentado más equitativa (Küper et al., 2004). Sin embargo, al evaluar la densidad de individuos epífitos por forófito en el bosque montano (0.314 especies/forófito, $n = 35$), esta se encuentra dentro de los rangos de valores reportados para otros bosques dominados por *Q. humboldtii*. En cuanto al bosque seco, la composición fue representada por bromelias del género

Tillandsia (cuatro especies), con una diversidad poco equitativa dada la alta dominancia de la especie *T. recurvata*. Estos resultados concuerdan con la baja diversidad de epífitas registrada en bosques secos neotropicales, y explicada por la alta radiación de luz y escasez de agua (Siaz-Torres et al., 2021). La dominancia de *Tillandsia* en el dosel de los bosques secos ha sido constante (Flores-Argüelles et al., 2022; Mercado-Gómez et al., 2023; Reyes-García et al., 2008; Werner & Gradstein, 2009). Además, la alta dominancia de la bromelia nebulofita *T. recurvata*, recuerda su alta tolerancia a la sequía y alta luminosidad del dosel de ecosistemas secos (Bernal et al., 2005). La densidad de epífitas observada por forófito (0.114 epífitas/forófito) también concuerda con otros reportes en México y Ecuador (Reyes-García et al., 2008; Werner & Gradstein, 2009) (MSG 4 MST 4).

Diversidad y relación con variables estructurales y florísticas: Tanto en el bosque seco como en el bosque montano, la diversidad de epífitas se correlacionó positivamente

con el área basal y la altura de los árboles, lo que refuerza el concepto de la correlación del tamaño del forófito y la abundancia de epífitas (Wolf et al., 2009). Sin embargo, de acuerdo con el análisis de ordenación, se observó que los determinantes de la diversidad de epífitas en ambos bosques fueron diferentes. En el bosque seco, fue más determinante la configuración estructural de los forófitos y el dosel, denotando la importancia de la disponibilidad de área superficial de forófitos (DAP, H) y del área foliar del dosel (AC y AD), este último condicionando el microclima en los estratos superiores y, por tanto, el éxito en el establecimiento de grupos funcionales y epífitas más tolerantes a la sequía (Wolf et al., 2009). En contraparte, en el bosque montano la diversidad y densidad de forófitos (RAC y DP) por parcela fue mucho más determinante, evidenciando una distribución diferencial de la diversidad de epífitas, resultado que se relaciona con la dominancia del forófito *Q. humboldtii* o roble. La composición florística de cada tipo de bosque puede determinar la diversidad de epífitas, dado que éstas difieren en sus preferencias de sustrato y las cuales pueden cambiar entre diferentes forófitos (i.e: características físicas y químicas de la corteza del forófito) (Mitchell et al., 2021). Por tanto, esto resultará en diferencias en la composición y diversidad de epífitas entre bosques con composición de especies de árboles diferente (Bartels & Chen, 2012).

Aunque se esperaría que una composición más variada de forófitos albergue una mayor diversidad de epífitas por una mayor oferta de diferentes sustratos para la colonización (Bartels & Chen, 2012), en nuestros resultados se observa una tendencia en la preferencia por un forófito específico. Si bien cientos de estudios han analizado la preferencia de los forófitos por las epífitas, la evidencia disponible sugiere que la especificidad los rangos de forófitos para las epífitas vasculares son casi ilimitados, sin embargo si encuentra un cierto sesgo de hospedador (Wagner et al., 2015). En el caso de este estudio, el roble éste albergó una mayor abundancia de epífitas dada la relación inversa encontrada entre la diversidad de epífitas (DE)

y la riqueza de árboles por cuadrante dentro de las parcelas (RAC). Dicha preferencia ocurre, probablemente por la rugosidad característica de su corteza y un patrón de ramificación (arquitectura) que permite que una adecuada cantidad de luz y humedad favorezca la germinación y el establecimiento de las plántulas de epífitas (Hernández-Rosas, 2020; Wagner et al., 2015). Otra variable importante que puede afectar la relación forófito-epífita en este caso, es la longevidad de los árboles y su tasa de crecimiento las cuales han sido recientemente identificadas como un factor relevante ignorado (Wagner & Zotz, 2020).

