

BIOMASA EPIFITA Y SU CONTENIDO DE NUTRIENTES EN UNA SELVA NUBLADA ANDINA, VENEZUELA

EPIPHYTES BIOMASS AND THEIR NUTRIENT CONTENT IN AN ANDEAN CLOUD FOREST OF VENEZUELA

Robin Walker^{1,3} y *Michele Ataroff*^{1,2}

¹Postgrado en Ecología Tropical e ²Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE), Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela. E-mail: ataroff@ula.ve

³Universidad Interamericana de Puerto Rico, San Germán, Puerto Rico.

E-mail: rwalker@sg.inter.edu

RESUMEN

Se colectaron todas las epifitas de 10 ramas de seis especies árboles en la selva nublada de La Mucuy, Parque Nacional Sierra Nevada, Mérida, Venezuela, entre 2300 y 2800 msnm. Las ramas fueron seccionadas en 65 trozos de aprox. 1m, de las cuales se contó, colectó, secó en estufa y pesó todas las epifitas, agrupadas en 5 grupos morfofuncionales: bromeliáceas de hoja ancha (BHA), bromeliáceas de hoja fina (BHF), orquídeas+piperáceas (Orq/pip), helechos (Hel) y líquenes+musgos (Liq/mus). La biomasa de epifitas en ramas fue estimada para el sistema en 11623 kg ha⁻¹. Las BHA tuvieron el 49% de la biomasa total de epifitas, mientras para BHF fue 37%, Liq/mus 8%, Orq/pip 4% y Hel 2%. La biomasa de epifitas mostró una correlación positiva y significativa con la superficie de las secciones de rama. La biomasa viva de epifitas fue 1,7 veces la biomasa fotosintética de los forofitos. El análisis químico de la biomasa epifítica mostró una concentración de macronutrientes de: N 0,94%, P 0,16%, K 1,1%, Ca 0,59% y Mg 0,16%. Esto permitió estimar los siguientes montos para las epifitas a nivel de las ramas del sistema: N 101,2kg ha⁻¹, P 17,2kg ha⁻¹, K 118,5kg ha⁻¹, Ca 63,6kg ha⁻¹ y Mg 17,2kg ha⁻¹.

Palabras clave: epifitas, biomasa, macronutrientes, selva nublada, Andes, Venezuela

ABSTRACT

All epiphytes from ten branches, of six tree species, from La Mucuy cloud forest, Sierra Nevada National Park, Merida State, Venezuela, at sites of elevations ranging between 2300 and 2800m, were collected. The branches were cut into 65 pieces, approx. 1m long each, of which all epiphytes were collected, oven dried, weighed, and classified into five morphofunctional groups: bromeliads of wide leaf (BHA), bromeliads of fine leaf (BHF), orchids+piperaceas (Orq/pip), ferns (Hel) and lichens+mosses (Liq/mus). The branch epiphytes biomass was estimated for the system as 11623 kg ha⁻¹. The BHA was 49%, of the total epiphytes biomass, the BHF was 37%, Liq/mus 8%, Orq/pip 4% and Hel 2%. A positive correlation between surface area and epiphyte biomass was found. The total epiphyte biomass was 1.7 times that of photosynthetic material of the host trees. Chemical analyses of macronutrients of the epiphytic biomass showed the following concentrations: N 0.94%, P 0.16%, K 1.1%, Ca 0.59% and Mg 0.16%. Nutrient estimates for all system epiphytes resulted in: N 101.2kg ha⁻¹, P 17.2kg ha⁻¹, K 118.5kg ha⁻¹, Ca 63.6kg ha⁻¹ and Mg 17.2kg ha⁻¹.

Key words: epiphytes, biomass, macronutrients, cloud forest, Andes, Venezuela.

INTRODUCCIÓN

Las epifitas son muy importantes en la biodiversidad de las selvas nubladas andinas. En Los Andes venezolanos, se ha reportado que entre 40 y 60% de las especies de plantas vasculares de estas selvas son epifitas, es decir entre 120 y 155

spp. (Kelly *et al.* 1994, Bono 1996, Engwald 1999, Ataroff 2001, Schneider 2001). De ellas, el mayor número de especies e individuos parece ubicarse en el dosel (zonas 3,4 y 5 de Johansson 1974). Engwald (1999) encontró que 59% de las especies y 81% de los individuos epifitos estaban en la zona del dosel en la selva de La Carbonera en Los Andes

venezolanos. Así, el área del dosel tiene una importante carga de material fotosintético que incluye las hojas de las epifitas más las de los forofitos, lo cual imprime características particulares en la dinámica general de la selva.

