

ECOLOGÍA DE LAS PLANTAS EPÍFITAS

D. Granados-Sánchez¹; G. F. López-Ríos¹; M. Á. Hernández-García²; A. Sánchez-González³

¹División de Ciencias Forestales, Universidad Autónoma Chapingo, Km. 38.5 Carretera México-Texcoco, Chapingo, Estado de México. C.P. 56230.

²Estudiante del Doctorado de Sociología Rural. Universidad Autónoma Chapingo, Chapingo, Estado de México. C.P. 56230.

³Profesor de la Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.

RESUMEN

La adaptación de las epifitas a ambientes relativamente xéricos en las copas de los árboles se ha dado en familias extraordinariamente ricas en especies como son la *Orchidaceae*, *Araceae*, *Piperaceae* y *Bromeliaceae*. Las epifitas viven en los troncos y ramas de los árboles y de este modo alcanzan una posición favorable para recibir la luz solar, por ello presentan tres diferentes vías fotosintéticas, dependiendo del suministro de luz y agua, siendo una minoría C_4 , y la mayor parte CAM y C_3 .

PALABRAS CLAVE: selva, adaptación de plantas, ecofisiología de plantas, *Orchidaceae*, *Araceae*, *Bromeliaceae*.

ECOLOGY OF EPIPHYTES PLANTS

SUMMARY

The adaptation of epiphyte plants to relatively xeric environments in forest canopies occurs in families that are extraordinarily rich in species (*Orchidaceae*, *Araceae*, *Piperaceae* and *Bromeliaceae*). Epiphytic plants live in the trunks and branches of trees; in this way, they are in a favorable position to receive sunlight. Epiphytes have three different photosynthetic pathways, depending on the supply of light and water, a minority C_4 and CAM, but most C_3 .

KEY WORD: tropical forest, adaptation of plants, ecophysiology of plants, *Orchidaceae*, *Araceae*, *Bromeliaceae*.

INTRODUCCIÓN

Las epifitas son plantas que crecen sobre otras plantas adheridas a los troncos y ramas de árboles y arbustos principalmente, por ello, son llamadas, con toda propiedad, epifitas (del griego *epi* que significa "sobre", y *phyte*, "planta"). El hospedero o "forofito" sobre el que crece una epifita es utilizado sólo como soporte sin recibir más daño que el que pueda provocar su abundancia dentro de su ramaje; por tanto, una epifita difiere de una planta parásita en que esta última obtiene agua y nutrientes del hospedero.

Algunas hendiduras o huecos ofrecen sitios de fácil colonización para estas plantas, por ello, se puede resaltar que para las epifitas el anclaje al sustrato es siempre muy débil.

Las epifitas despliegan mecanismos muy variados y novedosos para sobrellevar no sólo la sequía, sino también, la adquisición de nutrimentos del ambiente, sin tomarlos del forofito. Tal especialización requiere, en ocasiones, de

interacciones mutualísticas con microorganismos, artrópodos y algunos grupos de vertebrados y de características morfoanatómicas y funcionales muy especiales.

Este grupo incluye organismos no vasculares, pterofitas y angiospermas que se relacionan ecológicamente con forofitos muy diversos que se establecen en ambientes con alta humedad atmosférica. Por ello, son responsables, en gran parte, de que los bosques húmedo tropicales contengan la diversidad biótica más alta de todos los ecosistemas continentales.

A partir de estos elementos, en este texto, se aborda el estudio de las epifitas, bajo conceptos de ecofisiología, en función de características adaptativas morfoanatómicas y funcionales que han desarrollado para crecer y desarrollarse sobre forofitos particulares. Para ello se enfatiza acerca de su diversidad, en particular en bosques húmedos y de montaña, adaptaciones y relaciones ecológicas, la forma como se apropian de agua y

nutrimentos, enmarcado como adaptaciones a la sequía y con relación a sus requerimientos de luz.

DIVERSIDAD

La evolución de las epifitas en su relación con plantas vasculares data del Plioceno-Pleistoceno (Benzing, 1989), las cuales evolucionaron de ancestros acuáticos durante la conquista de la tierra, por lo que estuvieron sujetas a nuevos tipos de estrés, con respecto a disponibilidad de agua y nutrimentos en el ambiente terrestre.

La evolución del epifitismo ha ocurrido claramente muchas veces y ha sido polifilético, puesto que la diversidad taxonómica de las epifitas es muy abundante (Cuadro 1). Entre las familias mejor conocidas como epifitas están las Orchidaceae, Araceae, Piperaceae y Bromeliaceae; también son importantes los helechos. En algunos bosques tropicales, más del 50 % de la biomasa foliar total puede deberse a las epifitas y de las especies de lianas conocidas, 90 % son nativas de los trópicos (Sutton *et al.*, 1983).

CUADRO 1. Diversidad taxonómica de las epifitas (Gentry & Dodson, 1987).

Número de taxos con epifitas vasculares	Porcentaje de epifitas del total de plantas vasculares
Especies 23 466	10 %
Géneros 879	7 %
Familias 84	19 %
Órdenes 44	45 %

El epifitismo se ubica tanto en hábitats terrestres como en acuáticos en combinación con plantas superiores e inferiores. En los climas terrestres templados muchas plantas inferiores son epifitas, tales como los musgos, líquenes, algas verdes aéreas y cianobacterias (algas azul-verdes). En los trópicos, las plantas inferiores constituyen una gran biomasa epifita, así como los musgos en los bosques de niebla (Lüttge, 1997); incluso la superficie de las hojas de plantas de tales bosques (filósfera) pueden hospedar una flora diversa compuesta por bacterias, cianobacterias, algas musgos y líquenes (Coley *et al.*, 1993) y a pesar de que se ha mencionado que esto puede tener efectos adversos sobre la utilización de la luz por las hojas hospederas, no obstante se ha sugerido que, la fijación de nitrógeno por cianobacterias epifitas lo hacen disponible al hospedero (Benzing, 1990).

Entre las plantas vasculares de la zona templada, el helecho *Polypodium vulgare* es la única epifita conocida y es, además, la única epifita facultativa. En contraste, la diversidad de los bosques tropicales lluviosos es determinada por la abundante flora de epifitas, trepadoras y lianas, enredaderas con brotes colgantes y hospederos

estranguladores, así como cortinas en las raíces aéreas. Con crecimiento, el crecimiento de lianas, enredaderas y trepadoras es particularmente rico en la periferia de los bosques, a lo largo de los ríos, caminos y alrededor de los sitios de aclareo, pues con frecuencia son plantas demandantes de luz (Figura 1). Las epifitas son muy abundantes en los bosques lluviosos montanos y en bosques de niebla, donde la humedad del aire es más alta que en los bosques lluviosos cálidos (Lüttge, 1997).

Aunque el grupo de las epifitas incluye desde organismos no vasculares, vasculares inferiores y angiospermas, cabe considerar el hecho de que, familias ecológicamente importantes por su diversidad y abundancia, como son las leguminosas, labiadas, gramíneas y escrofulariáceas, prácticamente no invadan este nicho (Sinclair, 1983).



