

INTERCEPCIÓN Y DRENAJE EN LAS EPIFITAS DE DOSEL DE UNA SELVA NUBLADA ANDINA VENEZOLANA

INTERCEPTION AND DRENAJE IN CANOPY EPIPHITES OF AN ANDEAN CLOUD FOREST IN VENEZUELA

Robin Walker^{1,2} y Michele Ataroff³

¹Universidad Interamericana de Puerto Rico, San Germán, Puerto Rico, ²Postgrado en Ecología Tropical e
³Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE), Fac. Ciencias, Universidad de Los Andes,
Mérida, Venezuela. rwalker@sg.inter.edu, ataroff@ula.ve

RESUMEN

En la selva nublada de La Mucuy, Andes de Venezuela, estudiamos la capacidad de interceptar y retener agua por parte de ramas con epifitas del dosel. Secciones de ramas de 1,4m, colectadas en árboles de tres parcelas entre 2300-2800m, fueron sometidas a una lluvia simulada durante 1h y se evaluó su intercepción. Paralelamente, otras secciones de rama con epifitas fueron saturadas de agua y se midió su pérdida por drenaje y evapotranspiración. En promedio la intercepción fue 64%. El drenaje rápido (>1 gota min^{-1}) duró en promedio 20min y constituyó el 50% de las pérdidas totales en 5 días. El drenaje lento (<1 gota min^{-1}) se prolongó por las primeras 24h y comprendió el 84% de las pérdidas en 5 días. Entre 4 y 16% del agua fue retenido por las epifitas durante 120h (5 días). La rara ocurrencia de períodos continuos sin lluvia mayores de 5 días (no más de tres veces por año) condiciona a las epifitas a recibir nuevos ingresos de agua antes de llegar a las pérdidas máximas. Los resultados indican interacciones importantes entre las epifitas del dosel y la dinámica hídrica de la selva en La Mucuy, especialmente en períodos cortos.

ABSTRACT

We study the interception and retention of water by canopy branches with epiphytes in the cloud forest located in La Mucuy, in the Venezuelan Andes. Branch sections (1.4m) were collected from trees in three plots between 2300 and 2800m. They were submitted to simulated rain for one hour before interception was estimated. Other sections were saturated with water before measuring water lost by drainage and evapotranspiration. Mean rainfall interception was 64%. Rapid drainage (>1 drop min^{-1}) lasted an average of 20min and represented 50 of total lost during five days. Slow drainage (<1 drop min^{-1}) lasted 24h and represented 84% of total lost during five days. Epiphytes retained 4 to 16% of rainfall during five days. This may be a response to the low frequency of sequences with more of five days without rain (less than three times per year) in this cloud forest. Thus, these epiphytes should get new water input before getting to the maximum-lost threshold. These results suggest important interactions between canopy epiphytes and water dynamics in the cloud forest a La Mucuy, especially for short periods.

INTRODUCCIÓN

La alta biodiversidad de las epifitas en las selvas y bosques nublados ha sido relacionada, entre otros factores, con las condiciones atmosféricas y la compleja estructura de estas selvas que condicionan variedad de hábitats y características microambientales dentro del sistema (Norman y Campbell 1989, Nieder *et al* 1999, Ataroff y Rada 2000, Acevedo *et al.* 2003)

La biomasa de las epifitas del dosel ha sido estimada para selvas nubladas neotropicales en un rango de 3,8 a 12Mg ha^{-1} (Veneklaas *et al*

1990, Caballero-Rueda *et al* 1997, Nadkarni *et al* 2000, Walker y Ataroff 2002). Esta biomasa tiene importancia en diversos aspectos de la estructura y dinámica de estos ecosistemas, sin embargo en el presente estudio nos enfocaremos en la interacción entre estas plantas y el resto del sistema desde un punto de vista hídrico.

La hidrología de las selvas nubladas depende de la importante cobertura de nubes y neblina, las elevadas precipitaciones verticales, aunadas a la compleja estructura de la vegetación y la abundancia

de epifitas. En la dinámica del agua, uno de los principales impactos del dosel es la intercepción.

