

---

# ASPECTOS RELEVANTES SOBRE LA HISTORIA NATURAL DE LAS PLANTAS HEMIEPÍFITAS ESTRANGULADORAS

JUAN CARLOS LÓPEZ-ACOSTA y RODOLFO DIRZO

---

## RESUMEN

Entre los aspectos más notables de las plantas está su diversidad de formas de vida en respuesta a la variabilidad ambiental a diferentes escalas. Una forma de vida con poca atención en el ámbito de la investigación ecológica son las plantas hemiepífitas, las que se caracterizan porque en una fase de su ciclo de vida se desarrollan sobre otra planta, denominándose hemiepífitas primarias si germinan sobre el hospedero y bajan al suelo y secundarias si germinan al suelo y posteriormente suben al hospedero. Este trabajo presenta una revisión de los aspectos más relevantes de la historia de vida del hábito hemiepífito primario, específicamente de las hemiepífitas estranguladoras, incluyendo su importancia taxonómica y estructural para muchos ecosistemas

tropicales, desde bosques montañosos hasta llanuras inundables. Si bien es conocido que estas plantas utilizan como forofito a una gama de especies arbóreas, se expone a las palmas como un forofito frecuente para el establecimiento de plantas hemiepífitas, haciendo especial énfasis en la asociación *Ficus* spp.-*Sabal* spp., como uno de los casos más representativos debido a su abundancia y amplitud de distribución geográfica. Esta asociación está favorecida por la acumulación de materia orgánica que genera un sustrato rico en nutrientes sobre las palmas. Aquí discutimos el valor de este sistema como modelo para estudiar y entender mejor la ecología evolutiva de las plantas considerando la trilogía ambiente físico-plantas-ambiente biótico.

El reino vegetal contiene, además de una gran diversidad de especies, una amplia diversidad de formas de vida (Rzedowski, 1978; Ewel y Bigelow, 1996; Dirzo y Raven, 2003). Esto es muy evidente en ecosistemas reconocidos como 'estresantes', tales como las zonas áridas y semiáridas, donde las presiones selectivas del ambiente físico han demandado una gran diversidad de respuestas morfofisiológicas de las plantas. Por ejemplo, en un estudio clásico de México (Miranda, 1955) reconoció 43 formas de vida en las zonas áridas, reconocidas por la exuberante diversidad de formas que caracterizan la fisonomía de estos ecosistemas: cactáceas arborescentes (p.ej., *Stenocereus dumortieri*), columnares (p.ej.

*Carnegiea gigantea*) globosas (p.ej. *Mammillaria* spp.), así como plantas rose-tófilas (p.ej., *Agave* spp.), numerosas especies de arbustos y hierbas, etc. En las zonas tropicales (húmedas y secas), si bien no existe un análisis comparable al de Miranda (1955), es evidente la notable diversidad de formas de vida que concurren (Figura 1): árboles, arbustos, palmas, lianas, plantas rastreras, enredaderas herbáceas, hierbas terrestres y, de manera destacada, plantas epífitas y holo-hemiepífitas (Moffett, 2000; Zotz, 2013a, b).

El hábito epífito y holo-hemiepífito está representado en una amplia diversidad taxonómica y filogenética, incluyendo al menos 73 familias alrededor del mundo (Zotz 2013a). Entre ellas destacan las familias Orchidaceae, Araceae,

Piperaceae, Cactaceae, Bromeliaceae, y Polipodiaceae para el grupo de las epífitas, así como Clusiaceae, Araliaceae y Moraceae para las hemiepífitas, entre las que la familia Moraceae y en particular el género *Ficus* sobresalen por su gran diversificación específica y su importancia estructural en los bosques tropicales.

Debido a su peculiar hábitat y su importancia taxonómica y ecológica, las plantas hemiepífitas tienen mucho que ofrecer para nuestro entendimiento de la biología vegetal tropical. No obstante, han recibido relativamente poca atención en el ámbito de la investigación ecológica, en comparación con otras formas de vida. Este artículo tiene como objetivo presentar una descripción breve de la historia natural de las plantas

---

**PALABRAS CLAVE / Hemiepifitismo / Herbivoría / Palmares / *Sabal mexicana* /**

Recibido: 24/02/2014. Modificado: 19/02/2015. Aceptado: 23/02/2015.

**Juan Carlos López-Acosta.** Doctor en Ecología y Manejo de Recursos Naturales, Instituto de Ecología, México. Profesor-Investigador, Centro de Investigaciones Tropicales (CITRO), Universidad Veracruzana, México. Dirección: Ex-hacienda Lucas Martín, Privada de Araucarias S/N. Col. Periodistas, Xalapa, Veracruz C.P. 91019, México. e-mail: carlolopez@uv.mx

**Rodolfo Dirzo.** Ph.D. en Ecología, University of Wales, RU. Profesor, Stanford University, EEUU. e-mail: rdirzo@stanford.edu

---

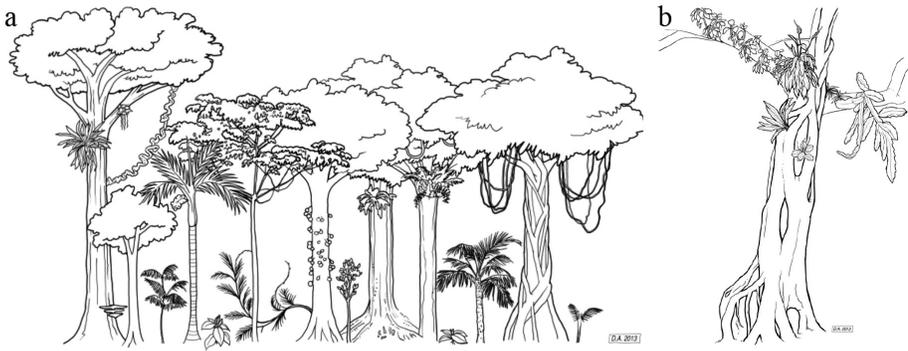


Figura 1. Esquema de una selva tropical perennifolia denotando la fisonomía compuesta por las formas de vida predominantes en dicho ecosistema (a), y esquema con detalles de las formas de vida epífita y hemiepífitas sobre un forofito típico (b).

hemiepífitas, con énfasis en las estranguladoras y algunos aspectos de las consecuencias ecológico-evolutivas del hemiepifitismo asociado al potencial cambio en el acceso a recursos a que están expuestas estas plantas durante su ontogenia (p.ej., luz, sustrato edáfico). Además, se describe sus posibles consecuencias en el despliegue de su historia de vida e interacciones con otros organismos, en particular sus herbívoros, proponiéndolas como modelo para entender las complejidades de la interacción simultánea de las plantas con su ambiente físico y biótico.

