



UNIVERSIDAD DEL AZUAY

FACULTAD DE CIENCIA Y TECNOLOGÍA

ESCUELA DE BIOLOGÍA DEL MEDIO AMBIENTE

**RESPUESTA A LA TALA SELECTIVA Y CAMBIO CLIMÁTICO DE
EPÍFITAS VASCULARES DE SOTOBOSQUE EN UN BOSQUE NUBLADO
AL SUR DEL ECUADOR**

Trabajo de graduación previo a la obtención del título de Bióloga del Medio Ambiente

Autora

Ruth Arias

Directora

Rafaella Ansaloni

Cuenca, Ecuador

2014

DEDICATORIA

Para todas esas personas que supieron apoyarme de una u otra manera para que esto se haga realidad.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a mi madre que supo hacer todo lo posible para que nunca me falte nada y pueda dedicarme a estudiar. A Florian Werner por ser mi maestro y amigo. A Glenda Mendieta por ayudarme tanto en lo que mas necesitaba. A Raffaella Ansaloni por ayudarme en todo. Y finalmente a mi esposo Steffen Zeimke por tener toda la paciencia y acompañarme en este largo proceso.

INDICE DE CONTENIDOS

DEDICATORIA.....	ii
AGRADECIMIENTOS	iii
INDICE DE CONTENIDOS.....	iv
RESUMEN.....	vi
ABSTRACT	vii
INTRODUCCIÓN.....	1

CAPITULO 1: MARCO TEÓRICO

1.1 Epifitas Vasculares.....	3
1.1.1 Caracterisitcas.....	3
1.1.2 Importancia.....	4
1.2 Adaptaciones al medio.....	5
1.2.1 Adaptaciones morfológicas.....	5
1.2.2 Adaptaciones fisiológicas.....	5
1.3 Ecología de epífitas.....	6

CAPITULO 2: METODOLOGÍA

2.1 Área de estudio.....	7
2.2 Generalidades del experimento forestal.....	8
2.3 Toma de datos.....	9
2.3.1 Árboles hospederos.....	9
2.3.2 Censo de individuos.....	9

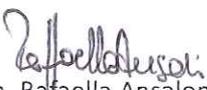
2.4 Análisis de datos.....	10
2.4.1 Grupos a analizar.....	11
2.4.2 Análisis de crecimiento.....	12
2.4.3 Análisis de mortalidad: Análisis de supervivencia.....	13
CAPITULO 3: RESULTADOS	
3.1 Crecimiento.....	14
3.1.1 Longitud de hojas.....	14
3.1.2 Número de hojas.....	15
3.2 Mortalidad: Análisis de supervivencia.....	17
CAPITULO 4: DISCUSIONES Y COMCLUSIONES	
4.1 Discusión.....	20
4.1.1 Crecimiento.....	20
4.1.2 Mortalidad.....	21
4.1.3 Implicaciones del manejo silvicultural sobre las epifitas vasculares de sotobosque.....	22
4.2 Conclusiones y Recomendaciones.....	24
Bibliografía.....	24
Anexos.....	32

RESPUESTA A LA TALA SELECTIVA Y CAMBIO CLIMÁTICO DE
EPÍFITAS VASCULARES DE SOTOBOSQUE EN UN BOSQUE
NUBLADO AL SUR DEL ECUADOR

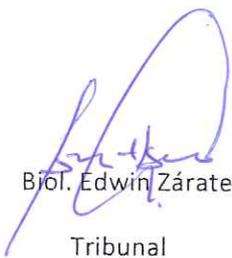
Resumen

Las altas tasas de deforestación en el Ecuador han hecho necesario buscar formas de manejo forestal que permitan explotar y conservar el bosque. En el presente trabajo se estudió los efectos de un experimento silvicultural de tala selectiva sobre epífitas vasculares de sotobosque, en un bosque nublado al sur del Ecuador. Por siete años se documentó el crecimiento y mortalidad de plantas marcadas en sus hospederos alrededor de claros de bosque, resultado del experimento, y en el bosque no perturbado. Resultó más eficaz observar el efecto del tratamiento sobre la mortalidad en comparación al crecimiento, que resulto influenciado por el clima. La tala selectiva mostró efectos positivos en cuanto al crecimiento de Monocotiledóneas y negativos en el crecimiento de Pteridophytas y Dicotiledóneas; en cuanto a la mortalidad solo se observaron efectos negativos sobre el género *Asplenium*, lo que sugiere que esta práctica no supone un gran peligro para estas plantas.

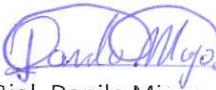
Palabras claves: deforestación, manejo forestal, silvicultura, tala selectiva, epífitas vasculares, Monocotiledóneas, Pteridophytas, Dicotiledóneas.


Dra. Raffaella Ansaloni

Directara


Biol. Edwin Zárate

Tribunal


Biol. Danilo Minga

Tribunal


Ruth Arias

Estudiante

**EFFECTS OF SELECTIVE LOGGING AND CLIMATIC CHANGE ON
UNDERSTORY VASCULAR EPIPHYTES IN A CLOUD FOREST IN SOUTH
ECUADOR**

ABSTRACT

The high deforestation rates in Ecuador have made it necessary to search for forest management projects to exploit and at the same time maintain it. This work studies the effects of a forestry experiment of a selective logging on understory vascular epiphytes in a Cloud Forest in South Ecuador. Growth and survival of individually marked plants was followed for seven years on host trees on edges of treefall gaps and on undisturbed forest. The selective logging showed positive effects in the case of the growth of Monocotyledonous and negative effects on Pteridophytas and Dicotyledonous. Regarding mortality, negative effects were observed just on the *Asplenium* genus, which suggests that this practice is not a great danger to these plants.

Key words: deforestation, forest management, silviculture, selective logging, understory vascular epiphytes, Monocotyledonous, Pteridophytas, Dicotyledonous.



Translated by

Rafael Argudo

Arias Chumbi Ruth Eulalia

Trabajo de graduación

Dra. Fafaella Ansaloni

Mayo 2014

**RESPUESTA A LA TALA SELECTIVA Y CAMBIO CLIMÁTICO
DE EPÍFITAS VASCULARES DE SOTOBOSQUE EN UN BOSQUE
NUBLADO AL SUR DEL ECUADOR**

INTRODUCCIÓN

En el Ecuador comprenden más de un 27% de la flora total (Jørgensen & León-Yáñez, 1999; Kreft et al., 2004). Solo en el Ecuador comprenden más de un 27% de la flora total (Jørgensen & León-Yáñez, 1999; Kreft et al., 2004) y por lo tanto son un importante componente de la diversidad de los bosques tropicales.

Estudios disponibles sugieren que las epifitas son más sensibles a disturbios humanos en comparación a plantas terrestres (King & Chapman, 1983; Hickey, 1994; Turner et al., 1994; Werner, 2009) otros recalcan que sus formas de crecimiento y fisiología las vuelven sensibles a cambios en el ambiente (Benzing, 1990; Bates & Farmer, 1992; Nash, 1996; Shaw & Goffinet, 2000; Gradstein, 2003) durante todos sus estados de desarrollo (Hietz et al., 2006), y consecuentemente podrían ser un buen indicador de la biodiversidad que puede ser monitoreado para valorar los efectos de disturbios en el bosque (Hietz, 1999), microclima y calidad ambiental (Gradstein, 2003).

Actualmente bosques tropicales están siendo reemplazados por pastos y plantaciones de cultivo a un ritmo alarmante (Kessler et al., 2003). En particular los bosques montanos son sujetos de tala y otros usos de suelo que presentan serias consecuencias para la

epífitas (Barthlott et al., 2000). Con la tala se cambian los abastecimientos de agua, nutrientes, e irradiación, factores ecológicos importantes en el crecimiento de las plantas (Adams et al., 1997; Lambers et al., 1998; Laube & Zotz, 2003) además de que se acaba con los potenciales hospederos (indispensables para las epífitas).

Como solución a los problemas que abarca la tala masiva de los bosques han nacido muchas iniciativas concebidas dentro de programas silviculturales. En algunas de estas, se plantea el uso sostenible del bosque con ciertas implicaciones como la extracción parcial (tala selectiva) de ciertos recursos así como el aprovechamiento indirecto de otros. Así, planes de manejo silvicultural aparecen como una buena opción para el aprovechamiento sustentable de la madera ya que en muchas ocasiones se trata de que los disturbios creados imiten a los naturales.

Connell (1978) argumento que altos niveles de disturbio por la formación de claros pueden ayudar a explicar la diversidad en los bosques tropicales (Hietz & Briones, 1998) y muchos otros ecologistas han reconocido su influencia sobre la estructura, dinámica (Meléndez et al., 2003) y diversidad de la comunidad de plantas en bosques tropicales, sin embargo, es importante tener en cuenta que aperturas del dosel están frecuentemente asociadas a cambios dentro del microclima o estructura de la vegetación que se traduce en incrementos de: temperatura, cantidad del agua de lluvia y cantidad de irradiación así como decrecimientos en la humedad del aire (Walsh, 1996; Leigh, 1999; Acebey et al., 2003; Nöske, 2005; Dietz et al., 2006; Sporn et al., 2009). Muchos estudios ya han acentuado la importancia del microclima como principal conductor de la pérdida de diversidad de epífitas y cambios en la comunidad después de las alteraciones (Hietz 1998, 2005; Barthlott et al. 2001; Nöske et al., in press).

