

El epifitismo, un ejemplo de interacciones planta - planta



Elizabeth Victoriano Romero
Dulce María Figueroa Castro
Facultad de Ciencias Biológicas BUAP

victoriano.romeroelizabeth@viep.com.mx

En el mundo de las plantas, existe un grupo conocido como epífitas. Este término botánico proviene del griego, epi que significa arriba y phyte que refiere a planta. Por lo tanto, las plantas epífitas son aquellas que viven la mayor parte de su ciclo de vida sobre otras plantas, sin extraer nutrientes de los tejidos de la planta hospedera.

Las plantas sobre las que se establecen las epífitas y que les brindan soporte estructural son conocidas como “forofitos”. Por tanto, hablar de epifitismo implica reconocer las interacciones planta – planta entre los forofitos y las epífitas.

Entre los grandes grupos de epífitas, se encuentran las no vasculares (aquellas sin tejidos de conducción como los musgos) y vasculares. Las primeras podrían ser más dependientes de factores físicos (luz, humedad, temperatura y altitud, entre otros) mientras que las epífitas vasculares, aunque también podrían estar influenciados por factores abióticos, son las relaciones bióticas las que pueden influir sobre su distribución. Existen pocos estudios que hayan analizado las interacciones entre epífitas no vasculares y sus forofitos. La mayoría de los estudios que analizan la asociación forofito-epífita, se han centrado en los grupos de epífitas vasculares.

Se reconoce que una

decadadiez plantas vasculares es epífita, esto es, aproximadamente 27,850 especies en el mundo. Familias vegetales como Bromeliaceae (59%), Hymenophyllaceae (72%),

Orchidaceae (75%), y Polypodiaceae (89%) cuentan con un gran número de especies con hábito epífita. Otras familias comunes con este hábito son Araceae, Cactaceae, y Piperaceae. El gremio de las “epífitas vasculares” es considerado cosmopolita por encontrarse en diversas regiones del mundo (excepto en la Antártida) y en diferentes tipos de vegetación (desde desiertos y matorrales xerófitos, hasta bosques mesófilos de montaña y bosques tropicales perennifolios). Sin embargo, se ha encontrado que la mayor diversidad de epífitas vasculares se presenta en las zonas tropicales del planeta. En los bosques neotropicales, la riqueza de epífitas representa hasta el 39% de la flora vascular. En algunos bosques húmedos, las epífitas vasculares representan hasta el 50% de la abundancia total.

Las interacciones forofito-epífita tradicionalmente se han considerado como un comensalismo, esto es, una interacción en la que uno de los interactuantes (en este caso, las epífitas) se beneficia, mientras que el otro (en este caso, los forofitos) no se ven beneficiados

ni perjudicados por su interacción con las epífitas, es decir que el efecto de la epífita sobre el forofito es neutral. Sin embargo, hoy en día se sabe que esta interacción es mucho más dinámica, y que tanto epífitas como forofitos pueden afectar positiva, negativa, o neutralmente a su interactuante. Además, estos efectos se presentan en tres formas distintas. Primero, el efecto que tienen los forofitos sobre las epífitas; segundo, el efecto de las epífitas sobre los forofitos; y tercero, los efectos entre epífitas, ya que al mismo tiempo que estas interactúan con los forofitos, también lo hacen entre ellas.