### El hábito hemiepífito

La plantas hemiepífitas pueden ser consideradas como un ejemplo del alto grado de adaptación de las especies vegetales, en relación a la explotación de recursos y colonización de los diferentes nichos disponibles en comunidades naturales como son los bosques tropicales, donde una de las presiones selectivas dominantes es la limitación lumínica (Chazdon, 1986; Ting *et al.*, 1987). Estas plantas se caracterizan por manifestar, a lo largo de su ciclo de vida, una asociación a dos sustratos de crecimiento potencialmente contrastantes: uno dependiente del forofito en donde se instalan y otra asociada a la calidad del suelo en vecindad inmediata con su hospedero.

Dependiendo del lugar donde inician su ciclo de vida, las plantas hemiepífitas han sido clasificadas como primarias y secundarias (Benzing, 1990). Las hemiepífitas secundarias se caracterizan porque posterior a su establecimiento en el suelo, ascienden el hospedero más cercano, adhiriéndose a la corteza. Algunas especies pierden completamente la conexión con el suelo (Putz y Holbrook, 1986), desarrollándose como plantas epífitas en el sentido estricto durante su fase adulta. Las plantas

hemiepífitas secundarias se encuentran representadas principalmente por especies de la familia Araceae, presentándose en 500 especies de las 3170 comprendidas en esta familia, siendo los géneros más representativos *Anthurium* y *Philodendron* (Zotz 2013a). También podemos encontrar el hábito de hemiepífitas secundaria en otras familias como Marcegraviaceae y Cyclanthaceae (Putz y Holbrook, 1986).

Las plantas hemiepífitas de hábito primario son el grupo más característico. Éstas germinan y se establecen sobre algún forofito, usualmente árboles o palmas de gran envergadura, aunque cualquier sustrato que les confiera suficiente humedad para su germinación y alguna acumulación de materia orgánica pueden servir como hospedero (Corner, 1958; Leighton y Leighton, 1983; Laman, 1995). No es raro, por ejemplo, verlas estableciéndose incluso sobre construcciones, ruinas, o monumentos históricos (Singh *et al.*, 2010). Una vez establecidas empiezan a desarrollar su sistema radicular a partir de raíces descendentes que crecen geotrópicamente hasta que finalmente se fijan en el suelo.

Entre las hemiepífitas primarias, encontramos un grupo muy particular llamando comúnmente plantas ‘estranguladoras’ o ‘matapalos’. Estas tienen la característica de envolver con su sistema radicular a sus hospederos, causándoles un drástico cambio fisonómico, con un efecto de estrangulamiento, siendo este cambio en la estructura del hospedero lo que motivó las primeras descripciones de esta particular forma de vida (ver Bessey, 1908; Dobzhansky y Murça-Pires, 1954).

En la fase inicial del ciclo de vida de los árboles estranguladores, las semillas deben ser depositadas sobre los forofitos por agentes dispersores bióticos, comúnmente mamíferos y aves (para una revisión ver Shanahan *et al.*, 2001). En esta etapa, las semillas pueden

ser depredadas por hormigas (Kaufmann *et al.*, 1991; Laman, 1996) o caer en sitios no favorables para su germinación o desarrollo. Durante las fases de germinación y establecimiento ocurre un pulso de mortalidad considerable, pero al parecer no existen estudios demográficos detallados sobre algún miembro de este grupo de las hemiepífitas estranguladoras.

Para que las semillas germinen es necesario que los árboles hospederos (Figura 2a) tengan espacios donde se acumule la materia orgánica y tengan alta retención de humedad, además de un acceso constante de luz que facilite su establecimiento (Ramírez, 1976, 1977; Putz y Holbrook, 1989; Laman, 1995a; Swagel *et al.*, 1997). En general se ha descrito una gama de factores involucrados en el establecimiento de las plantas hemiepífitas sobre los forofitos: el ensamblaje de dispersores que frecuentan los árboles hospederos, la altura de deposición de las semillas en el dosel, arquitectura y tipo de corteza del hospedero, así como la calidad del sustrato acumulado y su acceso a luz (Todzida, 1986; Michaloud y Michaloud-Pelletier, 1987; Daniels y Lawton, 1991; Laman, 1995; Patel, 1996; Athreya, 1999), siendo fisuras de la corteza, bases de las ramas o axilas foliares en las palmas micrositios comunes para el establecimiento de estas plantas (Corner, 1958; Leighton y Leighton, 1983; Putz y Holbrook, 1989; Fischer, 1995; Correia *et al.* 2012).

Cuando las condiciones para germinación y establecimiento son adecuadas, la plántula se desarrolla rápidamente, teniendo como prioridad crecer y afianzarse al hospedero. Para esto desarrollan raíces con las cuales ‘abrazan’ horizontalmente al hospedero; posteriormente, a medida que la planta logra adherirse vigorosamente al tronco, algunas de sus raíces alcanzan el sustrato edáfico que existe alrededor del forofito (Figura 2b). Una vez logrado el contacto con el suelo, las raíces originales de toda la parte aérea se van engrosando, y tal sistema estructural de raíces y tallos finalmente se anastomosa envolviendo al forofito. Con frecuencia las plantas estranguladoras, ya establecidas, desarrollan raíces aéreas descendentes no adheridas al hospedero, las cuales al llegar al suelo se lignifican y sirven como soporte estructural adicional, resultando en una transformación fisonómica dramática del forofito (Figura 2c).

El particular efecto de ‘asfixia’ sobre el hospedero probablemente no es causado por el estrangulamiento *per se*, sino por la combinación de una serie de factores tales como la disminución de luz en el dosel, el uso competitivo de recursos en el suelo y el efecto físico de la carga estructural adicional. El impacto que