La intercepción de agua y nutrientes atmosféricos, así como los cambios químicos del agua de goteo hacia el suelo y la intercepción de luz y hojarasca, dependen del tipo, cantidad y tamaño de las epifitas. El objetivo de este trabajo ha sido cuantificar la biomasa de epifitas de ramas y sus características químicas en una selva nublada andina, discriminándola por grupo morfofuncional y por tamaño de la rama del forofito.

ÁREA DEL ESTUDIO

Esta investigación se desarrolló en La Mucuy, Parque Nacional de Sierra Nevada, estado Mérida, Venezuela. El área de trabajo se encuentra entre 2,400 y 2,800 msnm y presenta una precipitación anual de cerca de 3,000 mm, con alta nubosidad, baja insolación y alta humedad relativa. La vegetación es una selva nublada montana alta, siempreverde de estructura compleja, dosel entre 20 y 25 metros y alrededor de 120 especies de epifitas vasculares (Lamprecht 1954, Kelly *et al.* 1994, Ataroff y Rada 2000).

Grupos morfofuncionales de epifitas (GME):

Las especies de epifitas de la selva nublada de La Mucuy se clasificaron en cinco grupos morfofuncionales según diferentes estrategias para la captura de nutrientes y agua:

a) Bromeliáceas de hoja ancha (BHA), también llamadas tipo tanque, que interceptan y almacenan gran cantidad de agua en los espacios entre las bases de las hojas. También colectan y almacenan materia orgánica de hojarasca caída sobre ellas.

b) Bromeliáceas de hoja fina (BHF), son también recolectoras de agua y materia orgánica, pero captan más eficientemente esta última. Se incluyen en este grupo la mayoría de los juveniles de especies que en estado adulto son BHA.

c) Orquídeas y piperáceas (Orq/pip), este grupo es integrado por especies que presentan succulencia como mecanismo de retención de agua, a través de estructuras o tejidos almacenadores de agua.

d) Helechos (Hel), poseen láminas pinnadas que facilitan la adsorción de agua y rizomas largos con raíces que facilitan la absorción.

e) Líquenes, musgos y hepáticas (Liq/mus), forman costras y/o cojines sobre la corteza y en cavidades de troncos y ramas, con tejidos que absorben agua y se secan con facilidad pudiendo resistir períodos largos sin agua.

METODOLOGÍA

Se delimitó 3 parcelas de 30x10m (total 900 m²), con orientación N, ubicadas a 2400, 2500 y 2800msnm, respectivamente, con pendientes entre 30 y 70°. En cada parcela se determinó la densidad de los árboles. Se midió el número de ramas en 16 árboles tomados al azar y se estimó el número de ramas por parcela. Se escogió al azar 10 ramas, pertenecientes a 10 árboles con un diámetro promedio de 12,7cm (DAP). En total se obtuvo 10 ramas mayores de 15cm de diámetro en su base y ubicadas entre 6 y 23 metros de altura, utilizando técnicas de escalada de árboles con “jumar-rape”. Se documentó el ángulo de inclinación de cada rama, su microambiente y su altura, y se recolectó material para identificación del árbol hospedero. De cada una de las ramas se colectó todas las hojas del forofito. Después de ser bajadas del dosel, las ramas fueron cortadas en segmentos de aproximadamente un metro de largo a partir de 0,5 m del tronco. Cada segmento constituyó una muestra y en total se trabajó con 65 muestras.

Para estimar la biomasa total de epifitas de ramas, así como del follaje de los forofitos de la selva se relacionaron las medidas de biomasa con la contabilidad de ramas por árbol y la densidad de árboles.

A cada una de las 65 muestras (segmentos de rama) se les determinó su diámetro y tipos de GME. Para cada una, se separó todas las epifitas por grupo GME, las cuales fueron secadas en estufa y pesadas. Al follaje colectado de cada rama de cada forofito también se le midió el peso seco.