Distribución vertical de la diversidad:

La distribución vertical de la diversidad de epífitas respondió a las condiciones abióticas (temperatura, humedad relativa y radiación solar) de cada bosque, así como para la de cada estrato dentro de los forófitos (Siaz-Torres et al., 2021; Zotz, 2016). La diversidad de epífitas en el bosque montano estuvo concentrada en los estratos intermedios, mientras que, para el bosque seco en los estratos altos, es decir, se observó una tendencia opuesta en los patrones de diversidad. La mayor riqueza de epífitas en el bosque montano se presentó en los estratos Z3 y Z4, mientras que la mayor abundancia en Z2, similar a lo documentado en otros estudios (Martínez-Meléndez et al., 2008, Mora-Olivo et al., 2018). La alta diversidad en estratos intermedios se explica por la alta humedad relativa que se concentra en dicha área y que constituye un escenario propicio para el establecimiento de especies higrófilas y poco tolerantes a altas temperaturas y baja humedad en el dosel (Zotz, 2016).

En cuanto al bosque seco, la mayor abundancia y riqueza de especies se concentró en los estratos superiores (Z4-Z5), patrón que ha sido observado en otros sitios donde abundan bromelias de tipo nebulofitas y atmosféricas del género *Tillandsia*, las cuales presentan estrategias fisiológicas para tolerar la sequía y el exceso de luz, como la presencia de tricomas especializados para absorber humedad del aire y el metabolismo CAM (Reyes-García et al.,



2008). Algunos factores para considerar en los patrones de distribución vertical encontrados son la arquitectura y las características de la corteza del forófito, dada su relación con las tasas y niveles de escorrentía cortical y, por lo tanto, con la humedad disponible en la corteza indispensable para las epífitas (Zotz & Andrade, 2002). Un factor que también es relevante para disponibilidad de la humedad es el tipo de bosque y su altitud asociada lo cual ya ha sido descrito en estudios clásicos en epífitas (Cardelús et al., 2006).

Distribución vertical de grupos funcionales: Las epífitas vasculares son particularmente adecuadas para entender el efecto de gradientes ambientales sobre la expresión de rasgos funcionales y la tendencia de grupos funcionales en ocupar ubicaciones específicas sobre los árboles forófitos, que puede ir desde un sotobosque oscuro y húmedo hasta el dosel iluminado y seco (Petter et al., 2016). Algunos estudios han demostrado que las epífitas presentan rasgos funcionales que informan sobre su interacción con el entorno, por lo tanto, permiten una mejor comprensión del papel que estas plantas desempeñan en los ecosistemas (Agudelo et al., 2019; Schellenberger et al., 2018) y cómo esta interacción deriva en la diversidad particular de los sitios (Wagner et al., 2021). La composición funcional de los bosques estudiados fue diferente, reflejando las diferencias estructurales y microclimáticas de cada bosque, el único grupo funcional compartido fue las bromelias tanque-somero. La ocupación de grupos funcionales por estrato fue significativamente diferente dentro de cada bosque, lo que denota una especialización diferencial de las epífitas según las condiciones edáficas, microclimáticas y estructurales existentes a través del eje vertical (Petter et al., 2016; Taylor et al., 2021). Por otro lado, las epífitas generalmente ocupan nichos ecológicos estrechos bajo condiciones muy específicas del microhábitat, presentes en la interfaz vegetación-atmósfera que alteran su diversidad (Cascante-Marín et al., 2009; Hubbell, 2001).

Síntesis: En este estudio, encontramos diversidades de epífitas contrastantes que al parecer dependen de condiciones específicas del tipo bosque como la diversidad y estructura del ensamblaje de forófitos disponible. El bosque montano (3 160 m.s.n.m.), presentó mayor diversidad de epífitas con factores determinantes relacionados a la diversidad y densidad de los forófitos, mientras que en el bosque seco (1 580 m.s.n.m.) se observó una mayor densidad de epífitas, la cual estuvo relacionada con las variables estructurales de los forófitos. En cuanto a la ocupación de hospederos se observó una tendencia a la preferencia de *Q. humboldtii* en el bosque montano, mientras que en el bosque seco no se encontraron evidencias de alguna especificidad de hospedero. Otros factores posiblemente determinantes, pero no evaluados, incluyen las condiciones del suelo, los niveles de intervención del bosque y el metabolismo del carbono de las especies. Como se sabe, las condiciones edáficas y sus propiedades físicas y químicas inherentes condicionan la diversidad de las especies de árboles. Por su parte, la alteración antrópica de los ecosistemas promueve cambios en la diversidad y distribución de los ensamblajes de epífitas, hasta incluso causar extinciones locales. Lastimosamente, los bosques neotropicales han sido expuestos a procesos históricos de transformación y degradación antrópica, por causa del uso no sostenible de sus recursos. En Colombia, los bosques montanos y los bosques secos se consideran ecosistemas altamente amenazados, se estima que queda menos del 50 % y 8 % de la superficie original respectivamente, por lo que se consideran ecosistemas prioritarios para gestionar su conservación (Llambí et al., 2019; Pizano & García, 2014). Conocer los factores que determinan la variabilidad a escala local y regional en la riqueza, abundancia y distribución de las plantas epífitas aún siguen siendo un desafío para planificar su conservación y aporte a los servicios ecosistémicos en bosques particulares de la región. Identificar los factores determinantes y mecanismos que aportan a la diversidad local de epífitas permitirá predecir la respuesta de dichas especies a los cambios