La intercepción se ha definido como la fracción del agua incidente que es retenida por las estructuras aéreas de la vegetación. Ataroff y Rada (2000) sugirieron que la alta intercepción calculada en la selva nublada de La Mucuy, Andes de Venezuela, está probablemente relacionada con la abundancia de epifitas. Veneklaas *et al.* (1990) y Veneklaas y Van Ek (1990) analizaron las propiedades hidrológicas de las ramas cubiertas de epifitas en selvas de altura en la Cordillera Central de Colombia, concluyendo que las epifitas cumplen un papel significativo en el proceso de intercepción.

En las selvas y bosques nublados andinos, los ingresos por precipitación vertical y horizontal, así como la precipitación neta, han sido medidos permitiendo una estimación de la intercepción entre 11 y 51% (Steinhardt 1979, Vis 1989, Veneklaas y Van Ek 1990, Rodríguez y Ballesteros 1997, Ataroff y Rada 2000, Ayarde 2005, Fonseca y Ataroff 2005).

La selva nublada de La Mucuy (Parque Nacional Sierra Nevada, estado Mérida) tiene una biomasa epifítica excepcionalmente alta (Walker y Ataroff 2002) y una alta intercepción por el dosel (Ataroff y Rada 200). El análisis de las características hidrológicas de las comunidades de epifitas debería permitir aclarar su relación con el sistema global del dosel. En este trabajo se presenta una primera evaluación de la intercepción y drenaje, de la comunidad de epifitas del dosel de esta selva nublada de Los Andes de Venezuela.

ÁREA DE ESTUDIO

El área de estudio fue La Mucuy (8°38'N, 70°02'O°), en el Parque Nacional Sierra Nevada, estado Mérida, Venezuela. La precipitación anual es 3000mm, en promedio, y la temperatura medio es 14°C (Ataroff y Rada 2000).

Las selvas nubladas andinas presentan alta frecuencia de nubes bajas y neblina la mayor parte del año. Ataroff y Rada (2000) estimaron su intercepción en La Mucuy como 9% del ingreso total de agua. La insolación diaria promedió 3,5h (para el año 2000). La humedad relativa en el

sotobosque de La Mucuy fluctúa entre 75-100% (Ataroff y Rada 2000).

La vegetación del área es de selva nublada montana alta (Ataroff 2001), la cual tiene una estructura muy compleja, con un dosel abierto entre 20-25m. El área basal ha sido medida como 26-41m² ha⁻¹ and 35cm DAP en promedio (Veillon 1965). El índice de área foliar ha sido reportado como 0.98-3,21 a 1m sobre el suelo y 1,36 para el dosel (Acevedo *et al.* 2003, Ataroff y Rada 2000). Esta selva tiene alta diversidad de árboles, con 20-48 especies ha⁻¹ (Veillon 1965), y Kelly *et al.* (1994) reportaron para una localidad cercana, 120 especies de epifitas vasculares. La biomasa epifítica resultó cerca de 12Mg ha⁻¹ en La Mucuy (85% fueron bromeliáceas), lo que es 1,6 veces la biomasa fotosintética de los forofitos (Walker y Ataroff 2002).

MATERIALES Y MÉTODOS

El estudio se realizó con muestras tomadas de tres parcelas seleccionadas al azar entre 2400 y 2800m, en la selva nublada de La Mucuy.

Experimento de intercepción: Se diseñó un experimento para calcular la cantidad de agua que pueden interceptar las ramas con epifitas. Se llevó a cabo en las instalaciones del Instituto de Investigaciones Agropecuarias (IIAP) de la Universidad de Los Andes, entre mayo y julio de 2000. Las muestras fueron de ramas de cuatro especies del dosel: *Sapium styare*, *Hedyosumum glabatum*, *Billia columbiana* y una no identificada.

Nueve segmentos de rama de aproximadamente 140cm fueron colgadas manteniendo su inclinación original, y sometidas a una lluvia simulada generada por un dispersor en el extremo de un tubo a 3m de altura, con tamaño de gota cercano a 1200 micrones (similar a lo comúnmente encontrado en las precipitaciones naturales a este nivel de Los Andes (Andressen 1978, Vis 1989). Esta lluvia fue aplicada durante una hora. En el suelo, 5 envases fueron colocados en torno al segmento de rama para coleccionar y calcular el monto de precipitación. Los segmentos de rama fueron pesados antes y después de ser sometidos a la lluvia simulada, utilizando una bolsa plástica para evitar pérdidas

de agua debido a la manipulación. Se registró la evaporación (tina A estandar) y la humedad relativa (psicrómetro Jules Richard) durante el experimento.