Para la relación entre biomasa y perímetro, así como área, los datos fueron normalizados para estandarizar las medidas de longitud de los segmentos de rama.

Para el análisis químico de las muestras vegetales de epifitas, se tomó entre 10-15 individuos de diferentes edades y de varias especies por cada grupo morfofuncional de abundante biomasa (como

Tabla 1. Características de los forofitos y biomasa de las epifitas por grupo GME, selva nublada de La Mucuy, Andes de Venezuela. Para leyenda de los GME ver texto. DAP: diámetro a la altura del pecho.

Especie forofito	árbol	rama	rama	rama	biomasa	Biomasa GME				
	DAP	altura	circunf.	largo	hojas	BHA	BHF	Orq/pip	Hel	Liq/mus
	cm	m	cm	cm	g	g	g	g	g	g
<i>Sapium stylare</i>										
árbol 1, rama 1	51	22,5	35	1914	2400	576,62	1626,87	0	113,05	253,73
árbol 2, rama 1	54	9,7	63	1834	2073,01	5103,72	430,82	455,31	217,29	474,39
<i>Myrcia acuminata</i>										
árbol 1, rama 1	19	5,5	22	973	500,78	9,18	0,78	0,32	1,64	18,56
árbol 1, rama 2	19	6,7	17,2	888	1500	52,34	0	0	1,33	5,23
<i>Guarea kunthiana</i>										
árbol 1, rama 1	31	8,7	30	9,60	529,53	166,42	264,95	16,42	54,95	191,42
<i>Eugenia sp.</i>										
árbol 1, rama 1	33	7,7	30,3	1200	?	49,02	10,35	47,25	1,25	88,14
<i>Billia columbiana</i>										
árbol 1, rama 1	28	15,2	25,6	868	156,46	142,34	137,86	140,69	0,16	134,88
árbol 2, rama 1	18	11,1	30,3	1237	259,06	568,68	103,34	1,42	42,00	135,25
árbol 3, rama 1	105	12,19	37,3	1637	1742,25	680,28	2753,45	66,3	49,62	217,93
<i>Hedyosmum glabratum</i>										
árbol 1, rama 1	81	12,1	38	922	769,98	945,07	1250,93	98,39	59,00	239,02

bromeliáceas), y cientos en el caso de grupos de baja biomasa (como líquenes), fueron secados, molidos, homogeneizados y se tomó tres muestras para análisis químico en cada caso.

Para determinar el contenido de Nitrógeno total se utilizó el método micro-Kjeldahl (en ICAE-ULA), el método Colorimétrico para determinar Fosfato y Espectrofotometría de Absorción Atómica para determinar los otros nutrientes, Magnesio, Potasio y Calcio (en Lab. Suelos-ULA).

RESULTADOS

El análisis general se realizó con las muestras tomadas de seis especies de forofitos, *Sapium stylare*, *Myrcia acuminata*, *Guarea kunthiana*, *Billia columbiana*, *Hedyosmum glabratum* y *Eugenia sp.* (Tabla 1). Considerando todas las especies de la zona de estudio, se calculó un promedio de 500 árboles ha⁻¹ y 11,5 ramas por árbol.

La biomasa total de epifitas sobre ramas en el sistema, fue calculada como 11623kg ha⁻¹, incluyendo material vivo y necromasa. La biomasa

de material vivo de epifitas, 21,54kg árbol⁻¹, fue 1,7 veces mayor que la biomasa fotosintética de los forofitos 12,69kg árbol⁻¹, es decir 63% de la biomasa fotosintética de las ramas es epífita.

La distribución porcentual de biomasa por GME por especie de forofito mostró diferencias importantes (Figura 1). *Sapium stylare* y *Myrcia acuminata* presentaron una dominancia de BHA con más del 60%, mientras *Guarea kunthiana*, *Billia columbiana* y *Hedyosmum glabratum* mostraron dominancia de BHF en primer lugar y BHA en segundo lugar. En *Eugenia sp.* cerca del 70% fue de Orq/pip y Liq/mus.

