

PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR

FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

ESCUELA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

**Composición y estructura de epífitas vasculares en un gradiente altitudinal
en un Bosque Montano Alto, Imbabura, Ecuador**

**Disertación previa a la obtención del título de Licenciado en Ciencias
Biológicas**

JOSÉ NICOLÁS ZAPATA BLANCO

Quito, 2019

Certifico que la Disertación de Licenciatura en Ciencias Biológicas del Sr. José Nicolás Zapata Blanco ha sido concluida de conformidad con las normas establecidas; por lo tanto, puede ser presentada para la calificación correspondiente.

A handwritten signature in blue ink that reads "Álvaro J. Pérez". The signature is written in a cursive style and is underlined.

Álvaro J. Pérez, Mtr.

Director de la Disertación
Quito, 12 de noviembre del 2019

A Dios por su infinito amor y ser mi fortaleza diaria
A María Aurora por ser mi motivación y brindarme tanto amor

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, agradezco a Dios porque día a día me fortaleció permitiéndome seguir por el camino correcto, porque me brindó la oportunidad de conocer personas increíbles que han hecho de mi vida muy buena, por permitirme admirar, disfrutar, explorar y recorrer tantos montes y selvas.

Agradezco a mi abuelita María Aurora, por ser mi motivación para llegar a ser lo que soy hasta ahora y por el gran amor que siempre me dio, a mi tía Pao por sus consejos, cariño e incondicional apoyo, a José por ser mi ejemplo a seguir, por ese amor de padre que nunca dudó en brindarme, a mi madre Verónica por darme la vida y enseñarme grandes lecciones con su peculiar cariño, a mis hermanitas Cami y María Paz por motivarme a ser mejor, a mis pequeños Martín, Renata, Rebeca, Victoria, José Ignacio por su dulzura y el amor tan puro que siempre me dan, a mi abuelito Cesar Augusto, a Pedro y Daniela por ser un gran apoyo día a día, un agradecimiento enorme a Anita, Luchin, Sonia, Rocío, Belén, David, Mateo, Erika, Ceci, Romy, Yara, Tai quienes siempre han aportado en valiosos momentos de mi vida y finalmente a Saúl por las enseñanzas que me dejó y esos buenos momentos que recordaré siempre con mucho cariño.

A mi fiel compañera Zoé, el amor de mi vida, gracias por todo el aguante, por la entrega y sobre todo por todo el amor, gracias por las enseñanzas y todas las experiencias compartidas.

Gracias también a esa familia que uno escoge, los amigos, aquellos que están, han estado y sé que siempre estarán. Doy un agradecimiento muy especial a Andre Fernández, Erick Viera, Nico Del Castillo y Emy Cevallos por todo el cariño, por apoyarme en todo momento y ser los mejores amigos que uno puede encontrar; a Sharom, Edi, Andrés, Caro, Manu, Jenni, Santi, Rena, Emi, Andre, y a todos los panas que han estado ahí en este proceso de “ser biólogo” por todos los buenos momentos y por hacer de la universidad un lugar agradable y divertido; también agradezco a Ariel, Judith, Jaime, Omar y Bryan por su valiosa amistad desde hace tiempo.

Un agradecimiento muy grande a quienes han hecho posible poder realizar y han colaborado en este trabajo, a The Lovett School por el financiamiento, Alex Reynolds, director de la Reserva Siempre Verde por la oportunidad y confianza brindada, a Nelson y María, por su colaboración y acogida durante el trabajo de campo, a Washington Santillán por toda su buena voluntad y gran ayuda en la fase de campo, también agradezco a los botánicos especialistas Francisco Tobar, Blanca León, David Sanín, Alejandra Vasco, Weston Testo, quienes me ayudaron y guiaron en el proceso de identificación de muestras, al Prof. Robert Gradstein y el Dr. Kevin Burgess por sus sugerencias en la metodología.

A Katya Romoleroux y Hugo Navarrete por las oportunidades y confianza que me han brindado para ser parte de sus proyectos y por su gran aporte en mi formación como biólogos y botánico, a Paty, Carmita, Dolo, Denisse, Sarita, Pao, Edison, Carito, la gran familia del Herbario QCA, por permitirme aprender de ellos a nivel profesional y ser un apoyo siempre.

Doy las gracias a Daniela Cevallos, por enseñarme ese lado humano, humilde, realista y sin complicaciones de la vida como científico, por ser una excelente líder, por su cariño y sabios consejos que me han permitido convertirme en profesional, por su colaboración en todo este trabajo y por darme su total confianza y grandes oportunidades en el ámbito laboral. Finalmente doy las gracias a mi director de tesis y mentor Álvaro J. Pérez, quién ha sido mi más grande inspiración dentro de la ciencia, gracias por dejarme ser parte de su laboratorio y de su equipo en varias expediciones, por toda la confianza y aprecio brindado y sobre todo por ser mi guía en “el camino del buen botánico”.

TABLA DE CONTENIDOS

1.	RESUMEN.....	1
2.	ABSTRACT.....	2
3.	INTRODUCCIÓN.....	3
3.1.	CLASIFICACIÓN DE LAS EPÍFITAS.....	4
3.2.	IMPORTANCIA DE LAS EPÍFITAS.....	5
3.3.	PATRONES DE DIVERSIDAD.....	6
4.	OBJETIVOS.....	8
4.1.	OBJETIVO GENERAL.....	8
4.2.	OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	8
5.	MATERIALES Y MÉTODOS.....	9
5.1.	ÁREA DE ESTUDIO.....	9
5.2.	FASE DE CAMPO E IDENTIFICACIÓN	10
5.3.	ANÁLISIS DE DATOS.....	11
5.3.1.	DIVERSIDAD.....	11
5.3.2.	COMPOSICIÓN Y ESTRUCTURA.....	12
5.3.2.1.	ESTRATIFICACIÓN VERTICAL.....	13
6.	RESULTADOS.....	14
6.1.	DIVERSIDAD.....	14
6.1.1.	DIVERSIDAD ALFA.....	14
6.1.2.	DIVERSIDAD BETA.....	14
6.2.	COMPOSICIÓN Y ESTRUCTURA.....	15
6.2.1.	ESTRATIFICACIÓN VERTICAL.....	15
7.	DISCUSIÓN.....	16
7.1.	DIVERSIDAD.....	16
7.1.1.	DIVERSIDAD ALFA.....	16
7.1.2.	DIVERSIDAD BETA.....	17
7.2.	COMPOSICIÓN Y ESTRCUTURA DE EPÍFITAS.....	18
7.2.1.	ESTRATIFICACIÓN VERTICAL.....	20
8.	CONCLUSIONES.....	22
9.	REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	23
10.	FIGURAS.....	28
11.	TABLAS.....	41
12.	ANEXOS.....	44

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Ubicación geográfica de la Reserva Siempre Verde.....	29
Figura 2. Ubicación de los puntos de muestreo.....	30
Figura 3. Zonificación del árbol hospedero.....	31
Figura 4. Curva de acumulación de especies.....	32
Figura 5. Comparación de la riqueza de especies.....	33
Figura 6. Cluster, diversidad beta.....	34
Figura 7. Análisis de NMDS.....	35
Figura 8. Análisis de estratificación vertical, box plot.....	36
Figura 9. Perfil de vegetación de las epífitas vasculares.....	37
Figura 10. Especies de epífitas de la familia Orchidaceae.....	38
Figura 11. Especies de helechos epífitos.....	39
Figura 12. Especies de epífitas de la familia Bromeliaceae.....	40

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Lista de forófitos.....	42
Tabla 2. Lista de especies endémicas.....	44

LISTA DE ANEXOS

Anexo 1. Lista de especies de epífitas vasculares.....	45
--	----

1. RESUMEN

Las epífitas son plantas que pueden crecer sobre otras, denominados forófitos u hospederos, sin causarles daño ni aprovecharse de sus recursos. El epifitismo es una estrategia de adaptación que se encuentra presente en varios grupos de plantas vasculares y no vasculares, siendo las orquídeas, bromelias, aráceas, helechos y briofitos los grupos con mayor representatividad de especies con este tipo de hábito. Las epífitas son un componente de suma importancia dentro de los bosques tropicales por las interacciones que tienen con otros organismos y porque intervienen en el ciclo de nutrientes y del agua, además de ser un aporte para la diversidad de distintos ecosistemas.

En este estudio se analizó la composición y estructura de las epífitas vasculares a lo largo de un gradiente de altitud de (2.300 – 3.300 m.s.n.m.) en un bosque montano en la provincia de Imbabura; se reportó un total de 245 especies, 72 géneros y 21 familias en 11 puntos de muestreo ubicados a lo largo del gradiente de altitud. Se observó que conforme la altitud aumentaba la riqueza de especies disminuía en cada punto, se obtuvieron valores $r = 0.6468$, $p = 0.0001$ y de hasta el 75% disimilitud (según el índice de Sørensen) indicando que existe un alto recambio de especies, por lo que la composición de especies varía significativamente. Se concluye que la altitud es uno de los factores más influyentes sobre la dinámica, diversidad y composición de los bosques montanos en el Ecuador.

Palabras clave: epífitas vasculares, forófitos, bosque montano, composición y estructura, patrones de diversidad, gradiente altitudinal.

2. ABSTRACT

Epiphytes are plants that grow on other plants, called phorophytes or hosts, without causing damage or taking advantage of their resources. Epiphytism is an adaptation strategy present in several groups of vascular and non-vascular plants, with orchids, bromeliads, aroids, ferns and bryophytes being the most representative groups of species with this habit. Epiphytes are a very important component within tropical forests for the interactions that they have with other organisms and because they intervene in the nutrient and water cycle, as well as for their contribution to the diversity of different ecosystems.

In this study, the composition and structure of vascular epiphytes was analyzed along an altitudinal gradient (2.300-3.300 masl) in a cloud forest located in the Imbabura province; a total of 245 species, 72 genera, and 21 families are reported in 11 sampling points along the transect. It was observed that species richness declined along each altitudinal point ($r=0.6468$, $p=0.0001$) and reached a rate of 75% dissimilarity (Sørensen index), which indicates a high rate of species turnover significant variation of species composition. It can be concluded that altitude is one of the most influential factors in the dynamics, diversity, and composition of cloud forests in Ecuador

Key words: vascular epiphytes, phorophyte, montane forest, structure and composition, diversity patterns, altitudinal gradient.

3. INTRODUCCIÓN

El Ecuador, ubicado en la ecoregión del Neotrópico (Olson et al., 2001) considerada como un “hot spot” de biodiversidad a nivel mundial, alberga aproximadamente 19.000 especies de plantas, en donde las plantas vasculares registran una mayor riqueza con casi 17.000 especies (Jørgensen y León-Yáñez, 1999; Gradstein y Benitez, 2017). Esta biodiversidad en los países neotropicales, tanto en plantas como en otros organismos, se ve influenciada por factores geográficos, por el clima, la precipitación, la incidencia de luz, los niveles de humedad, entre otros, los cuales han formado variados ecosistemas o hábitats en donde los organismos se han adaptado ocupando diferentes nichos (Antonelli y Sanmartín, 2011). En el caso de las plantas las adaptaciones se presentan en cambios a nivel morfológico, interacciones con otros organismos o también distintos hábitos o formas de vida, como por ejemplo las plantas epífitas.