globales ambientales y los beneficios que se desprenden de ellas en los bosques; al igual que permitirá aplicar estas bases conceptuales a programas de mitigación, compensación, restauración y conservación *ex situ* con este tipo de especies.

Declaración de ética: Los autores declaran que todos están de acuerdo con esta publicación y que han hecho aportes que justifican su autoría; que no hay conflicto de interés de ningún tipo; y que han cumplido con todos los requisitos y procedimientos éticos y legales pertinentes. Todas las fuentes de financiamiento se detallan plena y claramente en la sección de agradecimientos. El respectivo documento legal firmado se encuentra en los archivos de la revista.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al herbario del Jardín Botánico de Medellín (JAUM) por su apoyo en el uso de las instalaciones además del montaje e inclusión de ejemplares, a Esteban Domínguez por el apoyo en la identificación de algunas orquídeas, a los propietarios de los predios donde se desarrolló la investigación, Mario Vega y Delfo Uribe, por su voluntad y hospitalidad y finalmente a los revisores que ayudaron sustancialmente a la mejora este manuscrito con sus comentarios y sugerencias.

REFERENCIAS

- Agudelo, C. M., Benavides, A. M., Taylor, T., Feeley, K. J., & Duque, A. (2019). Functional composition of epiphyte communities in the Colombian Andes. *Ecology*, 100(12), e02858. <https://doi.org/10.1002/ecy.2858>
- Alguacil, M. M., Díaz, G., Torres, P., Rodríguez-Caballero, G., & Roldán, A. (2019). Host identity and functional traits determine the community composition of the arbuscular mycorrhizal fungi in facultative epiphytic plant species. *Fungal Ecology*, 39, 307–315. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2019.02.002>
- Bartels, S. F., & Chen, H. Y. (2012). Mechanisms regulating epiphytic plant diversity. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 31(5), 391–400. <https://doi.org/10.1080/07352689.2012.680349>
- Bernal, R., Valverde, T., & Hernández-Rosas, L. (2005). Habitat preference of the epiphyte *Tillandsia recurvata* (Bromeliaceae) in a semi-desert environment in Central Mexico. *Canadian Journal of Botany*, 83(10), 1238–1247. <https://doi.org/10.1139/b05-076>
- Cardelús, C. L., Colwell, R. K., & Watkins, J. E. (2006). Vascular epiphyte distribution patterns: Explaining the mid-elevation richness peak. *Journal of Ecology*, 94, 144–156.
- Cascante-Marín, A., von Meijenfeldt, N., de Leeuw, H. M., Wolf, J. H., Oostermeijer, J. G. B., & den Nijs, J. C. (2009). Dispersal limitation in epiphytic bromeliad communities in a Costa Rican fragmented montane landscape. *Journal of Tropical Ecology*, 25(1), 63–73. <https://doi.org/10.1017/S0266467408005622>
- Chen, Q., Lu, H. Z., Liu, W. Y., Wu, Y., Song, L., & Li, S. (2019). Obligate to facultative shift of two epiphytic *Lepisorus* species during subtropical forest degradation: Insights from functional traits. *Forest Ecology and Management*, 435, 66–76. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.12.037>
- Clerici, N., Armenteras, D., Kareiva, P., Botero, R., Ramírez-Delgado, J. P., Forero-Medina, G., Ochoa, J., Pedraza, C., Scheneider, L., Lora, C., Gómez, C., Linares, M., Hirashiki, C. & Biggs, D. (2020). Deforestation in Colombian protected areas increased during post-conflict periods. *Scientific Reports*, 10(1), 4971. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-61861-y>
- Duque, A., Peña, M. A., Cuesta, F., González-Caro, S., Kennedy, P., Phillips, O. L., Calderón-Loor, M., Blundo, C., Carilla, J., Cayola, L., Farfán-Ríos, W., Fuentes, A., Grau, R., Homeier, J., Loza-Rivera, M., Malhi, Y., Malizia, A., Malizia, L., Martínez-Villa, J., ... Feeley, K. J. (2021). Mature Andean forests as globally important carbon sinks and future carbon refuges. *Nature Communications*, 12(1), 2138. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-22459-8>
- Flores-Argüelles, A., Espejo-Serna, A., López-Ferrari, A. R., & Krömer, T. (2022). Diversity and vertical distribution of epiphytic angiosperms in natural and disturbed forest on the Northern Coast of Jalisco, Mexico. *Frontiers in Forests and Global Change*, 5, 828851. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2022.828851>
- Frazer, G., Canham, C., & Lertzman, K. (1999). *Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs. Users manual and program documentation*. Simon Fraser University and Institute of Ecosystem Studies.
- Gentry, A. H., & Dodson, C. H. (1987). Diversity and biogeography of Neotropical vascular epiphytes. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 74(2), 205–233. <https://doi.org/10.2307/2399395>
- Giordani, P., Brunialti, G., Bacaro, G., & Nascimbene, J. (2012). Functional traits of epiphytic lichens as