Se tomaron fotografías «aéreas» de los segmentos de rama en su posición para recibir lluvia simulada, las cuales se utilizaron para calcular el área expuesta a la precipitación con ARC View 8.1.

Luego del experimento, todas las epifitas fueron removidas de las ramas, y clasificadas en cinco grupos monofuncionales (GME, Walker y Ataroff 2002): bromeliáceas de hoja ancha (BHA), bromeliáceas de hoja fina (BHF), orquídeas y pipiráceas (Orq/pip), helechos (H) y líquenes y musgos (Liq/mus). Todas fueron secadas en estufa hasta peso constante y pesadas.

Retención de agua (experimento gravimétrico):

Se diseñó un experimento para calcular el tiempo de retención del agua interceptada por ramas con epifitas.

Se colectó doce ramas de individuos tomados al azar de tres especies de forofitos: *Sapium styare*, *Myrcia acuminata* y *Billia columbiana*. De cada una se tomó un segmento de aproximadamente 140cm, cada uno de los cuales fue sellado con asfalto líquido en los extremos cortados y fue colgado de forma de mantener su inclinación original (figura 1). Se saturó con agua cada segmento de rama con sus epifitas. Se ató un recipiente en un extremo del segmento al cual se colocó un clavo que recibía una plomada tocándolo cuando la rama quedaba saturada (figura 1). A medida que la rama perdía agua, se iba compensando el peso añadiendo agua (la cual era medida) en el recipiente por cada unidad de tiempo, tapándolo inmediatamente después. Luego de saturar el segmento de rama, se midió la pérdida de agua por drenaje rápido ($>1\text{gota min}^{-1}$) en intervalos de cinco minutos, el drenaje lento ($<1\text{gota min}^{-1}$) en intervalos de 10 minutos al inicio y cada hora después de la primera hora, y finalmente, al terminar el drenaje, se midió la pérdida por días. Este experimento se llevó a cabo entre marzo y julio de 2000, en un galpón abierto en la Estación Ornitológica La Mucuy, muy cerca de la selva. Durante los experimentos se midió la demanda evaporativa atmosférica (atmómetro de Piche), la temperatura y humedad relativa (psicrómetro Jules Richard).



Figura 1: Dispositivo para experimento de retención de agua. Dibujo: Edwin Suárez.

Al terminar los experimentos todas las epifitas fueron removidas de los segmentos de rama, clasificadas en los GME mencionados anteriormente, secadas en estufa hasta peso constante y pesadas.

RESULTADOS

En este trabajo sólo trataremos las epifitas por grupos morfofuncionales (GME), sin embargo las especies más comúnmente encontradas en las muestras fueron: para el grupo BHA, *Guzmania mitis*, *Tillandsia complanata*, *Racinea tetrantha*, en el grupo BHF *Tillandsia longifolia*, *Vriesea tequendame*, en el grupo Orq/pip géneros *Pleurotalis*, *Peperomia*, en el grupo F *Pleopettys macrocarpa*, *Grammitis apiculata*.

El agua recibida por el dosel es normalmente interceptada por las ramas de forofitos con su carga de epifitas. El experimento para medir este proceso mostró que la intercepción promedio de los segmentos de rama fue de 64% (en un rango muy variable entre 18 y 97%) del total del agua incidente (Tabla 1). No se encontró correlación entre la intercepción y la biomasa epifítica o el área de exposición a la lluvia simulada.

Tabla 1: Intercepción, área expuesta a la lluvia, biomasa epifítica y diámetro medio de los nueve segmentos de rama para el experimento de intercepción. Especies de forofitos (Foro. sp): Hg: *Hedyosumum glabratum*; Bc: *Billia columbiana*; Ss: *Sapium stylare*; U: no identificado.