“Epífita” (del griego “epi” = sobre, “phyton”= planta) es una palabra acuñada por primera vez por el botánico francés C. F. Mirbel en 1815, haciendo referencia a las plantas que se encuentran creciendo sobre otras, especialmente árboles y arbustos a los que se los denomina forófito u hospedero, que a diferencia de las parásitas no llegan a aprovecharse de sus recursos o causarles daño, únicamente utilizan a estas plantas huéspedes como un medio de anclaje o soporte físico para poder cumplir su ciclo vital y sobrevivir (Nieder et al., 1999).

Las primeras observaciones y reportes sobre plantas epífitas fueron hechas por Cristóbal Colón en sus viajes a las islas Bahamas en el año de 1492, así mismo, naturalistas como Darwin, Martius o Humboldt registraron la presencia de epífitas en distintos sitios del mundo y mostraron cierta fascinación por estas plantas. El primer tratado sobre epifitas como tal fue realizado por Schimper en 1884 (Nieder et al., 1999), a partir de esos registros en los siguientes años estas plantas han sido estudiadas de tal manera que se han entendido las adaptaciones que estas poseen para su forma de vida, así como también temas de ecología o de diversidad.

Se sabe que las adaptaciones que tienen las plantas para una vida epífita están principalmente en su morfología y en el desarrollo de tejidos especializados; las epífitas también, en su mayoría, poseen un tamaño reducido, su etapa fértil es corta pero efectiva y tienen la capacidad de mantener periodos de latencia como respuesta a las épocas de sequía (Hölscher et al., 2004). Existe un gran número de taxa que presentan este hábito de epífitas, sin embargo, existen algunos grupos de plantas como las orquídeas, que tienen una alta diversidad representando al menos dos tercios del total de la flora de epífitas vasculares, así mismo las bromelias, gran parte de helechos y las briofitas (plantas no vasculares) poseen el mayor número de especies con hábito de epífitas (Dubuisson et al., 2009).

3.1. CLASIFICACIÓN DE LAS EPÍFITAS

Se ha determinado una clasificación para las epífitas, debido a ciertas diferencias que presentan a lo largo de su ciclo de vida:

- Epífitas verdaderas
- Hemiepífitas (primarias y secundarias)
- Epífitas accidentales
- Epífitas facultativas

Se denominan epífitas verdaderas a aquellas que nunca tienen contacto con el suelo durante toda su vida, es decir, todas sus etapas desde la germinación, desarrollo vegetativo y desarrollo fértil las cumplen sobre el hospedero.

Las hemiepífitas son aquellas que en un punto de su desarrollo llegan a tener contacto directo con el suelo con el fin de tomar recursos, estas a su vez se clasifican en dos grupos, hemiepífitas primarias, son aquellas que germinan sobre el forófito, sin acceso al suelo, y posteriormente sus raíces crecen hacia abajo apoyándose en el tronco para de esa forma tomar recursos del suelo e incluso llegan a competir por los mismos con el forófito (ej: algunas especies de *Ficus* o *Clusia*); las hemiepífitas secundarias inician su ciclo vital germinando en el suelo cerca del forófito, posteriormente se anclan y ascienden por el hospedero, durante

el ascenso van perdiendo las raíces que tienen contacto con el suelo (ej: *Anthurium*).

Epífitas accidentales son aquellas plantas que no tienen adaptaciones para vivir sobre un forófito, pero han colonizado árboles y se han desarrollado ahí, generalmente esto ocurre cuando, por acción de aves o el viento, llegan a hendiduras en las copas o los troncos de los árboles, como algunos representantes del género *Dryopteris*.

Epífitas facultativas, son plantas que presentan el hábito de epífitas, pero también crecen en el suelo, presentan ambos hábitos y esto se relaciona con las condiciones del ecosistema en dónde se encuentran, como algunas especies del género *Pleopeltis* (Nieder et al., 2001; Benzing, 2008; Ceja et al., 2008).

3.2. IMPORTANCIA DE LAS EPÍFITAS

Las plantas epífitas son consideradas como un referente de la composición de la vegetación tropical, pues en estos sitios es en dónde se ha registrado una mayor cantidad y abundancia de especies, de igual forma llegan a ser un componente de gran importancia ecológica en los bosques tropicales debido al importante rol que juegan dentro de la dinámica (Abuna, 2010), las epífitas son la clave en procesos hidrológicos, muchas especies son capaces de retener agua en mayor cantidad que su propio peso permitiendo que exista un balance de este recurso dentro del ecosistema (Hölscher et al., 2004), aportan en el ciclo de nutrientes, por ejemplo siendo sustrato para bacterias fijadoras de nitrógeno o siendo parte, al morir, del reciclaje de nutrientes en el suelo (Muñoz et al., 2003; Abuna, 2010; Lücking et al., 1996; Henao-Díaz et al., 2012).

En la actualidad se conoce que las epífitas brindan un aporte importante para el almacenamiento del carbono atmosférico, en algunas regiones del Neotrópico se han determinado rangos de 370 kg hasta 44.000 kg de carbono almacenado por hectárea (Köhler et al., 2007, Hofstede et al., 1933).

Además, estas plantas juegan un rol importante dentro de los bosques donde habitan debido a que forman microhábitats dónde existen nichos disponibles para que algunos grupos de animales, principalmente artrópodos y anfibios puedan vivir, algunas epífitas también proporcionan alimento para la fauna de dosel (Yanoviak et al., 2003; Scheffers et al., 2014).

Por otra parte, al ser dependientes de las condiciones estables del ambiente, las epífitas muestran una gran sensibilidad al cambio climático (Gentry y Dodson, 1987), actualmente las poblaciones de estas plantas se ven amenazadas y probablemente las poblaciones tengan un declive ya que existe una modificación drástica en las condiciones ambientales producto de actividades antropogénicas (Dirzo y Raven, 2003; Baillie et al., 2004; Köster, 2009), se ha determinado que la mayor causa de mortalidad en las especies de epífitas son factores no mecánicos, como la evapotranspiración (Zuleta et al., 2016), causado por el calentamiento global, lo que afecta directamente en la dinámica de los bosques donde estas plantas habitan proyectando así pérdida de biodiversidad y afectaciones graves al medio ambiente.

3.3. PATRONES DE DIVERSIDAD

Los patrones de diversidad de epífitas aún son muy discutidos puesto que varían dependiendo de los sitios dónde se han estudiado. Aproximadamente un 27% del total de especies de la flora ecuatoriana son epífitas (Kreft et al., 2004); según Muñoz y Küper, 2001, la mayor concentración y ocurrencia de especies se encuentran en los denominados bosques montanos de las estribaciones de los Andes, este tipo de bosques abarcan un gradiente continuo altitudinal que va desde el pie de monte a los 800 m.s.n.m. hasta casi el límite arbóreo a los 3.200 m.s.n.m. aproximadamente, teniendo variaciones en las condiciones ambientales, pero caracterizándose mayoritariamente por la presencia de neblina y los niveles de humedad son altos, razón por la cual las especies de epífitas habitan en este tipo de formaciones vegetales (Cuesta et al., 2008; Webster, 1995). Algunos estudios han indicado que la mayor diversidad se encuentra en la franja de altitud de los bosques montanos entre los 1.000 m.s.n.m. y 1.500 m.s.n.m., además se

ha demostrado un decrecimiento conforme el rango de altitud aumenta (Krömer et al., 2005).

La mayoría de los estudios que son una gran referencia sobre la diversidad vegetal para el país, se han centrado en especies arbóreas (Madsen y Øllgaard, 1994; Worthy et al., 2019), esto ha generado vacíos de información sobre otros grupos vegetales como las epífitas, sin embargo, existen valiosos aportes (Webster y Rhodes, 2001; Küper et al., 2004; Bussman, 2002) que han sido pauta y dan una mejor referencia para comprender todo lo referente a las epífitas.

En este trabajo se buscó dar un aporte al conocimiento de las epífitas del país estudiando la riqueza y recambio de especies de epífitas vasculares en un bosque montano ecuatoriano.

4. OBJETIVOS

4.1. OBJETIVO GENERAL

- Contribuir al conocimiento de las epífitas vasculares en el Ecuador.

4.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Conocer la riqueza de especies de epífitas vasculares en un transecto con un gradiente de altitud de 1.000 m. en la Reserva Siempre Verde.
- Analizar el recambio de especies de epífitas vasculares dentro del gradiente de altitud en la Reserva Siempre Verde.
- Determinar la composición y estructura de la comunidad de plantas de epífitas vasculares en el gradiente de altitud en la Reserva Siempre Verde.

5. MATERIALES Y MÉTODOS

5.1. ÁREA DE ESTUDIO

La Reserva Siempre Verde está situada en la provincia de Imbabura, muy cerca de Apuela en la parroquia de Santa Rosa dentro de la zona conocida como el valle de Intag, en las faldas noroccidentales del volcán Cotacachi (Figura 1). Fue fundada en el año de 1990 por The Lovett School y declarado bosque protector en 1992 por el gobierno ecuatoriano. Abarca un área de 504 hectáreas en un gradiente de altitud que va desde los 2.300 hasta los 3.330 m.s.n.m. La precipitación anual es de aproximadamente 2.532 mm, siendo los meses de octubre a enero la época más lluviosa; la temperatura media es de 15°C aproximadamente y tiene fluctuaciones que oscilan entre los 4,52 °C y los 18°C. La topografía está caracterizada principalmente por cimas y zonas de quebradas (Siempre Verde, 2015; Worthy et al., 2019).

La composición de especies vegetales, árboles y arbustos, es típica del bosque de neblina con marcadas diferencias conforme la altitud cambia; se considera que es un bosque casi sin intervención, se conoce que existió una tala selectiva de árboles hace más de 20 años, sin embargo, en la actualidad no existen actividades como agricultura, tala o ganadería, que estén alterando al bosque. En la zona más baja de la reserva se puede encontrar un bosque montano alto con un dosel más o menos tupido, no tan cerrado, con árboles de hasta 25 metros de altura, entre los que podemos encontrar a *Gordonia fruticosa* (caimitillo), *Myrcianthes* sp. (arrayán) y varias especies de la familia Lauraceae como las más representativas; el subdosel con árboles entre los 13 a 18 m de altura, conformado por especies como *Styrax* sp. y *Hedyosmum* spp.; el sotobosque está menos representado, sin embargo llega a tener arbustos y árboles entre los 5 a 10 m de altura, entre ellos varias especies de *Palicourea* y *Eugenia*. Conforme se asciende en el gradiente de altitud la vegetación se vuelve más arbustiva, se reduce el tamaño, el dosel es más abierto, algunas especies representativas son *Freziera* sp. y *Weinmannia* spp., se nota una mayor presencia

de briofitos tanto terrestres como epífitas y algunas especies de hierbas también dominan el paisaje (Jiménez, 2016).