Figura 1. Las epifitas muestran una gran diversidad, correspondiendo a varios grupos taxonómicos. En un mismo forofito pueden establecerse varias especies de epifitas al mismo tiempo y en diferente proporción. Con frecuencia se ubican en las ramas expuestas porque son demandantes de luz.

ECOFISIOLOGÍA

Las adaptaciones morfofisiológicas de las epifitas dependen en mucho de las características del forofito u hospedero: su forma biológica, altura, textura, arquitectura del follaje y su condición perenne o caducifolia, además de las condiciones ambientales donde se distribuye la comunidad hospedadora.

COLONIZACIÓN Y ESTABLECIMIENTO

Las epifitas no atacan a sus árboles hospedadores ni les roban el agua ni los nutrientes. No obstante, no todos los árboles les proporcionan un estrato suficientemente bueno, ya que sólo algunas epifitas pueden colonizar los troncos suaves y verticales de las palmeras o las ramas sombrías de los árboles. Los árboles con cortezas resquebrajadas o arrugadas, cubiertas de líquenes y musgos parece que ofrecen un buen lugar para el establecimiento de las semillas y esporas de las epifitas, las cuales están forzadas a producir un mayor número de descendientes que sus parientes propios del suelo debido a que gran cantidad de sus esporas y semillas no logran ubicarse en un lugar conveniente para su desarrollo.

Sus semillas son dispersadas por el viento. Muchas de ellas tienen un tamaño microscópico y están equipadas con delgadas alas o paracaídas ganchudos. Incluso estas especies pueden ofrecer a las aves, murciélagos y primates, frutos frescos susceptibles de contener hasta 1,000 semillas cada uno. Estas semillas suelen ser adherentes y el animal se ve obligado a frotar su pico, boca, pies o ano contra una ramita para desprenderse de estas viscosas sustancias irritantes, de esta forma son plantadas sobre un árbol o arbusto.

Las orquídeas producen las semillas más pequeñas de entre todas las angiospermas (sus vainas pueden liberar cientos de miles de semillas que miden unas cuantas micras). Por su pequeño peso, se dispersan con frecuencia a grandes distancias lejos de las plantas progenitoras. Una vez que han germinado, las orquídeas parecen adaptarse muy bien a vivir en la copa de los árboles, pues sus raíces llevan una vaina absorbente conocida como velamen. Esta cubierta esponjosa añade una superficie extra a las raíces que mejora la absorción del agua de lluvia que gotea hacia las ramas.

En las orquídeas, las células de la raíz hospedan hifas de hongos que se extienden entre las raíces de la orquídea y de esta forma apoyan la degradación de nutrimentos y su absorción. Así por ejemplo, las semillas de la orquídea *Stanhope tigrina*, son tan diminutas y ligeras como el polvo y por tanto, pueden ser dispersadas ampliamente hasta por las brisas más sutiles; no obstante, por esto mismo no tienen reservas alimenticias suficientes para asegurar el establecimiento; por tanto, su germinación y crecimiento dependen de la existencia de los hongos de las raíces.

DISTRIBUCIÓN EN LA COPA (ESTRATOS)

Las condiciones de crecimiento de las epifitas en los distintos niveles del dosel son diversos y frecuentemente semejantes a las del suelo, en lo que se refiere al microclima (aparentemente no son más versátiles que las especies típicas del suelo). La mayoría de las epifitas sobreviven en

relación estrecha de forofitos específicos, como aquellas que se adhieren fuertemente a las ramas de *Ficus* y *Helix*.

Es un hecho que las epifitas ocupan sitios de variable exposición a la luz. Es el caso de las orquídeas epifitas del bosque lluvioso de África Occidental, las cuales, sólo un pequeño porcentaje del número total de especies se encuentran en la parte superior del dosel y la mayoría de las especies viven dentro de la corona de los árboles (Figura 2).

La forma de vida de las epifitas es precaria, pero esto es contrarrestado por la posibilidad de ubicarse en la porción superior de árboles altos, ganando de esta forma acceso a la luz sin necesidad de utilizar largos tallos. No obstante, las epifitas de la copa están expuestas al sol, al viento y a ocasionales períodos secos. Como consecuencia, muestran muchas adaptaciones desarrolladas por las especies del desierto: follaje grueso y curtido o muy estrecho para prevenir la deshidratación y el secado y mecanismos muy eficaces para absorber y almacenar agua.

En cambio, las especies de epifitas que se ubican en el estrato con poca luz y condiciones permanentemente húmedas, a menudo tienen hojas más delgadas, con "extremos goteantes" en las puntas de sus hojas para deshacerse del exceso de agua, así como una textura ondulada y aterciopelada que incrementa la zona superficial y, por consiguiente, la capacidad para captar la luz.

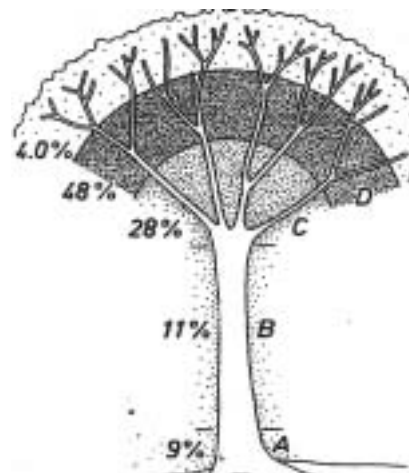


Figura 2. Distribución de orquídeas epifitas sobre los árboles en un bosque lluvioso de África Occidental: A) porción del tallo hasta 3 m por arriba del nivel del terreno, B) parte superior del tallo hasta las primeras ramificaciones, C) D) E) dosel dividido en tres partes iguales a lo largo de la longitud de las ramas. El número de especies de las diferentes zonas del forofito se relacionan con el total de especies de orquídeas (Goh & Kluge, 1989).

DENSIDAD DE LAS EPÍFITAS

Las epifitas son tan numerosas en algunos árboles que su zona verde puede superar la del árbol en el que están viviendo. Las epifitas no son parásitos, y sus raíces

no penetran en los tejidos de la planta hospedera, pero compiten por la luz y los nutrientes y muchas contribuyen por su gran densidad a su muerte (ya que a veces alcanza un peso de varias toneladas por árbol). Sin embargo, dicho árbol puede cambiar su corteza periódicamente para librarse de las epifitas o puede perder sus ramas bajo el peso de la vegetación mojada. Estos acontecimientos marcan el destino de las epifitas, incapaces de sobrevivir en las condiciones sombrías y húmedas del suelo del bosque.

Probablemente la existencia de hábitats relativamente xéricos en las copas de los árboles ha permitido la adaptación de varias familias de epifitas, extraordinariamente ricas en especies. En un bosque denso y cerrado, el hábitat epifítico es el único disponible para las plantas que combinan el tamaño pequeño con una demanda relativamente alta de luz. Para ello, la estrategia de las epifitas para abrirse paso hasta la luz consiste en independizarse del suelo y vivir sobre los troncos y ramas de los árboles grandes del bosque (Figura. 3).