Con el presente estudio pretendemos evaluar el impacto de la tala selectiva, mediante un experimento silvicultural, sobre la mortalidad y crecimiento de una comunidad de epífitas vasculares de sotobosque. Muchas de las investigaciones acerca de la respuesta de epífitas a disturbios antropogénicos son particularmente necesarias para facilitar la incorporación del componente epifítico dentro de los manejos forestales (Wolf, 2005).

CAPITULO 1

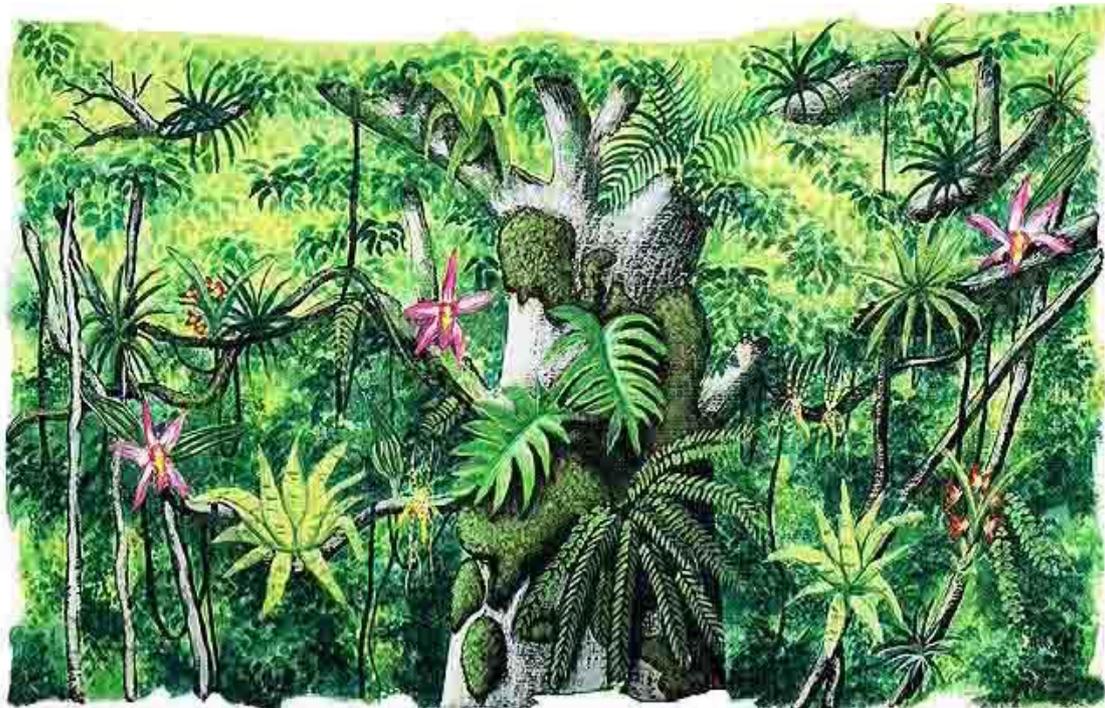
MARCO TEÓRICO

4.1 Épfitas vasculares

4.1.1 Características

El término epífito deriva del griego *epi* = arriba y *phyton* = plantas que viven sobre otras plantas. Actualmente se denominan plantas epifíticas a todas aquellas que, por diversas razones, han abandonado el hábito terrestre y se han adaptado a vivir sobre otras plantas (Tejero-Díez, 2009) llamados forófitos u hospederos (Gráfico 1). Estas plantas obtienen sus nutrientes de fuentes atmosféricas (Bartels et al. 2012) y materia orgánica en descomposición atrapada por ellas.

Figura 1. Ilustración que intenta graficar la diversidad de epifitas en un bosque tropical



Fuente: Francisco Fermín Méndez Cuéllar

La evolución del epifitismo en su relación con plantas vasculares data del Plioceno-Pleistoceno (Benzing, 1989). Esta evolución ha ocurrido claramente muchas veces y ha

sido polifilético (Granados-Sánchez et al., 2004) Se estima que hay entre 65 y 84 familias con 850 o 896 géneros de 23466 a 29505 especies de plantas vasculares (Ceja, et al., 2008). Los principales grupos que contribuyen con un gran número de especies a la riqueza de especies son: orquídeas, aráceas, bromeliáceas, helechos, entre otras, (Gentry & Dodson, 1987; Ibisch 1996; Nieder *et al.* 1999; Krömer et al., 2005; Krömer et al., 2007). En general las Monocotiledóneas representan el 80% de especies epífitas (Zotz et al., 2001) mientras que un 20% de todas las Pteridophytas son epífitas.

En términos de clasificación se distinguen claramente dos grupos importantes: las epífitas vasculares, compuestas por plantas con flores y helechos; y las epífitas no vasculares, compuestas por musgos, hepáticas y líquenes.

El epicentro de diversidad de las epífitas vasculares está en los Neotrópicos (Madison, 1977) en donde los bosques montanos, caracterizados por una atmósfera fresca y húmeda (Catchpole, 2004), son especialmente ricos en ellas (Barthlott et al., 2001).

1.1.2 Importancia

Las Plantas epífitas son en gran parte responsables de la diversidad biótica que convierte al bosque húmedo tropical en el más complejo de todos los ecosistemas terrestres (Gentry, 1987). En el mundo, el 10% de todas las especies de plantas vasculares conocidas son epífitas (Wolf y Flamenco, 2003).

En términos bióticos las epífitas puede contribuir significativamente a la biomasa total del bosque (Nadkarni, 1985; Barthlott, et al., 2001), en algunos bosques tropicales, más del 50 % de la biomasa foliar total puede deberse a las epífitas y lianas conocidas (Granados-Sánchez et al., 2004).

También juegan un rol significativo dentro de la dinámica de agua y ciclo de nutrientes (Hofstede et al., 1993) ya que: pueden interceptar y acumular, por largo tiempo, materia orgánica muerta que a más de actuar como fuente de nutrientes es capaz de modificar ambas dinámicas (Pócs, 1980; Nadkarni, 1984; Lang et al., 1980; Hofstede et al., 1993; Bohlman et al., 1995; Palacios & García 2004); Igualmente pueden acumular grandes cantidades de agua entre sus hojas, sin olvidar que su biomasa alberga gran

contenido de nutrientes, básicamente fósforo y nitrógeno, que proporciona vías alternas a la dinámica del agua y ciclos de nutrientes ; (Ceja, et al., 2008).

Son importantes para anfibios (Giaretta et al., 1999; Pounds, 2000; Pounds et al., 1999; Catchpole 2004), insectos (Floater, 1995) y otros invertebrados ya que al estratificarse verticalmente en los forófitos, desde los troncos hasta las copas, ofrecen una gran cantidad de nichos, recursos (Ceja, et al., 2008) y hábitats. Además son una fuente importante de alimento para aves y mamíferos de dosel (Nadkarni & Matelson, 1989; Giaretta et al., 1999; Pounds et al., 1999; Pounds, 2000; Catchpole, 2004).

1.2 Adaptaciones al medio

De todas las formas de vida las epífitas son las que dependen más directamente de la precipitación para obtener agua y nutrientes (Granados-Sánchez, et al., 2004). Es así como han desarrollado diversas adaptaciones ya sean morfológicas o anatómicas para obtener y almacenar agua y nutrientes.

1.2.1 Adaptaciones morfológicas

Entre las adaptaciones morfológicas más importantes podemos mencionar: el desarrollo de succulencia o engrosamiento de hojas, tallos; hojas en forma de embudo (Granados-Sánchez et al. 2003); presencia de pseudobulbos; formación de rosetas con sus hojas; interacción con otros organismos etc. (Ceja, et al., 2008)

En muchos grupos epífitos la anatomía de sus hojas, tricomas, raíces y tejidos como hipodermis y parénquima acuífero (Ceja, et al., 2008) se presentan como estructuras muy especializadas (Granados-Sánchez et al. 2003). Todo esto con el fin de optimar la absorción y almacenamiento de agua y nutrientes.

1.2.2 Adaptaciones fisiológicas

El metabolismo ácido de crasuláceas (CAM) es muy común entre las epífitas. Esto significa la existencia de una serie de adaptaciones fisiológicas que les permiten llevar a

cabo este tipo de fotosíntesis y por lo tanto minimizando al máximo la pérdida de agua al momento de la fijación de CO₂, que en este caso es en la noche (Adaptado de Ceja, et al., 2008).

En algunas epífitas vasculares las raíces presentan asociaciones con hongos, micorrizas, donde el hongo se beneficia con los productos de la fotosíntesis mientras que la planta incrementa la absorción de agua y nutrientes principalmente fósforo (P) (Ceja, et al., 2008).

1.3 Ecología de epífitas

La principal estrategia de las epífitas para abrirse paso hasta la luz consistió en independizarse del suelo y vivir sobre otras plantas (Granados-Sánchez, et al., 2004) que les permitió acceder a la tan anhelada luz. Es por eso que son tan importantes para su desarrollo la existencia de árboles hospederos u forófitos.