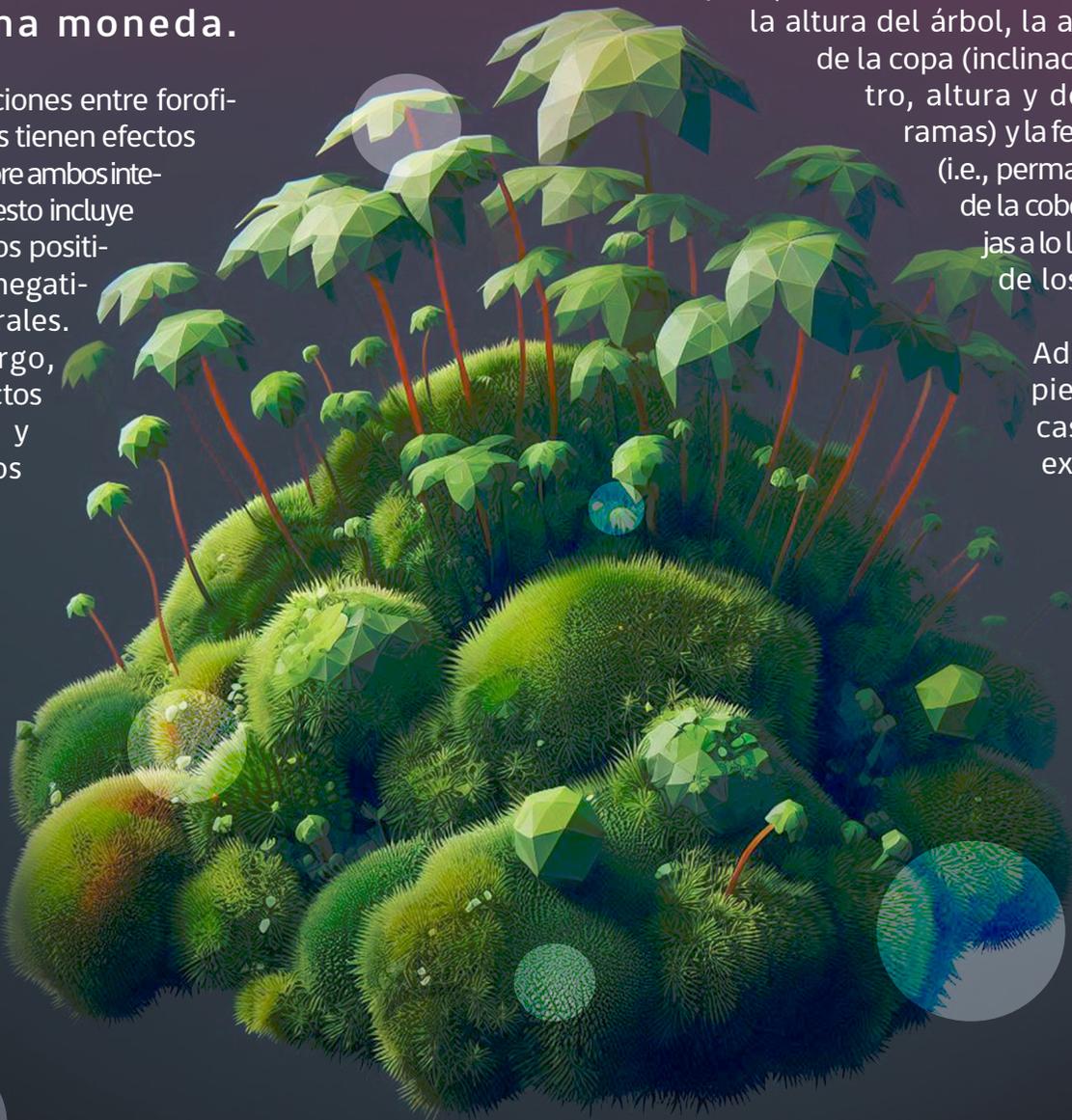
Las interacciones entre forofitos y epífitas vasculares: dos caras de la misma moneda.

Las interacciones entre forofitos y epífitas tienen efectos diversos sobre ambos interactuantes; esto incluye tanto efectos positivos, como negativos y neutrales. Sin embargo, son los efectos negativos y positivos los

que tienen importancia ecológica y pueden afectar la dinámica poblacional y la distribución de las especies, así como la estructura de las comunidades y hasta la dinámica de los ecosistemas en que habitan.

La interacción forofito-epífita ha sido ampliamente estudiada. Esta interacción es asimétrica, ya que las epífitas dependen completamente de los forofitos, pero para ellos las epífitas no son cruciales en su ciclo de vida. Diversos estudios han analizado cómo afectan los forofitos a las epífitas, encontrando que varias características intrínsecas de estos influyen en el resultado de la interacción. Entre estas características figuran la identidad de la especie, el diámetro a la altura del pecho, la altura del árbol, la arquitectura de la copa (inclinación, diámetro, altura y densidad de ramas) y la fenología foliar (i.e., permanencia o no de la cobertura de hojas a lo largo del año) de los forofitos.

Además, propiedades físicas (textura y exfoliación) y



químicas [secreción de sustancias aleloquímicas (i.e., compuestos que pueden inhibir el establecimiento de las epífitas)] de la corteza también pueden afectar a las epífitas. En conjunto, todas estas características determinan el patrón de distribución de las epífitas sobre los forofitos, mismo que se ha descrito como heterogéneo, tanto entre especies de forofitos como a lo largo de ellos.