El conjunto de todas las bromeliáceas presentó la mayor biomasa, siendo el 85% de toda la biomasa viva de las epifitas de rama (10770,55kg ha⁻¹). El GME dominante fue el BHA con 48,8% de la biomasa epifítica, seguido de BHF con 36,6%, Líq/mus representaron el 8,1%, las Orq/pip el 4,2% y los Hel el 2,2%.

La media de la biomasa de los 65 segmentos de rama por GME mostró que el grupo de mayor biomasa fue BHA con 154,69 g muestra⁻¹, el de

BIOMASA Y NUTRIENTES DE EPIFITAS DE UNA SELVA NUBLADA ANDINA

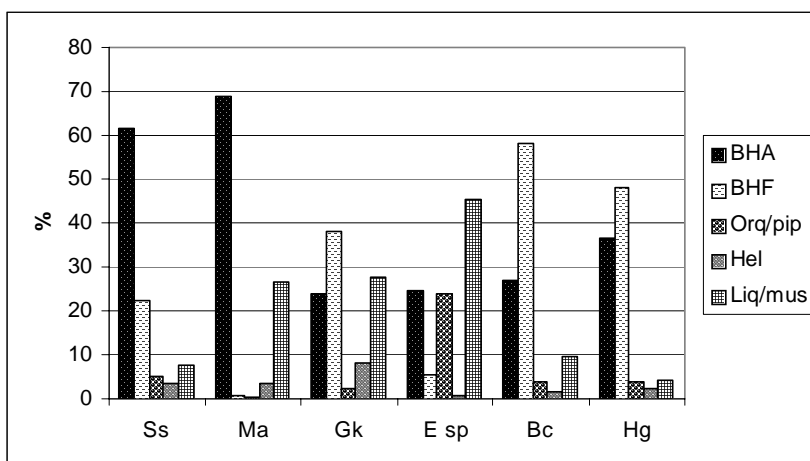


Figura 1. Distribución porcentual de la biomasa de GME por especie de forofito. Ss: *Sapium stylare*, Ma: *Myrcia acuminata*, Gk: *Guarea kunthiana*, Bc: *Billia colombiana*, Hg: *Hedyosmum glabratum* y E sp: *Eugenia sp.*

BHF tuvo de 119,72g muestra⁻¹, el de Líq/Mus 26,07g muestra⁻¹, el Orq/pip 13,67 g muestra⁻¹ y el de Hel 7,23 g muestra⁻¹, siendo el grupo de menor biomasa (Figura 2). Sin embargo, la frecuencia de ocurrencia más alta fue para Liq/mus con 91%, BHF fue 79%, Hel fue 65%, BHA 57%, mientras Orq/pip fue 34%.

Los GME mostraron una relación altamente significativa en la ocurrencia de biomasa sobre las muestras de rama (Kendall tau, $p < 0,001$), indicando convivencia entre grupos, independientemente de la especie de forofito.

Los resultados mostraron una correlación significativa entre la biomasa de epifitas y el

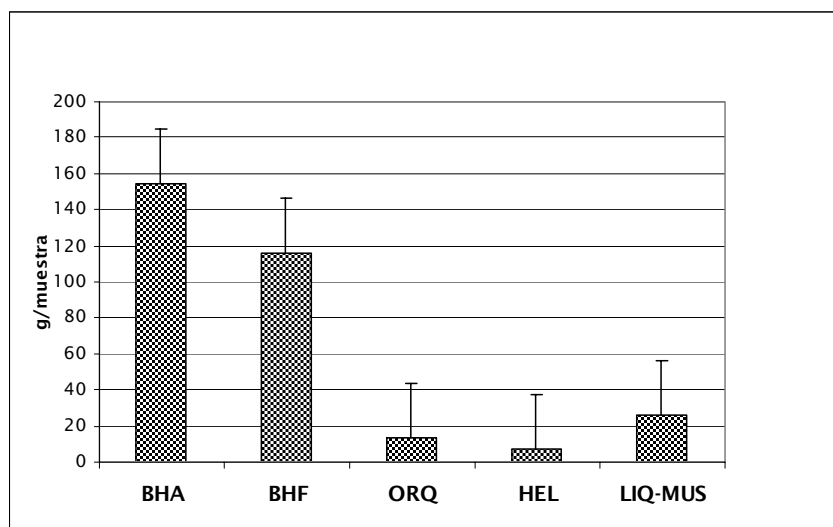


Figura 2. Biomasa de las epifitas por grupo morfofuncional (peso seco en g muestra⁻¹±DS), La Mucuy, estado Mérida, Venezuela.