En la mayoría de los libros de texto se sugiere que la capacidad de las plantas trepadoras y el epifitismo es una lucha por la luz en una escapatoria de la oscuridad de los pisos forestales, como es el caso de las lianas y las trepadoras, que son frecuentemente plantas demandantes de luz en sucesiones pioneras.

APROVISIONAMIENTO DE AGUA Y NUTRIMENTOS

Los factores limitantes para el desarrollo de las epifitas son la sombra, la sequía y el sustrato infértil. De todas las formas de vida, las epifitas son las que dependen más directamente de la precipitación para obtener su aprovisionamiento de agua y nutrientes transportados por este medio. Por ello, las epifitas necesitan medios ingeniosos para sacar el mejor partido posible de los irregulares abastecimientos de agua y nutrientes. Muchas tienen tallos hinchados y hojas en forma de embudo para recoger mejor el agua.

Las angiospermas epifitas han desarrollado un rango de adaptaciones que con frecuencia están igualmente relacionadas con el factor de "estrés" nutritivo, tal es el caso de la formación de depósitos o cestos colectores de humus, en los cuales crean efectivamente su propio suelo con una limitada capacidad para el almacenamiento de agua. Los animales demandantes de agua como las pequeñas ranas pueden vivir en los depósitos de las bromeliáceas, los cuales en algunas especies pueden contener de 5 a 10 litros de agua. Los tejidos de almacenamiento de agua en las hojas y tallos también pueden ser sobresalientes, de modo que la succulencia en hojas y tallo ocurre en la mayoría de las bromeliáceas, orquídeas y el cacto epifito (Lüttge, 1989).

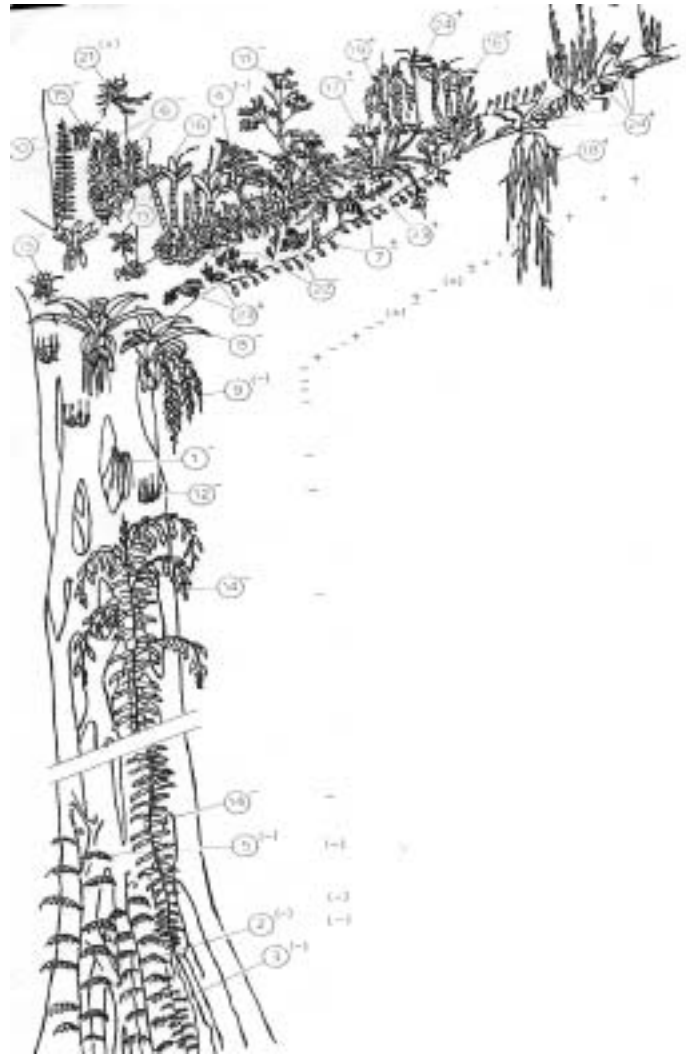


Figura 3. Ejemplo esquemático de la distribución de epifitas vasculares en un *Ficus watkinsiana* de 40 m, de acuerdo a su microhábitat y vía fotosintética. El signo + indica fijación de CO₂ por la vía CAM. Los paréntesis indica succulencia de la hoja. 1. *Vittaria elongata* -; 2. *Arthropteris tenella* (-); 3. *Arthropteris beckeri* (-). 4. *Davallia pyxidata* (-). 5. *Microsorium scandens* (-); 6. *Dictymia brownii* -; 7. *Pyrrosia confluens* ±; 8. *Asplenium australasicum* -; 9. *Asplenium polyodon* (-); 10. *Parsonsia straminea* -; 11. *Pittosporum undulatum* (-); 12. *Peperomia tetraphylla* -; 13. *Polyosma cunninghamii* (-); 14. *Pothos longipes* -; 15. *Liparis coelogynoides* -; 16. *Dendrobium speciosum* +; 17. *Dendrobium gracilicaule* ±; 18. *Dendrobium teretifolium* +; 19. *Dendrobium pugioniforme* +; 20. *Dendrobium beckeri* +; 21. *D. beckeri* X *D. pugioniforme* (+); 22. *Bulbophyllum exiguum* -; 23. *Bulbophyllum crassulifolium* +; 24. *Sarcochilus falcatus* +.

Las epifitas no sólo extraen una amplia variedad de nutrientes (al mismo tiempo que lo hacen de formas y con órganos muy llamativos), sino que son protagonistas en la economía de nutrientes y energía de muchas comunidades forestales del trópico. Nutricionalmente son diversas dentro de un mismo hospedero o forofito, pues en él se alimentan de distintas fuentes de materia, casi todas de origen orgánico, a diferencia de la flora terrestre.

ADAPTACIONES A LA SEQUÍA

Es por eso que algunas adaptaciones especiales para el pobre abastecimiento de nutrientes en el hábitat epifítico incluyen el uso de la acumulación de humus en los árboles y rasgos morfológicos de las plantas para coleccionar el humus, tales como la formación de cestos y nidos, así como depósitos. Las escamas (tricomas epidérmicos) de las bromeliáceas y el velamen o tegumento de las raíces aéreas de aráceas y orquidáceas que sirven para la nutrición atmosférica pertenecen, además, a las estructuras especializadas de las plantas formadas para la absorción de nutrientes y agua. El velamen es una estructura periférica de múltiples capas, que se apropian rápidamente de agua por imbibición.

Además, las epifitas se nutren de lo que les trae el aire: partículas, restos orgánicos y agua. Las bacterias y hongos descomponen las hojas caídas, animales muertos y otras partículas orgánicas hasta formar un manto protector alrededor de las raíces y tallos de la epifita. Esta capa de humus mantiene el agua y ciertas cantidades de sales minerales.