La precipitación es sin duda el principal factor que determina los tipos de bosque y más importante aún, el que más influye en la abundancia y diversidad de la flora epífita (Decker, 2009). Los factores limitantes para el desarrollo de las epífitas son la sombra, la sequía y el sustrato infértil. De todas las formas de vida, las epífitas son las que dependen más directamente de la precipitación para obtener su aprovisionamiento de agua y nutrientes transportados por este medio (Granados-Sánchez et al. 2003). Además en ambientes húmedos, su biomasa fotosintética activa es superior al de todas las otras plantas juntas (Gentry y Dodson 1987; Decker, 2009).

Las lluvias y neblina contienen aportes significativos de todos los elementos esenciales mientras que el azufre S y nitrógeno N₂ (así como otros iones) son disponibles gracias a los precipitados secos y húmedos (Granados-Sánchez et al. 2003).

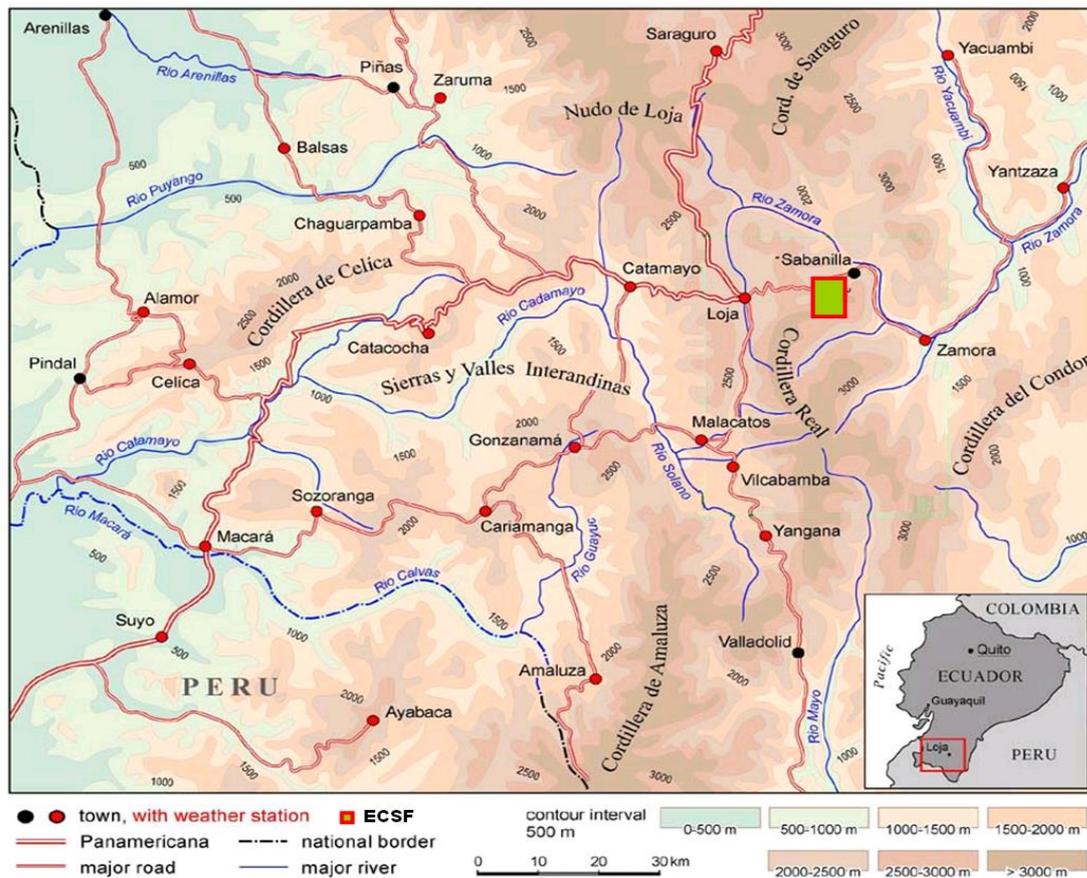
Las adaptaciones morfofisiológicas de las epífitas dependen en mucho de las características del forófito u hospedero (Granados-Sánchez et al. 2003). La riqueza y el tipo de especies epífitas de un bosque se relaciona, fundamentalmente, con factores ambientales, tales como las precipitaciones y la temperatura que regulan su desarrollo y continuidad temporal (Hietz et al., 1998).

CAPITULO 2

METODOLOGÍA

2.1 Área de estudio

Figura 2 Mapa de la ubicación de la “Reserva biológica San Francisco” en el Ecuador



Fuente: Vorpahl, P.

El área de estudio se encuentra dentro de la “Reserva Biológica San Francisco” (RBSF) localizada en el valle del Río San Francisco. (lat.: 3°58′ 30” S y 79°4′ 45” W) al Noreste del Parque Nacional Podocarpus en el Sur del Ecuador (Figura 2). La RBSF cuenta con aproximadamente 11.2 km² y se extiende entre los 1850 hasta los 3160 msnm.

La zona de la reserva presenta un clima húmedo tropical con una precipitación anual de 2.000 mm a los 1.850 msnm y sobre los 6.000 mm a los 3.100 msnm. Con una marcada estación lluviosa desde abril hasta julio y un periodo de menor precipitación desde septiembre hasta diciembre (Bendix et al., 2006); la media anual de temperatura oscila desde 9 C en las elevaciones hasta 17 C en las partes bajas (Beck & Mueller, 2001). Los suelos de la zona son altamente heterogéneos, siendo más ricos en nutrientes en las quebradas (Homeier, 2008). El relieve de la zona está estructurado por profundos barrancos, pendientes de 20–55 ° de inclinación y escasas cumbres (Werner et al., 2005).

La vegetación, es muy rica en especies. Homeier & Werner (2008) registraron 1208 especies de Spermatophytas y 257 de helechos que están distribuidas dentro de 4 tipos de bosques primarios.

El estudio se llevó a cabo dentro de un bosque de quebrada (Quebrada 5, Q5) compuesto por un dosel de 25-30 m y algunos árboles emergentes sobre los 35m. Este bosque es el más maduro que se puede encontrar dentro de la reserva.

2.2. Generalidades del experimento forestal.

En el 2004 como parte de un experimento silvicultural dentro de 4 ha. ubicadas en la Q5 se realizó una extracción de aproximadamente 32 árboles/ha que significó la extracción de 2.5 m²/ha o 13.5% del área basal registrada antes de la intervención

El experimento se basó en la premisa de que las liberaciones, herramienta común en la silvicultura, pueden estimular el crecimiento y la regeneración natural de árboles maderables (Lamprecht, 1986; Silva et al., 1995; Finegan & Camacho, 1999; Finegan et al., 1999; Graaf et al., 1999; Pariona et al., 2003; Cabrera, 2006). Cabrera et al. (2006) resumen al experimento como: una oportunidad para estudiar si la liberación de individuos de nueve especies, comercialmente importantes en el sur del Ecuador, aplicándoles un tratamiento silvicultural de raleo selectivo, tiene un impacto sobre la dinámica del bosque remanente.

2.3 Toma de datos

2.3.1 Árboles hospederos

Después de la tala selectiva en julio del mismo año, se marcaron 56 árboles hospederos: 28 árboles experimentales alrededor de los claros (E) y 28 árboles control dentro del bosque no perturbado (C). Los árboles hospederos no estaban a más de 5 metros de distancia de cada claro.

En el año 2007 (año en el que tome el estudio) siguiendo los mismos principios que en el 2004 se marcaron 40 árboles más: 20 controles y 20 experimentales.

2.3.2 Censo de individuos

Figura 3. Aquí se muestra como estaban colocados los anillos de alambre alrededor de los hospederos. Nótese también la etiqueta numerada.



Fuente: Autor

Para marcar a los individuos existentes en cada hospedero se consideró:

- Distancia a la placa más cercana. En cada hospedero se colocó alambre a manera de anillos, alrededor de los hospederos, con placas numeradas. Se registraba la distancia, junto con la referencia si estaba arriba o debajo, a la placa

más cercana. Y de esta manera era fácil encontrar al mismo individuo el siguiente año.

- Dirección: N, S, E, O
- Distancia al suelo
- Clasificación taxonómica
- En algunos casos fotografías

Los datos registrados en cada individuo fueron:

- Longitud de la hoja más grande expresada en cm
- Número de hojas
- Porcentaje de herbivoría
- Estado de desarrollo: Adulto (A), Juvenil (J) y Plántula (P)
- Contacto con el suelo, principalmente en aráceas y afines.

Estos datos se tomaron entre los meses de junio-julio, durante cada año a excepción del 2010 donde fueron tomados durante el mes de octubre.

Cabe recalcar que los datos colectados durante los tres primeros años (2004, 2005 2006) fueron realizados por Pablo Ramírez para su trabajo de graduación. Sin embargo los análisis aquí presentados son diferentes a su trabajo.

2.4 Análisis de datos

El análisis estadístico se realizó con los programas: R Project versión 3.0.0 y RStudio versión 0.97.551

2.4.1 Grupos a analizar

Durante el muestreo del 2004 se registró un total de 1229 individuos distribuidos en 23 familias y 55 géneros. En el muestreo del 2007 ingresaron al estudio 1047 individuos, sin ningún grupo taxonómico nuevo. Para los análisis se usaron los grupos que presentaban individuos tanto en el control como en el experimental.