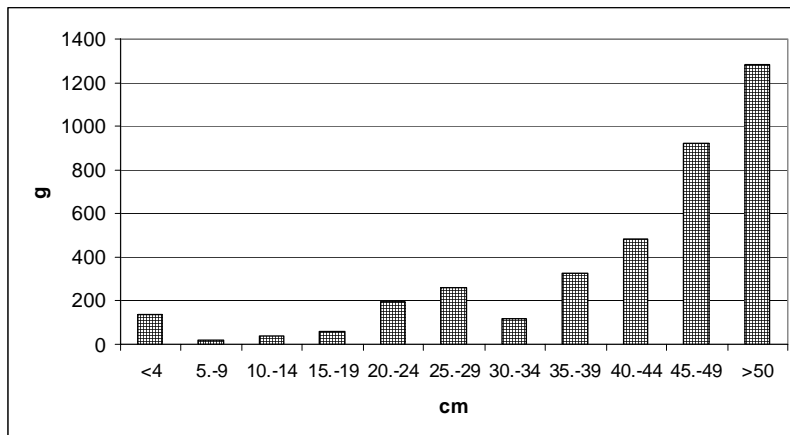


Figura 3. Biomasa (g) de las epifitas por perímetro de la sección de rama (cm) La Mucuy, estado Mérida, Venezuela.

perímetro de la sección de rama (correlación Spearman $r=0,418$) (Figura 3), al igual que con la superficie de corteza. Sin embargo no todos los grupos contribuyen con el mismo peso a esa distribución. El grupo BHA presentó un incremento en biomasa al aumentar la superficie de corteza (Figura 4), es decir hacia la inserción con el tronco, mucho mayor que el resto de los grupos. Las Orq/pip mostraron una tendencia similar pero con menor biomasa. Por el contrario, BHF

presentó el mayor peso en sectores medio y distal de las ramas, donde las BHA mostraron disminución. Los Hel y Liq/mus mostraron una distribución homogénea de su biomasa a lo largo de la rama (Figura 4).

El análisis químico de la biomasa epifítica mostró que la concentración promedio de macronutrientes en tejidos vivos de todos los grupos epifitas de ramas fue: N 0,94%, P 0,16%, K 1,1%, Ca 0,59% y Mg 0,16% (Tabla 2). Esto permitió

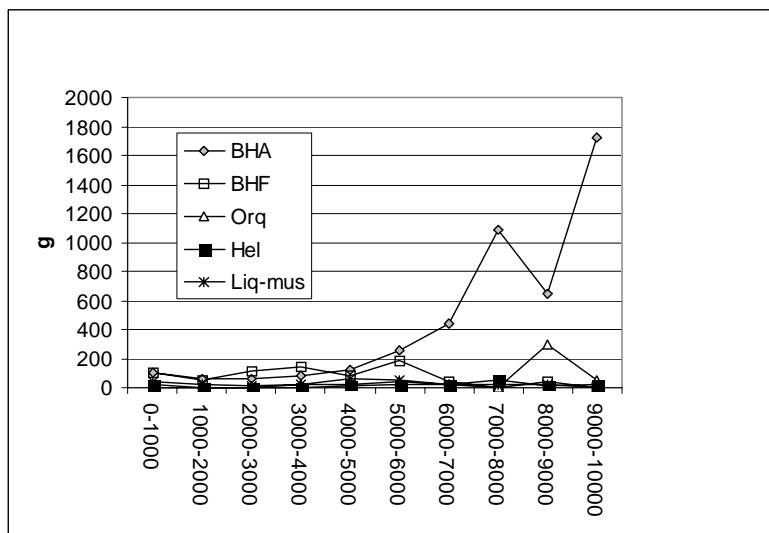


Figura 4. Distribución de biomasa (g) de las epifitas por grupo morfofuncional dependiendo del área superficial del tramo de rama (área en cm²), La Mucuy, Andes de Venezuela.