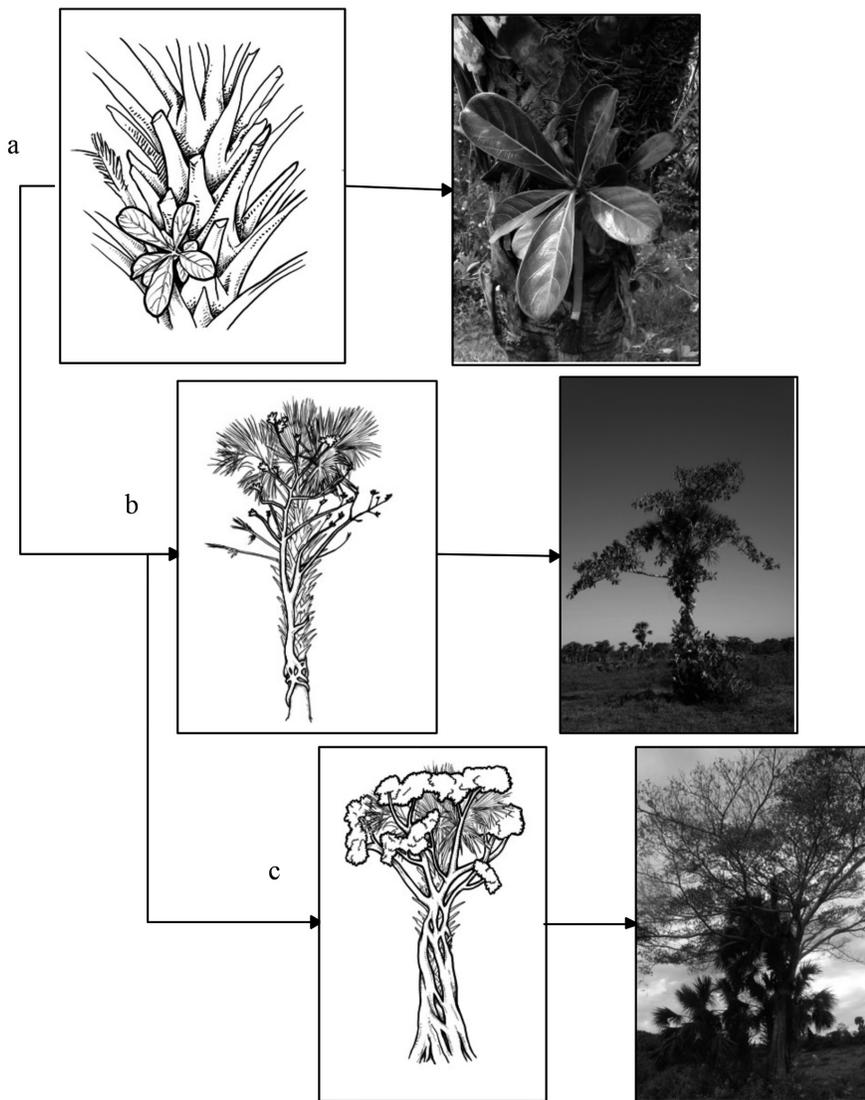


Figura 2. Fases contrastantes durante el desarrollo de las plantas hemiepipfitas primarias estranguladoras. a: Fase epifita: la semilla germinan sobre forofitos que proveen acumulaciones de materia orgánica y humedad; durante esta fase las plantas establecidas empiezan su desarrollo como plántulas y juveniles. b: Fase anclada: el desarrollo radicular de las plantas alcanza el suelo empezando a tomar nutrientes de este. c: Fase independiente, las raíces se anastomosan y pierden la dependencia estructural del forofito, envolviéndolo y transformándolo estructuralmente.

van teniendo en el tiempo los árboles estranguladores sobre su hospedero y sus parámetros demográficos no han sido estudiados. Por ejemplo, no existen estudios que cuantifiquen en qué medida la colonización por estranguladores limita la frecuencia y/o intensidad de los eventos reproductivos de los forofitos, y por consecuencia cómo esto altera sus parámetros demográficos, además de los posibles impactos sobre el desempeño vegetativo y la longevidad de los propios forofitos.

### Importancia taxonómica y fisonómica del hemiepipfitismo

El hábito hemiepipfito es un componente característico del dosel en

las zonas pantropicales (Prósperi *et al.*, 2001). Las plantas con este hábito se distribuyen desde el nivel del mar hasta los 2500msnm (Williams-Linera y Lawton, 1995). Además se reconoce que el hábito hemiepipfito ha evolucionado independientemente en varias ocasiones en distintos linajes (Putz y Holbrook, 1986).

Las hemiepipfitas secundarias han sido registradas en 649 especies en tres familias y 21 géneros (Williams-Linera y Lawton 1995). Por su parte, el hábito hemiepipfito primario tiene alrededor de 850 especies comprendidas en 32 familias, siendo: Moraceae, Clusiaceae, Araliaceae y Melastomataceae las más representativas (Figura 3; Prósperi *et al.*, 2001).

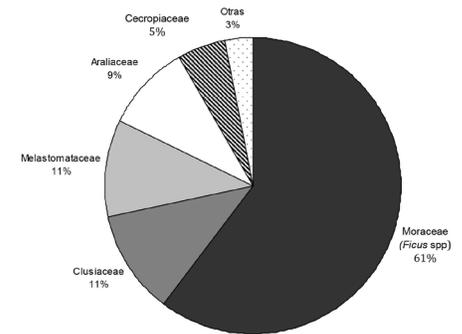


Figura 3. Familias más representativas por número de especies de hemiepipfitas primarias. Se destaca la importancia del género *Ficus* (Moraceae) como un representante importante de esta forma de vida (modificado de Prósperi *et al.*, 2001).

La familia Moraceae es el linaje con el mayor número de especies hemiepipfitas primarias, ya que por sí sola contiene casi el 60% de todas las especies conocidas con este hábito. Dentro de esta familia, el grupo que aglutina a la mayor parte de las plantas hemiepipfitas primarias es el género *Ficus*, el cual de las 830 especies registradas presenta 386 especies hemiepipfitas, especialmente de hábito estrangulador (Putz y Hoolbrok 1986; Berg 1989; Zotz 2013a,b).

A nivel fisonómico-estructural, las plantas hemiepipfitas son un componente característico de muchos ecosistemas pantropicales, aunque también pueden presentarse en bosques templados, como en Nueva Zelanda (p.ej., *Metrosideros*; Myrtaceae; Dawson, 1966, 1967). El hábito hemiepipfito tiene una alta representación en Asia como consecuencia de ubicarse ahí el centro de diversificación del género *Ficus* (Corner, 1958, 1967).

Las plantas hemiepipfitas primarias junto con las lianas (que también dependen y afectan algún forofito), pueden representar entre el 20 y 25% de la flora vascular de las selvas húmedas (Gentry y Dowson, 1987; Gentry, 1991). En estos ecosistemas, del 10 al 20% del dosel se encuentra colonizado por un árbol estrangulador o alguna otra especie hemiepipfito (Putz y Holbrook 1986; Prósperi *et al.*, 2001). Por ejemplo, se ha registrado que colonizan el 46% de los árboles con DAP >10cm en la Estación La Selva en Costa Rica (Clark y Clark 1990). Asimismo, en ambientes tropicales de altura como el bosque de niebla de la cordillera de Tilarán, Costa Rica (1400msnm), el dosel está dominado por plantas hemiepipfitas primarias facultativas tales como *Clusia alata* y *Didymopanax pittieri* (Putz, 1983).

La preponderancia de estas plantas es evidente en numerosas

floras y flóruas, como lo indican los ejemplos que a continuación se señalan. En un sitio muy bien estudiado desde el punto de vista florístico, como lo es la isla de Barro Colorado, Panamá, se ha documentado la presencia de alrededor de 20 especies de hemiepífitas primarias (Croat, 1978), las cuales ocupan cerca del 10% del dosel, llegando a tener densidades de 11,1 individuos/ha; de ellas el 66,7% pertenecen al género *Ficus* (Todzida, 1986).