5.2. FASE DE CAMPO E IDENTIFICACIÓN DE MUESTRAS

El trabajo de campo fue realizado en dos etapas, la primera fue en el mes de agosto del 2018 y la segunda en febrero del 2019. Se establecieron 11 puntos de muestreo a lo largo de un sendero (Figura 2), utilizado como transecto, que abarca un gradiente altitudinal que va desde los 2.300 hasta los 3.300 m.s.n.m., los puntos se encuentran separados cada 100 metros de altitud (Tabla 1).

Para el muestreo de las epífitas vasculares se tomó como referencia el protocolo propuesto por Krömer y Gradstein (2016); un total de 44 forófitos (Tabla 1) fueron seleccionados, cuatro árboles por punto. Esta selección estuvo basada en la accesibilidad que poseían para la colecta de especímenes y una buena representatividad de especies de epífitas, de cada hospedero se obtuvo una muestra para ser identificado, el diámetro a la altura del pecho (DAP) y su altura, así como también las coordenadas de su ubicación.

Para la recolección y registro de especies de epífitas vasculares se realizó un procedimiento similar a lo propuesto por Johansson (1974), el cual plantea que se debe zonificar al hospedero ya que de esta forma el muestreo se facilita y se puede analizar la diversificación vertical en la comunidad de epífitas, se sugiere tener cinco zonas basadas en diferencias en la composición de especies de epífitas, sin embargo hay que tomar en cuenta que este tipo de protocolos no son estrictos y puede que no siempre coincida con la composición de epífitas por lo que deben ser modificados acorde a las condiciones que se presenten tal como se hizo en este estudio.

Se decidió realizar una modificación en la división por zonas de los hospederos, ya que se observó que los forófitos tenían una morfología particular, en la mayoría de los casos no presentaban copas densas y muy ramificadas como en el esquema que se observa en lo propuesto por Johansson (1974), es por eso que se decidió que las zonas 4 y 5 correspondan a dos ramas separadas

del mismo huésped, las cuales fueron muestreadas completamente desde el término de la zona 3 hasta el final de la copa (Figura 3).

Se realizó la recolección y registro de especímenes usando binoculares y una podadora aérea, para escalar a los árboles y acceder a las zonas más altas, se utilizó arnés y espuelas; cada espécimen colectado fue guardado de forma individual con una respectiva etiqueta en dónde se indicaba en qué hospedero y en qué zona de este fue encontrada así como también un nombre de identificación provisional, de igual manera se anotó dicha información en un cuaderno de campo para posteriormente ser ordenada en una base de datos para los análisis estadísticos.

Los especímenes recolectados, tanto de epífitas y forófitos, fueron prensados en campo para posteriormente ser secados e identificados. La identificación de los especímenes se la realizó consultando a varios especialistas de distintos grupos, especialmente orquídeas y helechos; por otra parte varios especímenes fueron identificados mediante una comparación con las colecciones del Herbario QCA, revisando literatura, claves taxonómicas y también se utilizó bases de datos y fotografías de herbarios virtuales como www.bioweb.bio, www.tropicos.org, www.nybg.org y www.gbif.org.

5.3. ANÁLISIS DE DATOS

5.3.1. DIVERSIDAD

La diversidad alfa fue analizada en base a la riqueza de especies que se estimó con el número de especies encontradas en cada forófito, se realizó una curva de acumulación de especies usando el índice de Chao 2 para comprobar la representatividad del muestreo, también se usó los datos de la riqueza de especies de cada punto ajustados con una desviación estándar y un intervalo de confianza de 0.05 para realizar una comparación y observar los cambios que pueden existir en el número de especies conforme la altitud va variando. Estos análisis fueron realizados en los programas EstimateS y Microsoft Excel 365.

La diversidad beta se evaluó mediante un método cualitativo, basado en datos de la presencia y ausencia de especies con el índice de disimilitud de Sørensen, el cuál realiza una comparación de las especies únicas de un sitio y las especies compartidas entre sitios (Villareal et al., 2006). Este índice toma valores entre 0 y 1 en donde 0 nos indica que las comunidades analizadas no son diferentes y 1 si son diferentes o existe disimilitud. Este análisis busca observar el recambio de especies y ver qué tan heterogénea es la comunidad de epífitas en el rango de altitud. Esto se realizó en el programa RStudio versión 1.2.1335 (Baselga y Orme, 2012).

5.3.2. COMPOSICIÓN Y ESTRUCTURA DE EPÍFITAS

Para determinar la composición de especies de epífitas vasculares en el gradiente de altitud se realizaron análisis de escalamiento multidimensional no paramétrico (NMDS por sus siglas en inglés) ya que de esta forma se puede representar de una manera gráfica que tan similares son los puntos de muestreo, de forma complementaria se realizó un análisis de similitudes ANOSIM de una vía, un método igualmente no paramétrico que se basa en las diferencias significativas entre dos o más grupos, en donde se obtiene un valor estadístico “r” el cual tiene un rango entre 0 y 1 e indican que tan similares o diferentes pueden ser los grupos analizados (Hammer, 2010). En estos análisis se utilizó el coeficiente de Jaccard debido a que los datos con los que se trabajaron se basan en la presencia/ausencia de especies, este índice mide las similitudes entre conjuntos, en este caso los puntos de muestreo. Para esto se utilizó el programa PAST 3.05.

Se eligieron los grupos (familias) de mayor representatividad en cada punto de muestreo basados en el número de especies, de esta forma se realizó un perfil de vegetación de tal manera que se muestra de una forma gráfica como se encuentra estructurada toda la comunidad de epífitas del bosque montano alto de la reserva Siempre Verde, en este análisis se utilizó el programa Microsoft Excel 365 y el programa AutoCAD.

5.3.2.1. ESTRATIFICACIÓN VERTICAL

Se realizó un análisis de la estratificación vertical de las epífitas en cada hospedero de todo el gradiente de altitud, con el fin de observar las diferencias en la composición de la comunidad de epífitas, para ello se usó los datos del número de especies presentes en cada zona, realizando una comparación entre las zonas mediante un box plot o diagrama de caja, esta comparación se la realizó en el programa PAST 3.05.

6. RESULTADOS

6.1. DIVERSIDAD

6.1.1. DIVERSIDAD ALFA

Se encontró un total de 245 especies que pertenecen a 21 familias y 72 géneros, las familias más representativas fueron Orchidaceae (114 spp.), Polypodiaceae (33 spp.), Araceae (19 de spp.), Dryopteridaceae (17 spp.) y Bromeliaceae (16 spp.) (Anexo 1), además se registró un total de 17 especies endémicas (Tabla 2). Con este número de especies se realizó una curva de rarefacción (Sample rarefaction) o curva de acumulación de especies con el fin de comprobar cómo estuvo el esfuerzo de muestreo en todo el rango de altitud, esta curva se ajustó con el índice de Chao 2 ya que se manejaron datos de presencia y ausencia, se observa que el esfuerzo de muestreo no está tan cercano al esperado, sin embargo, se registró el 69% de las especies esperadas, un valor aceptable (Figura 4).

Al comparar la riqueza de especies en cada punto de muestreo se observó ciertos cambios conforme a la línea de tendencia, en consecuencia se puede decir que la diversidad alfa tiende a decrecer mientras se asciende en altitud, así mismo se muestran intervalos de confianza cortos dando a conocer que existen diferencias significativas en la riqueza de especies entre todos los puntos (Figura 5), siendo los puntos uno ubicado a los 2.300 m.s.n.m. y tres ubicado a los 2.500 m.s.n.m. los que presentaron la mayor riqueza, ambos con 78 especies, mientras que el punto 11 a los 3.300 m.s.n.m. registró solamente 31 especies, siendo el valor más bajo entre todos los puntos.

6.1.2. DIVERSIDAD BETA

La diversidad beta se representó mediante un cluster o dendrograma (Figura 6), el cuál fue realizado utilizando el índice de disimilitud de Sørensen, se observa claramente heterogeneidad en toda la comunidad de epífitas vasculares

en el gradiente de altitud ya que existe una notable separación entre los puntos, indicando que en ningún caso se comparten todas las especies.

El dendrograma forma tres grupos importantes donde la disimilitud es más significativa alcanzando valores de hasta el 75%, esto indica que el recambio de especies está influenciado por el gradiente de altitud y llega a ser más marcado en la mitad del gradiente aquí analizado, es decir a los 2.800 m.s.n.m aproximadamente.

6.2. COMPOSICIÓN Y ESTRUCTURA DE EPÍFITAS

La composición florística de epífitas vasculares en el gradiente de altitud presentó diferencias significativas ($r= 0.6468$ y $p= 0.0001$), con lo que se argumenta que existe una variación en la composición de epífitas vasculares dentro de este bosque montano alto.

El análisis de escalamiento multidimensional no paramétrico NMDS (Figura 7) presentó ciertos niveles de separación entre los puntos de muestreo, si bien se observó solapamientos entre puntos, sobre todo entre los puntos 1 al 6, en este caso la composición no difiere significativamente; sin embargo, a partir del punto 6 la diferencia de la composición comienza a ser más notoria, lo que lleva finalmente a deducir que existen diferencias importantes a lo largo del gradiente.

6.2.1. ESTRATIFICACIÓN VERTICAL

Tal como se muestra en la Figura 8, se notó una diferencia entre las zonas del árbol en cuanto al número de especies que se encuentran en estas, las zonas uno y dos que corresponden al tronco poseen menor número de especies con respecto a las zonas tres, cuatro y cinco correspondientes a la corona.

7. DISCUSIÓN

7.1. DIVERSIDAD

7.1.1. DIVERSIDAD ALFA

Se conoce que los bosques montanos son un ecosistema muy diverso (Sierra, 1999; Cuesta, 2008), en cuanto a la riqueza de especies de epífitas estos bosques han reportado poseer el mayor número de especies, sin embargo, esta riqueza cumple un patrón relacionado con el rango de altitud, el rango de altitud entre los 1.000 hasta los 1.500 m.s.n.m. aproximadamente es donde la riqueza de especies de epífitas vasculares ha presentado los valores más elevados (Küper et al., 2004), en el caso de las zonas con mayor altitud (2.400 m.s.n.m. en adelante) en los bosques montanos, tienden a presentar una disminución de especies de epífitas vasculares y una mayor riqueza de epífitas no vasculares (Ministerio del Ambiente, 2013).

Dentro de este estudio se registró un total de 245 especies de epífitas vasculares presentes en el rango de altitud de 2.300 hasta 3.300 m.s.n.m., que al comparar con estudios realizados en el Ecuador y otros países del Neotrópico (Nieder, 2001; Muñoz y Küper, 2001; Bussman, 2002) se concluye que la riqueza de especies aquí reportada es representativa e incluso se puede decir que es alta, además los grupos más ricos generalmente son las monocotiledóneas y los helechos (Cascante-Marín y Nivia-Ruiz, 2013), que en este caso también se presentaron como los grupos con mayor número de especies. También se observó una disminución en el número de especies conforme la altitud aumenta, se tiene una alta riqueza entre los 2.300 hasta los 2.600 m.s.n.m. con ciertas fluctuaciones, a partir de esa altitud la riqueza tiende a disminuir constantemente, para Bussman (2002) el mayor número de especies de epífitas se puede observar en los bosques andinos (otra forma de denominar los bosques montanos tropicales) entre las altitudes de 2.000-2.400 m.s.n.m., rangos que se asemejan a lo aquí encontrado, sin embargo es importante tener en cuenta factores bióticos y abióticos que puedan influenciar a la diversidad, los patrones no siempre se van a

cumplir de la misma forma. Aquí también las especies de briofitas epífitas juegan un rol importante, se observó que mientras la altitud aumenta estas plantas llegan a ser más abundantes, es probable que en las partes más altas del gradiente altitudinal las briofitas ocupen nichos de algunas plantas vasculares, se sugiere realizar un análisis de diversidad y abundancia de las briofitas también con el fin de comprender la dinámica.