Stewart *et al.* (1995) han realizado análisis con el isótopo estable ^{15}N para trazar varias posibles fuentes de nitrógeno y los procesos de adquisición de este elemento en epifitas tropicales, en comparación con árboles asociados, enraizados en el suelo. El contenido de ^{15}N en las epifitas fue comparativamente bajo. Esto sugiere que las epifitas pueden hacer un uso considerable del nitrógeno atmosférico (vía la fijación biológica de N_2). Además, las cianobacterias y las bacterias de vida libre fijadoras de N_2 de la filósfera (hojas) y otros hábitats epifitos pueden jugar un importante papel en el abastecimiento de nitrógeno a las epifitas.

Los nutrimentos entran a los estratos tanto por aire como por tierra. Los iones edáficos están disponibles después de ser transportados por la transpiración del vegetal. Su consumo, depende del sitio de colocación de la epifita, de su capacidad para interceptar y absorber filtrados y lixiviados con materia en degradación y desechos animales.

Aportes atmosféricos. Incluyen precipitados secos y húmedos, incluido el vapor de agua, que suministran nutrimentos a las epifitas, en particular azufre S y nitrógeno N_2 (como iones NO_3 , NO_2 , y NH_4). Las partículas transportadas por el viento, son químicamente diversas y originadas de suelo, mar y fuentes animales. Las lluvias y neblinas contienen aportes significativos de todos los elementos esenciales. Cabe señalar que el suministro de los flujos atmosféricos varía y no es uniforme en el dosel forestal, en tiempo y espacio. Se ha observado que la precipitación tiende a ser más nutritiva y concentrada durante la época seca que en períodos húmedos; el mayor volumen de lluvia en la estación húmeda disminuye su influencia de fertilidad en la comunidad vegetal de epifitas.

El éxito de la abundancia de las epifitas se debe a numerosas características que presentan como adaptación al medio. Por ejemplo, debido a que el tiempo para obtener el agua es muy corto han desarrollado la capacidad para obtenerla en forma rápida y almacenarla en sus tejidos (suculencia), logrando un efectivo proceso fotosintético y pudiendo sobrevivir a altos rangos de desecación (principalmente epifitas de las familias Cactaceae y Bromeliaceae).

El hábitat de las epifitas es de una austeridad tremenda. Cuentan con un suelo poco menos que inexistente y, por si fuera poco, a menudo se ven sometidas a tasas de evaporación altísima, que crean condiciones de aridez extrema. En semejante ambiente, sólo sobrevive quien puede absorber agua rápidamente cuando la hay y no la pierde demasiado aprisa en los momentos de crisis. Se ha dicho que la escasez de vida epifítica en los bosques templados se debe no tanto a las bajas temperaturas en sí, como a la larga "sequía" producida por el hielo durante el invierno. En este clima, apenas sobreviven, en calidad de epifitas, algunas plantas inferiores con una demanda de agua relativamente pequeña y una capacidad de reviviscencia alta.

La respuesta inmediata a estas condiciones de aridez especialmente críticas para los que viven en las ramas superiores de los árboles más altos, es la esclerofilia. Pero al no ser suficiente, han recurrido a adaptaciones extremas para proveerse de suelo y agua. Los helechos-nido, por ejemplo, forman un tupido amasijo de raíces entre las cuales las hormigas anidan y acumulan gradualmente humus.

Para retener el agua se requiere de considerable suculencia y formas de represarla tipo cisterna (articulaciones esféricas en raíz, cavidades de la hoja) o tener acceso a sustratos fibroso absorbentes que retengan humedad.

Las raíces aéreas de las orquídeas poseen un tejido especial —el velamen— que se carga de agua después de los aguaceros y que, con tiempo seco, se llena de aire y actúa como aislante. Las raíces de muchas orquídeas se extiende afuera del hospedero o forofito, hacia el aire, en forma de órganos blanquecinos gruesos y sin ramificaciones en cuya superficie se localiza una capa especial de células vacías capaces de absorber, por condensación el agua. La parte viva de la raíz, toma el agua de esta capa almacenadora o bien absorbe agua rápidamente después de un aguacero breve. Se denomina velamen a dicha hipodermis, y es una estrategia atmosférica. Sus células están muertas y en época de lluvia guardan el agua, mientras que en la temporada seca contienen aire y funcionan como capa aislante contra el calor y la desecación.

Las especies que forman cisternas están representadas por la familia Bromeliaceae (epifitas exclusivas de Sudamérica). Sus delgadas hojas en roseta forman en su base un reservorio (piscina), que en algunas plantas tiene capacidad para varios litros de agua, donde se acumula humus, insectos que caen al agua y restos de los animales que viven en ella, todo lo cual contribuye a alimentar a la planta que absorbe los nutrientes mediante unos pelos que tapizan la cisterna. Un caso muy llamativo es el de la epifita *Dischida*, cuyas hojas forman receptáculos que acumulan agua y fragmentos de hojarasca y en las cuales se generan raíces adventicias para absorberlos.

La misma habilidad captadora pero ahora por tricomas foliares es algo común en otras epifitas. Los tricomas, opacos y en forma de escamas peltadas, condensan y colectan el agua de la neblina mañanera y la capilar y la absorben a través de pequeñas áreas sin cutinizar la epidermis a la cual protegen durante la época seca. Esta estrategia de captación de agua y nutrimentos hace que bromelias tan conocidas como el heno *Tillandsia usnoides* y *T. recurvata* se independicen del suelo con éxito, en hábitats que muy pocas epifitas pueden colonizar.

Muchas epifitas endurecen su protoplasto cuando están expuestas a períodos largos de desecación, entre ellas encontramos algunas no vasculares y pteridophytas como *Sellaginella*. Dentro de este grupo, se encuentran tipos de epifitas con estructuras que las capacitan para reducir la transpiración, lo que evita la pérdida de agua o bien obtenerla del rocío y almacenarla para su uso en épocas de déficit de saturación atmosférica. Las epifitas presentan adaptaciones relacionadas tanto con la nutrición como con la iluminación y que son propias de esta forma de vida.

Cuando son adultas, las epifitas desarrollan sistemas de anclaje muy eficientes mediante sus raíces; en las aráceas y las orquídeas están bien diferenciados en absorbedores de nutrimentos y de fijación (ambas formas difieren en tropismo, apariencia externa y anatomía). Por ejemplo, en las bromelias con pelos absorbentes en las hojas, el sistema de absorción es tan eficaz que sus raíces actúan como meros órganos de fijación.

REPRODUCCIÓN

Las orquídeas tienen un crecimiento lento y tardan años en florecer. Aun llegado el momento, las condiciones necesarias, como un período seco pronunciado, pueden no darse anualmente. Mientras tanto, la planta invierte una gran cantidad de energía en la producción de nuevos brotes, cada uno de los cuales sería capaz de existir independientemente si fuera separado de la planta madre. Estos nuevos brotes mejoran las posibilidades de polinización, ya que producen unas flores muy llamativas que atraen a los insectos polinizadores de las orquídeas (Nandkarmi, 1986).

Las epifitas deben ser prolíficas y adaptables en sus estrategias reproductoras, pero como las condiciones necesarias para el florecimiento pueden ser escasas y distantes entre sí, muchas especies se reproducen asexualmente.