De manera general, se ha documentado que los forofitos de mayor tamaño (medido como diámetro a la altura del pecho y/o altura), albergan un mayor número de especies e individuos epífitos. Esto se explica por el largo tiempo que han permanecido esos forofitos en el hábitat, lo que ha dado oportunidad al establecimiento de las epífitas. Así mismo, los forofitos con una copa compleja y densa (i.e., con un alto número de ramas, de diámetro variable, mayormente dispuestas horizontalmente) ofrecen a las epífitas una superficie amplia y estable para su establecimiento. Entre las características físicas y químicas de la corteza que favorecen el establecimiento de las epífitas se encuentran una baja tasa de exfoliación y descortezamiento, así como la ausencia de secreciones alelopáticas. La fenología foliar de los árboles influye en la variación microambiental a lo largo del forofito. Por ejemplo, forofitos perennifolios (i.e., que tienen follaje a lo largo de todo el año) ofrecen condiciones microambientales estables, lo que permite el establecimiento de una alta diversidad de especies de epífitas. En contraparte, forofitos con las características opuestas, albergarán menos epífitas. Esto es, forofitos de menor tamaño, con copas menos complejas, cortezas exfoliantes y con secreción de sustancias alelopáticas, así como con fenología foliar caducifolia, limitarían el establecimiento de las epífitas. Todas estas características están determinadas por la identidad de los forofitos e influyen en la distribución de las epífitas. A nivel de un ecosistema, la coexistencia de forofitos con una amplia variación en estas características, representa un mosaico de condiciones que favorecen o limitan el establecimiento de las epífitas, así como su distribución.

En cuanto a los efectos de los forofitos hacia las epífitas, se ha encontrado una predominancia de efectos positivos. Los forofitos que ocasionan estos efectos son denominados facilitadores o preferidos. Ejemplo de ello, es el forofito *Micropholis guyanensis*, que retiene en su corteza una gran cantidad de humedad, favoreciendo la diversidad de especies de epífitas (Tremblay et al. 1998 ^[13]). Un ejemplo similar son los helechos arborescentes, que presentan un manto radicular grueso constituido por la agrupación de raíces adventicias en la base de las hojas (tejido conocido comúnmente como maquique). Este tejido tiene una alta retención de agua, lo cual promueve el establecimiento y germinación de las epífitas, particularmente helechos “película” que tienen una alta demanda de humedad (Mehltreter et al. 2005 ^[9]). Asimismo, en un bosque tropical caducifolio en el norte de Morelos, los forofitos *Bursera copallifera*, *B. bipinnata* y *B. glabrifolia* presentan cortezas rugosas, no exfoliantes, ausencia de sustancias alelopáticas, con ramas de vida larga, y copas complejas, lo que favorece una alta captura de semillas anemócoras (i.e., aquellas dispersadas por el viento) de epífitas vasculares, así como su germinación (Valencia-Díaz et al. 2010 ^[16]; Vergara-Torres et al. 2010 ^[18]; Victoriano-Romero et al. 2017 ^[20]; Cortés-Anzúres et al. 2017 ^[2]). En un bosque mesófilo de montaña en Oaxaca, los forofitos de los géneros *Alnus*, *Arbutus*, *Chiranthodendron* y *Quercus* tienen cortezas rugosas y fisuradas y son de gran tamaño, lo que genera una alta diversidad de microhábitats y, consecuentemente, una alta diversidad de epífitas establecidas sobre ellos (Hernández-Pérez et al. 2018 ^[5]). En un bosque de encino del sur de Morelos, se documentó que los forofitos *Acacia farnesiana* y *Bursera copallifera* albergaban el mayor número de taxones epífitos, gracias a que presentan cortezas rugosas y copas complejas (Cortés-Anzúres et al. 2020 ^[3]). En un bosque semi-decíduo se encontró que la condición perennifolia de



los forofitos *Anacardium excelsum* y *Brosimum alicastrum* crea condiciones microambientales estables (baja tasa de evaporación y luminosidad) a lo largo del árbol, por lo que albergan una alta riqueza de especies (Einzmann et al. 2015 ^[4]). Estos estudios dan evidencia de las características intrínsecas de los forofitos preferidos que favorecen el establecimiento de una gran diversidad de especies de epífitas.

