

DISTRIBUCION DE EPIFITAS VASCULARES EN MATORRALES COSTEROS DE VERACRUZ, MEXICO

JOSE G. GARCIA-FRANCO

Instituto de Ecología, A.C.
Apdo. Postal 63, Xalapa, Ver.
91000 México

RESUMEN

Se estudió la distribución de las especies epífitas en el sistema de dunas costeras del Centro de Investigaciones Costeras La Mancha, Veracruz, México. Se observaron once especies de forofitos, siendo *Randia laetevirens* el más importante (80.37 % de los registros), seguido de *Diphysa robinioides* (7.48 %). Se encontraron seis representantes de bromeliáceas y tres de lorantáceas parásitas en los matorrales y árboles aislados. *Tillandsia circinnata* es la epífita más abundante seguida de *Phoradendron tamaulipense*. La presencia y abundancia de epífitas y parásitas en el sistema de dunas puede estar determinada por las características del forofito (arquitectura, tiempo de exposición y ubicación), por los periodos de dispersión de las semillas y la existencia de fuentes de propágulos cercanas al sistema de dunas.

ABSTRACT

The distribution of epiphytic species was studied on coastal sand dunes of La Mancha Coastal Research Station, Veracruz, Mexico. Eleven species of phorophytes were found, *Randia laetevirens* being the most important host (80.37 % of samples), followed by *Diphysa robinioides* (with only 7.48 % of samples). Six species of bromeliads and three species of mistletoes on sand dune shrubs and isolate trees were found. *Tillandsia circinnata* is the most abundant epiphyte followed by the parasite *Phoradendron tamaulipense*. Presence and abundance of epiphytes and parasites in sand dune system is probably determined by characteristics (architecture, exposition time, distribution) of the phorophyte, by seed dispersal seasons (during the dry and windy season) of the epiphytes, as well as by sources of their propagules in the vicinity of the dunes.

INTRODUCCION

La distribución de las plantas epífitas está determinada principalmente por las condiciones ambientales y por las características del forofito, como el tipo de corteza y los compuestos químicos de la misma, el tamaño y forma de la copa y de las hojas así como del tiempo que estén expuestos al arribo de las semillas (Benzing, 1980, 1990). La distancia y orientación de la fuente de propágulos y la presencia y abundancia de forofitos "adecuados", también influyen en el establecimiento de las epífitas.

La distribución y colonización de plantas epífitas se ha estudiado en diferentes condiciones ambientales y de vegetación, como bosques tropicales lluviosos (Akinsoji, 1990; ter Steege y Cornelissen, 1989; Valdivia, 1977), bosques tropicales estacionales (Sanford, 1968; Yeaton y Gladston, 1982), bosques de neblina (Sudgen, 1981, van Leer dan et al., 1990), bosques en cañadas (Migenis y Ackerman, 1993), bosques templados (Tewari et al., 1985; García-Franco y Peters, 1987) y bosques tropicales inundables (Zimmerman y Olmsted, 1992), así como en plantaciones (Madison, 1979). A la fecha no se han realizado estudios sobre la distribución de las epífitas en matorrales de dunas costeras.

El sistema costero de dunas está constituido por un mosaico de vegetación (en algunos casos matorrales) que varía en estructura, composición, características ambientales (insolación, temperatura del aire, evaporación, etc.) y tiempo de establecimiento (Moreno-Casasola y Espejel, 1986; Córdoba, 1991). Todas esas características pueden influir notablemente en la colonización y distribución de las plantas epífitas. En el presente trabajo se estudió la distribución de las epífitas en una porción de los matorrales costeros del centro de Veracruz, reconociendo su abundancia y diversidad así como las especies y algunos rasgos de los forofitos correspondientes. Con base en los resultados obtenidos, se discuten algunos factores que pueden estar determinando el patrón de distribución observado en las epífitas.