En la selva de Los Tuxtlas, el área de selva alta mejor estudiada desde el punto de vista florístico y ecológico de México, se han registrado 21 especies de hemiepífitas primarias, representando el 5,6% de las especies leñosas de la región. Asimismo, en esta zona los árboles estranguladores del género *Ficus* son un componente importante, representado por nueve especies, que aumenta su densidad en las zonas de vegetación ribereña. La presencia del género *Ficus* (terrestres y hemiepífitos) como árboles remanentes de la deforestación juega un papel importante en la dinámica de la regeneración de esta selva (Guevara y Laborde, 1993; Hietz-Seifert *et al.*, 1996) y de otros ecosistemas tropicales (López y Dirzo, 2007; Aguirre *et al.*, 2010).

En el sureste de Venezuela, Putz (1983) encontró que el 13% de los árboles con DAP >10cm, presentan asociación con alguna especie hemiepífitas principalmente de los géneros *Clusia* y *Ficus*. En África, las plantas hemiepífitas, y en especial las estranguladoras, son representativas en el paisaje. Por ejemplo, en Zimbabue, el 12,6% de árboles son colonizados por *Ficus* hemiepífitos (Guy, 1977), mientras que en Costa de Marfil Michaloud y Michaloud-Pelletier (1987) encontraron que el 20,6% de las 160 especies de árboles registrados a lo largo de un transecto de 7km estaba colonizado por alguna especie hemiepífitas del género *Ficus*.

Además de las comunidades forestales con claro predominio de árboles, las plantas hemiepífitas, y sobre todo las hemiepífitas estranguladoras, son comunes en muchos palmares neotropicales y sabanas. En los llanos de Venezuela existe una estrecha relación entre la palma *Copernicia tectorum* y varias especies de *Ficus* hemiepífitos. Putz y Holbrook (1986) han señalado que en una hectárea de esa zona el 40% de las 350 palmas censadas estaba colonizada por una hemiepífitas estranguladora. Asimismo, en la zona del Pantanal, Brasil, se encontró que en las axilas de la palma *Attalea phalerata* se almacena un diverso banco de semillas (75 spp.) siendo plantas del género *Ficus*,

específicamente *F. pertusa*, uno de los componentes más frecuentes en dichos bancos (Correã *et al.*, 2012). Estas especies son igualmente encontradas a lo largo del Chaco Paraguayo y Boliviano (Pott *et al.*, 2011). En la planicie costera del Golfo de México, en un palmar de *Sabal mexicana* Mart., en 0,1ha se encontraron 127 palmas de las cuales el 46% de ellas presentaban asociación con alguna hemiepífitas estranguladora del género *Ficus* (López y Dirzo, 2006).

### Hemiepífitas y la heterogeneidad ambiental

La gran representación ecogeográfica del hábito hemiepífito tanto a nivel taxonómico como a nivel de la estructura de la comunidad, apunta a que esta forma de vida es altamente exitosa en sistemas tropicales. Existen algunas ventajas inherentes a esta forma de vida que encuadran con algunas exigencias ambientales básicas de estos ecosistemas. Por ejemplo, las hemiepífitas primarias alcanzan el dosel rápidamente, exponiéndose a un nivel de irradiación mayor que las plantas terrestres típicas. Además, logran una conexión con el suelo relativamente rápido, reduciendo así el estrés hídrico asociado al hábito holoepífito (Benzing, 1990; Williams-Linera y Lawton, 1995). Esta estrategia es favorable sobre todo en selvas tropicales húmedas y ombrófilas, donde el recurso lumínico en el sotobosque típicamente es muy limitante, del orden del 1 al 10% de la luminosidad incidente sobre el dosel (Chazdon, 1986; Field y Mooney, 1986; Rich *et al.*, 1992). Por otro lado, al desarrollarse en el dosel, las plantas hemiepífitas, evitan varios factores estresantes propios del hábito terrestre de muchas selvas tropicales, tales como inundaciones, daño por fuego y ataque por depredadores y patógenos que

prolifera en el suelo (Putz y Holbrook, 1986; Williams-Linera y Lawton, 1995).

No obstante las ventajas que conlleva desarrollar un hábito hemiepífito en ecosistemas tropicales, éste plantea una restricción importante, ya que la calidad y la cantidad del sustrato acumulado sobre los forofitos puede ser limitada en comparación a lo ofrecido por el sustrato edáfico del suelo *per se* (Benzing, 1987; 1990). Sin embargo, las plantas hemiepífitas durante su fase dependiente del hospedero no parecen sufrir de deficiencia, en nutrientes en comparación con su fase terrestre (Putz y Holbrook, 1986, 1989; Field *et al.*, 1996; Wanek *et al.*, 2002; Schmidt y Tracey, 2006).

En lo referente a la calidad del sustrato sobre los forofitos, se ha encontrado que, por ejemplo, en bosques nublados el humus epífito es comparable al horizonte orgánico del suelo terrestre (Nadkarni, 1981, 1984); incluso, en elementos como C y N las concentraciones pueden ser mayores en el sustrato acumulado en el dosel (Nadkarni *et al.*, 2002).

El contraste en la calidad del sustrato entre el dosel y el suelo, puede ser aun más drástico dependiendo de la especie de forofito y del ambiente donde éste se desarrolle (Tabla I). Por ejemplo, Putz y Holbrook (1989) compararon la calidad del suelo en los llanos de Venezuela con el material acumulado en la base de la hojas de la palma *Copernicia tectorum* que, como se ha señalado, es hospedero común de plantas hemiepífitas. Dichos autores encontraron diferencias importantes entre ambos ambientes, siendo el sustrato acumulado en las palmas menor en pH, cinco veces mayor en C orgánico, tres veces mayor en N, así como diferencias significativas en Mg y K (Tabla I). Por consiguiente, estas diferencias en el ambiente/sustrato se vieron reflejadas en la calidad del follaje entre

TABLA I  
CALIDAD 'EDÁFICA' DEL SUSTRATO EPÍFITO  
(MEDIA Y DESVIACIÓN ESTÁNDAR)  
COMPARANDO CON EL SUELO EN DOS SITIOS  
NEOTROPICALES DOMINADOS POR PALMARES

	Llanos de Venezuela (Putz y Holbrook 1989)		Planicie Costera del Golfo de México (López 2006)	
	Sustrato Aéreo	Suelo	Sustrato Aéreo	Suelo
pH	4.28 (0.0072)	4.82 (0.064)	6.24 (0.95)	3.84 (0.28)
%C	14 (0.89)	2.9 (0.32)	43.42 (7.99)	1.08 (0.59)
%N	0.78 (0.036)	0.269 (0.02)	1.39 (0.25)	0.14 (0.05)
Mg (meq/100 g)	4.34 (0.493)	2.97 (0.156)	4.71 (1.3)	2.36 (1.04)
K (meq/100 g)	3.03 (0.249)	0.51 (0.062)	1.65 (1.01)	1.09 (1.4)

Datos tomados de Putz y Holbrook (1984) corresponden a 10 muestras de palmas y 10 núcleos de suelo. Los datos de López (2006) se originan de 20 muestras de cada estrato, para ambos casos las diferencias para cada elemento son estadísticamente significativas (p<0,05).

las plantas de fase epífita y terrestre, presentado concentraciones estadísticamente mayores de nutrientes en plantas de hábito epífita (Putz y Holbrook, 1989). Asimismo, en los palmares de *Sabal* en la planicie costera del Golfo de México se ha encontrado un marcado contraste en la calidad del sustrato epífita y terrestre en el que se desarrolla la hemiepífita *Ficus* spp. (Tabla I). En este sitio se encontró consistentemente que el pH es 1,6 veces mayor en el sustrato epífita y una mayor concentración de C orgánico (por un factor de 40 veces), N (9,9×), Mg (1,9×) y K (1,5×). Estos contrastes en la oferta de recursos entre el sustrato disponible en el forofito y en el suelo sugieren que algunas palmas, como las pertenecientes a los géneros *Copernicia* y *Sabal*, poseen características que favorecen la deposición de materia orgánica y la concentración de los nutrientes en ella. Por lo tanto, son forofitos que ofrecen una gran ventaja potencial para las plantas hemiepífitas que logren arribar y establecerse.