En contraparte, los forofitos limitantes, también llamados amensalistas, presentan características intrínsecas que ejercen efectos negativos sobre las epífitas, lo que sesga su distribución. Por ejemplo, en un bosque mesófilo de montaña en Chiapas, se encontró que el forofito del género *Ardisia*, limitó la distribución de las especies de epífitas. Los autores sugieren que entre las características intrínsecas limitantes que presenta ese forofito se encuentran la presencia de una corteza lisa, y una copa poco ramificada, en la que predominan las ramas verticales (Martínez-Meléndez et al. 2008 ^[8]). Así mismo, en un bosque tropical caducifolio en Morelos se documentó que los forofitos *Ipomoea murocoides*, *I. pauciflora*, *Sapium macrocarpum* y *Conzattia multiflora* presentan cortezas lisas, exfoliantes y producen alelopáticos, lo que influye negativamente en el establecimiento de las epífitas (Valencia-Díaz et al. 2010 ^[16]; Vergara-Torres et al. 2010 ^[18]). Aunado a esto, las ramas del forofito *Conzattia multiflora* presentaron una alta tasa de mortalidad, lo que impide la prevalencia de las epífitas. Además, la copa de este forofito se ramifica poco y sus ramas no se interceptan, debido a ello la captura de semillas de las epífitas fue hasta cuatro veces menor en comparación con otros forofitos de la localidad (Cortés-Anzures et al. 2017 ^[2]; Victoriano-Romero et al. 2017 ^[20]).

Del mismo modo que los forofitos afectan a las epífitas, éstas también pueden tener efectos positivos y/o negativos sobre sus hospederos. Se ha documentado un efecto positivo de las epífitas sobre los forofitos, lo que sugiere que las epífitas tienen un efecto facilitador. Uno de los beneficios que reciben los forofitos, es el amortiguamiento de las condiciones microambientales (temperatura, humedad) en el dosel (Stuntz et al. 2002 ^[15]; Stanton et al. 2014 ^[14]). Por ejemplo, en el forofito *Annona glabra* del bosque húmedo tropical en Panamá, se encontraron temperaturas más frescas y menor pérdida de agua en forma de vapor en los micrositos contiguos a las epífitas, incluso en las horas más calurosas y secas del día, en comparación con micrositos en los que no había epífitas. Entre las



epífitas que amortiguaron el microclima se encuentran la orquídea *Dimerandra emarginata*, y las bromelias *Tillandsia fasciculata* y *Vriesea sanguinolenta* (Stuntz et al. 2002 ^[15]). Así mismo, en dos sitios desérticos de Sudamérica se encontró que la presencia de epífitas del género *Tillandsia* sobre los forofitos *Eulychnia saint-pieana* y *Caesalpinia spinosa* genera condiciones más húmedas en el dosel que cuando las epífitas son removidas (Stanton et al. 2014 ^[14]). Otro beneficio que pueden obtener los forofitos de las epífitas es a través de las carpetas (conjunto de individuos de una o varias especies de epífitas cuyas raíces se encuentran interconectadas) que éstas forman. La interconexión de las raíces retiene la materia orgánica proveniente del dosel (remanentes de hojas, frutos, semillas, ramillas, flores, corteza, y artrópodos), generando lo que se conoce como “suelo suspendido” y que se caracteriza por tener un alto contenido nutrimental principalmente de fósforo y nitrógeno (Victoriano-Romero et al. 2020 ^[21]). En estos suelos suspendidos, no solo se favorece el establecimiento plantas epífitas, sino también el desarrollo de raíces apogeotrópicas (raíces adventicias que se generan de las ramas de los árboles) del forofito (Nadkarni 1981 ^[12]; Leary et al. 2004 ^[11]). En un bosque templado en Washington, se documentó que hasta el 54% de los individuos de dos especies del género *Acer* (*A. macrophyllum* y *A. circinatum*) desarrollaron raíces apogeotrópicas dentro de los suelos suspendidos (Nadkarni 1981 ^[12]). Además de que los forofitos pueden desarrollar raíces apogeotrópicas en los suelos suspendidos, también se ven favorecidas por la generación de interacciones entre esas raíces y bacterias del suelo, dando como resultado la formación de nódulos bacterianos (i.e., asociación entre las raíces y bacterias del suelo del género *Bradyrhizobium*) que favorecen la absorción de nitrógeno en la planta (Leary et al. 2004 ^[11]). El desarrollo de nódulos bacterianos en raíces apogeotrópicas ha sido registrado en los forofitos *Acacia koa* (en Hawaii) y *Alnus rubra* (en Washington) (Nadkarni 1981 ^[12]; Leary et al. 2004 ^[11]). En contraste, cuando las epífitas tienen un efecto negativo sobre los forofitos disminuyen su desempeño o los atributos asociados a este. Existen pocos registros sobre los efectos negativos que las epífitas ocasionan a los forofitos. Los trabajos al respecto denominan como “parásitas estructurales” a aquellas epífitas con una alta abundancia sobre el forofito, lo que incrementa el peso de las ramas y limita la interceptación de luz para el desarrollo de brotes de los forofitos. Además, en el caso