- potential indicators of environmental conditions in forest ecosystems. *Ecological Indicators*, 18, 413–420. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2011.12.006>
- Gradstein, S. R., Nadkarni, N. M., Krömer, T., Ingo, H., & Nöske, N. M. (2003). A protocol for rapid and representative sampling of vascular and non-vascular epiphyte diversity of tropical rain forests. *Selbyana*, 24, 105–111.
- Guzmán-Jacob, V., Guerrero-Ramírez, N. R., Craven, D., Brant-Paterno, G., Taylor, A., Krömer, T., Wanek, W., Zotz, G., & Kreft, H. (2022). Broad- and small-scale environmental gradients drive variation in chemical, but not morphological, leaf traits of vascular epiphytes. *Functional Ecology*, 36, 1858–1872.
- Hernández-Rosas, J. I. (2020). Patrones de distribución de las epifitas vasculares y arquitectura de los forófitos de un bosque húmedo tropical del Alto Orinoco, Edo. Amazonas, Venezuela. *Acta Biológica Venezuelica*, 20, 43–60.
- Hites, P., Wagner, K., Nunes-Ramos, F., Sarmento-Cabral, J., Agudelo, C., Benavides, A. M., Cach-Pérez, M. J., Cardelús, C. L., Chilpa-Galván, N., Nascimento da Costa, L. E., de Paula-Oliveira, R., Einzmann, H. J. R., de Paiva-Farias, R., Guzmán-Jacob, V., Kattge, J., Kessler, M., Kirby, C., Kreft, H., Krömer, T., ...Zotz, G. (2022). Putting vascular epiphytes on the traits map. *Journal of Ecology*, 110, 340–358. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13802>
- Higuera, D., & Wolf, J. H. D. (2010). Vascular epiphytes in dry oak-forests show resilience to anthropogenic disturbance, Cordillera Oriental, Colombia. *Caldasia*, 32(1), 123–136.
- Hubbell, S. P. (2001). *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Monographs in population biology* (Vol. 32). Princeton University Press.
- Jaimes, E., & Rosales, M. (2019). *Estructura y diversidad de fustales y latizales en dos bosques naturales tropicales bajo condiciones contrastantes de temperatura y humedad: implicaciones para la conservación* [Tesis de pregrado no publicada]. Universidad Industrial de Santander.
- Johansson, D. (1974). *Ecology of vascular epiphytes in West African rain forest. Acta Phytogeographica Suecica* (Vol. 59). Uppsala.
- Jørgensen, P. M., Ulloa-Ulloa, C., León, B., León-Yáñez, S., Beck, S. G., Nee, M., Zarucchi, J. L., Celis, M., Bernal, R., & Gradstein, R. (2011). Regional patterns of vascular plant diversity and endemism. In A. K. Herzog, R. Martinez, P. M. Jørgensen, & H. Tiessen (Eds.), *Climate change and biodiversity in the Tropical Andes* (pp. 192–203). Inter-American Institute for Global Change Research (IAI) and Scientific Committee on Problems of the Environment (SCOPE).