7.1.2. DIVERSIDAD BETA

Según el análisis de la diversidad beta empleado, en la Reserva Siempre Verde existe una considerable heterogeneidad en la comunidad de epífitas vasculares, en los resultados se presenta un dendrograma (Figura 6) donde se forman tres grupos importantes que muestran de manera más clara que aproximadamente en la parte media del gradiente de altitud (a partir del punto 6 a los 2.800 m.s.n.m.) el recambio toma un valor más significativo de un 75% de disimilitud y justamente aquí es donde existe una mezcla de especies tanto de los puntos más altos como los más bajos, cabe recalcar que ningún punto es muy similar, los puntos 2 y 3 presentan el porcentaje más bajo de disimilitud (40%). Nuestros resultados responden al patrón de diversidad beta reportado en los bosques tropicales (Potts et al., 2002) ya que la distancia geográfica, en este caso el rango de altitud llega a influenciar a gran escala el recambio de especies (Condit et al., 2002).

Otro factor importante y quizá el más influyente para el patrón de diversidad de especies en la reserva Siempre Verde es la incidencia de la neblina sobre el bosque (Worthy et al., 2019), esto se deduce en base a la hipótesis que existe sobre la mezcla de especies en las elevaciones medias de los bosques montanos, tanto de las partes bajas como altas. Se conoce que la neblina en ocasiones incide mayoritariamente en ciertos sitios de estos bosques provocando un aumento en la precipitación y humedad, así como también disminución en la temperatura, de esta forma la diversidad tiende a ser mayor (Girardin et al., 2014).

7.2. COMPOSICIÓN Y ESTRUCTURA DE EPÍFITAS

La composición florística de especies de epífitas vasculares en todo el gradiente altitudinal presentó también diferencias, los puntos de muestreo comparten un cierto porcentaje (en promedio el 20%) de especies, el mismo que se ve más reducido cada vez que la altitud es mayor e incluso se llega a observar que los puntos tienen una composición muy distinta (Figura 9). Estas similitudes y diferencias se pueden dar debido a que las especies se adaptan para ocupar diferentes nichos (Mouillot, 2007). Algunas especies llegan a poseer amplios rangos de distribución y algunas están adaptadas únicamente a un rango reducido o específico (Futuyama y Moreno, 1988).

Las adaptaciones se encuentran primordialmente en la capacidad de las especies para dispersarse y competir (Homeier et al., 2010), también se sabe que la altitud modifica las condiciones ambientales, es probable que la manera en la que se presenta la composición de epífitas en la Reserva Siempre Verde tenga relación a diferencias en las condiciones de humedad, temperatura o precipitación.

En el estudio realizado por Jiménez (2016) en la Reserva Siempre Verde, donde se analizó la dinámica de las especies vegetales de árboles y arbustos, se encontró que los patrones de diversidad y de ensamblaje de las especies del bosque se ven influenciadas por el gradiente de altitud, basados en lo encontrado identifican y separan al menos dos tipos de estratos o bosques en el mismo gradiente de altitud; clasificándolo como “montane cloud forest” o bosque nublado a la formación vegetal que se encuentra entre los 2.300 hasta 3.000 m.s.n.m., y como “high montane cloud forest” o bosque alto andino al que se encuentra entre los 3.000 y 3.400 m.s.n.m., en ambos casos la riqueza y recambio de especies marcan una fuerte diferencia en la estructura en sí del bosque a lo largo del gradiente, este estudio previo es muy valioso ya que se puede realizar una comparación de tal manera que se comprende mejor y se tiene una visión más amplia sobre la influencia del gradiente altitudinal sobre la vegetación.

Conforme a los resultados, la estructura de la comunidad de epífitas vasculares presenta cambios relacionados con la altitud, concordando con el estudio anteriormente mencionado, estos cambios se ven reflejados gracias a ciertos grupos de plantas que inciden en distintos puntos del gradiente o a su vez en todo el gradiente (Figura 9), por ejemplo, la familia Orchidaceae es el grupo más representativo de las plantas epífitas, más del 70% de las especies registradas son epífitas (Dubisson et al., 2009). Para la estructura de la comunidad de epífitas en la Reserva Siempre Verde, las orquídeas de igual manera son el grupo más importante, esta familia posee el mayor número de especies y tiene representantes en todas los forófitos muestreados y también muestra el mayor número de especies endémicas, especies como *Pleurothallis antennifera*, *Pleurothallis bivalvis* y *Elleanthus amethystinus* se encuentran distribuidas en todo el gradiente y al parecer son especies generalistas bien adaptadas para vivir en un rango de altitud alto andino, por otra parte *Epidendrum mesogastropodium* es una especie exclusiva del rango más alto, 2.700-3.300 m.s.n.m., *Fernandezia crystallina* también presentó mayor representatividad en este rango aunque esta especie también amplía su rango de distribución hasta las zonas más bajas del gradiente, la mayoría de especies del género *Stelis* y las especies del género *Cyrtochilum* están distribuidas exclusivamente entre los 2.300 hasta los 2.700 m aproximadamente (Figura 10).

En esta estructura de epífitas los helechos también juegan un rol importante, este grupo de plantas presentan adaptaciones importantes para la vida como epífitas (Benzing, 1990). Todos los helechos representan alrededor del 27% del total de especies, ubicándolos como el segundo grupo con mayor incidencia de especies luego de las monocotiledóneas (Orchidaceae, Bromeliaceae, Araceae); especies como *Radiovittaria garderiana* e *Hymenophyllum* spp. determinan un patrón importante en la estructura del gradiente. *Radiovittaria garderiana* se encontró en la mayoría de los fustes de los forófitos ubicados entre los 2.300 hasta 2.500 m, ocupando una gran superficie., Por su parte, *Hymenophyllum* spp. se encuentran en todo el gradiente, sin embargo, desde los 2.600 hasta los 3.000 m.s.n.m. ocupan mayoritariamente los fustes de los hospederos (observación personal). Las especies del género *Elaphoglossum* responden también al patrón de reemplazo en el gradiente y

permiten observar las diferencias en esta estructura de la comunidad, *Elaphoglossum lloense* es una especie únicamente encontrada en la zona media a alta (2.800-3.200 m.s.n.m.), mientras que *Elaphoglossum molle* está solamente en la zona más baja (2.300-2.500 m.s.n.m.). Al igual que en el caso de las orquídeas se encontraron especies con un amplio rango de distribución como *Elaphoglossum lingua*. La familia Polypodiaceae es la segunda familia con mayor número de especies, después de Orchidaceae, dentro de esta familia se encuentran las especies *Polypodium seggregatum*, *Pecluma eurybasis* y *Melpomene* spp. que aportan una dinámica importante a la composición y estructura en este bosque debido a que son especies poiquilohídricas, adaptadas a sobrevivir a periodos de sequía o baja cantidad de agua, lo que permite que la diversidad no disminuya (Dubinsson, 2009) (Figura 11).

Araceae y Bromeliaceae (Figura 12) son dos familias importantes de epífitas, en estudios sobre epífitas vasculares (Kreft et al., 2004) se ha encontrado que estas familias aportan mayoritariamente al porcentaje de especies encontradas; para la comunidad de epífitas en la Reserva Siempre Verde estas plantas son importantes en la composición y estructura, sin embargo, la diversidad no es comparable a lo encontrado previamente en otros sitios, esto se puede explicar a que generalmente estas familias son más ricas en especies en altitudes menores, sin embargo en términos de abundancia de individuos estas aún aquí llegan a ser bien dominantes y ser un componente clave en el bosque.

Tal como lo explican Chain-Guadarrama et al. (2012), Homeier (2010) Jiménez (2016), y Young y Keating (2001) la composición y estructura de las especies en los Andes está explicada por la capacidad de las especies que tienen para adaptarse, competir, dispersarse y sobrevivir en distintos nichos.

Con el fin de brindar un aporte y ampliar el conocimiento sobre los patrones de diversidad y la dinámica de las poblaciones de epífitas, se ha realizado el presente estudio, sin embargo es importante continuar con estudios similares ya que aún queda mucho por conocer sobre las epífitas del Ecuador.

7.2.1. ESTRATIFICACIÓN VERTICAL

El estudio de epífitas sugiere observar la diversificación vertical de las especies en el forófito realizando una zonificación de este, dicha zonificación se ha empleado con el fin de ver las diferencias conspicuas en la composición de epifitas en los hospederos (Gradstein et al., 2003), bajo este concepto se ha observado que las epífitas se distribuyen de tal manera que existen diferencias en la riqueza, biomasa y frecuencia dentro del individuo huésped; ahora bien, las diferencias en las comunidades de epífitas en los hospederos fueron claramente observadas, los resultados indican que la mayor diferencia está entre la copa y el fuste de los forófitos, se muestra que las zonas 1 y 2, correspondientes a la parte del fuste, son las que tienen un menor número de especies, en el caso de las zonas que corresponden a la corona 3, 4 y 5 observamos que la riqueza de especies es similar entre sí pero mayor a las zonas del fuste (Figura 7). En otros estudios (Webster y Rhodes, 2001; Küper et al., 2004; Bussman, 2001) las diferencias principales, de igual manera, se encuentran entre el fuste y la corona, aunque para estudios sobre epífitas en rangos de altitud más bajos al que aquí se tiene, la composición de especies puede variar más en la copa por lo que la zonificación en las zonas de la copa debe variar y ajustarse a la zonificación clásica de Johansson (1974).

8. CONCLUSIONES

Se considera que la riqueza de especies de epífitas vasculares encontrada en este estudio es alta, el patrón de riqueza de especies presenta fluctuaciones entre todo el rango de altitud, donde los puntos de la zona baja del gradiente son los que tienen mayor número de especies.

Se observó un alto recambio de especies, mostrándose de manera más significativa a partir de los 2.700-2.900 m.s.n.m. La heterogeneidad en la comunidad de epífitas vasculares en la Reserva Siempre Verde es considerable, sin embargo, se sugiere realizar un muestreo más amplio con el fin de conocer mejor los patrones de diversidad.

Se demostró que la altitud es un factor sumamente importante y determinante en cuanto a la composición y estructura de epífitas vasculares, se considera pertinente separar al gradiente en dos estratos debido a las diferencias encontradas.

Este estudio aporta con el conocimiento sobre epífitas en el Ecuador, se sugiere realizar más estudios similares y considerar más factores como abundancia de individuos, niveles de precipitación, humedad y temperatura más precisos para una mejor comprensión de la dinámica, importancia y estado de las comunidades de epífitas con el fin de ayudar a la conservación de la biodiversidad.

9. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Abuna, T. E. (2010). *Diversity of vascular epiphytes along disturbance gradient in Yayu Forest, southwest Oromia, ethiopia* (Doctoral dissertation) Addis Ababa University.

Antonelli, A., & Sanmartín, I. (2011). Why are there so many plant species in the Neotropics?. *Taxon*, 60(2), 403-414.

Baillie, J. E., Hilton-Taylor, C., & Stuart, S. N. (2004). *A global species assessment*. International Union for Conservation of Nature (IUCN).

Baselga, A., & Orme, C. D. L. (2012). betapart: an R package for the study of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(5), 808-812.

Benzing, D. H. (2008). *Vascular epiphytes: general biology and related biota*. Cambridge University Press.

Bussmann, R. W. (2002). Epiphyte diversity in a tropical Andean forest-Reserva Biológica San Francisco, Zamora-Chinchipe, Ecuador. *Ecotropica*, 7, 43-59.

Chain-Guadarrama, A., Finegan, B., Vilchez, S., & Casanoves, F. (2012). Determinants of rain-forest floristic variation on an altitudinal gradient in southern Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*, 28(5), 463-481.

Cascante-Marín, A., & Nivia-Ruíz, A. (2013). Neotropical flowering epiphyte diversity: local composition and geographic affinities. *Biodiversity and conservation*, 22(1), 113-125.

Ceja Romero, J., Espejo Serna, A., García Cruz, J., López Ferrari, A., Mendoza Ruíz, A., & Pérez García, B., (2008). Las plantas epífitas, su diversidad e importancia. *Ciencias*, 91(091).

Condit, R., Pitman, N., Leigh, E. G., Chave, J., Terborgh, J., Foster, R. B., & Muller-Landau, H. C. (2002). Beta-diversity in tropical forest trees. *Science*, 295(5555), 666-669.

Cuesta, F., Peralvo, M., Valarezo, N., & ECOBONA-Intercooperation, P. R. (2008). *Los bosques montanos de los Andes Tropicales*. Programa Regional ECOBONA-Intercooperation.

Dubuisson, J. Y., Schneider, H., & Hennequin, S. (2009). Epiphytism in ferns: diversity and history. *Comptes rendus biologiques*, 332(2-3), 120-128.

Futuyma, D. J., & Moreno, G. (1988). The evolution of ecological specialization. *Annual review of Ecology and Systematics*, 19(1), 207-233.

Gentry, A. H., & Dodson, C. H. (1987). Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 74(2), 205-233.

Girardin, C. A., Farfan-Rios, W., Garcia, K., Feeley, K. J., Jørgensen, P. M., Murakami, A. A., & Maldonado, C. (2014). Spatial patterns of above-ground structure, biomass and composition in a network of six Andean elevation transects. *Plant Ecology & Diversity*, 7(1-2), 161-171.

Gradstein, S. R., Nadkarni, N. M., Krömer, T., Holz, I., & Nöske, N. (2003). A protocol for rapid and representative sampling of vascular and non-vascular epiphyte diversity of tropical rain forests. *Selbyana*, 105-111.

Gradstein, S. R., & Benitez, A. (2016). Liverworts New to Ecuador with Description of *Plagiochila priceana* sp. nov. and *Syzygiella burghardtii* sp. nov. *Cryptogamie, Bryologie*, 38(4), 335-349.

Hammer, Ø. (2010). PAST v. 2.01. Reference manual. *Oslo: Natural History Museum University of Oslo*.

Hofstede, R. G., Wolf, J. H., & Benzing, D. H. (1993). Epiphytic biomass and nutrient status of a Colombian upper montane rain forest. *Selbyana*, 37-45.

Henaó-Díaz, L. F., Pacheco-Fernández, N. M., Argüello-Bernal, S., Moreno-Arocha, M. M., & Stevenson, P. R. (2012). Patrones de diversidad de epífitas en bosques de tierras bajas y subandinos. *Colombia forestall*, 15(2), 161-172.

Homeier, J., Breckle, S. W., Günter, S., Rollenbeck, R. T., & Leuschner, C. (2010). Tree diversity, forest structure and productivity along altitudinal and topographical gradients in a species-rich Ecuadorian montane rain forest. *Biotropica*, 42(2), 140-148.

Hölscher, D., Köhler, L., van Dijk, A. I., & Bruijnzeel, L. S. (2004). The importance of epiphytes to total rainfall interception by a tropical montane rain forest in Costa Rica. *Journal of Hydrology*, 292(1-4), 308-322.

Johansson, D. (1974). *Ecology of vascular epiphytes in West African rain forest*. Doctoral dissertation. Uppsala University. Suecia

Jiménez, R. A. (2016). *Floristic composition, structure and diversity along an elevational gradient in an Andean forest of Northern Ecuador*. (Disertación de pregrado). Pontificia Universidad Católica del Ecuador. Quito-Ecuador

Jørgensen, P. M., & León-Yáñez, S. (Eds.). (1999). *Catálogo de las plantas vasculares del Ecuador* (Vol. 75, pp. 633-668). Missouri Botanical Garden.

Josse, C., Cuesta, F., Navarro, G., Barrena, V., Cabrera, E., Chacón Moreno, E., & Tovar, A. (2009). Ecosistemas de los Andes del norte y centro. Bolivia, Colombia, Ecuador, Perú y Venezuela (No. 577.098612 E19).

Köhler, L., Tobón, C., Frumau, K. A., & Bruijnzeel, L. S. (2007). Biomass and water storage dynamics of epiphytes in old-growth and secondary montane cloud forest stands in Costa Rica. *Plant Ecology*, 193(2), 171-184.

Köster, N. (2009). *Tropical epiphyte diversity under human impact: comparing primary forests, secondary forests, and forest fragments in Ecuador* (Doctoral dissertation). Botanic Garden and Botanic Museum. Berlin.

Kreft, H., Köster, N., Küper, W., Nieder, J., & Barthlott, W. (2004). Diversity and biogeography of vascular epiphytes in Western Amazonia, Yasuní, Ecuador. *Journal of Biogeography*, 31(9), 1463-1476.

Krömer, T., Kessler, M., Robbert Gradstein, S., & Acebey, A. (2005). Diversity patterns of vascular epiphytes along an elevational gradient in the Andes. *Journal of Biogeography*, 32(10), 1799-1809.

Krömer, T., & Gradstein, S. R. (2016). Vascular epiphytes. *Core Standardized Methods*, 24, 26.

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.

Lücking, R., Lücking, A., Gradstein, S. R., Hietz, P., Lücking, R., Lücking, A., & Gardette, E. (1996). How to sample the epiphytic diversity of tropical rain forests. V. Follicolous bryophytes and lichens. *Ecotropica*, 2, 67-72.

Madsen, J. E., & Øllgaard, B. (1994). Floristic composition, structure, and dynamics of an upper montane rain forest in Southern Ecuador. *Nordic Journal of Botany*, 14(4), 403-423.

Marcelo- Peña, J. L., Reynel-Rodríguez, C. (2014). Patrones de diversidad y composición florística de parcelas de evaluación permanente en la selva central de Perú. *Rodriguésia-Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro*, 65(1), 035-047.

Ministerio del Ambiente del Ecuador. (2013). *Sistema de Clasificación de los Ecosistemas del Ecuador Continental*. Subsecretaría de Patrimonio Natural. Quito.

Mouillot, D. (2007). Niche-assembly vs. dispersal-assembly rules in coastal fish metacommunities: implications for management of biodiversity in brackish lagoons. *Journal of Applied Ecology*, 760-767.

Muñoz, A., & Küper, W. (2001). Diversity and distribution of vascular epiphytes along an altitudinal gradient in an Andean cloud forest (Reserva Otonga, Ecuador). *Epiphytes and canopy fauna of the Otonga rain forest (Ecuador). Results of the Bonn–Quito epiphyte project, funded by the Volkswagen Foundation*, 2, 189-216.

Nieder, J., Engwald, S., & Barthlott, W. (1999). Patterns of neotropical epiphyte diversity. *Selbyana*, 66-75.

Nieder, J. (2001). *Epiphytes and canopy fauna of the Otonga rain forest (Ecuador) (Vol. 2)*. BoD–Books on Demand.

Nieder, J., & Barthlott, W. (2001). *Epiphytes and their role in the tropical forest canopy*. Results of the Bonn-Quito Epiphyte Project, funded by the Volkswagen Foundation, 2, 23-86.

Olson, D. M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E. D., Burgess, N. D., Powell, G. V., Underwood, E. C., & Loucks, C. J. (2001). Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth: A new global map of terrestrial ecoregions provides an innovative tool for conserving biodiversity. *BioScience*, 51(11), 933-938.

Potts, M. D., Ashton, P. S., Kaufman, L. S., & Plotkin, J. B. (2002). Habitat patterns in tropical rain forests: a comparison of 105 plots in northwest Borneo. *Ecology*, 83(10), 2782-2797.

Scheffers, B. R., Phillips, B. L., & Shoo, L. P. (2014). Asplenium bird's nest ferns in rainforest canopies are climate-contingent refuges for frogs. *Global ecology and conservation*, 2, 37-46.

Siempre Verde Reserve. (2015). *Bosque y Vegetación*. The Lovett School. 1-45

Sierra, M.R. (1999). *Propuesta preliminar de un sistema de clasificación de vegetación para el Ecuador continental*. Proyecto Inefan/Gef-Birf y Ecociencia.

Villarreal, H., Álvarez, M., Córdoba, S., Escobar, F., Fagua, G., Gast, F., & Umaña, A. M. (2006). Métodos para el análisis de datos: una aplicación para resultados provenientes de caracterizaciones de biodiversidad. *Manual de Métodos Para el Desarrollo de Inventarios de Biodiversidad. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia*, 185-226.

Webster, G. L. (1995). The panorama of Neotropical cloud forests. *Biodiversity and conservation of Neotropical montane forests*.

Webster, G. L., & Rhode, R. M. (2001). Plant diversity of an Andean cloud forest: inventory of the vascular plants of Maquipucuna, Ecuador. *Publications in Botany*, 82.

Worthy, S. J., Jiménez Paz, Rosa, A., Pérez, Á. J., Reynolds, A., Cruse-Sanders, J., & Burgess, K. S. (2019). Distribution and Community Assembly of Trees Along an Andean Elevational Gradient. *Plants*, 8(9), 326.

Yanoviak, S. P., Nadkarni, N. M., & Gering, J. C. (2003). Arthropods in epiphytes: a diversity component that is not effectively sampled by canopy fogging. *Biodiversity & Conservation*, 12(4), 731-741.

Young, K. R., & Keating, P. L. (2001). Remnant forests of Volcán Cotacachi, northern Ecuador. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 33(2), 165-172.

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.

10. FIGURAS



Figura 1. Ubicación de la Reserva Siempre Verde en la provincia de Imbabura, Catón Cotacachi, parroquia Santa Rosa.