Foro. sp	Diámetro muestra cm	Área expuesta cm ²	Biomasa epifitas g	Intercepción muestras %	Lluvia simulada mm
Hg 1	18,3	832	187,66	18	20
Hg 2	21	3359	1289,89	43	16
Bc 1	17,2	642	929,3	85	23
Bc 2	17,5	2200	3200,3	97	17
Bc 3	37,3	456	139,82	35	16
Ss 1	42	743	543,76	79	12
Ss 2	4,6	459	87,64	56	19
Ss 3	17	548	142,48	88	12
U 1	18,2	966	758,22	77	14
Media	20	1134	808,79	64	17

El agua interceptada puede seguir diferentes vías: drenaje, evapotranspiración o asimilación por las epifitas. El análisis gravimétrico permitió cuantificar el drenaje y la evapotranspiración. Durante el experimento gravimétrico, realizado entre el 10 de marzo y el 13 de Julio del 2000, la temperatura promedio fue 17°C (siendo la mínima 11° y la máxima 22°C a las 07 y 14h respectivamente). En ese lapso la demanda evaporativa diaria fue de 1,7mm, como promedio de 36 días, mientras la humedad relativa promedio diurna estuvo entre 71 y 94%.

La pérdida de agua ocurrió en tres etapas: la primera, el drenaje rápido (>1 gota min^{-1}), constituyó la mayor pérdida en todas las muestras, correspondiendo al 50% del total ocurrido en varios días (figura 2A). Este drenaje ocurrió en el transcurso de los 20min posteriores a la saturación y el 70% de la pérdida se detectó en los primeros 5min (figura 2B). La etapa siguiente fue de drenaje lento (<1 gota min^{-1}), la cual se prolongó por las primeras 24h y comprendió el 84% de las pérdidas registradas (figura 2A). Los resultados mostraron que la última etapa (la tercera), luego de 24h, correspondió a pérdidas por evapotranspiración habiendo cesado el goteo. Entre 4 y 16% del agua fue retenido por las epifitas durante 120h (5 días) en promedio. En esta selva, durante este lapso hay una alta probabilidad de ocurrencia de nuevos ingresos por precipitación tanto vertical como horizontal. Analizando los cinco años de

registros de precipitaciones verticales en La Mucuy, observamos que la mayor frecuencia de días consecutivos sin lluvia fue de 1 hasta 4 días, los cuales explicaron el 95% de los lapsos sin lluvia; aunque existieron secuencias mayores, ellas fueron raras (5%).

El análisis de «cluster» de 12 muestras de rama del experimento gravimétrico reveló la existencia de dos grupos (Tabla 2). Un grupo incluye ramas con baja biomasa epifítica y un comportamiento hidrológico diferente del otro grupo, el cual presentó gran biomasa de epifitas. El primer grupo mostró montos de pérdida de agua significativamente menores en las tres etapas (a, b y c en la Tabla 2). El porcentaje de pérdida durante la primera hora en comparación al máximo de pérdida para el lapso estudiado fue mayor en el segundo grupo con alta biomasa epifítica, aunque no resultó estadísticamente significativo, siendo un indicador de que este grupo perdió agua más rápidamente (d en la tabla 2). Este último alcanzó la segunda etapa en ½ h, mientras el otro tardó 4h 47min, es decir, 8 veces más rápido en el primer caso (d en Tabla 2). También, el tiempo de la máxima pérdida fue menor en las ramas con menos epifitas, promediando 19h, mientras al otro grupo le tomó 70h (tres días). Estas diferencias entre ambos grupos no fueron influenciadas por las otras variables en consideración, a saber, ángulo de las ramas, humedad relativa y demanda evaporativa, las cuales no mostraron diferencias significativas.

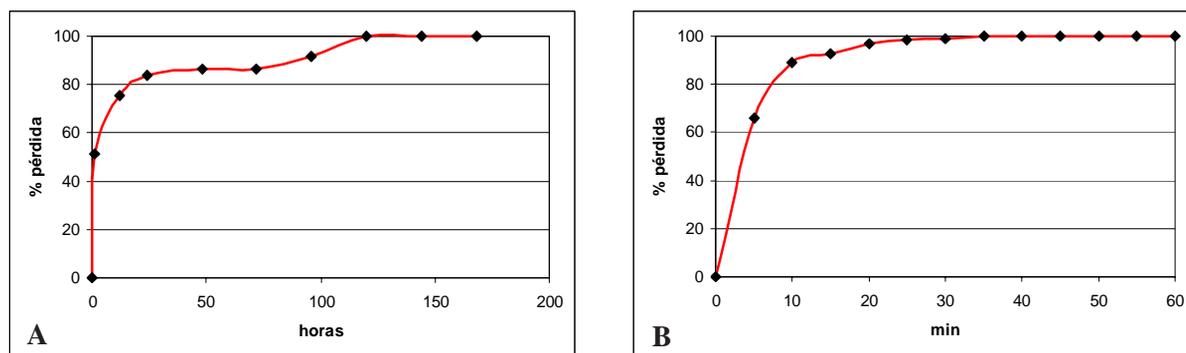


Figura 2: Pérdida mEdia durante el experimento gravimétrico, A: durante ocho días (100% siendo la pérdida total en el lapso), B: durante la primera hora (drenaje rápido) (100% siendo la pérdida acumulada durante la primera hora).