BIOMASA Y NUTRIENTES DE EPIFITAS DE UNA SELVA NUBLADA ANDINA

Tabla 2. Concentración (%) de macronutrientes en epifitas de selvas nubladas neotropicales. Co: Colombia; CR: Costa Rica; Ja: Jamaica; PR: Puerto Rico; Ve: Venezuela.

	N	P	K	Ca	Mg	Referencia
<i>Tillandsia compacta</i> (Co)	0,73	0,13	2,89	0,38	0,12	Caballero <i>et al</i> 1997
Bromeliaceae (Ja)	0,65	0,05	0,49	0,35	0,21	Tanner 1985
Bromeliaceae (Pr)	0,75	0,02	1,56	0,07	0,10	Richardson <i>et al</i> 2000
Bromeliaceae (Ve)	0,48-0,65	0,1-0,11	0,57-1,52	0,2-0,5	0,1	este trabajo
Helechos (Co)	0,72	0,87	0,49	sd*	0,1	Hofstede <i>et al</i> 1993
Helechos (CR)	1,58	0,04	0,61	0,53	sd*	Nadkarni 1984
Helechos (Ve)	1,15	0,19	1,67	0,67	0,22	este trabajo
Angiospermas (Co)	0,71	0,09	0,61	0,36	sd*	Hofstede <i>et al</i> 1993
Angiospermas (CR)	1,42	0,08	1,8	0,95	sd*	Coxson y Nadkarni 1995
Epifitas (Co)	0,77	0,11	0,27	0,17	0,08	Caballero <i>et al</i> 1997
Epifitas (PR)	0,7-0,75	0,35-0,75	1,6-2,75	0,1-0,2	1,0-2,3	Richardson <i>et al</i> 2000
Epifitas (Ja)	1,15	0,07	0,44	0,55	0,3	Tanner 1985
Epifitas (Ve)	0,94	0,16	1,10	0,59	0,16	este trabajo

*sd: sin datos

estimar los siguientes montos para las epifitas de las ramas del sistema: N 101,24kg ha⁻¹, PO₄ 17,23kg ha⁻¹, K 118,48kg ha⁻¹, Ca 63,55kg ha⁻¹ y Mg 17,23kg ha⁻¹.

DISCUSIÓN

La biomasa total estimada de epifitas en las ramas del dosel de la selva nublada de La Mucuy fue de 11623kg ha⁻¹, o 10771kg ha⁻¹, incluyendo o excluyendo necromasa respectivamente, siendo una de las más altas reportadas. En Colombia, incluyendo las epifitas de todos los estratos, Hofstede *et al.* (1993) reportaron 44000kg ha⁻¹ en una selva lluviosa montana alta (calculando a partir de un sólo árbol) y Caballero *et al.* (1997) calcularon 3766kg ha⁻¹ en el bosque altoandino de Guisquiza, Cundinamarca, mientras Veneklaas *et al.* (1990) reportaron 12000kg ha⁻¹ para un bosque a 3370m en la Cordillera Central, y 10405 kg ha⁻¹ considerando solamente las epifitas de rama. En Costa Rica, Nadkarni (1984) reportó 4730kg ha⁻¹ incluyendo necromasa, en una selva nublada y Nadkarni *et al.* (2000) calcularon 7472kg ha⁻¹ en la selva Nublada de Monteverde (sin necromasa). Por su parte, Tanner (1985) reportó 221kg ha⁻¹ en las Blue Mountains, Jamaica. Pentecost (1998) indicó 1000kg ha⁻¹ en una selva montana alta de los Montes Rwenzori, Uganda, mientras Pocs (1980) calculó

14000kg ha⁻¹ en un bosque enano a 2120m en Pico Bodwa, Tanzania, incluyendo las epifitas de tronco. Sin embargo, la comparación entre los resultados de distintas publicaciones se dificulta por los distintos métodos empleados para tomar las muestras, así como el número de especies e individuos de forofitos analizados.

Desde el punto de vista ecológico, la proporción de biomasa fotosintética es más indicadora de la importancia de las epifitas. Sin embargo, no existe mucha información al respecto. En La Mucuy, hemos calculado esta relación como 63% de la biomasa fotosintética de las ramas. En Monteverde, Costa Rica, esta relación fue 54% (recalculado de Nadkarni *et al.* 2000). En esta misma selva, Monteverde, la relación entre biomasa fotosintética de epifitas y la de todo el sistema fue 40% (recalculado de Nadkarni *et al.* 2000), mientras Wolf (1991) menciona 37% (a partir de datos no publicados de Hofstede y Wolf) para una selva nublada en Colombia.