MATERIALES Y METODOS

El Sitio. El trabajo se realizó en el área de dunas costeras del Centro de Investigaciones Costeras La Mancha (CICOLMA) en el municipio de Actopan, Veracruz (19°36'N, 96°22'W; <50 m s.n.m.). El clima es cálido húmedo con lluvias en verano, la precipitación anual es de 1200 a 1500 mm, la temperatura media anual entre 22 y 26° C y el viento dominante proviene del norte (Moreno-Casasola, 1982). Para una descripción detallada del sitio véanse los trabajos de Moreno Casasola et al. (1982); Novelo (1978); así como de Rico-Gray y Lot (1983). En la zona se presenta la temporada de "nortes" de noviembre a febrero, durante la cual las condiciones ambientales son de temperatura baja, escasa precipitación y máxima velocidad de viento (7 m/seg) (Castillo y Carabias, 1982).

En la zona de dunas del CICOLMA los matorrales se distribuyen en forma de parches, de tamaño variable, abarcando superficies de 25 a 400 m²; presentan fisionomías que varían desde muy abiertas hasta sumamente cerradas (Córdoba, 1991), llegando a tener algunos una estructura y composición semejante a la de la selva vecina (Novelo, 1978) y existen asimismo algunos arbustos aislados. Córdoba (1991) considera que la selva mediana subcaducifolia cercana a las dunas no ha sido perturbada en los últimos 15 años. El mismo autor señala que los matorrales pueden ser relativamente muy diversos (con cerca de 56 especies de plantas), explicando que la estructura y composición de los mismos está determinada principalmente por la humedad, la profundidad del manto freático, el contenido de nutrientes y la topografía (para una explicación detallada véase la mencionada obra de Moreno-Casasola et al., 1982).

Método. Entre junio de 1992 y febrero de 1993 se estudiaron los matorrales y los arbustos aislados comprendidos entre el límite de la vegetación en la playa (lados S y SE), los bordes de selva (lados E, W y NE) y los matorrales localizados a 360 m al N del borde de la vegetación en la playa (en adelante límite N), en una superficie de 7.75 ha (Fig. 1). Todos los árboles y arbustos en los que se encontraron plantas epífitas se marcaron y mapearon. Los forofitos se identificaron y para cada uno se determinó la especie o especies de epífitas presentes y el estado fenológico en el que se encontraron.