- Krömer, T., Kessler, M., Gradstein, S. R., & Acebey, A. (2005). Diversity patterns of vascular epiphytes along an elevational gradient in the Andes. *Journal of Biogeography*, 32(10), 1799–1809. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01318.x>
- Küper, W., Kreft, H., Nieder, J., Köster, N., & Barthlott, W. (2004). Large-scale diversity patterns of vascular epiphytes in Neotropical montane rain forests. *Journal of Biogeography*, 31(9), 1477–1487. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2004.01093.x>
- Llambí, L. D., Becerra, M. T., Peralvo, M., Avella, A., Baruffol, M., & Flores, L. J. (2019). Monitoring biodiversity and ecosystem services in Colombia's High Andean ecosystems: Toward an integrated strategy. *Mountain Research and Development*, 39(3), A8–A20. <https://doi.org/10.1659/MRD-JOURNAL-D-19-00020.1>
- Martínez-Meléndez, N., Pérez-Farrera, M. A., & Flores-Palacios, A. (2008). Estratificación vertical y preferencia de forófito de las epifitas vasculares de un bosque nublado de Chiapas, México. *Revista de Biología Tropical*, 56(4), 2069–2086. <https://doi.org/10.15517/rbt.v56i4.5780>
- Mercado-Gómez, J. D., Arroyo-Martínez, J. D., & Álvarez-Pérez, P. J. (2023). Diversidad y distribución espacial de epifitas vasculares en fragmentos de bosque seco tropical del Caribe colombiano. *Colombia Forestal*, 26(1), 5–21. <https://doi.org/10.14483/2256201X.19375>
- Mitchell, R. J., Hewison, R. L., Beaton, J., & Douglass, J. R. (2021). Identifying substitute host tree species for epiphytes: The relative importance of tree size and species, bark, and site characteristics. *Applied Vegetation Science*, 24(2), e12569. <https://doi.org/10.1111/avsc.12569>
- Mora-Olivo, A., Estrada-Castillón, E., Pando-Moreno, M., de la Rosa-Manzano, E., & Jurado, E. (2018). Distribución vertical de epifitas y su filogenia en un bosque mesófilo de montaña de Tamaulipas. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, 9(50), 74–93. <https://doi.org/10.29298/rmcf.v9i50.231>
- Moreno, C. E. (2001). *Manual de métodos para medir la biodiversidad*. M&T-Manuales y Tesis SEA.
- NYBG. (s.f.). *Index herbariorum*. <https://sweetgum.nybg.org/science/ih/>
- Parra, E. P., Armenteras, D., & Retana, J. (2016). Edge influence on diversity of orchids in Andean cloud forests. *Forests*, 7(3), 63. <https://doi.org/10.3390/f7030063>
- Petter, G., Wagner, K., Wanek, W., Sánchez, E. J., Zotz, G., Cabral, J. S., & Kreft, H. (2016). Functional leaf traits of vascular epiphytes: Vertical trends within the forest, intra- and interspecific trait variability, and taxonomic signals. *Functional Ecology*, 30(2), 188–198. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12490>