VÍAS FOTOSINTÉTICAS

Las epifitas realizan la fotosíntesis y fabrican su propia materia orgánica; por tanto, no son parásitas. Las epifitas pueden presentar tres diferentes caminos vía fotosíntesis dependiendo de sus suministros de luz y agua siendo una minoría de tipo C_4 , en forma considerable tipo C_3 , CAM constitutivas y CAM inducibles. Las CAM constitutivas son aquellas plantas que realizan una fijación significativa de CO_2 en condiciones naturales, con buen suministro de agua y luz, siendo capaces de ampliar su horario de transpiración de nocturno a diurno. Las CAM inducibles son aquellas plantas que se ven en la necesidad de adoptar este mecanismo al encontrarse sometidas a un estrés de sequía (Medina, 1987).

El preeminente papel del agua como limitante en la vida de las epifitas ha resultado en la frecuente ocurrencia de CAM, el modo de fotosíntesis que conserva el agua. Algunas autoridades han contado alrededor de 13,500 especies de epifitas con CAM, que corresponde al 57 % de todas las especies epifitas, mientras que sólo el 10 % de todas las plantas vasculares son especies CAM. La ventaja de CAM para la vida epifita es: (a) una alta eficiencia en el uso del agua; (b) provisión de una fuerza osmótica conductora para la aceptación de agua por acumulación nocturna de ácido; (c) flexibilidad en el modo de adquisición del carbono (Lüttge, 1997; Medina, 1987).

No obstante, esta amplia ocurrencia de las epifitas con estrategias CAM, no garantiza la adopción de la función CAM por todas las xerófilas o por todas las macrófitas acuáticas en los lagos donde la fijación nocturna se ve favorecida por la limitada oferta de carbono. Un ejemplo son las moráceas estranguladoras que resisten la desecación sin ser de la estrategia CAM.

La alta intensidad de luz favorece la acumulación de carbohidratos en cloroplastos y citoplasma, siendo para las epifitas CAM un fenómeno imprescindible para completar su proceso fotosintético. La proporción de epifitas aumenta con el incremento de luz disponible, lo que favorecen la acumulación de carbohidratos en cloroplastos y citoplasma (para las epifitas CAM esto es imprescindible para completar su proceso fotosintético).

En el caso de los helechos, las pequeñas diásporas son un atributo muy importante en el epifitismo. Muchos de estos organismos exhiben una tolerancia a la desecación, a diferencia de otros organismos con semilla. El xerofitismo de los helechos, diferente al de otras plantas

CAM, parece ser más eficiente en la sombra, que bajo el rayo del sol. La resurrección es efectiva para los organismos expuestos a desecaciones ocasionales, pero no para repetidas deshidrataciones. De hecho, los helechos constan de un mecanismo muy eficiente de fotosíntesis, de ahí que se desarrollan muy bien en lugares sombreados. Los helechos han consumado una modesta invasión de lugares soleados, evitando la desecación vía la defoliación, o haciendo más resistentes sus órganos expuestos al sol. En el caso de las Bromeliáceas, éstas tienen brotes que realizan fotosíntesis C_3 en sus subfamilias. En la subfamilia Bromelioideae son fundamentalmente plantas con estrategias CAM, con fijación nocturna de CO_2 .

Adaptaciones de bromeliáceas. Las Bromeliaceae (Martin, 1994) operan con depósitos y escamas epidérmicas o tricomas (Figura 4 y 5). Los depósitos están constituidos por una densa base de hojas sobrepuestas en forma de roseta y dependiendo de la forma de vida hay una gradación en la efectividad para la capacidad de almacenamiento de agua. Las escamas de las bromeliáceas son estructuras epidérmicas las cuales desarrollaron una complejidad creciente durante su evolución; comprenden células basales vivas, pecíolos celulares, (los cuales pueden estar vivos o muertos en la etapa madura de los tricomas) y las escamas reales que básicamente son células muertas.

De esta manera, de acuerdo con la estructura de los depósitos y las escamas se pueden distinguir diferentes tipos de bromeliáceas:

Con raíces en el suelo. Algunas bromeliáceas que son obligadamente terrestres no forman depósitos; con frecuencia estas formas son altamente xeromórficas; pueden estar densamente cubiertas con escamas; sin embargo, las escamas no funcionan en la absorción de agua y nutrientes, pero son importantes para la reflexión de la luz.

Enraizamiento en depósitos. Otras bromeliáceas obligadamente terrestres presentan depósitos rudimentarios, los cuales tienen una capacidad limitada para la colecta de agua y mantillo; las escamas hacen sólo una contribución mínima en la absorción de agua y solutos; sin embargo, en adición a las plantas que enraizan en el suelo, las plantas de este tipo desarrollan un tallo que "enraiza en el depósito" y se desarrolla entre la base de hojas sobrepuestas al interior del depósito.

Tricomas que absorben en el depósito. Las raíces tienen sólo funciones mecánicas en estas formas epifitas; los depósitos efectivamente colectan el agua de lluvia y descomponen los residuos; las escamas se encuentran más densamente en la base de las hojas dentro del depósito, donde intervienen en la absorción de agua y nutrientes.

Tricomas de absorción atmosférica. Los depósitos en esta formas generalmente están ausentes y sólo ocasionalmente se presentan (en tal caso con un pobre desarrollo). La superficie total de la hoja está cubierta por escamas altamente especializadas, las cuales proporcionan la única ruta para la absorción de agua y minerales de la lluvia y polvo de la atmósfera; en algunas formas, las raíces están completamente ausentes.

Estas formas de vida de las bromeliáceas proporcionan un interesante ejemplo de cómo la forma vegetativa de la planta ha sido modelada por la evolución hacia el epifitismo.



Figura 4. Como adaptaciones al hábito epífita esta bromeliácea se afianza a un árbol mediante raíces fibrosas y sus hojas adoptan la forma de recipiente que retiene el agua de lluvia.

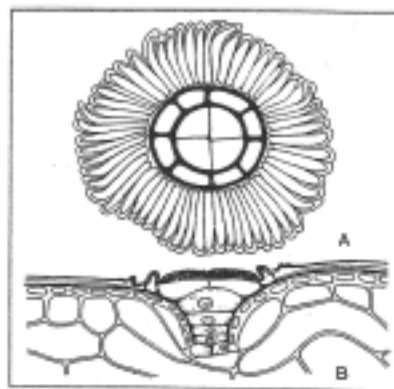


Figura 5. Modelo esquemático de una bromeliácea. A, vista superior. B, sección transversal de células vivas; la línea negra a lo largo de las células indica la cutinización de las células epidérmicas (Sitte, 1991).