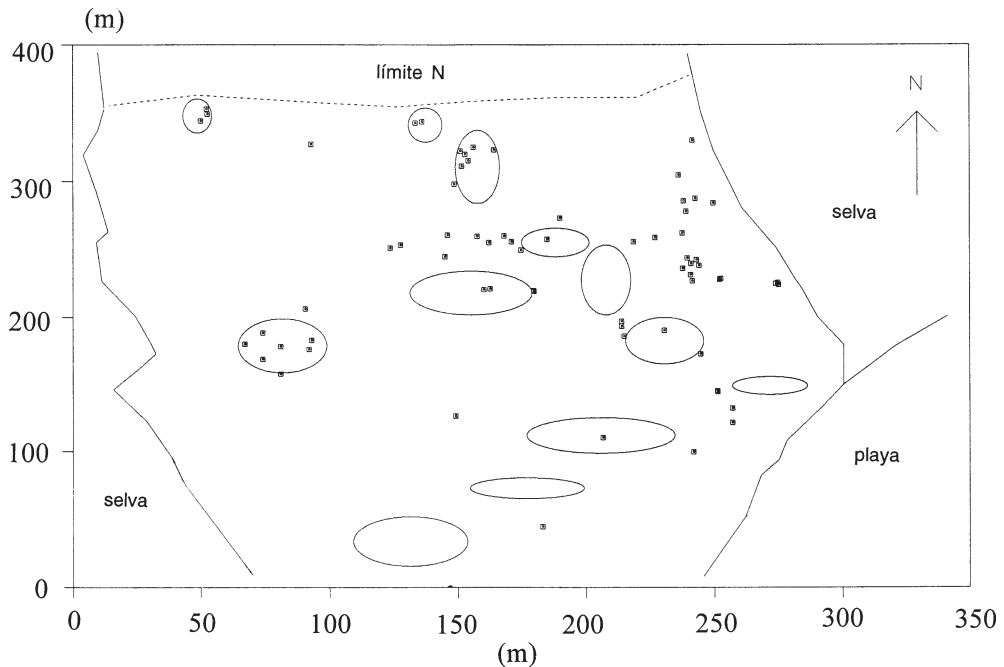


Fig. 1. Distribución de las epífitas en la zona de dunas estudiada CICOLMA (elipses = matorrales, una mayor dimensión también indica mayor tamaño y complejidad del matorral; cuadros = sitios de localización de las epífitas).

Con el fin de ubicar posibles fuentes de propágulos, se realizaron recorridos registrando los árboles con epífitas en los matorrales, arbustos y bordes de selva localizados al norte del límite norte de la zona de estudio. De acuerdo con el esquema I de clasificación de las epífitas (vease Benzing, 1990), se consideraron como tales a todas las especies autótrofas y heterótrofas que se encontraron creciendo encima de los árboles y arbustos de las dunas, por lo que se incluyeron los muérdagos.

RESULTADOS

Como forofitos se registraron a: *Bursera fagaroides* (H.B.K.) Engl. (Burseraceae), *Manilkara zapota* (L.) van Royen (Sapotaceae), *Psidium guajava* L. (Myrtaceae), *Diphysa robinoides* Benth., *Enterolobium cyclocarpum* (Jacq.) Griseb., *Acacia cornigera* (L.) Willd., *A. macracantha* Humb. & Bonpl. (Leguminosae), *Randia laetevirens* Standley (Rubiaceae), *Guazuma ulmifolia* Lambert (Sterculiaceae), *Celtis* sp. (Ulmaceae) y un árbol no identificado (Leguminosae 1). *Randia laetevirens* es el hospedero más frecuente para las epífitas en el sistema de dunas de La Mancha, pues 80.37 % de los registros de epífitas se encontraron en esta especie (Cuadro 1). *Diphysa robinoides* es el otro forofito cuantitativamente significativo, aunque representa menos de 10 % de los muestreos de epífitas (Cuadro 1). Estas dos especies son importantes componentes de la comunidad costera estudiada (Moreno-Casasola et al., 1982; Córdoba, 1991).

Cuadro 1. Frecuencia de la presencia de las epífitas y la parásita en los árboles hospederos del sistema de dunas de La Mancha. (a = *Randia laetevirens*, b = *Diphysa robinoides*, c = *Bursera fagaroides*, d = *Psidium guajava*, e = *Enterolobium cyclocarpum*, f = *Manilkara zapota*, g = *Acacia cornigera*, h = *Acacia macracantha*, i = *Guazuma ulmifolia*, j = *Celtis* sp., k = Leguminosa 1; frecuencia total de cada especie entre paréntesis).

Especies de epífitas	Especies de árboles hospederos										
	a	b	c	d	e	f	g	h	y	j	k
<i>Tillandsia circinnata</i> (63)	47	4	3	2	1	1	1	1	1	1	1
<i>Tillandsia concolor</i> (10)	9	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tillandsia ionantha</i> (6)	4	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Tillandsia recurvata</i> (1)	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tillandsia utriculata</i> (6)	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tillandsia streptophylla</i> (1)	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phoradendron tamaulipense</i> (20)	20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Total (107)	86	8	3	2	2	1	1	1	1	1	1
Porcentaje	80.37	7.48	2.80	1.87	1.87	0.93	0.93	0.93	0.93	0.93	0.93

Las epífitas que se identificaron en árboles y arbustos aislados de las dunas así como en los matorrales, fueron: *Tillandsia circinnata* Schlechtendal, *T. concolor* L.B. Smith, *T. ionantha* Planchon, *T. recurvata* L., *T. utriculata* L., *T. streptophylla* Scheidweiler (Bromeliaceae) y *Phoradendron tamaulipense* Trel. (Loranthaceae). Otras dos epífitas, *Psittacanthus calyculatus* (DC.) Don y *P. schiedeanus* (Cham. & Schlechtendal) Blume ex Schultes (Loranthaceae), sólo se localizaron más al norte del límite N del área de estudio y en el borde E de la selva.