Cuadro 1. Composición de los grupos: Monocotiledónea, Dicotiledónea y Pteridophytas en términos de familias

	Monocotiledónea	Dicotiledónea	Pteridophyta
Familias	Araceae	Gesneriaceae	Aspleniaceae
	Bromeliaceae	Piperaceae	Blechnaceae
	Cyclanthaceae	Urticaceae	Dryopteridaceae
			Hymenophyllaceae
			Polypodiaceae
			Vittariaceae

Fuente: Autor

Al querer analizar el la respuesta de la comunidad de epifitas consideramos válida la agrupación de los diferentes grupos taxonómicos en: dicotiledóneas, Monocotiledóneas y Pteridophytas para el análisis de crecimiento (Cuadro 1) y para la mortalidad en: los anteriores grupos más familias y géneros (Cuadro 2). Cabe mencionar que al tratar de correr el modelo por familias y géneros este se sobresaturó, y para el análisis de mortalidad tan solo se usaron los grupos que presentaban un número suficiente de individuos tanto en C como en E.

Aunque bien se podrían considerar nuestros grupos hasta cierto punto muy artificiales también es cierto que al estar analizando solo epifitas de sotobosque las especies que componen esta comunidad comparten muchas adaptaciones (p. e.: a la sombra, al microclima etc.) y hasta cierto punto se puede esperar respuestas semejantes en algunos

grupos.

Cuadro 2. Lista de familias, géneros y número de especies que fueron analizados.

Familia	Género	Especies
Araceae	Anthurium, Philodendron	7 especies
Aspleniaceae	Asplenium	9 especies
Blechnaceae	Blechnum	4 especies
Cyclanthaceae		2 especies
Bromeliaceae	Guzmania	5 especies
Dryopteridaceae	Elaphoglossum	5 especies
Hymenophyllaceae		6 especies
Piperaceae	Peperomia	4 especies
Polypodiaceae	Pecluma	11 especies
Vittariaceae	Polytaenium	2 especies

Fuente: Autora

2.4.2 Análisis de crecimiento.

Como indicadores/proxis de crecimiento de cada individuo se consideró: la longitud de la hoja más grande (LH) y el número de hojas (NH) presentes durante cada censo.

Para analizar el efecto del tratamiento sobre los grupos se usó los modelos lineales del paquete lme4 (Anónimo, 2010) desarrollado para el programa R, también se incluyó la variable Censo-tiempo para evaluar la variación entre los años del censo y así determinar si factores climáticos comunes entre el C y E influyeron sobre los valores LH y NH obtenidos. Además se analizó la interacción entre el Tratamiento (tala selectiva) y el Censo-tiempo. Se modeló por separado cada uno de nuestros indicadores: LH y NH, es decir se realizó un modelo con estos indicadores para cada

grupo.

Debido a que LH y NH no presentaban normalidad fueron transformados mediante un logaritmo. Posibles desviaciones de los supuestos del modelo fueron evaluados examinando los residuos.

2.4.3 Análisis de mortalidad: Análisis de Supervivencia

Para este análisis se usó el paquete “survival” (Therneau et al., 2014).

Se calculó la supervivencia en familias y géneros representativo usando el modelo de Kaplan–Meier. Este modelo calcula la función de supervivencia incluyendo individuos que:

Abandonaron el estudio por causas diferentes a la muerte, en nuestro caso el contacto con el suelo y la muerte inducida por la caída del hospedero

Permanencia de individuos vivos una vez finalizado el estudio (censura por la derecha)

La incorporación de nuevos individuos después de iniciado el estudio (truncamiento por la izquierda), es decir los nuevos ingresos del 2007.

Para comparar las curvas de supervivencia se usó una variación del Modelo de Regresión de Cox Este modelo usa un test de probabilidad (likelihood test).

CAPITULO 3

RESULTADOS

3.1 Crecimiento

3.1.1 Longitud de hojas

En Dicotiledóneas y Pteridophytas se encontró que la variación en la LH está ligada tanto al censo como al tratamiento, es decir, la interacción del tratamiento y el censo explican la variación de los valores obtenidos entre los tratamientos y a lo largo del tiempo y por lo tanto no se los puede analizar por separado. En las Monocotiledóneas se encontró que la variación de la LH varió entre los tratamientos y entre los censos (Cuadro 3).

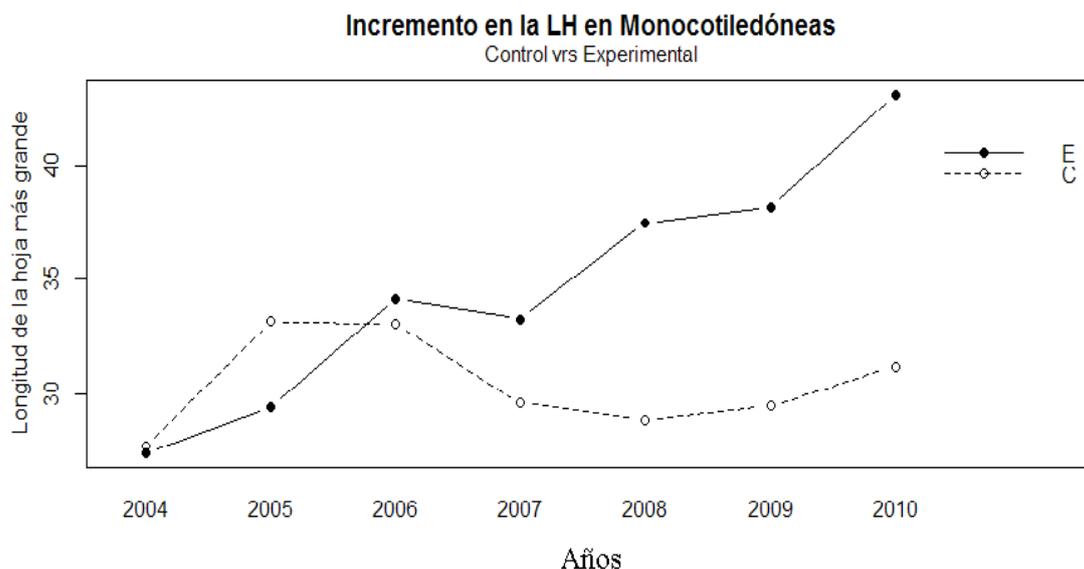
Cuadro 3. Resultados del modelo de la LH para cada uno de los grupos con un p ($\alpha = 0.05$). El asterisco (*) indica un diferencia significativa.

	Dicotiledóneas		Monocotiledóneas		Pteridophytas	
	F valor	P	F valor	P	F valor	P
Tratamiento-tala selectiva-	30.2852	>0.001*	4.8946	0.0271*	15.6520	>0.001*
Censo –tiempo-	7.4437	>0.001*	2.6146	0.1585*	6.1571	>0.001*
Categoría: censo	4.3879	>0.001*	1.9612	0.0680	3.0377	>0.01

Fuente: Autora

En Monocotiledónea, único grupo que no presento interacción con el Censo-tiempo, el incremento es significativamente mayor en el E, aunque se observa que el promedio en el 2005 fue menor en el E (Figura 4).

Figura 4. Promedios anuales de la longitud de hoja más grande en Monocotiledóneas a lo largo de los censos.



Fuente: Autora

3.1.2 Número de hojas

En Dicotiledóneas se encontró que la variación en el NH solo responde al tratamiento, es decir, el tratamiento explica la variación entre C y E. En Pteridofitas se encontró que la variación de NH responde al tratamiento y el censo sin mostrar una interacción significativa entre ambos. En Monocotiledóneas el tratamiento no tuvo ningún efecto sobre el C y E, sin embargo, se observa que existe una variación significativa entre los censos (Cuadro 5).

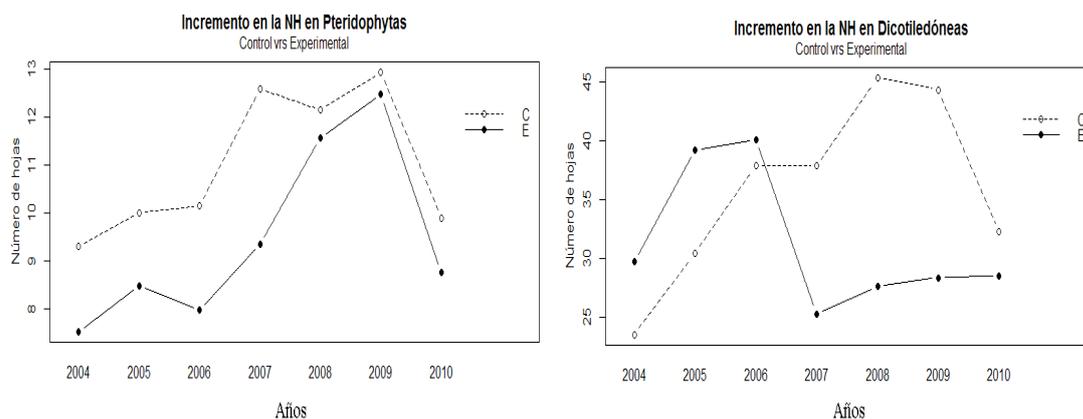
Cuadro 5. Resultados del modelo de la NH para cada uno de los grupos con un p ($\alpha = 0.05$). El asterisco (*) indica un diferencia significativa.