### La interfase palma-hemiepífitas estranguladoras

Las palmas presentan peculiaridades arquitectónicas que promueven la deposición y acumulación de materia orgánica, y las hacen un forofito con gran potencial de ser colonizado por plantas hemiepífitas en ambientes donde ambas formas de vida coexisten. Por ejemplo, géneros como *Borassus*, *Brahea*, *Caryota*, *Copernicia*, *Phoenix*, *Rhaphis*, *Sabal*, *Syagrus*, *Trachycarpus* y *Washingtonia* poseen características como: tronco aéreo y alargado con las bases de las hojas persistentes y pecíolos acanalados. Estas estructuras funcionan como ‘trampa’ de polvo, materia orgánica y semillas, y esos géneros son los más reconocidos como hospederos de plantas hemiepífitas primarias y holoepífitas (Davis, 1970; Putz y Hoolbrook, 1989; Fischer y Araujo, 1995; Williams-Linera y Lawton, 1995; López y Dirzo, 2007; Correâ *et al.*, 2012). Además, estos micrositos poseen potenciales hídricos mayores en comparación al sustrato edáfico (Swagel *et al.*, 1997) favoreciendo el desarrollo de estas plantas.

No obstante, existen especies de palmas de gran altura en los géneros *Acrocomia*, *Attalea*, *Livistona* ó *Roystonea*, cuyas reminiscencias foliares no son persistentes, pero son comúnmente colonizadas por hemiepífitas (Davis, 1970). Esta asociación es seguramente posibilitada por la forma de ‘penacho’ de la sección apical de la palma, que favorece la acumulación de sustrato y semillas de hemiepífitas (Correâ *et al.*, 2012).

Fisonómicamente se han distinguido dos tipos diferentes de palmares; los integrados por especies con hojas pinatífidas (e.j. *Attalea* spp., *Acrocomia* spp.) y los palmares de hojas en forma de abanico (e.j. *Copernicia* spp., *Sabal* spp., *Washingtonia* spp.). Palmas de hoja de abanico son muy comunes en las llanuras inundables de Venezuela (Sachs 1879; Putz y Hoolbrook, 1989), donde son denominadas ‘palmas llaneras’ (*Copernicia tectorum*) y son comúnmente colonizadas por plantas hemiepífitas estranguladoras: *Ficus palmicida* y *F. prinoides*. Esa asociación palma-estrangulador se encuentra presente en este sistema que presenta un constante fuego, que es el configurador principal del sitio. El impacto del fuego sobre la asociación depende de su intensidad y del desarrollo de la planta hemiepífita (Vareschi, 1962).

Otro representante de los palmares de hojas en forma de abanico es el género *Sabal*, el cual puede formar asociaciones vegetales primarias (Pennington y Sarukhán, 1998). Este género de palmas cuenta con alrededor de 15 especies y se distribuye en el sureste de EEUU y noreste de México, hasta varias islas del Caribe, Panamá y el norte de sudamérica (Zona, 1990). Las palmas del género *Sabal* han sido reportadas como plantas colonizadas por árboles estranguladores de *Ficus*. Por ejemplo, se ha reportado plantas estranguladoras de *F. aurea* sobre *S. palmetto* en Florida y Las Bahamas (Swagel *et al.*, 1997), e incluso se ha encontrado colonización de un hemiepífita estrangulador originario de Malasia (*F. microcarpa*) sobre especies de *Sabal* en Florida (Langeland y Burks, 1998).

En México, la asociación forofito-hemiepífita que protagonizan el género *Sabal* y los árboles estranguladores de *Ficus* se presenta a lo largo

de su distribución (Figura 4), caracterizada por una mayor concentración de plantas en las vertientes costeras tanto del Pacífico como del Golfo de México y la península de Yucatán (Pennington y Sarukhán 1998). El ambiente edáfico donde se desarrollan las palmas de *S. mexicana* corresponde, en general, a suelos pobres y poco drenados. Sin embargo, dada su distribución geográfica, esta palma puede enfrentar una amplia gama de condiciones edáficas, desarrollándose en sitios de suelo con drenajes lentos y moderados, hasta en ambientes de drenaje nulo, como en algunos pantanos en Tabasco.

Uno de los sitios donde se ha referido a los palmares de *Sabal* como una asociación vegetal importante está ubicado en la planicie costera del centro de Veracruz, México, dentro de una franja que se extiende desde el norte del río Papaloapan hasta el Puerto de Veracruz (Pennington y Sarukhán, 1998). Esta zona está conformada principalmente por tierras bajas de suelos arenosos e inundables, y está dominada fisonómica y estructuralmente por *S. mexicana* y árboles hemiepífitos del género *Ficus* (López y Dirzo, 2007). En esta zona se ha encontrado que no solo las palmas representan un reservorio de sustrato de buena calidad (López, 2006), sino que además se ha visto que acumulan grandes cantidades de sustrato, llegando a tener hasta 14kg de sustrato por palma (López, 2006). Esta cantidad de sustrato es suficiente para el establecimiento y desarrollo, hasta la etapa de brinzal, de otras especies no hemiepífitas leñosas, como *Tabebuia rosea* y *Acacia cornigera*, las cuales se vuelven epífitas accidentales y efímeras.