Todas las especies de epífitas encontradas en el sistema de dunas son plantas heliófilas de tipo atmosférico (sensu Benzing, 1980). En general, se distribuyen ampliamente tanto en los matorrales como en los sitios abiertos donde los forofitos son escasos (aunque se observa cierta agregación de las epífitas en el lado E y NE de las

dunas) (Fig. 1). La abundancia y distribución es diferente para cada una de las especies, así: *Tillandsia circinnata* es la epífita más abundante y se distribuye ampliamente en toda el área de dunas, principalmente sobre *R. laetevirens* (Cuadro 1 y Fig. 2a); las demás se presentan en número considerablemente menor (Cuadro 1). *Tillandsia concolor* se encuentra dispersa en sitios abiertos (Fig. 2b); mientras que *T. ionantha* (Fig. 2c) y *T. utriculata* (Fig. 2b) están agregadas en el interior de alguno de los matorrales. Las otras dos especies, *T. recurvata* y *T. streptophylla*, se registraron en una sola ocasión dentro de un matorral sobre *Diphysa robinoides* (Fig. 2c). *Phoradendron tamaulipense* es abundante y está ampliamente distribuida en toda la zona de estudio, aunque asociada únicamente a *R. laetevirens* (Fig. 2d). Las restantes parásitas son menos abundantes y sólo se encontraron sobre *D. robinoides*.

En noviembre y diciembre todas las especies de *Tillandsia* presentaron frutos completamente desarrollados; en enero y febrero se inició la dispersión de las semillas. *Phoradendron tamaulipense* también mostró frutos maduros de noviembre a febrero.

DISCUSION

Generalmente una determinada epífita se establece en varias especies de forofitos, aunque no con la misma frecuencia, ya que algunos ofrecen condiciones más apropiadas para ello (Benzing, 1990). Sin embargo, los factores que determinan la colonización y preferencia de hospederos no se conocen adecuadamente, ya que las epífitas no responden igual a un mismo patrón de condiciones (Benzing, 1990). Una estrecha asociación entre una epífita y un árbol, puede reflejar la necesidad de ese forofito particular para el establecimiento de la primera (por sus características y las condiciones ambientales que se conjugan en ella).

La colonización de las epífitas en los matorrales de las dunas del CICOLMA y su preferencia por *R. laetevirens* como forofito puede estar determinada por: a) las características del mismo (su ubicación en los matorrales, el tiempo de exposición y la arquitectura del arbusto), b) la capacidad de dispersión de las semillas de las epífitas durante la época del año que les permite recorrer grandes distancias y c) la presencia de fuentes de propágulos cercanos a los sitios a colonizar.

a) Características del forofito: El tiempo de exposición de los árboles y la superficie que tengan sus troncos y ramas suelen ser factores importantes para el arribo de las epífitas (Yeaton y Gladston, 1982; Migens y Ackerman, 1993). *Randia laetevirens* es una de las especies más abundantes y con amplia distribución en los matorrales de la Mancha (Castillo y Carabias, 1982; Moreno-Casasola et al., 1982). Es un arbusto bajo y densamente ramificado que generalmente forma manchones compactos que rodean a los matorrales o que se ubican en el lado de barlovento de éstos. Moreno-Casasola (com. pers.) considera que *R. laetevirens* es una de las primeras especies que participa en el proceso de sucesión de la vegetación sobre las dunas y que, además, permanece por largo tiempo; por ello su lapso de exposición a los propágulos de las epífitas es mayor en relación con otros forofitos. Por otro lado, su densa ramificación y lo compacto de los manchones que forma, aumentan el área de colonización. Además, la ubicación de *R. laetevirens*, principalmente en las partes altas de las dunas, aumenta la posibilidad que las semillas hagan contacto en ella.