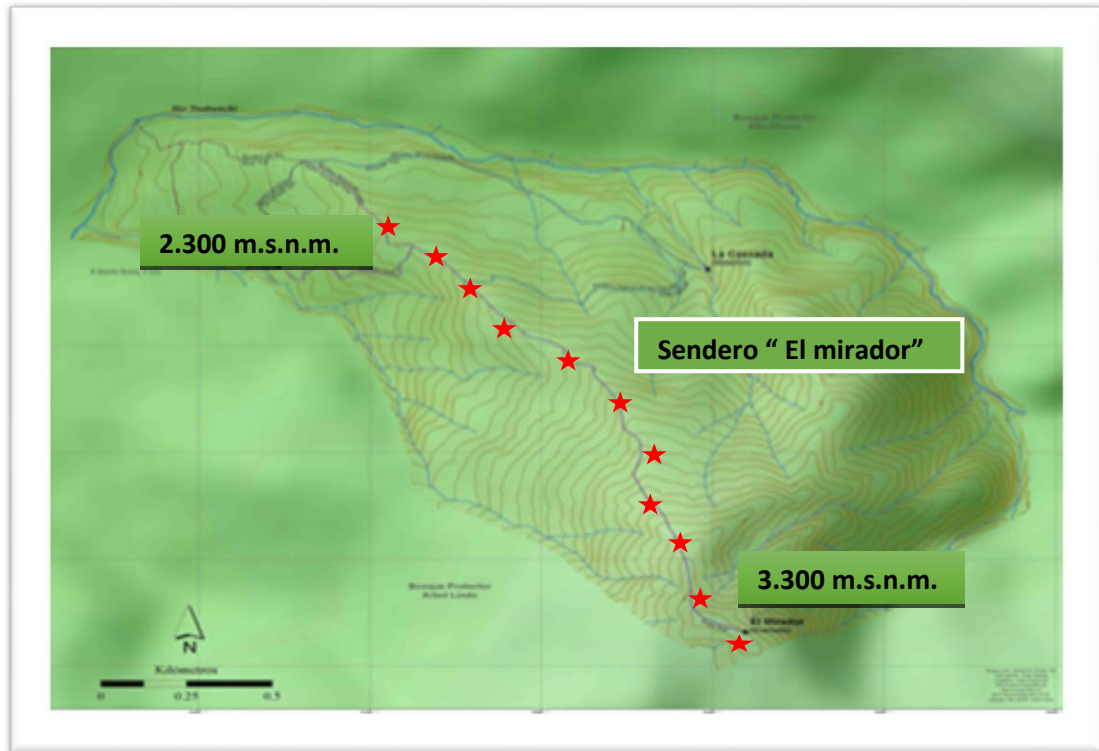


Figura 2. Ubicación de los puntos de muestreo a lo largo del gradiente de altitud en el sendero “El mirador” en la Reserva Siempre Verde.

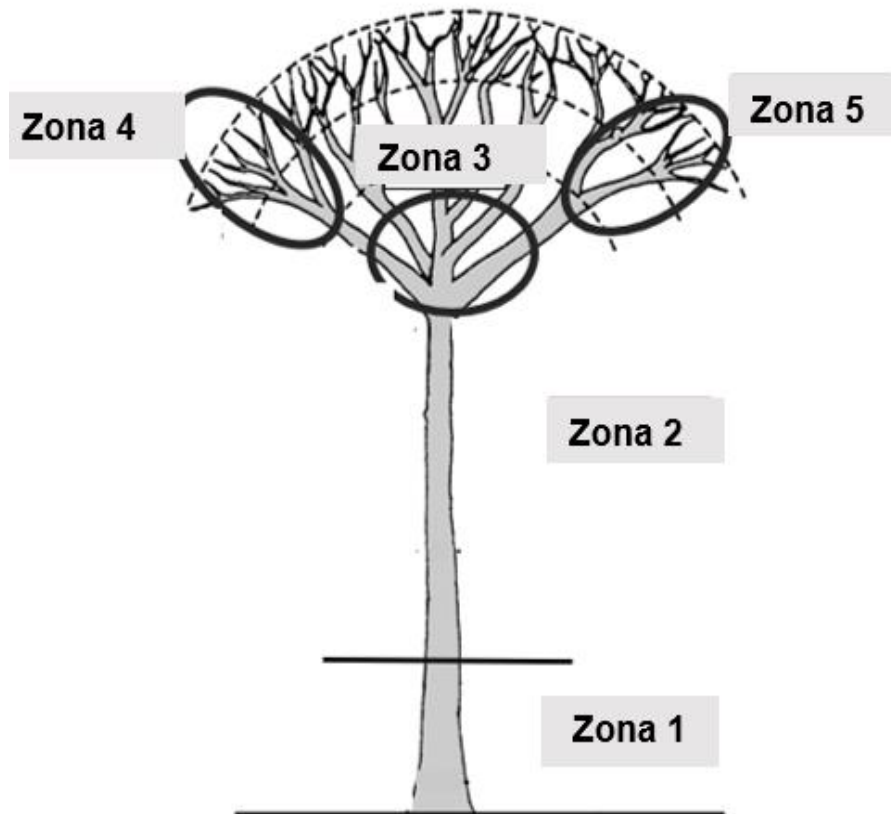


Figura 3. Zonificación de árbol hospedero (forófito) para el muestreo de epífitas. Modificado de Krömer y Gradstein (2016). Se muestra la zona 1 que va desde el suelo hasta los 2 m, la zona 2 corresponde al resto del fuste, la zona 3 corresponde al centro y desde donde se empieza a ramificar la corona, zona 4 y 5 corresponden a dos ramas separadas.

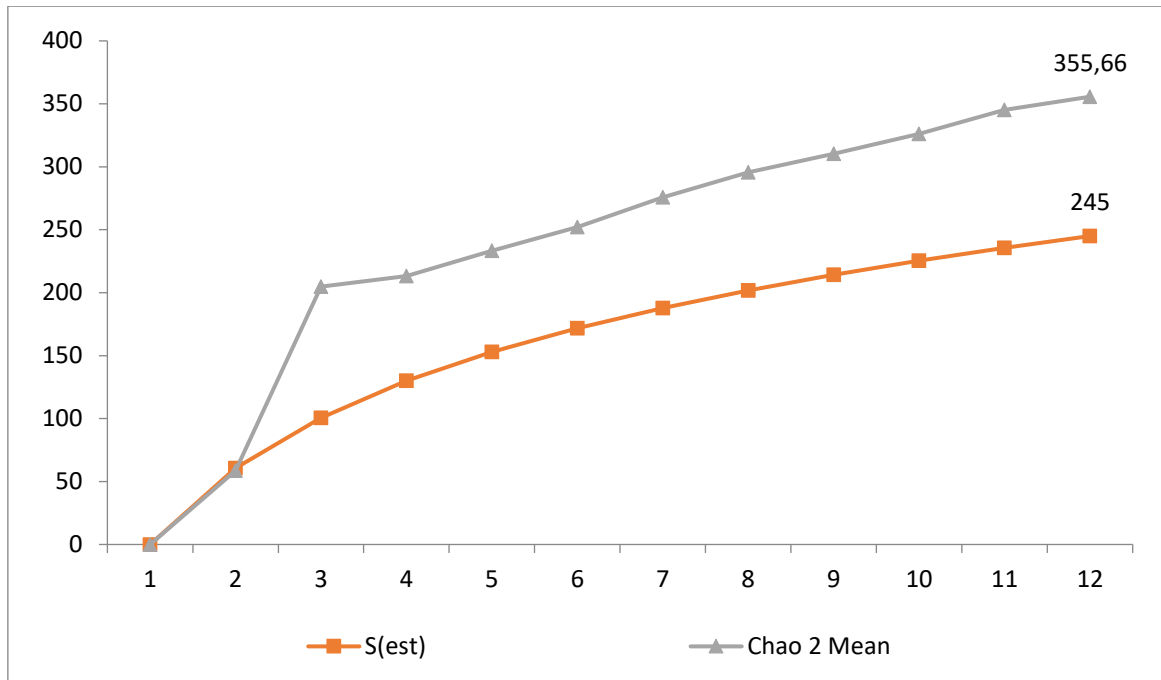


Figura 4. Curva de rarefacción o de acumulación de especies de la comunidad de epífitas vasculares de la Reserva Siempre Verde. Se muestra en naranja el número de especies encontrado, mientras que en gris se muestra las especies esperadas según el índice de Chao 2.

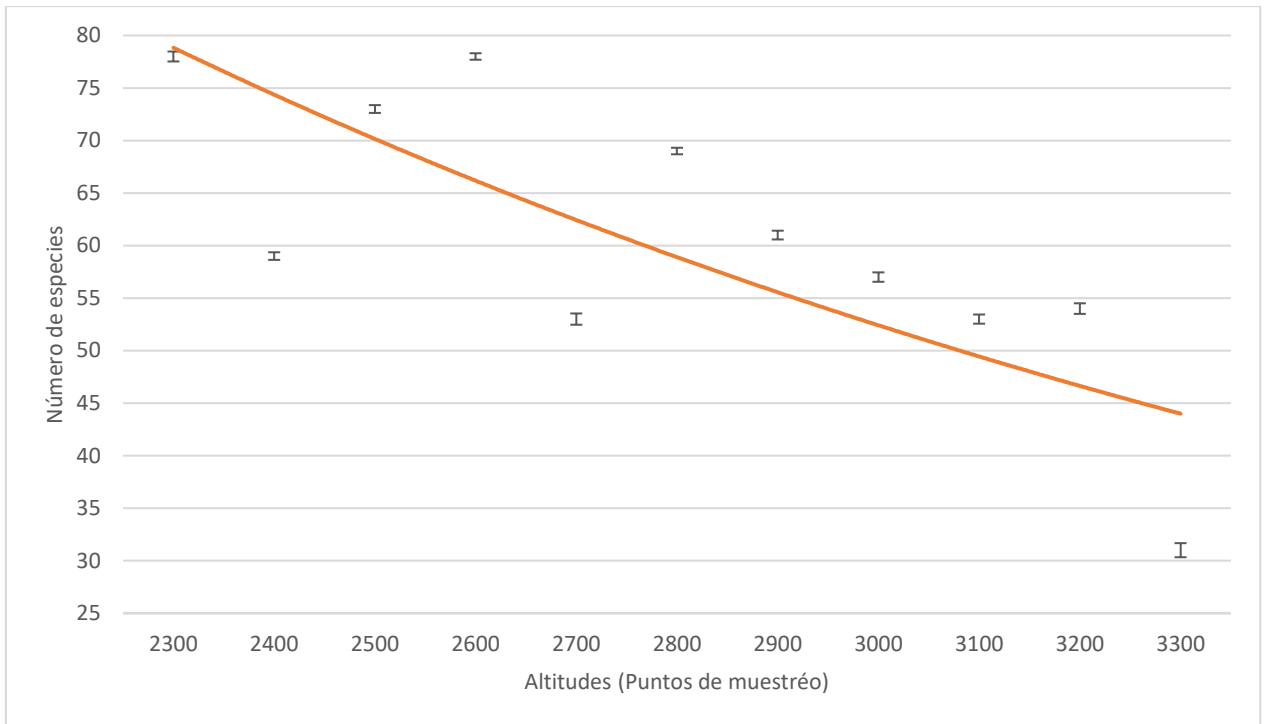


Figura 5. Comparación de la riqueza de especies entre los puntos de muestreo, la línea de tendencia indica que conforme se asciende en altitud la riqueza de especies de epífitas vasculares disminuye.