Grupos	Dicotiledóneas		Monocotiledóneas		Pteridophytas	
	F valor	P	F valor	P	F valor	P
Tratamiento - tala selectiva-	6.1172	0.0136*	0.1063	0.7444	8.7390	<0.01*
Censo –tiempo-	1.9411	0.0716	3.7327	>0.001*	3.5019	0.0018*
Categoría: censo	1.1617	0.3246	0.4014	0.8784	0.8250	0.5503

Fuente: Autora

Aunque el NH tanto en Dicotiledóneas como Pteridophytas mostró variar de acuerdo al tratamiento. En Dicotiledóneas se observa un mayor incremento en el E en los tres primeros años para luego ser el incremento mayor en el C. En Pteridofitas se observa que la tendencia de incremento-decremento en C y E es la misma, aunque significativamente mayor en el C (Figura 2).

Figura 5. Gráficos de los promedios obtenidos en Pteridophytas y Dicotiledóneas.



Fuente: Autora

Al tratar de analizar en conjunto los modelos de LH y NH (Cuadro 6) se encontró que tanto Dicotiledóneas como Pteridophytas muestran una respuesta similar en LH aunque claro no se pueden observar por separado los efectos del tratamiento y del censo. Con el NH Dicotiledónea y Pteridophyta mostraron una variación de NH explicada por el tratamiento. También Monocotiledónea y Pteridophytas mostraron una variación significativa entre los censos.

Cuadro 6. Resumen de los resultados de los modelos de LH y NH en los grupos analizados. La X muestra donde se obtuvieron diferencias significativas entre el Control y Experimental.

Grupos	Dicotiledóneas		Monocotiledóneas		Pteridophytas	
	LH	NH	LH	NH	LH	NH
Tratamiento	X	X	X		X	X
Censo –tiempo-	X		X	X	X	X
Categoría: censo	X				X	

Fuente: Autora

3.2 Mortalidad: Análisis de supervivencia

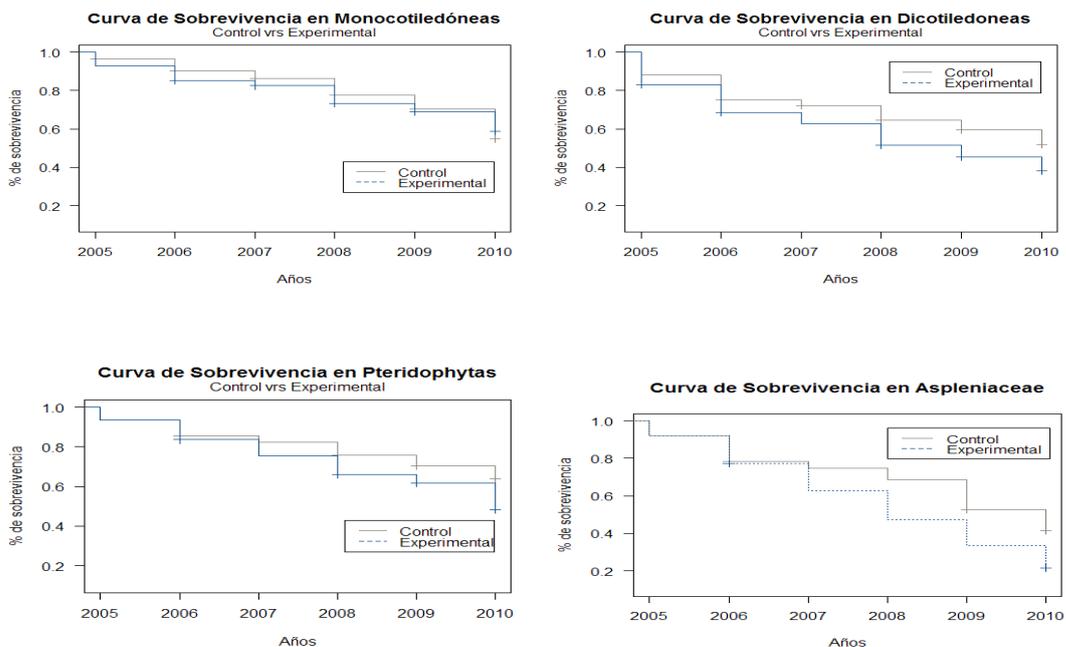
Las Pteridophytas mostraron una diferencia significativa entre los tratamientos en donde se registró una mayor mortalidad en los Claros (E) que en los controles (C). Tanto Monocotiledónea y Dicotiledóneas no mostraron diferencias significativas entre los tratamientos (Cuadro 7).

Cuadro 7. Resultados del Análisis de Supervivencia.

Grupo	N	N. eventos	test t	p
Monocotiledónea	283	97	0	0,989
Dicotiledónea	167	81	2,79	0,095
Pteridophytas	779	342	15,2	<0,001*

Fuente: Autora

Figura 6. Curvas de supervivencia en Monocotiledónea, Dicotiledóneas, Pteridophytas y la familia Aspleniaceae. El grupo Pteridophyta y la familia Aspleniaceae muestran una diferencia significativa en sus curvas de supervivencia en donde el C mostró una mayor supervivencia.



Fuente: Autora

A nivel de familia *Aspleniaceae* fue la única que presentó una diferencia significativa en las curvas de mortalidad entre el C y E (Figura 6). El resto de las familias no presentaron diferencias significativas entre sus curvas de mortalidad. En el siguiente cuadro se resumen los valores obtenidos para cada familia.

Cuadro 8. Resultados del análisis de Supervivencia a nivel de familias. El asterisco (*) indica una diferencia significativa en las curvas de mortalidad entre el C y E.

Familia	N	Número de eventos	Test l	p ($\alpha = 0.05$)
Araceae	205	47	0.02	0.88
Aspleniacea	421	248	2.77e-05	>0.001*
Blechnaceae	56	22	0.138	0.138
Cyclanthaceae	75	20	0.17	0.17
Bromeliaceae	160	84	0.03	0.872
Driopteridaceae	305	73	2.74	0.0977
Bromeliaceae	160	84	0.03	0.872
Hymenopyllaceae	54	15	0	0.976
Piperaceae	156	70	3.63	0.0569
Polypodiaceae	252	107	0.16	0.686
Vittariaceae	530	139	2.6	0.107

Fuente: Autora

A nivel de género solo *Asplenium*, perteneciente a la familia *Aspleniaceae*, mostró diferencias significativas en las curvas de mortalidad entre el control y el experimental (Cuadro 9). En cuanto a las dos especies analizadas ninguna de ellas mostró diferencias significativas en sus curvas de mortalidad. A continuación se resumen los resultados obtenidos:

Cuadro 9. Resultado del análisis de supervivencia a nivel de género y especie. El asterisco (*) indica un diferencia significativa en las curvas de mortalidad entre el C y E.

Familia	Género/ Especie	N	Número de eventos	test l	p ($\alpha = 0.05$)
Araceae	Anthurium	97	22	2,67	0,12
Araceae	Philodendron	89	18	0.09	0.76
Aspleniaceae	Asplenium	421	248	2.77e-05	2.77e-5*
Blechnaceae	Blechnum	56	22	0.138	0.138
Bromeliaceae	Guzmania	148	80	0.06	0,814
Dryopteridaceae	Elaphoglossum	300	72	2.99	0,0836
Piperaceae	Peperomia	136	64	3,73	0.0534
Vittariaceae	<i>Polytaenium brasilianum</i> (Desv.) Benedict	143	39	1.1	0.294
Vittariaceae	<i>Polytaenium lineatum</i> (Sw.) J. Sm.	372	88	0.66	0.418

Fuente: Autora

CAPITULO 4

DISCUSIONES Y CONCLUSIONES

4.1 Discusión

4.1.1 Crecimiento

Al evaluar los efectos del tratamiento después de 7 años se observa que: el tratamiento tuvo un efecto positivo sobre la LH en las Monocotiledóneas que crecían alrededor de los claros (E). No así sobre el NH en Pteridophytas y Dicotiledóneas, que fueron significativamente menores en el E en comparación al C. Suministros de agua, nutrientes (Benzing, 1990; Laube & Zotz, 2003; Bartels et al., 2012) y radiación (Adams et al., 1997; Lambers et al., 1998) son considerados los factores ecológicos que influyen el crecimiento en las epifitas. Mucho se ha hablado de los efectos de alteraciones asociadas a la creación de claros dentro del bosque (p. e.; Laube & Zotz, 2003; Barthlott et al., 2001) y sin lugar a dudas estas cambian: cantidad de radiación, disponibilidad de agua, temperatura, humedad entre otros. (Günter et al. 2008) informan que después de la intervención en la Q5 se logró un cambio significativo en la apertura de dosel, con consecuencias directas sobre las condiciones de luz. Sin embargo creemos que estos cambios no fueron extremos como los reportados por Werner et al. (2009) en un hábitat donde se efectuó una tala masiva.

El hecho de que en algunos grupos exista una variación significativa entre los censos sugiere que existe otro factor fuertemente ligado al NH y LH. Ya muchos autores han hablado de la importancia del clima (p. e.: Gentry & Dodson, 1987; Wolseley et al., 1997; Hietz & Briones, 1998) dentro de la ecología de estas plantas y nos atrevemos a decir que este es el factor que se halla enmascarado como Censo-tiempo.