DISCUSIÓN

Como un resumen de los resultados, partiendo del momento de su saturación por precipitación simulada, la intercepción por parte de las ramas con epifitas fue de 64% del agua incidente, mientras 36% drenó durante la lluvia. Una hora más tarde, 51% del total interceptado habría drenado, monto que sumado al no interceptado totalizaría 69% de agua que ha atravesado el dosel quedando momentáneamente retenida el 31%. Veinticuatro horas después, la pérdida alcanzó 90% del agua incidente, asumiendo que la evapotranspiración fue imperceptible en el primer día (Sinclair 1983). El remanente interceptado fue 10%. A partir de ese momento, el drenaje cesó y la pérdida ocurre vía evapotranspiración, correspondiendo a 5% del ingreso total en el transcurso de los siguientes cinco días, y en consecuencia, quedando interceptado 5%. Si un nuevo evento de precipitación ocurriera antes de terminar los cinco días, éste restauraría las ramas y reiniciaría el proceso descrito. Estos porcentajes están basados en el comportamiento bajo precipitación de 17mm en una hora, como el experimento de intercepción, bajo otras características de precipitación las proporciones pudieran no ser las mismas.

El promedio de intercepción encontrado (64%) fue menor que el reportado por Veneklaas *et al* (1990). Una posible causa de disminución de intercepción es el efecto salpicadura que aumenta con la intensidad de la precipitación y el tamaño de la gota. Herwitz (1987, en Veneklaas *et al* 1990) estimaron 40% de pérdida por salpicadura bajo lluvia

simulada intensa con gotas de gran tamaño. En este estudio, las gotas fueron pequeñas y la distancia de caída de aproximadamente 2m, por lo tanto esperamos un efecto bajo en salpicadura.

Los resultados mostraron que a mayor biomasa epifítica menor y más rápido resultó el drenaje. Walker y Ataroff (2002) encontraron que en esta selva a mayor perímetro de las ramas mayor biomasa de epifitas, así, la dinámica hídrica debe variar espacialmente dependiendo de la posición de cada sección de rama. Los resultados presentados aquí, indicaron que a las ramas finas (hasta 21cm de perímetro promedio) les tomó menos tiempo (32min) para drenar totalmente, mientras a las ramas grandes (30cm de perímetro) les tomó mucho más tiempo (268min) (Tabla 2). Veneklaas *et al* (1990) también encontraron importantes diferencias entre muestras de las zonas interna y media de las ramas, donde el drenaje demoró 176min, y las de la zona distal de la rama que demoraron 62min, en una selva nublada de Los Andes de Colombia.

El comportamiento de pérdida de agua de las epifitas del dosel de La Mucuy mostró que las mayores pérdidas ocurren por drenaje durante los primeros 20min, pero el drenaje continúa por 24h. Las evidencias de evapotranspiración no se hicieron perceptibles hasta el tercer día después de la saturación de las ramas (figuras 1 y 2). Sinclair (1983), estudiando especies epifitas procedentes de ambientes húmedos con poca ocurrencia de lapsos secos en Malasia, reportó como insignificantes los cambios en el contenido relativo de agua (la razón entre el agua interna real y el agua

Tabla 2: Experimento de retención de agua (gravimétrico), datos. Especies de Forofitos (Foro, sp): Ma: *Myrcia acuminata*, Bc: *Billia columbiana*; Ss: *Sapium stylare*.