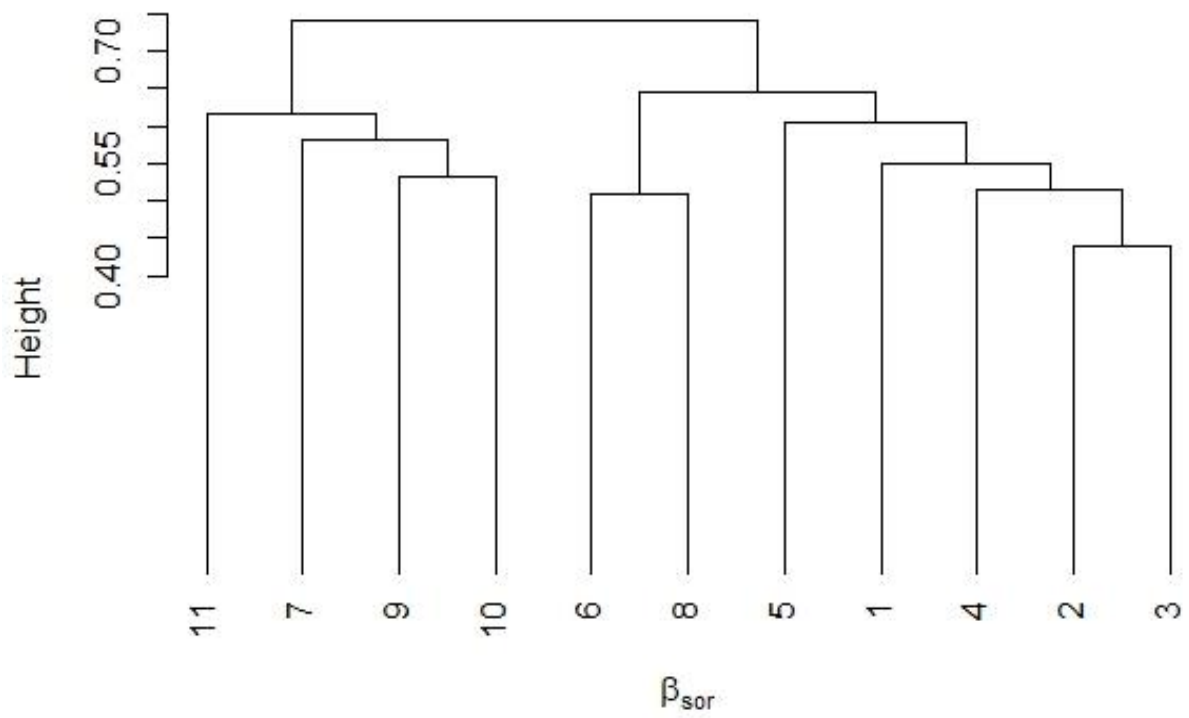


Figura 6. Cluster que muestra el nivel de disimilitud que existe entre los puntos de muestreo del gradiente de altitud basado en el índice de Sørensen. Se muestra una clara separación donde la disimilitud entre puntos es del 75%.

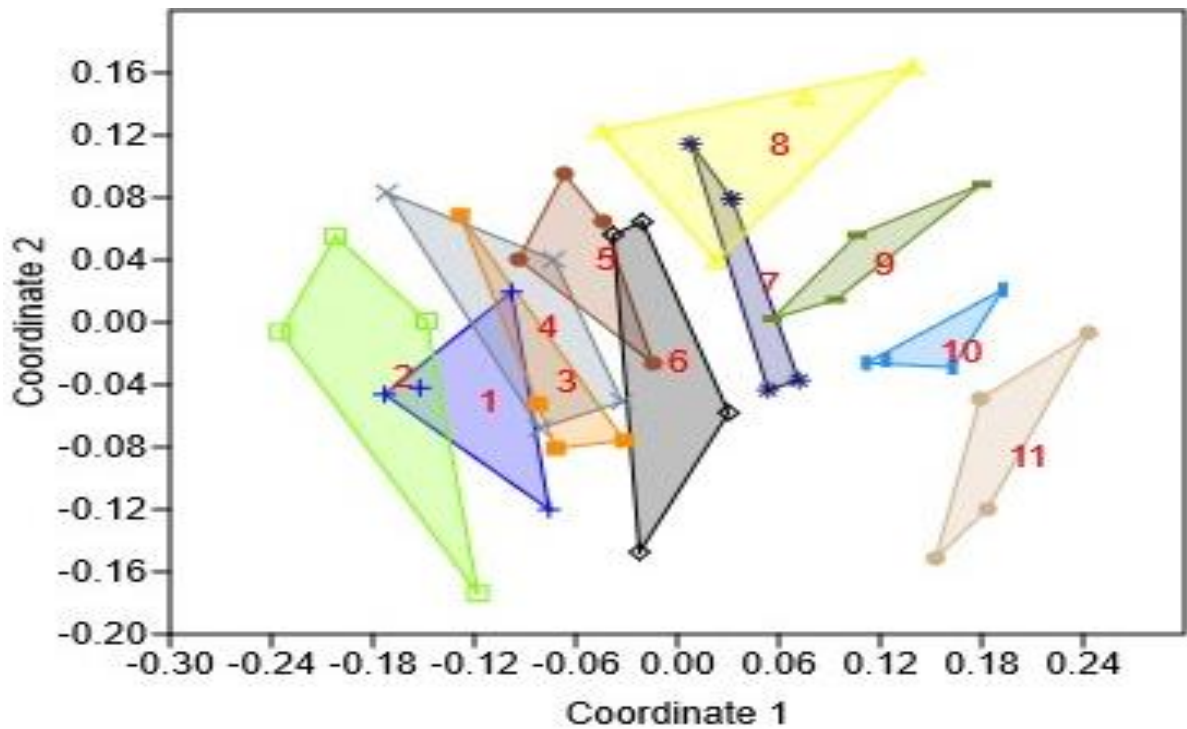


Figura 7. Análisis de NMDS donde se comparó la similitud de las especies entre los distintos puntos de muestreo, se ajustó el análisis con el índice de Jaccard, se obtuvo un stress = 0.226. La composición general mostró cambios, los más significativos se presentan a partir de los puntos 6 y 7.

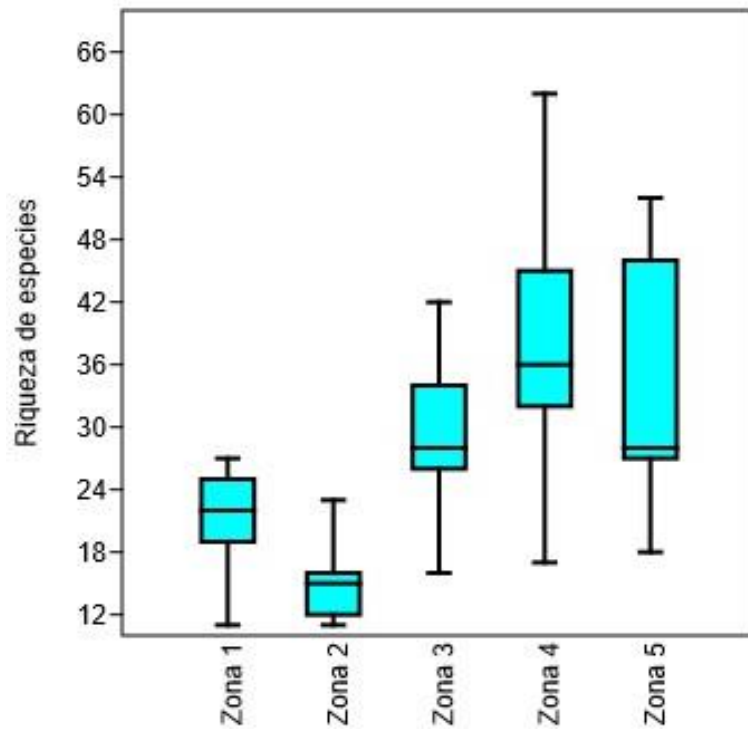


Figura 8. Análisis de la estratificación vertical mediante un box-plot. Se comparó el número de especies encontradas en cada zona de todos los forófitos, donde se observa una clara diferencia entre las zonas que corresponden al fuste (Zona 1 y 2) con las zonas que corresponden a la corona de los hospederos (Zonas 3 a 5).



Figura 9. Perfil de vegetación de las epífitas vasculares en la reserva Siempre Verde. Se observa la ubicación de algunas especies en los distintos puntos de muestreo a lo largo del gradiente altitudinal de 1.000 m. 1) *Pleurothallis antennifera*, 2) *Pleurothallis bivalvis*, 3) *Elleanthus amethystinus*, 4) *Elaphoglossum* cf. *lingua*, 5) *Radiovittaria gardneriana*, 6) *Hymenophyllum cristatum*, 7) *Guzmania* sp.1, 8) *Anthurium scandens*, 9) *Psammisia* cf. *debilis* var. *debilis*, 10) *Maxillaria aggregata*. Se evidencia que conforme la altitud aumenta el tamaño de los árboles disminuye.



Figura 10. Especies de epífitas vasculares de la familia Orchidaceae. 1) *Ponthieva cornuta*, 2) *Pleurothallis antennifera*, 3) *Pleurothallis bivalvis*, 4) *Elleanthus amethystinus*, 5) *Stelis piperina*, 6) *Cyrtochilum* sp.



Figura 11. Especies epífitas de algunas familias de helechos. 1) *Radiovittaria garderiana*, 2) *Hymenophyllum* sp., 3) *Elaphoglossum* cf. *latifolium*, 4) *Elaphoglossum molle*, 5) *Pecluma eurybasis*, 6) *Melpomene* sp.