Esta heterogeneidad y potencial contraste en el acceso a calidad y cantidad de sustrato supone un sistema de estudio desde varias perspectivas,

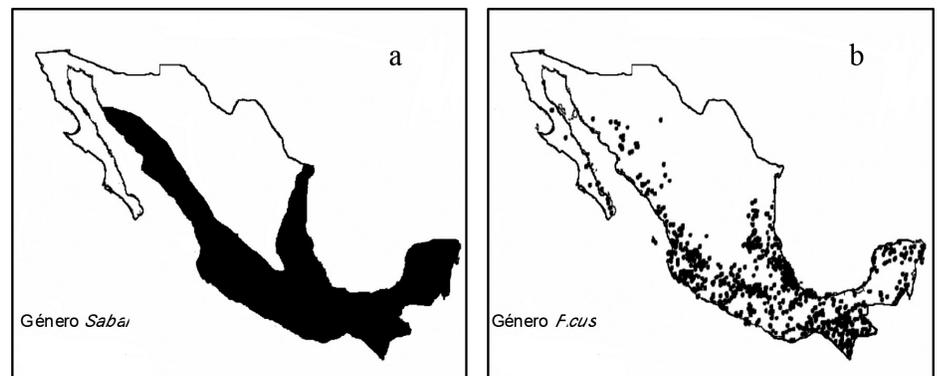


Figura 4.- Distribución en México del género *Sabal* (a; Zona 1990) y del género *Ficus* (b; Serrato *et al.*, 2004). Nótese la superposición geográfica de estos dos géneros, los cuales comúnmente se asocian como forofito-hemiepífita.

siendo especialmente atractivo el impacto de la heterogeneidad edáfica sobre los atributos de historia de vida de las plantas hemiepipítas. En esta asociación las plantas hemiepipítas de *Ficus* pueden enfrentarse a varios escenarios de heterogeneidad edáfica asociado a su propia ontogenia, y plantea el desafío ecológico para las plantas de lidiar con un cambio de ambiente edáfico de la fase epífita a la fase terrestre.

Todas estas características hacen de la asociación *Ficus-Sabal* un sistema ideal para el desarrollo de investigación en plasticidad fenotípica de las plantas asociadas a diferentes ambientes edáficos a nivel intraindividual (entre fases ontogénicas) e intraespecífico (entre ambientes) dando oportunidad de indagar su repercusión sobre sus interacciones biológicas con animales y las consecuencias en las características poblacionales de las plantas y de las comunidades.

### Plantas hemiepipítas y la trílogía ambiente físico-planta-herbívoros

El estudio de la ecología evolutiva de plantas ha seguido la tradición de analizar los factores del ambiente físico o biótico por separado. Sin embargo, cada vez es más evidente que lo pertinente es analizar la ecología evolutiva de las plantas considerando la trílogía ambiente físico-plantas-ambiente biótico. El ambiente físico constituye un escenario ecológico para las plantas que determina muchos de sus rasgos ecofisiológicos básicos (como tasa de crecimiento, fenología), pero cada vez es más evidente que tales rasgos deben a su vez amoldarse a las presiones que la actividad de los animales impone en sus diferentes funciones, tanto mutualistas como antagonistas.

Que las plantas enfrenten ambientes de crecimiento contrastantes durante su ontogenia y que éstas tengan capacidad de acoplamiento a nuevos estímulos ambientales (acceso a nutrientes), involucra que las plantas desplieguen plasticidad fenotípica, como un mecanismo que les permite modificar su desarrollo y la expresión de algunos de sus caracteres como respuesta al ambiente (Sultan, 1987; Stearns, 1989). Así, las plantas modifican, como parte de estos ajustes, atributos tanto de crecimiento como defensivos.

Tal como se ha señalado, el crecimiento de las plantas hemiepipítas evidencia un cambio en el acceso a nutrientes, los cuales son referidos como moduladores de las estrategias de crecimiento y de defensa de las plantas (Bryant *et al.*, 1983; Coley *et al.*, 1985; Stamp, 2003; Wise y Warren, 2005). Por

lo tanto, dada la heterogeneidad de los ambientes afrontados a lo largo de su desarrollo ontogénico, se esperaría que las plantas hemiepipítas tuvieran la capacidad de modular, a través de su ontogenia, su crecimiento y defensa en sustratos de crecimiento contrastantes. Este tipo de relaciones ambiente-estrategias de crecimiento y consecuente inversión en recursos para lidiar con el ambiente biótico (herbívoros) se ha estudiado a nivel interespecífico (Coley *et al.*, 1985) bajo la hipótesis de disponibilidad de recursos-crecimiento, y a nivel intraespecífico en diferentes ambientes con la hipótesis de la relación C-N (Bryant *et al.*, 1983). Ambas predicen que las plantas adaptadas a ambientes con alta disponibilidad de recursos crecen más rápidamente e invierten menos en defensa.

En contraste, la heterogeneidad ambiental (sustrato edáfico de diferente calidad) que afronta un mismo individuo (en este caso la planta hemiepipífita) en su trayectoria ontogenética (fase epífita en sustrato rico en nutrientes vs fase anclada en suelo menos rico), corresponde al nivel más basal de estudio de la dinámica planta-recursos-defensa: el intraindividual. Por lo tanto las plantas hemiepipítas representan un modelo ideal para el estudio de estas interacciones planta-ambiente físico-ambiente biótico, aspecto comparativamente poco explorado en la ecología evolutiva de las plantas (López, 2006).

A pesar de las particularidades del sistema descrito, la capacidad de respuesta de las plantas hemiepipítas, aquellas pueden ser potencialmente extrapolables a plantas que cambien su acceso de recursos durante su ontogenia, y tengan la capacidad plástica de modular su crecimiento y defensa. Lo anterior incluye un gran número de ambientes y en taxa diferentes, y su exploración en términos de heterogeneidad ambiental es sin duda una contribución al entendimiento de cómo las plantas lidian con el ambiente, dando un elemento más para entender la compleja dinámica ecológica de los sistemas tropicales.

### AGRADECIMIENTOS

El desarrollo final de este manuscrito fue realizado con el apoyo PROMEP clave 604 otorgado a Juan Carlos López Acosta. Las ilustraciones son obra de Daniel Acosta.

### REFERENCIAS

Aguirre A, Guevara R, García M, López JC (2010) Fate of epiphytes on phorophytes with different architectural characteristics along the perturbation gradient of *Sabal*

*mexicana* forests in Veracruz, Mexico. *J. Veg. Sci.* 21: 6-15.

Athreya VR (1999). Light or presence of host trees: Which is more important for the strangler fig? *J. Trop. Ecol.* 15: 589-603.

Benzing DH (1987) Vascular epiphytism: taxonomic participation and adaptive diversity. *Miss. Bot. Gard. Annu. Rep.* 74: 183-204.

Benzing DH (1990) *Vascular Epiphytes. General Biology and Related Biota.* Cambridge University Press. Cambridge, RU. 354 pp.

Berg CC (1989) Classification and distribution of *Ficus*. *Experientia* 45: 605-611.

Bessey EA (1908) The Florida strangling figs. *Miss. Bot. Gard. Annu. Rep.* 19: 25-33.

Bryant JP, Chapin IIFS, Klein DR (1983) Carbon/nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory. *Oikos* 40: 357-368.

Chazdon R (1986) Light variation and carbon gain in rain forest understory palms. *J. Ecol.* 74: 995-1012.

Clark DB, Clark DA (1990) Distribution and effects on tree growth of lianas and woody hemiepiphytes in a Costa Rican tropical wet forest. *J. Trop. Ecol.* 6: 321-331.