de los forofitos que tienen troncos fotosintéticos, la fotosíntesis se ve impedida (Montaña et al. 1997 ^[10]). No obstante, no existen datos concretos acerca de la abundancia mínima de epífitas a partir de la cual el desempeño del forofito se ve disminuido y la epífita pueda considerarse como parásito estructural. Ejemplo de los efectos negativos de las epífitas sobre el forofito proviene de un estudio experimental en un bosque tropical caducifolio en el Estado de Morelos. A través de la remoción de individuos de la epífita *T. recurvata* sobre el forofito *Bursera copallifera* se encontró que la epífita disminuye la supervivencia, el crecimiento, la generación de nuevos brotes, así como el número de inflorescencias y frutos del forofito (Vergara-Torres et al. 2024 ^[19]).

Las asociaciones entre forofitos y epífitas también se han descrito como generalistas o especialistas, de acuerdo con el número de interacciones establecidas por cada interactuante. Bajo esta idea, aquellos forofitos que poseen características intrínsecas que favorecen el establecimiento de una gran diversidad de epífitas se conocen como generalistas. De manera similar, aquellas especies de epífitas que se distribuyen en un gran número de especies de forofitos, se conocen como generalistas. Las epífitas generalistas suelen presentar diversas características morfo-fisiológicas que les permiten habitar distintos sustratos, por lo que se les encuentra en una gran cantidad de forofitos. Por el contrario, las especies de forofitos que albergan pocas especies de epífitas, así como aquellas epífitas cuya distribución se limita a un bajo número de especies de forofitos, se denominan especialistas. Los forofitos especialistas suelen presentar características particulares que favorece una alta presencia de ciertas especies de epífitas. Por su parte, las epífitas especialistas necesitan condiciones microambientales particulares para su establecimiento (e.g. presencia de micorrizas, humedad, entre otras).

En síntesis, las interacciones forofito - epífita son diversas y complejas. En un ecosistema dado, todos los efectos (positivos, negativos y neutrales) y tipos de forofitos y epífitas (generalistas y especialistas) pueden presentarse. La predominancia de ciertos efectos o tipos de interactuantes depende de la identidad tanto de las especies de forofitos como de epífitas. Aunque la interacción forofito - epífita ha sido muy estudiada, su complejidad y dinamismo aún está lejos de ser completamente comprendida.

La interacción epífita - epífita

Las epífitas al habitar el dosel del bosque no solo interactúan constantemente con sus hospederos, sino también con otras plantas epífitas. En estas interacciones, la identidad de la epífita vecina define el tipo de interacción, pudiendo ser entre individuos de distintas especies (i.e., heteroespecíficas) o entre individuos de la misma especie (i.e., intraespecíficas o conoespecíficas). La interacción epífita - epífita de ambos tipos ha recibido poca atención. A pesar de los pocos trabajos que han abordado el estudio de las interacciones epífita - epífita, se tienen evidencias de los efectos positivos de las interacciones tanto conoespecíficas como heteroespecíficas. Jian et al. (2013) ^[7] encontraron que el helecho *Asplenium antiquum* proveía de humedad e incrementaba la supervivencia del helecho *Haplopteris zosterifolia*. De igual forma, se encontró que el helecho *Phlebodium areolatum* facilita la germinación y supervivencia de las bromelias *Tillandsia kirchhoffiana*, *T. punctulata*, y *T. multicaulis* (Victoriano-Romero et al. 2023 ^[23]). Así mismo, se ha sugerido que las bromelias del género *Tillandsia* cuando son juveniles pueden fungir como nodrizas de epífitas del género *Peperomia* (Hietz y Hietz-Seifert 1995 ^[6]). Todos estos son ejemplos de interacciones heteroespecíficas entre epífitas. A nivel de la comunidad las epífitas establecen interacciones tanto heteroespecíficas como conoespecíficas. En un bosque del centro de México, se encontró que el 80% de las asociaciones heteroespecíficas del helecho *Pleopeltis acicularis* fueron



positivas. Además, el 86% de las interacciones conespecíficas de ese mismo helecho fueron facilitadoras (Victoriano-Romero y Figueroa-Castro 2024 ^[24]).