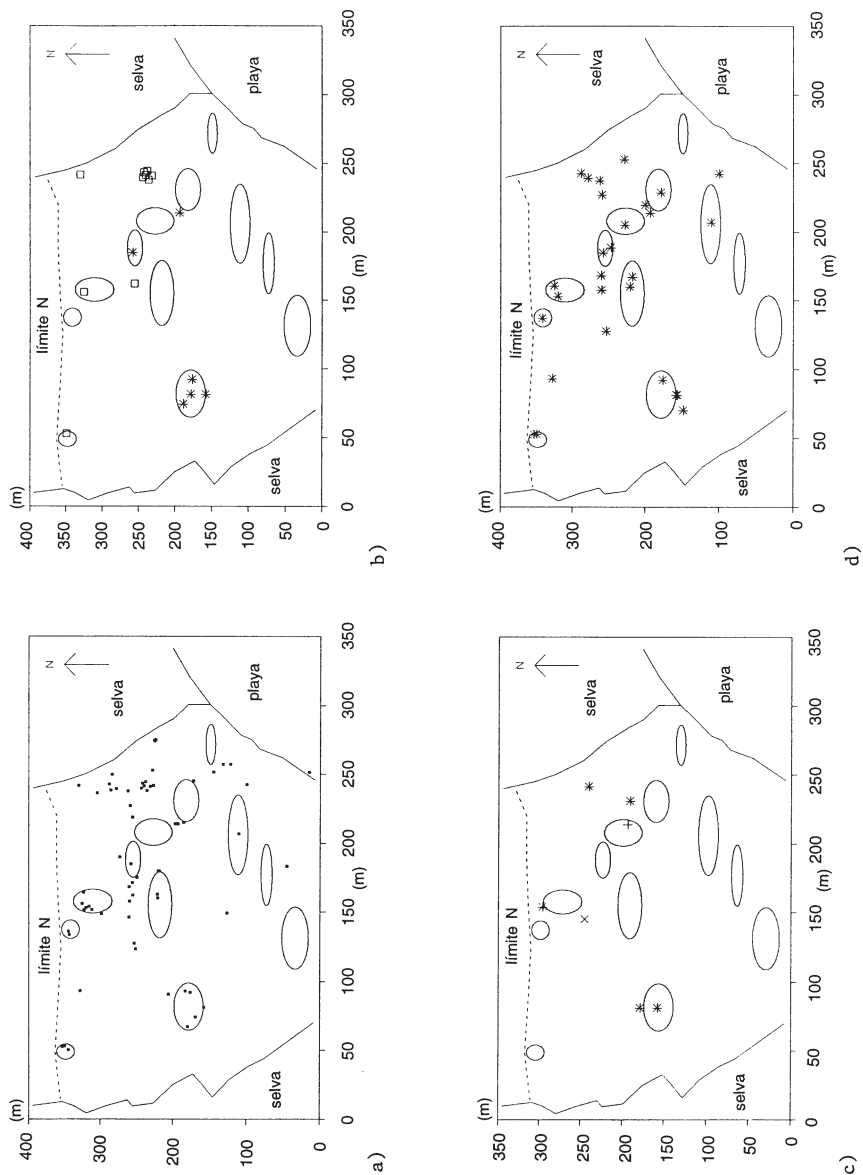


Fig. 2. Distribución particular de las especies de epifitas encontradas en la zona de dunas del CICOLMA. a) Distribución de *Tillandsia circinnata* (cuadros). b) Distribución de *Tillandsia concolor* y *Tillandsia utriculata*. c) Distribución de *Tillandsia ionantha* (*), *T. recurvata* (+) y *Tillandsia streptophylla* (x). d) Distribución de *Phoradendron tamaulipensis* (*). La simbología usada para los matorrales es la misma que la de la Fig. 1.