Los modelos tanto de LH y NH no muestran una respuesta de incremento/decremento constante. Tal vez esto se deba a que solo se analizó el conjunto de datos sin tener en cuenta las diferencias de crecimiento que se pueden dar influenciadas por el tamaño de

cada individuo (Lauber & Zotz, 2003)

4.1.2 Mortalidad

Se cree que dos de las fuentes principales de mortalidad de las epifitas son el desprendimiento y la sequía (López-Villalobos et al., 2008). Dentro del estudio se podrían considerar ambas, aunque de manera diferente. En cuanto al desprendimiento se asumió que serían equivalente entre el C y E. Con respecto a la sequía, existen algunas consideraciones: en el bosque cerca del suelo la humedad del aire es mucho más alta y con menos variación, así como la luz y temperatura son bajas (Bader, 1999). Con la tala selectiva al aumentar la temperatura y disminuir la humedad relativa las epifitas se ven más propensas a sufrir desecación y morir. A diferencia de lo que se esperaba la mortalidad no varió drásticamente entre el C y E.

De los principales grupos analizados solo Pteridophytas, y dentro de este grupo solo el género *Asplenium* mostro verse afectado por la apertura de los claros en el bosque. Hylander et al. (2013) informaron que el número de especies de helechos epifíticos de sotobosque decrece significativamente hacia la frontera agrícola así como un cambio en su estructura a lo largo de un gradiente de perturbación (Barthlott et al., 2001). También Padmawathe et al. (2004) encontraron que las Pteridophytas serían drásticamente afectadas por la apertura de claros ya que su riqueza mostraba una correlación positiva con la cobertura del dosel. Resultados hasta cierto punto parecidos a los nuestros en donde, solo las Pteridophytas, familia Aspleniaceae y su género *Asplenium* mostraron una mayor mortalidad en el E. Y aunque los resultados de Padmawathe (2004) y Hylander (2013) se expresan en riqueza, es decir, número de especies y los nuestros en mortalidad, creemos que la mortalidad es uno de los procesos que definen el decline de especies y por lo tanto ambos resultados se pueden relacionar fácilmente.

De las 5 familias analizadas dentro del grupo Pteridophytas solo Aspleniaceae mostró una diferencia significativa entre los tratamientos. Y no es de asombrarse que el género *Asplenium* muestre los mismos resultados que la familia ya que es el único registrado para la familia. Y si bien se podrían usar estos resultados para sugerir a *Asplenium* como indicador de perturbación creemos que sería conveniente estudiar de manera

separada la respuesta de las siete especies registradas para este género puesto que si bien comparten muchas características también es necesario recordar que algunas especies de Pteridophytas parecen más tolerantes que otras a las perturbaciones (Hylander et al., 2013) y por ende se puede imaginar que no todas las especies necesariamente serían buenos bioindicadores. Solo basta mirar nuestros resultados en donde todo el grupo Pteridophytas muestra diferencias significativas entre el tratamiento pero si analizamos cada una de las familias que lo componen solo Aspleniaceae mantiene esta diferencia.

4.1.3 Implicaciones del Manejo silvicultura sobre las epífitas vasculares de sotobosque.

Ramírez (2006) encontró que el porcentaje de apertura del dosel se incrementó en un 6.94% aproximadamente en todos los claros. Hietz (1999) reportó que grandes claros en el dosel reducen la abundancia, distribución y diversidad de las epífitas de sombra ya que ellas requieren una alta humedad atmosférica y si bien las condiciones microclimáticas cambian en los claros, especialmente la luz (Fetcher et al. 1985; Becker et al., 1988; Brown, 1993; (Costa and Magnusson 2003) creemos que la tala al solo ocurrir una vez en la historia del bosque de la Q5 le dejó tiempo para la regeneración es decir que el claro como tal no se mantuvo en el tiempo. En el 2006 la cobertura del sotobosque fue mayor en los claros (Ramírez, 2006) lo que evidencia una regeneración en proceso.

Ramírez (2006) encontró que después de la tala selectiva (2004) la temperatura (T°) fue ligeramente mayor y la humedad relativa (HR) disminuyó levemente en el E; en el 2006 la T° se mantuvo ligeramente mayor en el E pero la HR fue mayor. Lo que demuestra que los cambios introducidos por la tala selectiva no fueron muy significativos con respecto a la T° y HR. Esto explicaría que no se evidencien grandes cambios en la mortalidad de los grupos analizados. También es preciso recordar que en el bosque es común la formación de claros por caídas de árboles y por lo tanto es lógico esperar alguna resiliencia en las plantas a este evento, en un estudio al comparar la diversidad de epífitas entre un bosque no perturbado y otro con claros naturales no se encontraron mayores diferencias entre estos (Padmawathe et al., 2004).

Algunos autores (p. e. (Costa and Magnusson 2003) sugieren que la intensidad de la tala es muy importante a la hora de evaluar sus efectos por ejemplo Werner (2009) encontró que la mortalidad de epifitas vasculares en árboles aislados era significativamente diferente a la registrada en el bosque; después del primer año de la tala masiva la mortalidad fue de 51.6 % versus un 2.2 % registrado en el interior del bosque en casi todos los grupos encontrados. De igual manera en Singapur alrededor del 62% de epifitas vasculares fueron reportadas como extintas debido a la extensiva deforestación en la última década (Turner et al., 1994). Sin embargo la frecuencia temporal parece ser también muy importante. No es lo mismo introducir una perturbación una sola vez que muchas veces. En el Himalaya (estudio mencionado anteriormente) se encontraron cambios evidentes después de 30 años de tala selectiva constante. A diferencia de nuestros resultados en donde la perturbación solo ocurrió una vez. Muchos estudio (p. e.: Padmawathe et al., 2004; Hylander et al., 2013) han encontrado evidentes efectos negativos sobre la diversidad y riqueza de epifitas vasculares que se hallan en hábitats en constante perturbación. Si se extrae constantemente es seguro que la intensidad de cada extracción se verá sumada y la capacidad de regeneración neutralizada.

Ramírez (2006) reportó que las variaciones de T° y HR en el 2004 y 2006 entre C y E fueron evidentes. Muchos estudios han demostrado que la variación temporal y espacial en las condiciones climáticas incluidas: humedad, temperatura y patrones de lluvia influyen la diversidad de epifitas (Gentry & Dodson, 1987; Wolseley & Aguirre-Hudson, 1997; Hietz & Briones, 1998; Zotz & Hietz, 2001; Ellis & Coppins, 2007; Ellis et al., 2007; Zotz et al., 2010). Por lo tanto se cree que estas son la/las variable/s enmascaradas en la variable Censo-tiempo y por lo tanto a la hora de analizar los efectos de experimentos o programas silviculturales deberían también ser considerados a la hora de evaluar los efectos de tales experimentos sobre las epifitas vasculares.

Por último, y a pesar de que en este estudio no se ha analizado, se considera que para una correcta evaluación de los efectos de la tala selectiva sobre epifitas vasculares es necesario considerar que árboles son extraídos. La mortalidad en los árboles puede resultar en una pérdida o decline de hospederos con una consecuente pérdida de diversidad; también la pérdida de árboles viejos puede conducir a una pérdida o decline de diversidad de las especies asociadas a estos (Snäll et al., 2003; Lie et al., 2009;

Bartels et al., 2012).

4.2 Conclusiones y Recomendaciones

AL parecer los efectos del experimento forestal no significaron un gran cambio en la comunidad de epífitas. Si bien se encontró diferencias significativas en la LH y NH explicadas por el tratamiento así como una mortalidad mayor en el género *Asplenium*, estos cambios no aparentan un gran peligro para la comunidad epifítica. Sin embargo no se puede afirmar que la intensidad de este experimento forestal no afecta negativamente a las epifitas. Ya que no solo es importante su intensidad si no también su frecuencia en el tiempo. Y por lo tanto a la hora de planificar un experimento o manejo forestal parecido a este es necesario considerar ambas.

Los efectos del tratamiento sobre la LH y NH presentan una interpretación difícil a la hora de evaluar su variación más aún si se tiene en cuenta la influencia del Censo-tiempo sobre su variación. No así la mortalidad aparenta ser una herramienta de fácil interpretación a la hora de evaluar los efectos de la tala selectiva.

De todos los grupos analizados solo la familia Aspleniaceae y su género *Asplenium* presentan una mayor mortalidad en los claros. A partir de estos resultados se considera al género *Asplenium* como un buen candidato a más análisis para encontrar bioindicadores que permitan evaluar los efectos de perturbaciones en el bosque.

Bibliografía

Agyeman, V. Swaine, M. Thompson, J. 1999. Responses of Tropical forest tree seedlings to irradiance and derivation of light response index. *Journal of Ecology*. 87: 815-827

Andersohn, C. 2004. Does tree height determine epiphyte diversity? *Selbyana* 25(1): 101-117.

Arevalo, R. 2008. Vertical distribution of vascular epiphytes in four forest types of the Serrania de Chiribiquite, Colombia Guayana. *Selbyana* 27(2): 175-185

Asner, G. Keller, M. Pereira, J. Zweede, J. Silva, J. 2004. "Canopy damage and recovery after selective logging in Amazonia: field and satellite studies." *Ecological Applications* 14 (sp4): 280–298.

Bader, M. 1999. A study on the distribution of vascular epiphytes in a secondary cloud forest, Central Cordillera, Colombia.

Bader, M. Menke, G. Zotz, G. 2009. Pronounced drought tolerance characterizes the early life stages of the epiphytic bromeliad *Tillandsia flexuosa*. *Functional Ecology* 23, 472-479.