CLASIFICACIÓN DE LAS EPIFITAS

Benzing (1989) categoriza a las epifitas con relación a varios parámetros: hospedero o forofito, hábito de crecimiento, humedad, luz, tipo de sustrato al que se arraigan y mecanismos empleados para asegurar los recursos bióticos; incluye sus formas de vida y grados de tolerancia hacia los principales factores de estrés; estas categorías ofrecen una buena síntesis de la gran diversidad morfológica y ecofisiológica entre las epifitas y sus especies asociadas. Basado en esto y considerando la gran diversidad morfológica y ecofisiológica de las epifitas con relación a sus adaptaciones y forofitos asociados, a continuación se presenta una clasificación que nos refiere los distintos tipos de epifitas:

Categorías de epifitas de acuerdo al forofito que utilizan como soporte

Epifitas autótrofas. Son epifitas fotosintéticas que se asientan sobre un forofito leñoso.

Epifitas accidentales. Son epifitas que no poseen modificaciones particulares para la vida en el dosel arbóreo. Crecen en ocasiones hasta madurar en el huésped sin tener un arraigo en el suelo. Se localizan normalmente en cavidades húmedas del árbol. Son particularmente abundantes en bosques lluviosos.

Epifitas facultativas. Habitan tanto en el dosel forestal como en el suelo indistintamente. Dependiendo de las condiciones locales, una especie puede anclarse en la tierra o en la corteza o en ambos medios en la misma comunidad. El grupo se ubica en sitios húmedos donde las ramas del árbol presentan mantos retenedores de humedad, parecidos a suelos gruesos constituidos por hojarasca y comunidades de briofitas, líquenes y plantas vasculares asociadas. El grupo también es capaz de crecer en microambientes más secos pero que satisfagan condiciones de crecimiento.

En los climas templados de latitudes medias existe únicamente una epifita vascular facultativa, el helecho *Polypodium vulgare* (epifita facultativa), en cambio en los trópicos, muchas especies crecen tanto en forma terrestre como epifita, lo cual nos indica que existen gradaciones entre el hábito terrestre y epifítico, con relación a la adaptación a factores climáticos.

Rada y Jaimez (1992) compararon plantas terrestres y epifitas facultativas de la familia Araceae, *Anthurium bredmeyerii*, que se desarrollan en un bosque tropical de niebla andino y encontraron que el factor agua claramente puede tener una gran influencia en la forma de vida de las epifitas, viéndose afectadas en mayor grado por la

reducción en la disponibilidad de agua durante la estación seca (mostraron una mayor reducción en la conductancia de la hoja y menor potencial de agua en la hoja durante la estación seca que las plantas terrestres, así como una reducción en la densidad de estomas en las nuevas hojas).

Epifitas hemiepifitas. Integra especies que comienzan su vida como epifitas y posteriormente devienen en organismos que arraigan al suelo; por su diversidad también las hay que lo hacen en sentido inverso. Son formas de epifitismo primario y secundario.

En el epifitismo primario algunas especies de hábito de liana son extranguladoras que no tienen contacto con el suelo inicialmente, pero más tarde lo hacen cuando elongan sus raíces alimentadoras y entonces su desarrollo se torna vigoroso. Con el tiempo el forofito llega a verse envuelto por una maraña de raíces que eventualmente lo llegan a estrangular. En el trópico mexicano es muy conocido el caso de especies que son conocidas como "matapalo". Estas epifitas llegan a ser independientes junto con otros bejucos no extranguladores.

En el epifitismo secundario las especies comienzan arraigadas a la tierra, cerca del forofito y lo van colonizando, adhiriéndose al mismo. Son tallos, ya viejos, lo mismo que sus raíces decaen, se integran y mueren.

Epifitas verdaderas. Pasan rutinariamente su ciclo vital completo sin el mínimo contacto con el suelo o con el tejido vascular del huésped. Entre ellas se encuentran los más especializados moradores del dosel arbóreo; aquellos suministros de agua y de iones minerales son tomados de manera poco usual y también hacen gala de formas de fisiología específicas.

Heterótrofas. Son plantas que subsisten del contenido xilemático del hospedero e incluso reciben aportes sustanciales de carbono. Se distinguen de los grupos anteriores por el parasitismo vía haustorios. Los muérdagos *Arceuthobium* y *Phoradendron* (Loranthaceae y Viscaceae) conservan su capacidad fotosintética, aunque algunos de ellos extraen cantidades apreciables de nutrimentos del forofito. Un ejemplo importante lo constituye la planta parásita *Cúscuta* (Convolvulaceae) denominada "tripa de judas" o "fideo", que es común en lugares secos.

Como cualquier hábitat, el de las epifitas tiene sus particularidades, y éstas dependen en mucho de las características del forofito u hospedero: su forma biológica, altura, textura, arquitectura del follaje y su condición perenne o caducifolia, además de las condiciones ambientales donde se distribuye la comunidad hospedadora.

Las epifitas frecuentemente desarrollan dos tipos de raíces, uno para el anclaje al hospedero y otro que penetra

en el detritus o crece libremente en el aire para captar la humedad. El sustrato para la epífita (forofito u hospedero) siempre es plano ofreciendo un pobre anclaje, aunque también pueden colonizar algunas hendeduras y huecos.

Categorías de epifitas en relación a formas de vida y nutrición

Epifitas arbóreas. En general crecen en el suelo sin pasar por una fase epifítica, salvo algunas especies que se inician como epifitas extranguladoras como es el caso de los bejucos. *Pisonia* (Nyctaginaceae) es un género con algunas especies que ilustran esto.

Epifitas arbustivas. Numerosas epifitas verdaderas y facultativas son arbustivas.

Epifitas semileñosas y herbáceas. Dentro de este grupo se observa la mayor cantidad de diversidad de especies adaptadas al modo de vida de las copas del forofito, incluyen:

Epifitas tuberosas (almacenadoras y mimercofitas). Incluyen algunas especies de varias familias como las orquidáceas que presentan pseudobulbos y tubérculos susceptibles de ser empleados como estructuras de almacenaje. También considera especies mimercofitas (relacionadas con las hormigas), principalmente herbáceas; los rizomas e hipocótilos hinchados de algunos helechos y angiospermas (*Myrmecodia* y *Hyanophytum*) alojan hormigas que las proveen de nutrimentos y de iones minerales.

Epifitas trepadoras vivaces. Son todas aquellas especies de lianas o bejucos, colonizadoras primarias o secundarias. Algunas representantes de este grupo son especies de asclepidáceas, ericáceas, gesneriáceas y helechos.

Epifitas hepifitas herbáceas en roseta. Estos vástagos están bien desarrollados en *Dryunaria*, *Anthorium*, *Phylodendron*, *Bromelia* y *Asplenium*

Epifitas herbáceas formadoras de maraña de raíces y hojas enredadoras adherentes. Ejemplos notorios se tienen en orquídeas con raíces adherentes y bromelias atmosféricas con numerosas hojas filiformes.

Categorías con relación a la humedad y tolerancia a la desecación

Epifitas poiquilohídricas o tolerantes. Muchas de estas especies son consideradas "resucitadoras" por su capacidad para adaptarse eficientemente a los cambios en la humedad ambiental. La integridad citoplásmica la

conservan, en parte, mediante la solidificación de la savia durante la desecación, una estrategia que evita el colapso del protoplasto. Existen individuos capaces de rehidratarse (en unas cuantas horas) a partir de la humedad del sustrato o del aire y de recuperar su total capacidad fotosintética. Tal es el caso de muchas briofitas, musgos, helechos y algunas gesneriáceas (habitantes de corteza).