La superficie de las ramas, es decir el sustrato de las epifitas, puede variar según la edad de la misma. Los resultados mostraron una distribución de la biomasa sobre las ramas que está relacionada con el tamaño, tanto en espesor como en superficie de corteza. El grueso de los GME aumenta con la superficie, sin embargo el grupo BHF mostró mayores montos en las superficies menores y

medias, indicando una ubicación desde posiciones medias hasta el extremo distal de las ramas. Las BHA mostraron un franco aumento en la sección axilar de las ramas.

Los estimados de contenido de nutrientes en epifitas de ramas en La Mucuy indicaron montos muy altos en K, con 118,5kg ha⁻¹, P 17,2kg ha⁻¹ y Ca 63,6kg ha⁻¹, comparados con lo reportado para epifitas de rama por Nadkarni *et al.* (2000) en Monteverde, Costa Rica, quienes estimaron 51, 5 y 44kg ha⁻¹ respectivamente, aunque el resto de los elementos resultaron similares (101 y 89kg ha⁻¹ para N, 17 y 13kg ha⁻¹ para Mg en La Mucuy y Monteverde respectivamente) a pesar de que en La Mucuy la biomasa fue mayor. En la selva nublada de La Carbonera, Andes de Venezuela, Grimm y Fassbender (1981) estimaron montos muy inferiores para todos los nutrientes indicados, pero debe considerarse que la biomasa e epifitas reportada por ellos fue 3,8 veces menor que en La Mucuy y 2,6 veces la de Monteverde.

Los resultados revelan la importancia de las epifitas en la selva nublada de La Mucuy. Su biomasa resultó alta comparada con otras selvas nubladas y fue 1,7 veces mayor que la del follaje de los forofitos. Los grupos morfofuncionales de epifitas de las selvas nubladas no siempre presentan las mismas proporciones, en el caso de La Mucuy la dominancia en biomasa de las bromeliáceas fue notable. La masa total de epifitas de La Mucuy mostró concentraciones de K>N>Ca>P y Mg, las cuales estuvieron en el rango de lo reportado para otras selvas nubladas (Tabla 2), no así los estimados en kg ha⁻¹ los cuales fueron mayores, en concordancia con los mayores valores de biomasa.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos la ayuda del personal del Campo Experimental Truchícola La Mucuy (INIA), a INPARQUES y el personal del Parque Nacional Sierra Nevada, y una mención especial para Alvaro Iglesias por su invaluable colaboración en la toma de muestras. Agradecemos también la asistencia de Broyoán López y Pablo Toro en el trabajo de campo. A la TSU. Zulay Méndez (Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas ICAE, Facultad de Ciencias) y al Dr. Guido Ochoa (Laboratorio de Suelos, Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales) de la Universidad de los Andes, por su ayuda en los análisis químicos. Agradecemos al Ing. Raphael Dulhoste y al Per.For. Luis Rondón

por la identificación de especies. Este proyecto fue posible gracias al apoyo financiero del CDCHT-ULA (C-992-99-01), del Programa Postgrados Integrados en el Área de Ecología de Conicit, de la Red Interamericana de Cooperación Andes y Sabanas (RICAS) financiada por el Inter-American Institute for Global Change Research (IAI) a través del proyecto IAI-CRN-040, y de la Universidad Interamericana de Puerto Rico.