Foro, sp	WLB	TLB	Orq/pip	F	Liq/mus	MO	pérdida		pérdida		pérdida		pérdida		Tiempo		Exp		Angulo	
	g	g	g	g	g	g	30 min	24h	3 días	1h	%	min ⁻¹	h	h	ml	24h	°	°	rama	%
Ma 1	0	0	17,3	0,2	0	0	52	58	168	90	25	12	12	2,3	-	45				
Ma 2	0	8,19	107,37	15,33	70,8	0	156	397	58	27	60	48	3,4	74	40					
Ma 3	0	2,16	0	0	6,64	0	64	64,5	582	100	20	1	1	1	-	45				
Bc 1	0	0	0	0	41,93	0	66	315	64,5	21	30	24	2,7	87	40					
Bc 2	8,44	1,59	0	13,37	85,03	0	140	280	235	50	25	12	2,4	76	45					
Promedio	1,69	2,39	24,93	5,78	40,88	0	96	223	222	58	32	19	2,4	79	43					
Bc 3	142,34	0,3	0	0,16	22,01	0	200	235	315	85	840	24	2,2	81	60					
Bc 4	136,03	6,59	0	12,64	16,44	0	112	250	280	41	110	96	2,5	83	55					
Ss 1	154,49	16,51	0	3,75	5,5	20,66	290	530	655	44	25	96	2,4	80	25					
Ss 2	336,81	14,25	0	9,25	13,01	43,2	100	340	340	29	120	24	1,1	80	40					
Ss 3	407,87	30,95	163,47	22,16	6,97	35,15	170	250	675	68	180	12	1,5	80	50					
Ss 4	482,38	31,49	223,91	9,83	12,36	139,78	557	820	820	36	300	120	1,4	80	30					
Ss 5	296,36	32,82	0	5,68	14,54	14,27	460	785	1445	25	300	120	1,3	89	55					
Promedio	279,47	18,99	55,34	9,07	12,98	36,15	270	459	647	47	268	70	1,8	83	45					

a: ml perdidos en 30min; b:ml perdidos en 24h; c:ml perdidos en 3 días; d:% de pérdida en 1h; e:menos de 1 gota por min; f:tiempo de pérdida máxima; g:demanda evaporativa en las priemras 24h; h:humedad relativa promedio; i:% pendiente de las ramas

interna bajo saturación) indicando que la evapotranspiración fue despreciable por al menos un día en *Pyrrosia angustata* (helecho), y entre 3 y 20 días en tres especies de orquídeas (*Eria velutina*, *Dendrobium tortile*, *D. crumenatum*), lo cual atribuyó a la actividad estomática. Por otra parte, Zotz y Andrade (2003) indicaron que la tasa de pérdida de agua puede ser muy variable, reportando 20% diario para *Guzmania monostachya*, mientras *Tillandsia fasciculata* perdió la misma proporción pero en una semana.

Los resultados indican interacciones importantes entre las epifitas del dosel y la dinámica hídrica de la selva en La Mucuy, especialmente en períodos cortos, combinando la intercepción de cantidades considerables de agua y la pérdida lenta y progresiva por drenaje y evapotranspiración en lapsos menores de una semana. Por otra parte, la rara ocurrencia de períodos seguidos sin lluvia mayores de 5 días (no más de tres veces por año) condiciona a las epifitas a recibir nuevos ingresos de agua antes de llegar a las pérdidas máximas, complicando la cuantificación

de los procesos de «llenado» y «deseccación» de este importante componente del dosel.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al Instituto de Investigaciones Agropecuarias (IAP) de la Universidad de Los Andes, y a la Estación Ornitológica La Mucuy por facilitarnos sus instalaciones. Al personal del Campo Experimental Truchicola La Mucuy (INIA), a INPARQUES y el personal del Parque Nacional Sierra Nevada por su colaboración. Agradecemos a Álvaro Iglesias, Broyoán López, Pablo Toro, Nancy Chacín, Ildefonso Ruiz, Raphael Dulhoste y Luis Rondón por su valiosa ayuda en diversos aspectos de esta investigación. Este proyecto fue posible con el apoyo financiero del CDCHT-ULA (C-992-99-01-ED), del Programa Postgrados Integrados en Ecología de FONACIT, la Red Interamericana de Cooperación Andes y Sabanas (RICAS) financiada por el Inter-American Institute for Global Research (IAI) IAI-CRN-040, así como la Universidad Interamericana de Puerto Rico.