Epifitas homohídricas o relativamente intolerantes. Este es un subgrupo con variados mecanismos estructurales y funcionales para enfrentar el déficit de humedad. Ellas se subdividen en:

Epifitas higrófitas. Son las más sensibles ante bajas humedades del ambiente, sobre todo cuando el déficit hídrico es periódico o continuo. Las distinguen sus estructuras delicadas y su típica fotosíntesis C_3 . Viven en la base de árboles sombreados, en ambientes húmedos y en bosques lluviosos.

Epifitas mesófitas. Organismos siempre verdes. Su follaje es más grueso y resistente a la desecación que las anteriores. Presentan barreras moderadamente eficientes para la pérdida de agua. Son C_3 , pero pueden facultativamente, cambiar a la vía CAM e incluso permanecer en ella bajo condiciones de estrés.

Epifitas xerófitas. La adaptación a las condiciones secas de los doseles y áreas en que moran les confieren características especiales en su estructura, fisiología y fenología. Manejan sistemas aislantes para la economía del agua, lo mismo que rutas fotosintéticas con mayor eficiencia en el uso de la misma. Se distinguen por la textura de sus hojas y longevidad. Existen dos tendencias:

Epifitas resistentes a la sequía o aridez (xerófitas obligadas). Son las más conocidas de la categoría xerofítica. Muchas de ellas son árido-activas todo el año en virtud de poseer tallos y otras estructuras con capacidad para guardar agua (suculentos), y hojas perennes, coriáceas, gruesas y resistentes a la desecación, además de raíces que retienen su capacidad de absorción por varios años. La característica principal es su habilidad para fotosintetizar cuando la humedad es escasa (Vía CAM, y eventualmente C_3). Su rango de hábitats oscila de sitios expuestos en la parte superior de los hospederos o forofitos en comunidades húmedas hasta sitios forestales micrófilos más secos, sabanas y desiertos (Medina, 1987).

Epifitas evasoras a la sequía (xerófitas facultativas). Son, en sentido estricto, especies mesofíticas estacionales que restringen su actividad a los periodos húmedos. Pueden presentar follaje efímero, caducifolio, funcional sólo durante la época húmeda, o perenne pero con textura gruesa y cerosa para disminuir la transpiración en momentos secos. Sus órganos perennes menos vulnerables entran en latencia durante dichos periodos, almacenando reservas

como carbohidratos y a partir de sus meristemos reinician el crecimiento cuando mejoran las condiciones climáticas.

Epifitas represadoras. Mantienen suministros externos de humedad la cual proviene mayoritariamente de cisternas formadas por hojas acomodadas de manera de rosetas e infladas en la base, de masas de raíces y axilas foliares expandidas y adheridas a la corteza que interceptan y represan el agua de escorrentía. Fotosintéticamente, se comportan como CAM – C₃.

Categorías con relación al gradiente microclimático y necesidad de luz

Las epifitas frecuentemente desarrollan dos tipos de raíces, uno para el anclaje al hospedero y otro que penetra en el detritus o crece libremente en el aire para captar la humedad. El sustrato para la epifita (forofito u hospedero) siempre es plano ofreciendo un pobre anclaje, aunque también pueden colonizar algunas hendeduras y huecos.

Las epifitas están casi siempre en un ambiente expuesto a una humedad atmosférica baja y más variable que el de las plantas que viven en el suelo, presentándose un gradiente microclimático a lo largo del forofito, formando comunidades bien definidas llamadas "sinusias", que en términos generales corresponden a: epifitas esciófilas o de sombra; epifitas heliófilas o de sol y epifitas xerófilas o de ambientes secos.

Epifitas esciófilas. Son especies de epifitas que crecen en sitios húmedos y sombríos.

Las epifitas de sombra se localizan principalmente en partes del hospedero o forofito no expuestas al sol, tanto en troncos de árboles como en lianas. El grupo lo conforman forofitos grandes con mucho follaje, mayoritariamente helechos (algunos membranosos), orquídeas y plantas con flor. La generalidad de ellas presentan estructuras altamente higromórficas. Están mejor representadas en lugares templados relativamente estables, en bosques cálido-lluviosos y en comunidades húmedas de montaña.

Epifitas heliófilas. La comunidad de epifitas heliófilas es, en general, la más rica de las tres en diversidad y abundancia. Ocurre sobre todo en la base del tallo y a lo largo de las grandes ramas. En los hospederos grandes, a veces se les encuentra abajo de la primera ramificación. Viven en condiciones de exposición al sol, aunque no totalmente. La agrupación es sumamente variada en su forma de vida y organización; algunas de ellas pueden ser xerófilas facultativas; siguen dominando los helechos y las orquídeas; aparecen aráceas y otras familias pero cambian las proporciones; ya no son tan dominantes las primeras. Su distribución es en masas forestales más secas, tropicales y subtropicales.

Tipos expuestos. Son organismos heliófilos que soportan insolación total, por lo que están fuertemente restringidos a esta condición.

Tipos soleados. Son epifitas que pueden estar en medios parcialmente sombreados, pero que demandan cierta luminosidad.

Epifitas xerófilas. El tercer grupo habita normalmente en la parte más alta de la corona del hospedero o forofito. Los individuos están casi completamente expuestos a la insolación y al viento. Debido a que no pueden recibir ni humus ni sales minerales de arriba, viven bajo condiciones de estrés constante. En él se encuentran comparativamente pocos helechos, siendo mayor la predominancia de angiospermas sumamente especializadas. Muchas de ellas son suculentas y todas muestran adaptaciones xeromórficas, como son cutículas engrosadas y estomas hundidos, con lo cual son tolerantes al estrés hídrico. Son abundantes las bromelias, gesneráceas, cactáceas y varias orquídeas. Climáticamente son comunes en áreas secas (trópico, semiárido y templado seco).

DISTRIBUCIÓN

Bosques húmedos tropicales. Existen más de 29,000 especies de organismos vasculares que comparten este hábitat y que son responsables, en gran parte, de que los bosques húmedos tropicales contengan la diversidad biótica más alta de todos los sistemas continentales naturales. En ellos encontramos como epifitas musgos, líquenes, helechos, orquídeas, cactus, bromeliáceas, aráceas y representantes de muchas otras familias (Sutton *et al.*, 1983).

La característica principal del bosque húmedo es el número y la diversidad de especies epifitas, pues debido a que los jóvenes epifitos deben exponer sus raíces y coronas al ambiente, pocos sobreviven en desiertos o regiones que experimentan heladas estacionales. Así, la mayoría de las especies de epifitas existentes, están restringidas a los trópicos húmedos. Constituyen del 35 al 65 % de todas las especies de plantas en algunas selvas húmedas de América Central y América del Sur, contribuyendo con el 45 % de la biomasa total de hojas (Bermejo, 1993).