Por su parte, cuando se habla de efectos negativos en las interacciones epífita-epífita, sobresale el grupo de las bromelias, ya que son fuertes competidoras tanto conspecífica como heteroespecíficamente (Valencia-Díaz et al. 2012 ^[17]; Chaves y Rossatto 2020 ^[1]; Victoriano-Romero et al. 2020 ^[21]). Por ejemplo, Valencia-Díaz et al. (2012) ^[17] encontraron que *Tillandsia recurvata* produce sustancias alelopáticas que inhiben la germinación tanto de individuos de otras especies del género *Tillandsia*, como de la misma especie. Este mismo efecto inhibitorio sobre la germinación se ha observado en *T. punctulata*, tanto hacia sus conespecíficos como hacia otras especies de epífitas (*T. kirchhoffiana*, *T. multicaulis*) (Victoriano-Romero et al. 2023 ^[23]). Además de los efectos negativos que las bromelias tienen sobre la germinación, también

se han documentado sus efectos negativos en la supervivencia, y el crecimiento. Y, cuando son adultos reproductivos, los efectos negativos se observan tanto con individuos conespecíficos como con heteroespecíficos (no solo de otras especies de bromelias, sino también de helechos y peperomias) (Chaves y Rossatto 2020 ^[1]; Victoriano-Romero et al. 2023 ^[23]). Por otro lado, entre las interacciones epífita – epífita, sobresalen aquellas que se establecen dentro de las carpetas de epífitas. Dado que en las carpetas se da la coexistencia de varias especies con distinta abundancia, existe una gran complejidad de interacciones, entre distintos tipos de epífitas (conespecíficas y heteroespecíficas), con efectos diversos (positivos, negativos y neutrales) en un mismo espacio. En estas carpetas se ha llegado a registrar la interacción entre seis especies distintas. Dado que la formación y permanencia de las carpetas requiere mucho tiempo, el tipo de interacción entre las especies habitando en ellas puede cambiar con el paso del tiempo. Por ejemplo, algunas especies de epífitas al inicio de su establecimiento fungen como nodrizas facilitadoras para otras especies, pero conforme transcurre el tiempo e incrementan su tamaño, pueden volverse competidoras. Por ejemplo, en un bosque mesófilo de montaña, en Veracruz, se comprobó experimentalmente que las bromelias *Tillandsia multicaulis* y *T. punctulata* pueden facilitar el establecimiento del helecho *Phlebodium areolatum* sobre las carpetas de epífitas, ya que in-

crementan su porcentaje de germinación. Sin embargo, en etapa adulta esas mismas bromelias ejercen efectos negativos sobre el helecho, al disminuir su supervivencia y crecimiento (Victoriano-Romero et al. 2023 ^[23]). También de manera experimental se mostró que cuando el helecho *Phlebodium areolatum* se establecía inicialmente en la carpeta, tenía un efecto positivo, facilitador, sobre el éxito de la germinación de las mismas especies de bromelias, pero que conforme el helecho crecía, la interacción cambió, ejerciendo efectos negativos sobre la supervivencia de las bromelias. Esto demuestra que la complejidad y dinamismo de las interacciones epífita - epífita que ocurren en las carpetas de epífitas (Victoriano-Romero et al. 2023 ^[23]).

A nivel de la comunidad, la interacción epífita - epífita se da a lo largo del forofito, pero también en las carpetas de epífitas. Dependiendo del nivel de estudio, los efectos de la interacción pueden ser distintos. Cuando el análisis es entre pares de especies (interacciones heteroespecíficas), y una de ellas es un helecho, la interacción frecuentemente es positiva (Jian et al. 2013 ^[7]; Victoriano-Romero et al. 2023 ^[23]; Victoriano-Romero y Figueroa-Castro 2024 ^[24]). Sin embargo, cuando se toma en cuenta toda la comunidad completa,

las interacciones heteroespecíficas son predominantemente neutrales (55%) (Victoriano-Romero y Figueroa-Castro 2024). Por su parte, aunque las interacciones entre conoespecíficas presentan efectos positivos, ese efecto cambia cuando se trata de especies de bromelias, generando una interacción conoespecífica con efectos negativos (Valencia-Díaz et al.). 2012; Victoriano-Romero et al. 2023). En consecuencia, hay que considerar las múltiples interacciones entre las epífitas, ya que estas interacciones planta-planta influyen en la distribución heterogénea de las epífitas en el dosel. Además, se debe reconocer que las interacciones entre epífitas pueden cambiar a lo largo del tiempo, de acuerdo con las etapas del ciclo de vida de las epífitas que interactúan.



¿Por qué son importantes las interacciones que establecen las epífitas?