Barthlott, W. Schmit, V. Nieder, J. Engwald, S. 2001. Diversity and abundance of vascular epiphytes: a comparison of secondary vegetation and primary montane rain forest in the Venezuela Andes. *Plant Ecology* 152: 145-156.

Bartels, S. Chen, H. 2012. "Mechanisms Regulating Epiphytic Plant Diversity." *Critical Reviews in Plant Sciences* 31 (5): 391–400.

Beck, E. Muller, K. 2001. Analysis of undisturbed and disturbed tropical mountain forest ecosystems in Southern Ecuador. *Tropische Wald-Okosysteme* 132: 1-8

Bendix, J. Homeier, J. Cueva, E. Emck, P. Breckle, S. Richter, M. Beck, E. 2006. Seasonality of weather and tree phenology in a tropical evergreen mountain rain forest. *Biometeorol*

Benjamini, Y. & Hochberg, Y. 1995. Controlling the false discovery rate: A practical and powerful approach to multiple testing. *Journal of the Royal Society of London Series B*, 57, 289-300.

Cabrera O. Günter, S. Mosandl, R. 2006. "Dynamics in natural and selectively logged tropical mountain rain forests of South Ecuador." *Lyonia 10 (1) 2006-Biodiversity and Cultural Diversity in the Andes and Amazon 2: Forest Conservation Strategies*.

- Castaño, M. 2003. Spatial distribution patterns of *Tillandsia violaceae* (Bromeliaceae) and support trees in an altitudinal gradient from a temperate forest in Central Mexico. *Selbayana*. 24(1): 71-73.
- Ceja, J. Espejo, A. López, A. García, J. Mendoza, A. Pérez, B. 2008. Las plantas epifíticas su diversidad e importancia. *Ciencias* 91:34-41.
- Chazdon, R. 2003. "Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances." *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6 (1): 51–71.
- Corpas-Nogales, E. Lara-Porras, A. M. 2009. Aplicación del modelo de riesgos proporcionales de Cox a pacientes con SIDA en España. *Revista de Investigación Operacional* 30 (3) 214-222
- Costa, F. & Magnusson C. 2003. "Effects of selective logging on the diversity and abundance of flowering and fruiting understory plants in a Central Amazonian forest." *Biotropica* 35 (1): 103–114.
- Decker, F. 2009. Diversidad funcional de epífitas en sistemas silvopastoriles como fuente de hábitat para aves en la sub-cuenca del Río Copán, Honduras. Tesis de maestría. CATIE.
- Floater, G.J. (1995) Effect of epiphytes on the abundance and species richness of litter-dwelling insects in a Seychelles cloud forest. *Tropical Ecology*, 36.
- Gentry, A. H. & Dodson, C.H. (1987) Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 74: 205–233.
- Graham, E. Andrade, J. 2004. Drought tolerance associated with vertical stratification of two co-occurring epiphytic bromeliads in a tropical dry forest. *American Journal of Botany*. 91(5): 699-706.
- Gradstein, S.R. Nadkarni, N. Krömer, T. Holz, I. Nöske, N. 2003. A protocol for rapid and representative sampling of vascular and non vascular epiphyte diversity of tropical rain forest. *Selbyana*. 24 (1) 105-111.

- Granados-Sánchez, D, López-Ríos, G. Hernández-García, M. Sánchez-González, A. 2003. "Ecología de las plantas epífitas." *Revista Chapingo. Serie ciencias forestales y del ambiente* 9 (2): 101–111.
- Günter, S. Cabrera, S. Weber, M. Stimm, B. Zimmermann, M. Fiedler, K. Knuth, J. 2008. Natural forest management in neotropical mountain rain forests—an ecological experiment. Gradients in a tropical mountain ecosystem of Ecuador. Springer. 347–359.
- Flores, A. García, J. 2001. Sampling methods for vascular epiphytes: their effectiveness in recording species richness and frequency. *Selbayala*. 22(2): 181-191.
- Flores, A. García, J. 2004. Effect of isolation on the structure and nutrient content of oak epiphyte communities. *Plan Ecology*. 173: 259-269.
- Hietz, P. 1997. Population dynamics epiphytes in a Mexican humid montane forest. *Journal of Ecology*. 85: 767-775.
- Hietz, P. 1999. Diversity and conservation of epiphytes in a changing environment. IUPAC. URL: <http://www.iupac.org/symposia/proceedings/phuket97/hietz.html>.
- Hietz, P. 1999. Diversity and conservation of epiphytes in a changing environment. UIPAC. En línea: <http://www.iupac.org/symposia/proceedings/phuket97/hietz.html>.
- Hietz, P. 2005. Conservation of vascular epiphyte diversity in Mexican coffee plantations. *Conservation Biology* 19(2): 391-399.
- Hietz, P. Briones, O. 1998. Correlation between water relations and within-canopy distribution of epiphytic ferns in Mexican cloud forest. *Ecologia* 114: 305-316.
- Hietz, P. Buchberger, G. Winkler, M. 2006. Effect of forest disturbance on abundance and distribution of epiphytic bromeliads and orchids. *Ecotropica* 12: 103-112.
- Higuera, D. Wolf, J. 2010. Vascular epiphytes in dry oak forests show resilience to anthropogenic disturbance, Cordillera Oriental, Colombia. *Caldasia* 32(1): 167-174
- Hofstede, R.G.M., Wolf, J.H.D, Benzing, D.H., 1993. Epiphytic mass and nutrient status of an Upper Montane Rain Forest. *Selbyana* 14: 37–45.

Homeier J, 2008: The influence of topography on forest structure and regeneration dynamics in Ecuadorian montane forest. *Biodiversity and Ecology Series 2*: 97-107. The tropical mountain Forest-Patterns and Processes in Biodiversity Hotspot edited by . Gradstein, S.R.; Homeier, J. and Gansert, D.

Hylander, K. Nemomissa, S. Enkosa, W. 2013. "Edge Effects on understory Epiphytic ferns and Epiphyllous bryophytes in moist afro-montane forests of Ethiopia." *Polish Botanical Journal* 58 (2): 555–563.

Kessler, M. J.A Kessler, M. Gradstein, S.R. Bach, K. Schull, M. Pitopang, R. 2005. Tree diversity in primary forest and different land use systems in Central Sulawesi, Indonesia. *Biodiversity and Conservation* 14: 547-560

Kreft, H. Köster, N. Küper, W. Nieder, J. Bartholott, W. 2004. Diversity and biogeography of vascular epiphytes in western Amazonia, Yasuní, Ecuador. *Journal of Biogeography* 31: 1463-1467.

Krömer, T. Kessler, M. Gradstein, R. Acebey, A. 2005. Diversity patterns of vascular epiphytes along an elevational gradient in the Andes. *Journal of Biogeography* 32: 1799-1809.

Krömer, T. Gradstein, R. Acebez, A. 2007. Diversidad y ecología de epífitas vasculares en bosques montanos primarios y secundarios de Bolivia. *Ecología en Bolivia*. 42(1): 23-33

Laube, S. Zotoz, G. 2003. Which abiotic factors limit vegetative growth in a vascular epiphyte? *Functional Ecology* 17: 598-604

Laube, S., & Zotz, G. 2006. Long-term changes of the epiphyte assemblages on the palm *Socratea exorrhiza* in a lowland forest in Panama. *Journal of Vegetation Science* 17: 307–314.

Madison, M. 1977. Vascular epiphytes: their systematic occurrence and salient features. *Selbyana*, 2, 1-13.

- Meléndez, E. Calisto, C. Morales, M. Fumero, J. 2003. Post-hurricane recovery of an herbaceous understories plant in a tropical forest in Puerto Rico. *Journal of Tropical Ecology*. 19: 677-684.
- Miller, K. Wagner, R. Woods, S. 2008. Arboreal arthropod associations with epiphytes following gap harvesting in the Acadian forest of Maine. *The Bryologist* 111(3): 424-434
- Nöske N.M., Hilt, N., Werner, F.A., Brehm, G., Fiedler, K., Sipman, H.J.M. & Gradstein, S.R. In press. Disturbance effects on epiphytes and moths in a montane forest in Ecuador. *Basic and Applied Ecology*.
- Padmawathe, R. Qureshi, Q. Rawat, R. 2004. Effects of selective logging on vascular epiphyte diversity in a moist lowland forest of Eastern Himalaya, India. *Biological Conservation* 119 (1): 81–92.
- Ramírez, P. 2006. Respuesta de las comunidades de epifitas a la manipulación forestal en un bosque tropical de montaña Austro ecuatoriano. Tesis de grado para la obtención del título de Biólogo. Universidad del Azuay.
- San Martín, J. Espinoza, A. Zanetti, S. Hauenstein, E. Ojeda, N. Arrigada, C. 2008. Composición y estructura de la vegetación epífita vascular en un bosque primario de Olivio (*Aextixicon punctatum* R. Et P) en el sur de Chile. *Ecología Austral*. 18:1-11
- Schimper, A.F.W., 1888. Die epiphytische Vegetation Amerikas. Fischer, Jena.
- Sporn, G. Bos, M. Hoffdtätterr-Müncheberg. Kessler, M. Gradstein, R. 2009. Microclimate determines community composition but not richness of epiphytic understory bryophytes of rainforest and cacao agroforest in Indonesia. *Functional Plant Biology*. 36: 171-179.
- Stancato, G. Mazzafera, P. Buckeridge, M. 2002. Effects of light stress on the growth of the epiphytic orchid *Cattleya forbesii* Lindl. X *Laelia tenebrosa* Rolfe. *Revista Brasil. Bot.* 25(2): 229-235