- Pizano, C., & García, H. (2014). *El bosque seco tropical en Colombia*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander Von Humboldt.
- Quaresma, A. C., Piedade, M. T. F., Wittmann, F., & ter Steege, H. (2018). Species richness, composition, and spatial distribution of vascular epiphytes in Amazonian black-water floodplain forests. *Biodiversity and Conservation*, 27, 1981–2002. <https://doi.org/10.1007/s10531-018-1520-3>
- R Core Team. (2019). *R: A language and environment for statistical computing* [Software]. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.r-project.org/>
- Reyes-García, C., Griffiths, H., Rincon, E., & Haunte, P. (2008). Niche differentiation in tank and atmospheric epiphytic bromeliads of a seasonally dry forest. *Biotropica*, 40(2), 168–175. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2007.00359.x>
- Reyes-García, C., Pereira-Zaldívar, N. A., Espadas-Manrique, C., Tamayo-Chim, M., Chilpa-Galván, N., Cach-Pérez, M. J., Ramírez-Medina, M., Benavides, A. M., Hietz, P., Zotz, G., Andrade, J. L., Cardelús, C., de Paula-Oliveira, R., Einzmann, H. J. R., Guzmán, V., Krömer, T., Pinzón, J. P., Sarmiento, J., Wanek, W., & Woods, C. (2022). New proposal of epiphytic Bromeliaceae functional groups to include nebulophytes and shallow tanks. *Plants*, 11(22), 3151. <https://doi.org/10.3390/plants11223151>
- Roblero, A. (2013). *Caracterización del microambiente lumínico en áreas bajo diferentes sistemas de manejo, utilizando fotografías hemisféricas* [Tesis de maestría no publicada]. Universidad Autónoma de Nuevo León.
- Sanford, W. (1968). Distribution of epiphytic orchids in semi-deciduous tropical forest in southern Nigeria. *Journal of Tropical Ecology*, 56, 697–705. <https://doi.org/10.2307/2258101>
- Sanger, J. C., & Kirkpatrick, J. B. (2017). The distribution of vascular epiphytes over gradients of light and humidity in north-east Australian rainforest. *Austral Ecology*, 42(8), 976–983. <https://doi.org/10.1111/aec.12526>
- Schellenberger, D., Zotz, G., Hemp, A., & Kleyer, M. (2018). Trait patterns of epiphytes compared to other plant life-forms along a tropical elevation gradient. *Functional Ecology*, 32(8), 2073–2084. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13121>
- Siaz-Torres, S. S., Mora-Olivo, A., Arellano-Méndez, L. U., Vanoye-Eligio, V., Flores-Rivas, J., & de la Rosa-Manzano, E. (2021). Contribution of peeling host for epiphyte abundance in two tropical dry forests in the “El Cielo Biosphere Reserve”, Mexico. *Plant Species Biology*, 36(2), 269–283. <https://doi.org/10.1111/1442-1984.12317>
- Taylor, A., Keppel, G., Weigelt, P., Zotz, G., & Kreft, H. (2021). Functional traits are key to understanding orchid diversity on islands. *Ecography*, 44(5), 703–714. <https://doi.org/10.1111/ecog.05410>
- Turner, I. M., Chua, K. S., Ong, J. S. Y., Soong, B. C., & Tan, H. T. W. (1996). A century of plant species loss from an isolated fragment of lowland tropical rain forest. *Conservation Biology*, 10(4), 1229–1244.
- Wagner, K., & Zotz, G. (2020). Including dynamics in the equation: Tree growth rates and host specificity of vascular epiphytes. *Journal of Ecology*, 108, 761–773.
- Wagner, K., Mendieta-Leiva, G., & Zotz, G. (2015). Host specificity in vascular epiphytes: A review of methodology, empirical evidence and potential mechanisms. *AoB PLANTS*, 7, plu092. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plu092>
- Wagner, K., Wanek, W., & Zotz, G. (2021). Functional traits of a rainforest vascular epiphyte community: Trait covariation and indications for host specificity. *Diversity*, 13(2), 97. <https://doi.org/10.3390/d13020097>
- Werner, F., & Gradstein, R. (2009). Diversity of dry forest epiphytes along a gradient of human disturbance in the tropical Andes. *Journal of Vegetation Science*, 20, 59–68. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2009.05286.x>
- Wolf, J. H. (2005). The response of epiphytes to anthropogenic disturbance of pine-oak forests in the highlands of Chiapas, México. *Forest Ecology and Management*, 212(1–3), 376–393. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.03.027>
- Wolf, J. H., Gradstein, S. R., & Nadkarni, N. M. (2009). A protocol for sampling vascular epiphyte richness and abundance. *Journal of Tropical Ecology*, 25(2), 107–121. <https://doi.org/10.1017/s0266467408005786>
- Zotz, G. (2013). The systematic distribution of vascular epiphytes—a critical update. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 171(3), 453–481. <https://doi.org/10.1111/boj.12010>
- Zotz, G. (2016). *Plants on plants—The biology of vascular epiphytes*. Springer International Publishing. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-39237-0>
- Zotz, G., & Andrade, J. L. (2002). La ecología y la fisiología de las epífitas y las hemiepífitas. En M. Guariguata, & G. Kattan (Eds.), *Ecología y conservación de Bosques Neotropicales* (pp. 271–296). Editorial Libro Universitario Regional.
- Zuleta, D., Benavides, A. M., López-Rios, V., & Duque, A. (2016). Local and regional determinants of vascular epiphyte mortality in the Andean mountains of Colombia. *Journal of Ecology*, 104(3), 841–849. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12563>