La alta abundancia y riqueza de las plantas epífitas en los ecosistemas naturales las vuelve elementos importantes en la diversidad biológica. Por ejemplo, son fuente de recursos alimenticios y agua, así como proveen hábitats y refugios a diversos organismos (bacterias, hongos, invertebrados, vertebrados). Así mismo, en bosques con grandes cantidades de plantas epífitas, estas pueden amortiguar las condiciones microambientales. En este sentido, la presencia de epífitas disminuye la temperatura, y mantiene un nivel de humedad más o menos estable en la copa de los árboles. Por otro lado, algunas especies funcionan como indicadores de cambios en el ambiente. Además, las epífitas intervienen en el ciclo de nutrientes de los ecosistemas por dos vías. Primero, las hojas de las epífitas retienen materiales en descomposición que son lavados y arrastrados por la lluvia hacia el suelo, con lo que los minerales contenidos en esos materiales se integran a los ciclos de nutrientes. Cuando las epífitas mueren o las ramas sobre las que se sostienen caen al suelo, su cuerpo se descompone y los nutrientes contenidos en ella se reintegran. Por su parte las carpetas de epífitas con suelos suspendidos representan un microecosistema en sí mismo. El suelo contenido

en ellas provee de recursos (humedad, nutrientes) a las propias epífitas, a los árboles hospederos e incluso al suelo de los ecosistemas. Además, en ellos están ocurriendo diversas interacciones, tanto entre la flora epífita, como con los organismos del dosel (Victoriano-Romero y Figueroa-Castro 2022 ^[22]). El papel de las carpetas con suelo suspendido es relevante para las epífitas que participan en su formación y viven en él, y para todos los organismos que interactúan con ellas y, para el funcionamiento del ecosistema (Victoriano-Romero y Figueroa-Castro 2022 ^[22]).

En general, los efectos de las interacciones de las epífitas con otras plantas (forofitos o epífitas) son dinámicos y varían de acuerdo con el estadio del ciclo de vida y la identidad de las especies interactuantes. El papel de las plantas epífitas es relevante a distintas escalas espaciales, desde el nivel de micro-hábitat (un individuo epífita) hasta el nivel ecosistémico. Por lo tanto, la pérdida o disminución en la diversidad de plantas epífitas tendría un fuerte impacto en los ecosistemas naturales. Por ello, es imperativo continuar con el estudio de la biología y ecología de las epífitas y sus interacciones con otras plantas.