- Storaunet, K. Rolstad, J. Toeneiet, M. Rolstad, E. 2008. "Effect of logging on the threatened epiphytic lichen *Usnea longissima*: a comparative and retrospective approach." *Silva Fennica* 42 (5): 685–703.
- Tejero-Díez, J. 2009. Los helechos epífitos: Adaptaciones en Polypodiaceae. Red de Información sobre Plantas Epífitas (RIPE) 1:1-14.
- Testo, W. Watkins, J. 2012. "Influence of plant size on the ecophysiology of the epiphytic fern *Asplenium auritum* (Aspleniaceae) from Costa Rica." *American journal of botany* 99 (11): 1840–1846.
- Triana, R. Garzon, N. Sanchez, J. Vargas, O. 2003. Epifitas vasculares como indicadores de regeneración en bosques intervenidos de la amazonia colombiana. *Acta Biológica Colombiana*. 8(2): 31-42
- Werner, A. Homeier, J. Gradstein. 2005. Diversity of Vascular epiphytes on in isolated remnant trees in the montane forest belt of southern Ecuador. *Ecotropica*. 11: 21-24
- Werner, F.A. Reduced growth and survival of vascular epiphytes on isolated remnant trees in a recent tropical montane forest clear-cut. *Basis and Applied Ecology* (2010), doi: 10.1016/j.base.2010.11.002
- Werner, F.A. 2009. Effects of human disturbance on epiphyte assemblages in the Andes of Ecuador. *Biodiversity and Ecology Series*. 2(B)
- Winkler, M. Hülber, K. Hietz, P. 2005. Effect of canopy position on germination and seedling survival of epiphytic Bromeliads in a Mexican Humid Montane Forest. *Annals of Botany* 95: 1039-1047.
- Wolf, J. 2005. The response of epiphytes to anthropogenic disturbance of pine-oak forest in the highlands of Chiapas, Mexico. *Forest Ecology and Management*. 212: 376-393.
- Wolf, J. Flamenco, A. 2003. Patterns in species richness and distribution of vascular epiphytes in Chiapas, Mexico. *Journal of Biogeography*, 30, 1689–1707.

Zhang, L. Nurvianto, S. Harrison, R. 2010. "Factors affecting the distribution and abundance of *Asplenium nidus* L. in a tropical lowland rain forest in Peninsular Malaysia." *Biotropica* 42 (4): 464–469.

Zotz, G. 2004. Growth and survival of the early stages of the heteroblastic Bromeliad *Vriesea sanguinolenta*. *Ecotropica*. 10:52-57

Anexo 1. Resultados estadísticos del Modelo Linear

1._ Pteridophyta:

Longitud de la Hoja más grande

Análisis de Varianza

Response: log (th + 1)

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
categoria	1	9.4	9.3833	15.6520	7.693e-05 ***
censo	6	22.1	3.6912	6.1571	1.882e-06 ***
categoria:censo	6	10.9	1.8211	3.0377	0.005735 **
Residuals	6640	3980.7	0.5995		

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Número de hojas

Análisis de Varianza

Response: log (nh + 1)

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
categoria	1	5.2	5.1790	8.7390	0.003126 **
censo	6	12.5	2.0753	3.5019	0.001846 **
categoria:censo	6	2.9	0.4889	0.8250	0.550313
Residuals	6640	3935.0	0.5926		

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

2. Monocotiledóneas

Longitud de la Hoja más grande

Análisis de Varianza

Response: log(th)

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
categoria	1	3.27	3.2668	4.8946	0.02707 *
censo	6	10.47	1.7450	2.6146	0.01585 *
categoria:censo	6	7.85	1.3090	1.9612	0.06800 .
Residuals	1746	1165.34	0.6674		

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Número de hojas

Análisis de Varianza

Response: log(nh)

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
categoria	1	0.06	0.05605	0.1063	0.744396
censo	6	11.81	1.96773	3.7327	0.001077 **
categoria:censo	6	1.27	0.21160	0.4014	0.878461
Residuals	1746	920.41	0.52716		

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

3. Dicotiledóneas

Longitud de la Hoja más grande

Análisis de Varianza

Response: log(th)

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
categoria	1	18.56	18.5645	30.2852	4.851e-08 ***
censo	6	27.38	4.5629	7.4437	8.495e-08 ***
categoria:censo	6	16.14	2.6897	4.3879	0.0002217 ***
Residuals	909	557.21	0.6130		

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Número de hojas

Análisis de Varianza

Response: log(nh)

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
categoria	1	7.16	7.1649	6.1172	0.01357 *
censo	6	13.64	2.2736	1.9411	0.07156 .
categoria:censo	6	8.16	1.3607	1.1617	0.32465
Residuals	909	1064.68	1.1713		

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Anexo 2. Resultados del Análisis de Supervivencia.

1. Familias

Araceae

	coef	exp(coef)	se(coef)	z	p
factor(categoria)E	0.0442	1.05	0.294	0.151	0.88

Likelihood ratio test=0.02 on 1 df, p=0.88 n= 205, number of events= 47

Aspleniaceae

	coef	exp(coef)	se(coef)	z	p
factor(categoria)E	0.537	1.71	0.129	4.15	3.3e-05

Likelihood ratio test=17.6 on 1 df, p=2.77e-05 n= 421, number of events= 248

Blechnaceae

	coef	exp(coef)	se(coef)	z	p
factor(categoria)E	0.713	2.04	0.509	1.4	0.16

Likelihood ratio test=2.2 on 1 df, p=0.138 n= 56, number of events= 22

Cyclanthaceae

	coef	exp(coef)	se(coef)	z	p
factor(categoria)E	0.629	1.88	0.469	1.34	0.18

Likelihood ratio test=1.89 on 1 df, p=0.17 n= 75, number of events= 20

Dryopteridaceae

	coef	exp(coef)	se(coef)	z	p
factor(categoria)E	0.391	1.48	0.237	1.65	0.1

Likelihood ratio test=2.74 on 1 df, p=0.0977 n= 305, number of events= 73

Bromeliaceae

	coef	exp(coef)	se(coef)	z	p
factor(categoria)E	-0.0355	0.965	0.221	-0.161	0.87

Likelihood ratio test=0.03 on 1 df, p=0.872 n= 160, number of events= 84

Hymenophyllaceae

	coef	exp(coef)	se(coef)	z	p
factor(categoria)E	-0.0163	0.984	0.532	-0.0306	0.98

Likelihood ratio test=0 on 1 df, p=0.976 n= 54, number of events= 15

Piperaceae

	coef	exp(coef)	se(coef)	z	p
factor(categoria)E	0.465	1.59	0.248	1.87	0.061

Likelihood ratio test=3.63 on 1 df, p=0.0569 n= 156, number of events= 70

Polypodiaceae

	coef	exp(coef)	se(coef)	z	p
factor(categoria)E	0.0821	1.09	0.204	0.403	0.69

Likelihood ratio test=0.16 on 1 df, p=0.686 n= 252, number of events= 107

Vittariaceae

	coef	exp(coef)	se(coef)	z	p
factor(categoria)E	0.278	1.32	0.172	1.62	0.11

Likelihood ratio test=2.6 on 1 df, p=0.107 n= 530, number of events= 139

2._ Géneros y Especies

Anthurium

	coef	exp(coef)	se(coef)	z	p
factor(categoria)E	0.782	2.18	0.509	1.54	0.12

Likelihood ratio test=2.67 on 1 df, p=0.102 n= 97, number of events= 22

Philodendron

	coef	exp(coef)	se(coef)	z	p
factor(categoria)E	-0.144	0.866	0.475	-0.304	0.76

Likelihood ratio test=0.09 on 1 df, p=0.76 n= 89, number of events= 18

Guzmania

	coef	exp(coef)	se(coef)	z	p
factor(categoria)E	-0.0531	0.948	0.226	-0.235	0.81

Likelihood ratio test=0.06 on 1 df, p=0.814 n= 148, number of events= 80

Elaphoglossum

	coef	exp(coef)	se(coef)	z	p
factor(categoria)E	0.411	1.51	0.24	1.72	0.086

Likelihood ratio test=2.99 on 1 df, p=0.0836 n= 300, number of events= 72

Peperomia

	coef	exp (coef)	se(coef)	z	p
factor(categoria)E	0.492	1.64	0.259	1.9	0.057

Likelihood ratio test=3.73 on 1 df, p=0.0534 n= 136, number of events= 64

Pecluma

	coef	exp(coef)	se(coef)	z	p
factor(categoría)E	0.259	1.3	0.343	0.756	0.45

Likelihood ratio test=0.58 on 1 df, p=0.446 n= 73, number of events= 36

P. lineatum

	coef	exp(coef)	se(coef)	z	p
factor(categoría)E	0.342	1.41	0.326	1.05	0.29

Likelihood ratio test=1.1 on 1 df, p=0.294 n= 143, number of events= 39

P. brasilianum

	coef	exp(coef)	se(coef)	z	p
Factor (categoría) E	0.176	1.19	0.216	0.813	0.42

Likelihood ratio test=0.66 on 1 df, p=0.418 n= 372, number of events= 88