Aparentemente el tiempo de exposición no es el único factor determinante para la colonización por las epífitas en el sistema de dunas del CICOLMA, ya que en los matorrales localizados al norte de nuestra área de estudio (que denotan mayor edad, a juzgar por su extensión, composición y estructura), las epífitas únicamente se encuentran en los árboles y arbustos del borde (v.gr. *D. robinioides* y *R. laetevirens*), y no han colonizado las plantas del interior de los rodales. Según parece, las condiciones en el centro de los matorrales (microambientales y de las especies de árboles tales como, las características de su corteza y de su arquitectura) no son las adecuadas para que se establezcan las epífitas.

b) Dispersión de las semillas: La maduración y dehiscencia de los frutos de las especies de *Tillandsia* durante la temporada de "nortes" (con vientos fuertes y poca humedad), la topografía de las dunas (ver Moreno-Casasola, 1982) y la escasa vegetación presente en el suelo arenoso de la zona, permiten que las semillas con apéndices plumosos (propios de *Tillandsia*) se dispersen con facilidad; dependiendo de la intensidad y turbulencia del viento. La posición de los individuos de *R. laetevirens* en las partes altas de las dunas ofrece un buen sitio de dispersión de las semillas de sus epífitas, posibilitándolas para alcanzar mayores distancias. Los propágulos de algunas especies de *Tillandsia* pueden ser transportados de esta manera más de 30 m durante la época de "nortes" (García-Franco y Rico-Gray, 1988), y tomando en cuenta que la mayoría de los matorrales de la zona de estudio se encuentran a menos de 50 m de distancia del rodal más próximo, es factible que las semillas procedentes de un matorral alcancen el borde del más cercano. El número de propágulos de epífitas producido en cada periodo reproductivo es alto; sin embargo, una abundante lluvia de semillas puede revelar la escasez de sitios adecuados para su establecimiento (Benzing, 1990). Puesto que todas las especies de bromeliáceas que se encuentran en las dunas del CICOLMA son plantas heliófilas de tipo atmosférico (sensu Benzing, 1980), el reducido número de individuos de la mayoría de ellas sugiere que muchas requieren de condiciones microclimáticas muy particulares que, aparentemente, no son frecuentes en los matorrales del CICOLMA.

Phoradendron tamaulipense se distribuye abundantemente en el sistema de dunas, tanto en el área de estudio como en los matorrales y arbustos aislados al norte del límite N de la zona estudiada. Su estrecha relación con *R. laetevirens* puede estar relacionada, entre otras condiciones, con la sobreposición del periodo de fructificación de las dos especies, y con la conducta de percheo y forrajeo de las aves frugívoras del CICOLMA. Benzing (1990) señala que la presencia de los muérdagos está fuertemente influida por el comportamiento de las aves, ya que algunas de ellas son comedoras de bayas especializadas. Las dos plantas de referencia son visitadas en las dunas por al menos una misma especie de pájaro, *Mimus polyglottos* (Ortiz, 1994). Las especies de *Psittacanthus*, que también presentan frutos carnosos, son dispersadas por una especie diferente de ave frugívora, *Tyrannus forficatus* (Ortiz, 1994). Las semillas de los muérdagos no requieren de estímulos químicos para germinar, aunque las condiciones de luz y humedad pueden ser determinantes (Kuijt, 1969). La diferencia en la especie de ave dispersora y/o en los requerimientos de las semillas para germinar, puede limitar la presencia de las especies de *Psittacanthus* en *R. laetevirens*, y/o el establecimiento de *P. tamaulipense* en otro hospedero, como por ejemplo *Diphysa robinioides*.