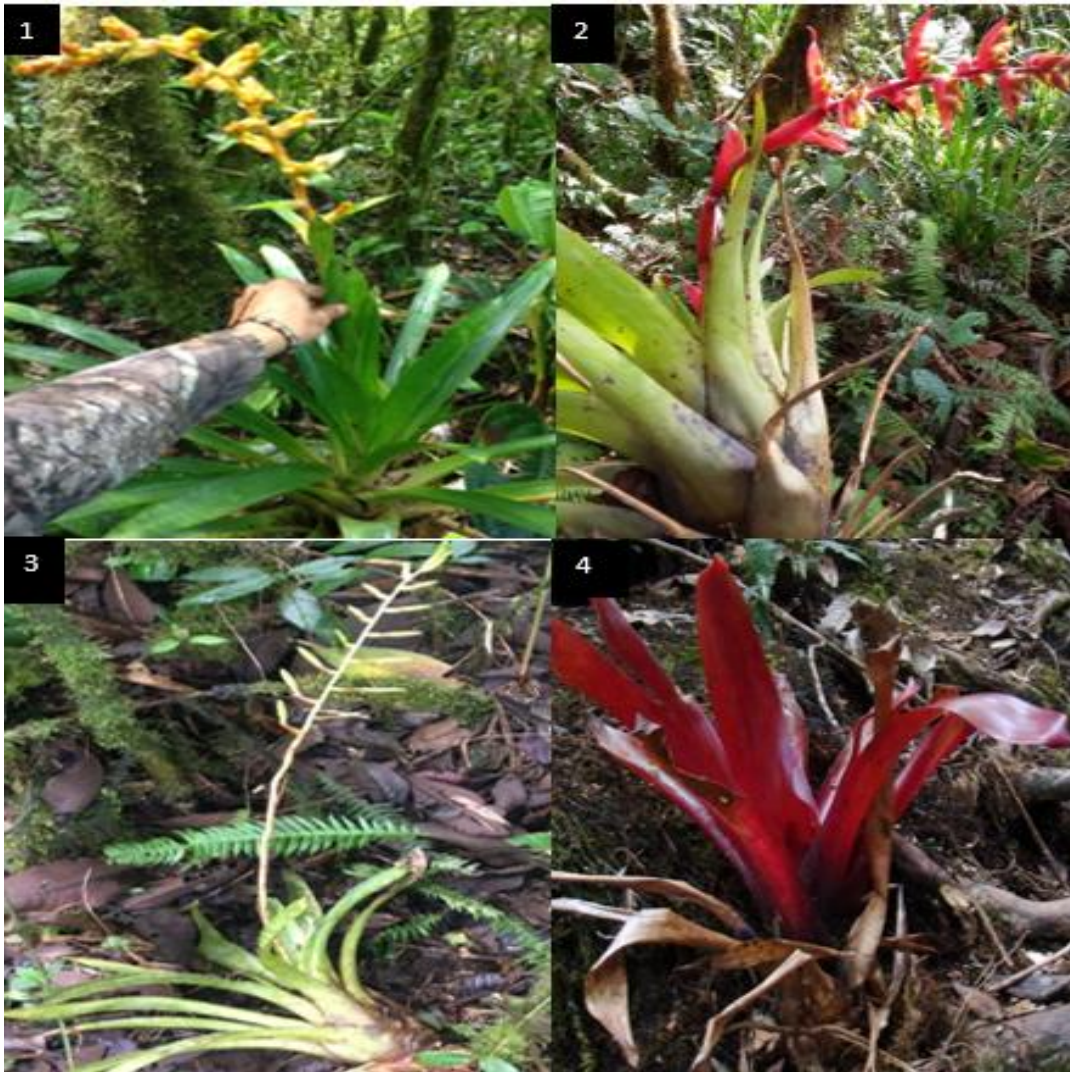


Figura 12. Especies epífitas de la familia Bromeliaceae. 1) *Guzmania multiflora*, 2) *Guzmania* sp.1, 3) *Mezobromelia lyman-smithii*, 4) *Guzmania* sp. 2

11. TABLAS

Tabla 1. Lista de forófitos muestreados en los 11 puntos de estudio con su respectiva altura y diámetro a la altura del pecho.

Punto	Árbol	Familia	Especie	DAP (cm.)	ALTURA (m.)
1 2.300 m.s.n.m.	1	Myrtaceae	<i>Myrcia</i> sp.	43.9	26
	2	Phyllanthaceae	<i>Hieronyma</i> cf. <i>macrocarpa</i>	26	18
	3	Boraginaceae	<i>Cordia</i> sp.	31.1	18
	4	Clusiaceae	<i>Chrysoclamys colombiana</i>	46.6	15
2 2.400 m.s.n.m.	1	Moraceae	<i>Ficus dulciaria</i>	45	20
	2	Clusiaceae	<i>Clusia</i> sp.	29.3	16
	3	Clusiaceae	<i>Chrysoclamys colombiana</i>	38.2	18
	4	Boraginaceae	<i>Cordia</i> sp.	27.6	16
3 2.500 m.s.n.m.	1	Myrtaceae	<i>Myrcia</i> sp.	47.8	18
	2	Clusiaceae	<i>Chrysoclamys colombiana</i>	36.3	18
	3	Myrtaceae	<i>Myrcia</i> sp.	40.8	15
	4	Cornaceae	<i>Cornus peruviana</i>	52	15
4 2.600 m.s.n.m.	1	Meliaceae	<i>Guarea kunthiana</i>	49	20
	2	Moraceae	<i>Ficus dulciaria</i>	58	16
	3	Chloranthaceae	<i>Hedyosmum cuatrecazanum</i>	59.8	15
	4	Moraceae	<i>Ficus dulciaria</i>	58.7	17
5 2.700 m.s.n.m.	1	Clusiaceae	<i>Chrysoclamys colombiana</i>	39.1	18
	2	Cunoniaceae	<i>Weinnmania</i> cf. <i>multijuga</i>	37.9	18
	3	Clusiaceae	<i>Chrysoclamys colombiana</i>	38.7	16
	4	Cunoniaceae	<i>Weinnmania</i> cf. <i>multijuga</i>	37.3	16
6 2.800 m.s.n.m.	1	Chloranthaceae	<i>Hedyosmum cuatrecazanum</i>	53	18
	2	Melastomataceae	cf. <i>Miconia</i> sp.	21.5	15
	3	Theaceae	<i>Gordonia fruticosa</i>	39.3	16
	4	Theaceae	<i>Gordonia fruticosa</i>	41	18
7 2.900 m.s.n.m.	1	Brunelliaceae	<i>Brunellia tomentosa</i>	43.8	16.5
	2	Theaceae	<i>Gordonia fruticosa</i>	60.5	20
	3	Theaceae	<i>Gordonia fruticosa</i>	37	15
	4	Cunoniaceae	<i>Weinnmania</i> cf. <i>multijuga</i>	37.4	18.5
8 3.000 m.s.n.m.	1	Meliaceae	<i>Ruagea tomentosa</i>	38	19
	2	Cunoniaceae	<i>Weinnmania</i> cf. <i>multijuga</i>	50	20
	3	Adoxaceae	<i>Viburnum pichinchesis</i>	46.4	15
	4	Lauraceae	Indeterminada sp. 1	34.6	17
9 3.100 m.s.n.m.	1	Theaceae	<i>Gordonia fruticosa</i>	58.9	19
	2	Meliaceae	<i>Ruagea tomentosa</i>	46.5	17
	3	Cunoniaceae	<i>Weinnmania multijuga</i>	58.5	16
	4	Cunoniaceae	<i>Weinnmania</i> cf. <i>multijuga</i>	42	15
10	1	Meliaceae	<i>Ruagea tomentosa</i>	39	15

3.200 m.s.n.m.	2	Theaceae	<i>Gordonia fruticosa</i>	27.5	16
	3	Theaceae	<i>Gordonia fruticosa</i>	36	16
	4	Cunoniaceae	<i>Weinmania rolloti</i>	63.3	17
11 3.300 m.s.n.m.	1	Cunoniaceae	<i>Weinmania cf. rolloti</i>	10.6	8
	2	Escalloniaceae	<i>Escallonia myrtilloides var. patens</i>	22.5	7.5
	3	Theaceae	<i>Freziera verrucosa</i>	17.1	10.5
	4	Theaceae	<i>Gordonia fruticosa</i>	13.1	10.5

Tabla 2. Lista de especies de epífitas vasculares endémicas encontradas en la Reserva Siempre Verde, se catalogó el estado de conservación según la UICN: NT= casi amenazada, VU= vulnerable, LC= preocupación menor, DD= datos insuficientes, CITES Appendix II= amenazadas por comercio, NE= no evaluada.

Especies	Estado UICN
<i>Anthurium cf. aristatum</i>	NT
<i>Anthurium cf. giganteum</i>	NE
<i>Mezobromelia lyman-smithii</i>	NE
<i>Burmeistera crispiloba</i>	VU - NT
<i>Elaphoglossum trivittatum</i>	DD - VU D2
<i>Psammisia cf. debilis var. debilis</i>	NE
<i>Chondroscape embreei</i>	CITES Appendix II - NT
<i>Epidendrum cf. embreei</i>	CITES Appendix II
<i>Epidendrum diothonaecoides</i>	LC
<i>Epidendrum fruticetorum</i>	VU D2
<i>Epidendrum quisayanum</i>	VU B1ab(iii)
<i>Lepanthes columbar</i>	NT
<i>Pleurothallis gracillima</i>	NT - CITES Appendix II
<i>Pleurothallis lacera</i>	VU B1ab - CITES Appendix II
<i>Pleurothallis variabilis</i>	NT - CITES Appendix II
<i>Stelis hirtzii</i>	CITES Appendix II - VU D2
<i>Polypodium segregatum</i>	LC

12. ANEXOS

<i>chamaelepanthes</i>									
<i>Trichosalpinx dirhamphis</i>	x			x					x
Oxalidaceae									
<i>Oxalis</i> cf. <i>spiralis</i>									x
Piperaceae									
<i>Peperomia</i> cf. <i>fruticetorum</i>	x	x	x				x	x	x
<i>Peperomia</i> cf. <i>microphylla</i>				x			x	x	
<i>Peperomia saligna</i>									x
<i>Peperomia</i> sp. 1							x		
<i>Peperomia</i> sp. 2				x	x				x
<i>Peperomia</i> sp. 3				x					
<i>Piper</i> sp. 1	x	x		x			x		
Polypodiaceae									
<i>Alansmia</i> cf. <i>heteromorpha</i>								x	x
<i>Alansmia</i> sp. 1							x		
<i>Ascogrammitis pichinchensis</i>	x			x					
<i>Campyloneurum amphostenon</i>	x			x			x		
<i>Campyloneurum coarctatum</i>				x				x	
<i>Campyloneurum cochense</i>								x	
<i>Campyloneurum solutum</i>									x
<i>Melpomene</i> cf. <i>flabelliformis</i>								x	x
<i>Melpomene</i> cf. <i>moniliformis</i> var. <i>adnata</i>							x		
<i>Melpomene</i> cf. <i>occidentalis</i>		x	x				x		x
<i>Melpomene</i> cf. <i>vernica</i>	x								
<i>Melpomene</i> cf. <i>wolfii</i>		x	x	x			x		
<i>Melpomene</i> sp. 1	x						x		
<i>Melpomene</i> sp. 2				x				x	
<i>Melpomene</i> sp. 3	x								
<i>Melpomene</i> sp. 4							x	x	
<i>Melpomene</i> sp. 5									x
<i>Moranopteris truncicola</i>	x								
<i>Mycopteris semihirsuta</i>	x	x	x		x			x	
<i>Mycopteris</i> sp. 1								x	
<i>Niphidium crassifolium</i>	x								
<i>Pecluma eurybasis</i>	x	x	x	x	x	x		x	x
<i>Pecluma</i> sp. 1	x	x	x	x			x		
<i>Pleopeltis macrocarpa</i>		x							
Polypodiaceae sp. 1									x
Polypodiaceae sp. 2						x	x		x
<i>Polypodium segregatum</i>	x	x	x	x			x		x
<i>Serpocaulon levigatum</i>	x	x	x	x	x				
<i>Serpocaulon nanegalense</i>							x		
<i>Serpocaulon subandinum</i>							x	x	x
							x	x	x