Referencias

- Chaves, C. J. N., y Rossatto, D. R. (2020). Unraveling intricate interactions among atmospheric bromeliads with highly overlapping niches in seasonal systems. *Plant Biology*, 22, 243–251. <https://doi.org/10.1111/plb.13073>
- Cortés-Anzúres, B. O., Corona-López, A. M., Toledo-Hernández, V. H., Valencia-Díaz, S., y Flores-Palacios, A. (2017). Branch mortality influences phorophyte quality for vascular epiphytes. *Botany*, 95(7), 709–716. <https://doi.org/10.1139/cjb-2017-0023>
- Cortés-Anzúres, B. O., Corona-López, A. M., Damon, A., Mata-Rosas, M., y Flores-Palacios, A. (2020). Phorophyte type determines epiphyte-phorophyte network structure in a Mexican oak forest. *Flora*, 272, 151704. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2020.151704>
- Einzmann, H. J., Beyschlag, J., Hofhansl, F., Wanek, W., y Zotz, G. (2015). Host tree phenology affects vascular epiphytes at the physiological, demographic and community level. *AoB plants*, 7, plu073. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plu073>
- Hernández-Pérez, E., Solano, E., y Ríos-Gómez, R. (2018). Host affinity and vertical distribution of epiphytic orchids in a montane cloud forest in southern Mexico. *Botanical Sciences*, 96(2), 200–217. <https://doi.org/10.17129/botsci.1869>
- Hietz, P., y Hietz-Seifert, U. (1995). Intra- and interspecific relations within an epiphyte community in a Mexican humid montane forest. *Selbyana*, 16(2), 135–140. <https://journals.flvc.org/selbyana/article/view/120723>
- Jian, P. Y., Hu, F. S., Wang, C. P., Chiang, J. M., y Lin, T. C. (2013). Ecological facilitation between two epiphytes through drought mitigation in a Subtropical Rainforest. *PLoS ONE*, 8(5): e64599. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0064599>
- Martínez-Meléndez, N., Pérez-Farrera, M. A., y Flores-Palacios, A. (2008). Vertical stratification and host preference by vascular epiphytes in a Chiapas, Mexico, cloud forest. *Revista de Biología Tropical*, 56(4), 2069–2086.
- Mehltreter, K., Flores-Palacios, A., y García-Franco, J.G. (2005). Host preferences of vascular trunk epiphytes in a cloud forest of Veracruz, México. *Journal of Tropical Ecology*, 21(6): 651–660. <https://doi.org/10.1017/S0266467405002683>
- Montaña, C., Dirzo, R., y Flores, A. (1997). Structural parasitism of an epiphyte bromeliad upon *Cercidium praecox* in an intertropical semiarid ecosystem. *Biotropica*, 29, 517–521. <https://www.jstor.org/stable/2388945>
- Leary, J. J. K., Singleton, P. W., y Borthakur, D. (2004). Canopy nodulation of the endemic tree legume *Acacia koa* in the mesic forests of Hawaii. *Ecology*, 85, 3155–3157. <https://www.jstor.org/stable/3450553>
- Nadkarni, N. M. (1981). Canopy roots: Convergent evolution in rain nutrient cycles. *Science*, 214, 1023–1024. <https://doi.org/10.1126/science.214.4524.1023>
- Tremblay, R. L., Zimmerman, J. K., Lebrón, L., Bayman, P., Sastre, I., Axelrod, F., y Alers-García, J. (1998). Host specificity and low reproductive success in the rare endemic Puerto Rican orchid *Lepanthes caritensis*. *Biological Conservation*, 85(3), 297–304. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(97\)00163-8](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(97)00163-8)
- Stanton, D. E., Huallpa-Chavez J., Villegas, L., Villasanté, F., Armesto, J., Hedin, L. O., y Horn, H. (2014). Epiphytes improve host plant water use by microenvironmental modification. *Functional Ecology*, 28, 1274–1283. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12249>
- Stuntz, S., Simon U., y Zotz, G. 2002. Rainforest air-conditioning: the moderating influence of epiphytes on the microclimate in tropical tree crowns. *International Journal of Biometeorology*, 46, 53–59. <https://doi.org/10.1007/s00484-001-0117-8>
- Valencia-Díaz, S., Flores-Palacios, A., Rodríguez-López, V., Ventura-Zapata, E., y Jiménez-Aparicio, A. R. (2010). Effect of host-bark extracts on seed germination in *Tillandsia recurvata*, an epiphytic bromeliad. *Journal of Tropical Ecology*, 26(6), 571–581. <https://doi.org/10.1017/S0266467410000374>
- Valencia-Díaz, S., Flores-Palacios, A., Rodríguez-López, V., y Jiménez-Aparicio, A. R. (2012). Effects of *Tillandsia recurvata* extracts on the seed germination of *Tillandsia* spp. *Allelopathy Journal*, 29(1), 125–136.
- Vergara-Torres, C. A., Pacheco-Álvarez, M. C., & Flores-Palacios, A. (2010). Host preference and host limitation of vascular epiphytes in a tropical dry forest of central Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 26, 563–570. <https://doi.org/10.1017/S0266467410000349>
- Vergara-Torres, C. A., Valencia-Díaz, S., García-Franco, J. G., y Flores-Palacios, A. (2024). Do epiphytes affect the fitness of their phorophytes? The case of *Tillandsia recurvata* on *Bursera copallifera*. *Journal of Tropical Ecology*, 40, e13. <https://doi.org/10.1017/S0266467424000117>
- Victoriano-Romero, E., Valencia-Díaz, S., Toledo-Hernández, V. H., y Flores-Palacios, A. (2017). Dispersal limitation of *Tillandsia* species correlates with rain and host structure in a central Mexican tropical dry forest. *PLoS ONE*, 12(2), e0171614. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0171614>
- Victoriano-Romero, E., García-Franco, J. G., Mehltreter, K., Valencia-Díaz, S., Toledo-Hernández V. H., y Flores-Palacios A. (2020). Epiphyte associations and canopy soil volume: nutrient capital and factors influencing soil retention in the canopy. *Plant Biology* 22(3), 541–552. <https://doi.org/10.1111/plb.13080>
- Victoriano-Romero, E., y Figueroa-Castro D. M. (2022). ¿Suelos en los árboles? *Elementos*, 128, 65–69. <https://elementos.buap.mx/directus/storage/uploads/00000007825.pdf>
- Victoriano Romero, E., Valencia Díaz, S., García Franco, J. G., Mehltreter, K., Toledo Hernández, V. H., y Flores Palacios, A. (2023). Interactions between epiphytes during canopy soil formation: an experiment in a lower montane cloud forest of southeast Mexico. *Plant Biology*, 25(3), 468–477. <https://doi.org/10.1111/plb.13501>
- Victoriano-Romero, E., y Figueroa-Castro, D. M. (2024). Neutral plant-plant associations predominate in a community of vascular epiphytes in a cloud forest in Central Mexico. *International Journal of Plant Sciences*. <https://doi.org/10.1086/730786>