Tan sólo en América tropical hay unas 15,000 especies diferentes de epifitas. Los bosques húmedos africanos tienen menos epifitas que otros bosques húmedos, quizá porque muchas se extinguieron durante los sucesivos períodos secos de la última glaciación, cuyo impacto fue más grave en este continente que en cualquier otro. No obstante, se han registrado hasta 47 especies diferentes de orquídeas en un solo árbol de África Occidental.

Cerca de 18,000 especies tienen nombres científicos, pero se estima que otras 10,000 aún esperan ser descritas.

Cada selva húmeda tropical contiene orquídeas epifíticas, pero la mayor variedad de formas se presenta en las montañas de América del Sur y sudeste asiático, donde cada año se describen docenas de nuevas especies.

Las condiciones de este nicho epifítico han permitido la diferenciación de varias familias extraordinariamente ricas en especies. Dentro de las monocotiledóneas, las orquídeas son las epifitas con mayor éxito, reportándose 119 géneros de la familia como epifitas (alrededor de 70 % de la familia está adaptado a este estilo de vida (Leerdam *et al.*, 1990).

Otros grupos importantes de epifitas son las aráceas (especialmente *Anthurium*, *Philodendron* y *Rhaphidophora*) y las bromelias (cerca de la mitad de sus especies son epifitas). Las dicotiledóneas están bien representadas por las cactáceas, ericáceas, gesneriáceas, melastomatáceas, piperáceas, rubiáceas y rutáceas. También están representadas las pteridofitas con especies de polipodiáceas, sellaginelas y psilophytas, sin olvidar grupos no vasculares que incluyen líquenes, musgos, algas y hepáticas (Benzing, 1990).

Es asombroso el observar la mezcla única de plantas no emparentadas de las selvas húmedas que comparten hábitats epifíticos para sobrevivir: bromeliáceas, bigoniáceas, piperáceas y el género *Selaginella*, son algunos de los grupos más conocidos. Epifitas menos comunes incluyen a algunas especies carnívoras como el género *Utricularia*, helechos (familia Polypodiaceae), cactus como *Rhipsalis* y *Epiphyllum*, violetas africanas (familia Gesneriáceae), lirios (familia Araceae), y los arándanos y rododendros (familia Ericaceae) (Benzing, 1989).

Bosques de montaña y templados. Los bosques de montaña pueden tener una proporción mayor de epifitas a causa de la elevada humedad de la atmósfera, la cual fomenta su proliferación. Las zonas más ricas en epifitas tienden a estar situadas en las pendientes de montañas tropicales cuyas altitudes medias van de 1,000 a 2,000 msnm (una cuarta parte de las especies vegetales de los bosques húmedos de tierras bajas son epifitas). A estas altitudes, las raíces y hojas de las epifitas reciben baños diarios de niebla y nubes, pero no están sometidas a heladas.

En los bosques templados se encuentran como epifitas algas, musgos y líquenes. Estas epifitas a menudo forman una capa sobre la superficie de su anfitrión. La flora epifita de la selva lluviosa incluye helechos y plantas con flor, los cuales no figuran entre los representantes epifíticos de los bosques templados.

En los bosques de montaña, además de los árboles, otras plantas tienen en su superficie una gruesa capa de

musgo en la que otras plantas pueden enraizar, semejando una doble condición epifita.

LITERATURA CITADA

- BENZING, D. H. 1989. The evolution of epiphytism. *In*: Lüttge, U. (ed.). Vascular plants as Epiphytes. Evolution and ecophysiology. Ecological Studies, vol. 76. Springer Berlin Heidelberg New York, pp. 15-41.
- BENZING, D. H. 1990. Vascular epiphytes. General biology and related biota. Cambridge University Press. Cambridge, England.
- BERMEJO, G. S. P. 1993. "Ecofisiología de plántulas de *Epiphyllum*, *phyllanthus*, en la Isla de Barro Colorado, República de Panamá", tesis profesional, Biología ENEP-I. UNAM. Estado de México, México.
- COLEY, P. D.; KURSAR, T. A.; MACHADO, J. L. 1993. Colonization of tropical rainforest leaves by epiphylls: effect of site and host plant leaf lifetime. *Ecology* 74: 619-623.
- GENTRY, H.; DODSON, C. H. 1987. Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes. *Ann. Mo. Bot. Gdns.* 74:205-233. Leerdam, A. Van. Zagt. R. J.; Veneklaas, E. J. 1990. The distribution of epiphyte growth-form in the canopy of Colombian cloud-forest. Kluwer Academic Publishers. Printed in Belgium. *Vegetario* 86: 59-71
- GOHN, C. J.; KLUGE, M. 1989. Gas exchange and water relations in epiphytic orchids. *In*: Lüttge U (ed) Vascular plants as epiphytes. Evolution and ecophysiology: Ecological studies, vol 76. Springer, Berlin Heidelberg New York, pp. 137-166
- LEERDAM, A.; VAN ZAGT, R. J.; VENEKLAAS, E. J. 1990. The distribution of epiphyte growth-form in the canopy of Colombian cloud-forest. Kluwer Academic Publishers Printed in Belgium. *Vegetario* 86: 59-71.
- LÜTTGE, U. (ed.). 1989. Vascular plants as epiphytes. Evolution and ecophysiology. Ecological Studies, vol. 76. Springer Berlin Heidelberg New York, pp. 200-223.
- LÜTTGE, U. 1997. Physiological ecology of tropical plants. Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York. Printed in Germany.
- MARTIN, C. E. 1994. Physiological ecology of the Bromeliaceae. *Botanical Review* 60: 1-82.
- MEDINA, E. 1987. Aspectos ecofisiológicos de plantas CAM en los trópicos. *Rev. Biol. Trop.*, 35 (supl. 1): 55-70.
- NADKARNI, N. M. 1986. The nutritional effects of epiphytes on host trees with special reference to alteration of precipitation chemistry. *Selbyana*. 9: 44-51.
- RADA, F.; JAIMEZ, R. 1992. Comparative ecophysiology and anatomy of terrestrial and epiphytic *Anthurium bredmeyerii* Scott in a tropical Andean cloud forest. *J. Exp. Bot.* 43: 723-727.
- SINCLAIR, R. 1983. Water relations of tropical epiphytes. II. Performance during droughting. *Journal of Experimental Botany*, 34:149:1664-1675.
- SITTE, P. 1991. Morphologie. *In* Sitte P. Siegler H, Ehrendorfer F. Bresinsky A (eds) Strasburger Lehrbuch der Botanik. G Fisher, Stuttgart, pp. 13-238
- STEWART, G. R.; HANDLEY, L. L.; TURNBULL, M. H.; ERSKINE, P. D.; JOLY, C. A. 1995. ¹⁵N natural abundance of vascular rainforest epiphytes: implications for nitrogen source and acquisition. *Plant. Cell. Environ* 18: 85-90.
- SUTTON, S. L.; WHITMORE, T. C.; CHADWICH, A. C. (ed) 1983. Tropical rain forest: ecology and management. Oxford. British Ecological Society.