c) Fuentes de propágulos: De acuerdo con nuestras observaciones, *Tillandsia circinnata*, *T. inonatha* y *T. concolor* se distribuyen amplia y abundantemente en la selva mediana ubicada inmediatamente al W, N y NW de las dunas por lo que la fuente de

propágulos de estas especies es próxima y abundante. De *Tillandsia utriculata* se localizaron tres individuos sobre el borde NW de la selva a aproximadamente 300 m de distancia del límite N del área de estudio, y de *T. recurvata* y *T. streptophylla* no se encontró ninguna posible fuente extrínseca de propágulos en el sistema de dunas o en la vegetación circundante. Lo anterior sugiere que las semillas de las últimas dos especies llegaron de un sitio más alejado durante algún periodo en el que el viento fue muy fuerte.

En la selva mediana y en el manglar del CICOLMA se presentan otras epífitas que no se encuentran en la zona de dunas. *Aechmea bracteata* (Swartz) Griseb. (Bromeliaceae), *Brassavola cucullata* (L.) R.Br. y *B. nodosa* (L.) Lindl. (Orchidaceae) se localizan al oeste de las dunas (manglar y selva mediana) y *Tillandsia usneoides* (L.) L., *T. shiedeana* Steudel (Bromeliaceae), *Schomburgkia tibicinis* Batem. (Orchidaceae), *Brassavola cucullata* y *B. nodosa* al E y NE (selva mediana y selva baja) (Novelo, 1978; F. Ramírez y G. García, datos no publicados; J. G. García-Franco, datos no publicados). Todas son especies anemócoras (excepto *A. bracteata* que es dispersada por aves), por lo que es probable que sus semillas se desplacen hasta los matorrales del sistema de dunas. La evaluación de la lluvia de semillas de las epífitas en los matorrales del sistema de dunas, ayudaría a entender si la presencia de estas especies está limitada por la incapacidad de arribo de sus propágulos o por las condiciones ambientales (luz, temperatura, salinidad, etc.) que imperan en las dunas. La heterogeneidad (ambiental, de composición y estructura) dentro y entre matorrales sugiere que estas especies de epífitas podrían establecerse en la zona de dunas.

Varios factores intervienen en la presencia de las epífitas en los matorrales costeros. Aparentemente en *Randia laetevirens* se conjugan las condiciones para el establecimiento de la mayoría de ellas. La distribución de las especies puede estar indicando los sitios que presentan las condiciones particulares que permiten la colonización de cada una, siendo notable que para *T. circinnata* son numerosos pero para las otras especies de *Tillandsia* son escasos. La dispersión dirigida de las semillas de *P. tamaulipense* permite su estrecha relación con *R. laetevirens* en el CICOLMA, ya que *P. tamaulipense* se relaciona con otros forófitos en su extensa distribución. Estudios a largo plazo sobre el efecto de los cambios ambientales en la composición y abundancia de las epífitas permitirán entender mejor las condiciones que limitan o favorecen el establecimiento y distribución de estas plantas en los matorrales costeros.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece al personal del CICOLMA las facilidades brindadas para la realización del estudio; a V. Rico-Gray y a G. Williams-Linera sus comentarios al primer manuscrito y, a dos revisores anónimos y al Comité Editorial de la revista sus sugerencias al mismo. El estudio se realizó gracias al apoyo otorgado por el CONACYT (No. 0064-N9106) a P. Moreno-Casasola y por el Instituto de Ecología, A.C. (cuenta 902-16).

LITERATURA CITADA

Akinsoji, A. 1990. Studies on epiphytic flora of a tropical rain forest in southwestern Nigeria. *Vegetatio* 88: 87-92.