Coley PD, Bryant JP, Chapin IIFS (1985) Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* 230: 895-899.

Corner EJJ (1958) An introduction to the distribution of *Ficus*. *Reinwardtia* 4: 325-355.

Corner EJ (1967) *Ficus* in the Solomon Island and its bearing on the post-Jurassic history of Melanesia. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond.* 783: 23-159.

Correia CE, Fischer E, Flavio AM (2012) Seed banks on *Attalea phalerata* (Arecaceae) stems in the Pantanal wetland, Brazil. *Ann. Bot.* 109: 729-734.

Croat TB (1978) *Flora of Barro Colorado Island.* Stanford University Press. Stanford, CA, EEUU. 956 pp.

Daniels JD, Lawton RO (1991) Habitat and host preferences of *Ficus crassiuscula*: a neotropical strangling fig of the lower-montane rain forest. *J. Ecol.* 79: 129-142.

Davis TA (1970) Epiphytes that strangulate palms. *Principes* 14: 10-25.

Dawson JW (1966) Vegetative features of *Griselinia lucida* - A New Zealand shrub epiphyte. *Tuatara* 14: 121-129.

Dawson JW (1967) A growth habit comparison of *Metrosideros* and *Ficus*. *Tuatara* 15: 16-24.

Dirzo R, Raven P (2003) Global state of biodiversity and loss. *Annu. Rev. Environ. Resour.* 28: 137-167.

Dobzhansky T, Murça-Pires BJ (1967) Strangler trees. En *Plant life.* Scientific American. Nueva York, EEUU. pp. 131-136.

Ewel J, Bigelow J, Seth W (1996) Plant life-forms and tropical ecosystem functioning. En *Biodiversity and Ecosystem Processes in Tropical Forests.* Springer. Berlin, Alemania. pp. 101-126.

Field TS, Lawton RO, Dawson TE (1996) Comparative nutrient relations in canopy-rooted and ground-rooted *Didymopanax pittieri* hemiepiphytes in a windexposed tropical montane forest. *Biotropica* 28: 774-776.

Field C, Mooney HA (1986) The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants. En Givnish T (Ed.) *On the Economy of Plant Form and Function.* Cambridge University Press. London, RU. pp. 25-55.

- Fischer E, Araujo AC (1995) Spatial organization of a bromeliad community in the Atlantic rainforest, south-eastern Brazil. *J. Trop. Ecol.* 11: 559-567.
- Gentry A (1991) The distribution and evolution of climbing plants. En Putz FE, Mooney HA (Eds) *The Biology of Vines*. Cambridge University Press. Cambridge, RU. pp. 3-50.
- Gentry A, Dodson C (1987) Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes. *Miss. Bot. Gard. Annu. Rep.* 74: 205-233.
- Guevara S, Laborde J (1993) Monitoring seed dispersal at isolated standing trees in tropical pastures: Consequences for local species availability. *Vegetatio* 8: 319-338.
- Guy PR (1977) Notes on the host species of epiphytic figs (*Ficus* spp.) on the flood plain of the Mana pools game reserve. *Rhodesia Kirikia* 10: 559-562.
- Hietz-Seifert U, Hietz P, Guevara S (1996) Epiphyte vegetation and diversity on remnant trees after forest clearance in southern Veracruz, Mexico. *Biol. Conserv.* 75: 103-111. Kaufmann S, McKey DB, Hossaert-McKey M, Horwitz C (1991) Adaptions for a two-phase seed dispersal system involving vertebrates and ants in a hemiepiphytic fig (*Ficus microcarpa*: Moraceae). *Am. J. Bot.* 79: 1-977.
- Laman TG (1995) *Ficus stupenda* germination and seedling establishment in a Bornean rain forest canopy. *Ecology* 76: 2617-2626.
- Laman TG (1995a) The ecology of strangler fig seedling establishment. *Selbyana* 16: 223-229.
- Laman TG (1996) The impact of seed harvesting ants (*Pheidole* sp. nov.) on *Ficus* establishment in the canopy. *Biotropica* 28: 777-781.
- Langeland KA, Burks KC (1998) *Identification and Biology of Non-Native Plants in Florida's Natural Areas*. University of Florida. Gainesville, FL, EEUU. 165 pp.
- Leighton M, Leighton DR (1983) Vertebrate responses of fruiting seasonality within a Bornean rain forest. En Sutton SL, Whitmore TC, Chadwick AC (Eds.) *Tropical Rain Forest: Ecology and Management*. Blackwell. Oxford, RU. pp. 181-196.
- López JC (2006) Variación ontogénica en la estrategia de defensas anti-herbívoro en plantas hemiepífitas: un estudio con *Ficus obtusifolia* en un palmar biodiverso y amenazado. Tesis. Instituto de Ecología. México.
- López JC, Dirzo R (2007) Floristic diversity of sabal palmetto woodland: an endemic and endangered vegetation type from Mexico. *Biodiv. Conserv.* 16: 807-826.
- Michaloud G, Michaloud PS (1987) *Ficus* hemiepiphytes (Moraceae) et arbres supports. *Biotropica* 19: 125-136.
- Miranda F (1955) Formas de vida vegetales y el problema de la delimitación de las zonas áridas de México. En *Mesas Redondas sobre Problemas de las Zonas Áridas de México*. Instituto Mexicano Recursos Naturales Renovables. México. pp. 85-109.
- Moffett MW (2000) What's "Up"? A critical look at the basic terms of canopy biology. *Biotropica* 32: 569-596.
- Nadkarni MN, Schaefer D, Matelson TJ, Solano R (2002) Comparison of arboreal and terrestrial soil characteristics in a lower montane forest, in Monteverde, Costa Rica. *Pedobiologia* 46: 24-33.
- Nadkarni NM (1981) Canopy roots: convergent evolution in rainforest nutrient cycles. *Science* 213: 1024-1025.
- Nadkarni NM (1984) The biomass and nutrient capital of epiphytes in a neotropical cloud forest, Monteverde. *Biotropica* 15: 1-9.
- Patel A (1996) Strangler fig-host associations in roadside and deciduous forest sites, South India. *J. Biogeogr.* 23: 409-414.
- Pennington TD, Sarukhán J (1998) *Árboles Tropicales de México. Manual para la Identificación de las Principales Especies*. Universidad Autónoma de México / Fondo de Cultura Económica. México. 521 pp.
- Pott A, Oliveira AK, Damasceno-Junior GA, Silva JVS (2011) Plant diversity of the Pantanal wetland. *Braz. J. Biol.* 71: 265-273.
- Prósperi J, Caballe G, Caraglio (2001) Lianas and hemiepiphytes: Distribution, development, and adaptations. *Selbyana* 22: 197-212.
- Putz EF (1983) Liana biomass and leaf area of a "tierra firme" forest in the Rio Negro Basin, Venezuela. *Biotropica* 15: 185-189.
- Putz EF, Holbrook NM (1986) Notes on the natural history of hemiepiphytes. *Selbyana* 9: 61-69.
- Putz EF, Holbrook NM (1989) Strangler fig rooting habits and nutrient relations in the llanos of Venezuela. *Am. J. Bot.* 76: 781-788.
- Ramírez W (1976) Germination of seeds of New World *Urostigma* (*Ficus*) and of *Morus rubra* L. (Moraceae). *Rev. Biol. Trop.* 24: 1-6.
- Ramírez W (1977) Evolution of the strangling habit in *Ficus* L. subgenus *Urostigma* (Moraceae). *Brenesia* 12-13: 11-19.
- Rich P, Walters B, Ellsworth DS (1992) Leaf lifespan in relation to leaf, plant and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecol. Monogr.* 62: 365-392.
- Rzedowski J (1978) *Los tipos de Vegetación de México*. Limusa. México. 432 pp.
- Sachs C (1879) *Aus den Llanos. Schilderung einer naturwissenschaftlichen Reise nach Venezuela*. Veit. Leipzig, Alemania. 369 pp.
- Schmidt S, Tracey DP (2006) Adaptations of strangler figs to life in the rainforest canopy. *Funct. Plant Biol.* 33: 465-475.
- Serrato A, Ibarra-Manríquez G, Oyama K (2004) Biogeography and conservation of the genus *Ficus* (Moraceae) in Mexico. *J. Biogeogr.* 31: 475-485.
- Shanahan M, Compton SG, Corlett RT (2001) Fig-eating by vertebrate frugivores: A Global review. *Biol. Rev.* 76: 529-572.
- Singh SS, Katewa S, Sharma SK (2010) Study on various species of *Ficus* genus growing as ruderal flora on buildings of southern Rajasthan. *Ecoscan* 4: 97-102.
- Stamp N (2003) Out of the quagmire of plant defense hypotheses. *Quart. Rev. Biol.* 78: 23-55.
- Stearns SC (1989) The evolutionary significance of phenotypic plasticity. *BioScience* 39: 436-445.
- Sultan SE (1987) Evolutionary implications of phenotypic plasticity in plants. *Evol. Biol.* 21:127-178.
- Swagel E, Van A, Berrhard H, Ellmore GS (1997) Substrate water potential constraints on germination of the strangler fig *Ficus aurea* (Moraceae). *Am. J. Bot.* 84: 716-722.
- Ting IP, Hann J, Holbrook NM, Putz FE, Sternberg SL, Price D, Goldstein G (1987) Photosynthesis in hemiepiphytic species of *Clusia* and *Ficus*. *Oecologia* 74: 339-346.
- Todzia C (1986) Growth habits, host tree species, and density of hemiepiphytes on Barro Colorado Island, Panama. *Biotropica* 18: 22-27.
- Vareschi V (1962) La quema como factor ecológico en los Llanos. *Bol. Soc. Venez. Cs. Nat.* 101: 9-31.
- Wanek W, Arndt SK, Huber W, Popp M (2002) Nitrogen nutrition during ontogeny of hemiepiphytic *Clusia* species. *Funct. Plant Biol.* 29: 733-740.
- Williams-Linera G, Lawton RO (1995) The ecology of hemiepiphytes in forest canopies. En Lowman MD, Nadkarni NM (Eds) *Forest Canopies*. Academic Press. San Diego, CA, EEUU. pp. 255-283.
- Wise MJ, Warren GA (2005) Beyond the compensatory continuum: environmental resource levels and plant tolerance of herbivory. *Oikos* 109: 417-428.
- Zona S (1990) A monograph of *Sabal* (Arecaceae: Coryphoideae). *Aliso* 12: 583-666.
- Zotz G (2013a) The systematic distribution of vascular epiphytes—a critical update. *Bot. J. Linn. Soc.* 171: 453-481.
- Zotz G (2013b) 'Hemiepiphyte': a confusing term and its history. *Ann. Bot.* 111: 1015-1020.