LITERATURA CITADA

- ATAROFF, M. 2001. Venezuela. Pp. 397-442 in M. Kappelle y A.D. Brown (eds.): Bosques Nublados del Neotrópico. Editorial IMBIO, Costa Rica.
- ATAROFF, M. y F. RADA. 2000. Deforestation Impact on Water Dynamics in a Venezuelan Andean Cloud Forest. *Ambio* 29(7): 440-444.
- BONO, G. 1996. Flora y vegetación del estado Táchira, Venezuela. Monografía XX. Museo Regional di Scienze Naturali. Torino, Italia
- CABALLERO-RUEDA, L. M., N. RODRÍQUEZ y C. MARTÍN. 1997. Element Dynamics in Epiphytes of High Andean Forest of the Cordillera Oriental of Colombia. *Caldasia* 19(1-2): 311-322.
- COXSON, D. y N. NADKARNI. 1995. Ecological Roles of Epiphytes in Nutrient Cycles of Forest Systems. Pp:495-543, in M. Lowman y N. Nadkarni (eds.): Forest Canopies. Academic Press, New York.
- ENGWALD, S. 1999. Diversität und ökologie der vaskulären epiphyten in einem Ver- und einem Tieflandregenwald in Venezuela. *Libri-Books on Demand, Hamburg*.
- GRIMM, U. y H. FASSBENDER. 1981. Ciclos bioquímicos en un ecosistema forestal de Los Andes Occidentales de Venezuela. I. Inventario de las reservas orgánicas y minerales (N, P, K, Mn, Fe, Al, Na). *Turrialba* 31(2):27-37.
- HOFSTEDE, R., J. WOLF y D. BENZING. 1993. Epiphytic biomass and nutrient status of a Colombian Upper Montane Rain Forest. *Selbyana* 14:37-45
- JOHANSSON, D. 1974. Ecology of vascular epiphytes in West African rain forest. *Acta Phytogeographica Suecica* 59:1-136
- KELLY, E. TANNER, E. M. NICLUGHADHA y V. KAPOS. 1994. Floristic and Biogeography of a rain forest in the Venezuelan Andes. *Journal of Biogeography* 21:421-440.
- LAMPRECHT, H. 1954. Estudios selviculturales en los bosques de Valle de la Mucuy cerca de Mérida. Universidad de los Andes, Fac. Ingeniería Forestal, Mérida, Venezuela.
- NADKARNI, N. 1984. Epiphyte Biomass and Nutrient Capital of a Neotropical Elfin forest. *Biotropica* 16(4):249-256.

BIOMASA Y NUTRIENTES DE EPIFITAS DE UNA SELVA NUBLADA ANDINA

- NADKARNI, N. R.O. LAWTON, K. L. CLARK, T.J. MATELSON y D. SCHAEFER. 2000. Ecosystem ecology and forest dynamics. Pp: 303-335, *in* N.M. Nadkarni y N.T. Wheelwright (eds): *Monteverde: Ecology and Conservation of a tropical cloud forest*. Oxford Univ. Press, New York.
- PENTECOST, A. 1998. Some observations on the biomass and distribution of cryptogamic epiphytes in the upper montane forest of Rwenzori Mountains, Uganda. *Global Ecology and Biogeography Letters* 7(4):273-284.
- POCS, T. 1980. The epiphytic biomass and its' effect on the water Balance of two rainforest types in the Uluguru Mountains (Tanzania, East Africa). *Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae* 26 (1-2):143-167.
- RICHARDSON, B., M. RICHARDSON, F. SCATENA y W. MCDOWELL. 2000. Effects of nutrients availability and other elevational changes on bromeliads populations and their invertebrates communities in a humid tropical forest in Puerto Rico. *Journal of Tropical Ecology* 16:167-188
- SCHNEIDER, J.V. 2001. Diversity, structure, and biogeography of a successional and mature Upper Montane Forest of the Venezuelan Andes (La Caña, Valle San Javier, Mérida State). PhD. Thesis Johann Wolfgang Goethe Universitat, Frankfurt
- TANNER, E. 1985. Jamaican montane forest: nutrient capital and cost of growth. *Journal of Ecology* 73:553-568
- VENEKLAAS, E., R. ZAGT, A. VAN LEERDAM, R. VAN EK, G. BROEKHOVEN y M. VAN GENDEREN. 1990. Hydrological properties of the epiphyte mass of a montane tropical rain forest, Colombia. *Vegetatio* 89:183-192
- WOLF, J.H. 1991. Las epifitas: un sistema dentro del sistema. Pp. 86-117, *in* C. Uribe (ed.): *Bosques de niebla de Colombia*. Ed.Uribe/Banco de Occidente, Bogotá.

Recibido 09 de septiembre de 2002; revisado 22 de julio de 2003; aceptado 25 de julio de 2003.