BIBLIOGRAFÍA

- Acevedo, M., M. Ataroff, S. Monteleone, C. Estrada. 2003. Heterogeneidad estructural y lumínica del sotobosque de una selva nublada andina de Venezuela. *Interciencia* 28(7): 394-403.
- Andressen, A. 1978. Crecimiento de la gota de agua y contenido de agua líquida en nubes. Esc. Geografía, Fac. Ciencias Forestales, Univ. Los Andes, Mérida, Venezuela.
- 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., F. Rada. 2000. Deforestation impact on water dynamics in a Venezuelan Andean cloud forest. *Ambio* 29(7): 440-444.
- Ayarde, H. 2005. Hidrología en bosques subtropicales de montaña de Argentina. Colombia. Pp:37-42, in M. Ataroff y J. Silva (ed) *Dinámica hídrica en sistemas neotropicales*. Investigaciones en Dinámica Hídrica de la red RICAS. ICAE, Univ. Los Andes, Mérida, Venezuela.
- Caballero-Rueda, L.M., N. Rodríguez, C. Martín. 1997. Dinámica de los elementos en epifitos de un bosque altoandino de la Cordillera Oriental de Colombia. *Caldasia* 19(1-2):311-322.
- Fonseca, H., M. Ataroff. 2005. Dinámica hídrica en la selva nublada de la cuenca alta del río Cusiana y un pastizal de reemplazo, Cordillera Oriental, Colombia. Pp:31-36, In M. Ataroff y J. Silva (ed) *Dinámica hídrica en sistemas neotropicales*. Investigaciones en Dinámica Hídrica de la red RICAS. ICAE, Univ. Los Andes, Mérida, Venezuela.
- Kelly, D.L., E. Tanner, E. M. Niclughadha, V. Kapos. 1994. Floristic and Biogeography of a rain forest in the Venezuelan Andes. *Journal of Biogeography* 21:421-440.
- Nadkarni, N., R.O. Lawton, K.L. Clark, T.J. Matelson, D. Schaefer. 2000. Ecosystem ecology and forest dynamics. Pp:303-335 in N. Nadkarni and N.T. Wheelwright, eds. *Monteverde: Ecology and Conservation of a Tropical Cloud Forest*. Oxford Univ. Press, New York.
- Nieder, J., S. Engwald, W. Barthlott. 1999. Patterns of Neotropical epiphyte diversity. *Selbyana* 20(1):66-75.
- Norman, J.M, G.S. Campbell. 1989. Canopy structure. Pp301-323 in RW. Percy, JR. Ehleringer, HA. Mooney and PW. Rundel, eds. *Plant Physiological Ecology*. Chapman and Hall, London.
- Rodríguez, J.E., M.M. Ballesteros. 1997. Diversidad biológica vegetal y funcionamiento del bosque alto andino circundante al embalse del Neusa (Cundinamarca). Informe Técnico Final. Fondo FEN, Colombia.
- Sinclair, R. 1983. Water relations of tropical epiphytes. II. Performance during droughting. *Journal of Experimental Botany* 34(149):1664-1675.

- Steinhardt, U. 1979. Untersuchungen über den Wasser- und Nährstoffhaushalt eines andinen Wolkenwaldes in Venezuela. Göttinger Bodenkundliche Berichte 56, 1-185.
- Veillon, J.P. 1965. Variación altitudinal de la masa forestal de los bosques primarios en la vertiente nor-occidental de la Cordillera de Los Andes, Venezuela. Turrialba 15(3): 216-224.
- Veneklaas, E., R. Van Elk. 1990. Rainfall Interception in Two Tropical Montane Rain Forests, Colombia. Hydrologic Processes p.23-42.
- Veneklaas, E., R. Zagt, A. Van Leerdam, R. Van Elk, G. Broekhoven, M. Van Genderen. 1990. Hydrological properties of the epiphyte mass of a montane tropical rain forest, Colombia. Vegetatio 89:183-192.
- Vis, M. 1986. Interception, drop size distributions and rainfall kinetic energy in four Colombian forest ecosystems. Earth Surface Processes & Landforms 11:591-603.
- Walker, R., M. Ataroff, M. 2002. Biomasa epífita y su contenido de nutrientes en una selva nublada andina, Venezuela. Ecotropicos 15(2):204-213.
- Zotz, G., J.L. Andrade. 2003. La ecología y la fisiología de las epífitas y las hemiepífitas. Pp.271-296 in MR. Guariguata y GH. Kattan, eds. Ecología y conservación de bosques neotropicales. LUR, Costa Rica.