- Benzing, D. H. 1980. The biology of bromeliads. Mad River Press. Eureka. 305 pp.
- Benzing, D. H. 1990. Vascular epiphytes. Cambridge University Press. Cambridge. 354 pp.
- Castillo, S. y J. Carabias. 1982. Ecología de la vegetación de dunas costeras: fenología. *Biotica* 7: 551-568.
- Córdoba, C. F. 1991. Ecología y dinámica de los matorrales de las dunas costeras. Tesis de Maestría, Fac. de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 116 pp.
- García-Franco, J.G. y C. M. Peters. 1987. Patrón espacial y abundancia de *Tillandsia* spp. a través de un gradiente altitudinal en los Altos de Chiapas, México. *Brenesia* 27: 35-45.
- García-Franco, J. G. y V. Rico-Gray. 1988. Experiments on seed dispersal and deposition patterns on epiphytes.- The case of *Tillandsia deppeana* Steudel (Bromeliaceae). *Phytologia* 65: 73-78.
- Kuijt, J. 1969. The biology of parasitic flowering plants. University of California Press. Berkeley and Los Angeles. 246 pp.
- Madison, M. 1979. Distribution of epiphytes in rubber plantation in Sarawak. *Selbyana* 5: 207-213.
- Migenis, L. E. y J. D. Ackerman. 1993. Orchid-epiphyte relationships in a forest watershed in Puerto Rico. *Journal of Tropical Ecology* 9: 231-240.
- Moreno-Casasola, P. 1982. Ecología de la vegetación de dunas costeras: Factores físicos. *Biotica* 7: 577-602.
- Moreno-Casasola, P. e I. Espejel. 1986. Classification and ordination of coastal sand dune vegetation along the Gulf and Caribbean sea of Mexico. *Vegetatio* 66: 147-182.
- Moreno-Casasola, P., Maarel, E. van der, Castillo, S., Huesca, M. L. y Pisanty, I. 1982. Ecología de la vegetación de dunas costeras: Estructura y composición en el Morro de la Mancha, Ver. I. *Biotica* 7: 491-526.
- Novelo, A. 1978. La vegetación de la Estación Biológica El Morro de la Mancha, Veracruz. *Biotica* 3: 9-23.
- Rico-Gray, V. y A. Lot. 1983. Producción de hojarasca del manglar de la Laguna de La Mancha, Veracruz, México. *Biotica* 8: 295-301.
- Sanford, W. W. 1968. Distribution of epiphytic orchids in semi-deciduous tropical forest in southern Nigeria. *Journal of Ecology* 56: 697-705.
- Sudgen, A. M. 1981. Aspects of the ecology of vascular epiphytes in two Colombian cloud forest. II. Habitat preferences of Bromeliaceae in the Serrania de Macuira. *Selbyana* 5: 264-273.
- ter Steege, H. y J. H. C. Cornelissen. 1989. Distribution and ecology of vascular epiphytes in lowland rain forest of Guyana. *Biotropica* 21: 331-339.
- Tewari, M., N. Upreti, P. Pandey y P. Singh. 1985. Epiphytic succession on tree trunks in a mixed oak-cedar forest, Kumaun Himalaya. *Vegetatio* 63: 105-112.
- Valdivia, P. E. 1977. Estudio botánico y ecológico de la región del Río Uxpanapa, Veracruz. No. 4. Las Epífitas. *Biotica* 2: 55-81.
- van Leerdam, A., R. J. Zagat y E. J. Veneklaas. 1990. The distribution of epiphyte growth-forms in the canopy of Colombian cloud-forest. *Vegetatio* 87: 59-71.
- Yeaton, R. I. y D. E. Gladstone. 1982. The pattern of colonization of epiphytes on calabash trees (*Crescentia alata* H.B.K.) in Guanacaste provincia, Costa Rica. *Biotropica* 14: 137-140.
- Zimmerman, J. K. e Y. C. Olmsted. 1992. Host tree utilization by vascular epiphytes in a seasonally inundated forest (tintal) in Mexico. *Biotropica* 24: 402-407.