---

## RELEVANT ASPECTS ABOUT THE NATURAL HISTORY OF STRANGLER HEMIEPIPHYTE PLANTS

Juan Carlos López-Acosta and Rodolfo Dirzo

### SUMMARY

*A notable aspect of plants is the diversity of life forms they exhibit in response to environmental pressures. Hemiepiphytism, a life form in which plants grow on other plants (phorophytes) at some stage of their life cycle, has been poorly studied in ecology. Here we review basic aspects of the life history of primary hemiepiphytes (those that germinate on the phorophyte canopy and then descend to establish on the ground), specifically the so-called strangler plants. We describe how stranglers on phorophytes characterize the physiognomy of many tropical ecosystems, from dry forests to floodplains, and examine the taxonomic and structural relevance of these plants in tropical ecosystems. Although hemiepiphytes use*

*a wide range of tree species as host, we emphasize the case of palms (e.g., *Sabal* spp.) as a frequent phorophyte of *Ficus* spp., an association of high local abundance and wide geographical distribution. This association, favored by the accumulation of organic matter at the palm's frond axils, represents a richer substrate for the strangler saplings, compared with the soil on which stranglers anchor when they grow and reach the ground. Given this contrast of substrate quality experienced in those two stages, we highlight this system as a study model to better understand the evolutionary ecology of plants that live in different environments as they develop through their ontogeny.*

## ASPECTOS RELEVANTES SOBRE A HISTÓRIA NATURAL DAS PLANTAS HEMIEPÍFITAS ESTRANGULADORAS

Juan Carlos López-Acosta e Rodolfo Dirzo

### RESUMO

*Entre os aspectos mais notáveis das plantas está sua diversidade de formas de vida em resposta à variabilidade ambiental em diferentes escalas. Uma forma de vida com pouca atenção no âmbito da investigação ecológica são as plantas hemiepífitas, as que se caracterizam porque em uma fase de seu ciclo de vida se desenvolvem sobre outra planta, denominando-se hemiepífitas primárias quando germinam sobre o hospedeiro e descem ao solo e secundárias quando germinam no solo e posteriormente sobem ao hospedeiro. Este trabalho apresenta uma revisão dos aspectos mais relevantes da história de vida do hábito hemiepífito primário, especificamente das hemiepífitas estranguladoras, incluindo sua importância taxonômica e estrutural para muitos ecossistemas*

*tropicais, desde bosques montanhosos até planícies inundáveis. Embora seja conhecido que estas plantas utilizam como forófito uma gama de espécies arbóreas, palmeiras são apontadas como um forófito frequente para o estabelecimento de plantas hemiepífitas, dando especial ênfase na associação *Ficus* spp.-*Sabal* spp., como um dos casos mais representativos devido a sua abundância e amplitude na distribuição geográfica. Esta associação está favorecida pela acumulação de matéria orgânica que gera um substrato rico em nutrientes sobre as palmeiras. Aqui discutimos o valor de este sistema como modelo para estudar e entender melhor a ecologia evolutiva das plantas considerando a trílogia ambiente físico-plantas-ambiente biótico.*