

Frecuencia y ecología de la hemiepífita estranguladora *Ficus enormis* (Mart. ex Miq) Miq. (Moraceae) en dos áreas verdes del Área Metropolitana de Asunción, Paraguay

Martínez, L.¹; Vogt, C.¹

¹Universidad Nacional de Asunción, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Departamento de Biología, Laboratorio de Análisis de Recursos Vegetales - Herbario FACEN, San Lorenzo, Paraguay.

Email del autor: lauraenciso92@gmail.com

Frecuencia y ecología de la hemiepífita estranguladora *Ficus enormis* (Mart. ex Miq) Miq. (Moraceae) en dos áreas verdes del Área Metropolitana de Asunción, Paraguay. En el presente trabajo se analizaron la frecuencia y ecología de la hemiepífita *Ficus enormis* (Mart ex Miq) Miq. en el Campus de la Universidad Nacional de Asunción y el Jardín Botánico de Asunción. Para el efecto fueron instaladas seis transectas de 2 x 50 m en cada lugar de muestreo. Se determinó la frecuencia absoluta y relativa de los forófitos afectados y se tomaron datos de su altura máxima, altura del fuste y su DAP. Todos los individuos de *F. enormis* fueron clasificados según su estadio de desarrollo, altura y zonificación sobre el forófito. Se obtuvo un 47% de forófitos afectados en el Campus de la UNA y un 49% en el Jardín Botánico de Asunción. Se clasificaron cuatro estadios de desarrollo de la hemiepífita, de los cuales en el Campus de la UNA predominaron las epífitas y los juveniles y en el Jardín Botánico de Asunción los estadios más avanzados (arbustos y árboles, incluso con estrangulación del forófito). Los individuos observados fueron más frecuentes en forófitos con un DAP entre 55 y 74,9 cm y predominaron en las Zonas II y III (según la zonificación de forófitos de Johansson). Se encontró que las bifurcaciones son los lugares preferidos para el establecimiento de las plántulas.

Palabras clave: estadio de desarrollo, forófito, hemiepífita, zonas Johansson

Frequency and ecology of the hemiepiphytic strangler *Ficus enormis* (Mart. Ex Miq) Miq. (Moraceae) in two green areas of the Metropolitan Area in Asunción, Paraguay. In the present work, the frequency and ecology of the hemiepiphyte *Ficus enormis* (Mart ex Miq) Miq. on the campus of the National University of Asunción and the Botanical Garden of Asunción were analyzed. For this purpose, six transects of 2 x 50 m were installed in each sampling site. The absolute and relative frequency of the affected phorophytes was determined and data about their maximum height, height of their stem and their DBH was taken. All individuals of the hemiepiphyte *F. enormis* were classified according to their stage of development, height and zoning on the phorophyte. 47% affected phorophytes were obtained on the UNA campus and 49% in the Botanical Garden of Asunción. Four stages of development of the hemiepiphyte were classified, of which the epiphytes and the juveniles predominated on the UNA campus, and the most advanced stages in the Botanical Garden of Asunción (shrubs and trees, even with strangulation of the phorophyte). The individuals observed of *Ficusenormis* were more frequent in phorophytes with a DBH between 55 and 74.9 cm and they predominated in Zones II and III (according to Johansson's zonation of phorophytes). It was found that the bifurcations are the preferred places for the establishment of the seedlings.

Key words: stage of development, phorophyte, hemiepiphyte, Johansson zones

Steviana, Vol. 9(2), 2017 pp. 3– 14.

Original recibido el 10 de diciembre de 2017.

Aceptado el 22 de diciembre de 2017.

INTRODUCCIÓN

Las hemiepífitas son plantas que presentan un hábito de crecimiento epífita en las primeras etapas de su ciclo de vida. Las mismas comienzan como epífitas y dirigen sus raíces absorbentes hacia la base del tronco (hemiepífitas primarias) o comienzan su vida arraigada en el suelo muy cerca del forófito y luego se convierten en epífitas (hemiepífitas secundarias) (Kress, 1986; Benzing, 1990; Granados-Sánchez *et al.*, 2003).

Las hemiepífitas primarias son generalmente especies estranguladoras con hábito de liana, arbusto o árbol (Granados-Sánchez *et al.*, 2003). Se caracterizan por manifestar durante su ciclo de vida la unión de dos sustratos de crecimiento altamente contrastantes, donde uno depende del forófito para instalarse y el otro se asocia al suelo más inmediato a su hospedero. Una vez que la planta se adhiere fuertemente al tronco, algunas de las raíces se aproximan al suelo que se encuentra alrededor del forófito. Cuando entra en contacto con el suelo, las raíces adventicias se vuelven más gruesas y el sistema de raíces y tallos se anastomosan recubriendo el forófito. Dichas plantas empiezan a presentar y desarrollar raíces aéreas que descienden y que no se adhieren al hospedero. Una vez alcanzado el suelo, estas raíces se lignifican y se convierten en un soporte estructural. Esto conlleva a una transformación fisionómica de la hemiepífitas que afecta gravemente al forófito. El efecto de asfixia de parte de la hemiepífitas no es producto de la estrangulación propiamente dicha, sino debido a la disminución de luz, la competitividad por los recursos propios del

suelo y el efecto físico provocado por la hemiepífitas como carga adicional de la misma sobre el forófito (López-Acosta y Dirzo, 2015).

Ficus L. (Moraceae) es un género pantropical con plantas leñosas contituido por especies de diferentes formas de vida: árboles, arbustos, hemiepífitas, epífitas, rara vez lianas (Laman, 1995). Sus especies presentan una biología floral interesante ya que presentan relaciones de simbiosis con insectos para la fecundación. Se diseminan por aves y mamíferos. Su madera no tiene mayor importancia a causa de que no posee resistencia; una vez cortada no presenta defensa ante el ataque de hongos superficiales (Bernardi, 1985).

La hemiepífitas estranguladora *Ficus enormis* (Mart ex Miq) Miq. es un árbol siempre verde, 15-25 m de altura, copa ancha y ramas largas (Bernardi, 1985; López *et al.*, 2002; Pederneiras, 2011). Puede existir como epífita y como árbol, pero depende de un forófito para poder desarrollarse (López-Acosta y Dirzo, 2015). Se distribuye en el sur de Brasil, noreste de Argentina, este de Paraguay y norte de Uruguay. En Paraguay habita en los bosques de la Región Oriental, donde se encuentra más frecuente en la Cuenca del Río Paraná (López *et al.*, 2002; Tropicos, 2017).

F. enormis afecta frecuentemente especies arbóreas nativas, lo que se puede observar en los bosques y también en las zonas urbanas donde se cultivan estos árboles con fines ornamentales. La mencionada hemiepífitas estranguladora es muy común en las arborizaciones de la Capital y del Departamento Central del Paraguay. Por esta razón el presente trabajo de investigación tiene como

objetivo analizar la frecuencia y ecología de *Ficus enormis* en dos áreas verdes del Área Metropolitana de Asunción.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El muestreo se realizó en el Campus de la Universidad Nacional de Asunción

(UNA), ubicado en San Lorenzo (Departamento Central) y en el Jardín Botánico de Asunción (Capital). Ambos sitios de muestreo se encuentran dentro del área Metropolitana de Asunción. El Campus de la UNA posee una superficie aproximada de 200 hectáreas y el Jardín Botánico de Asunción cuenta con una extensión de más de 110 hectáreas.

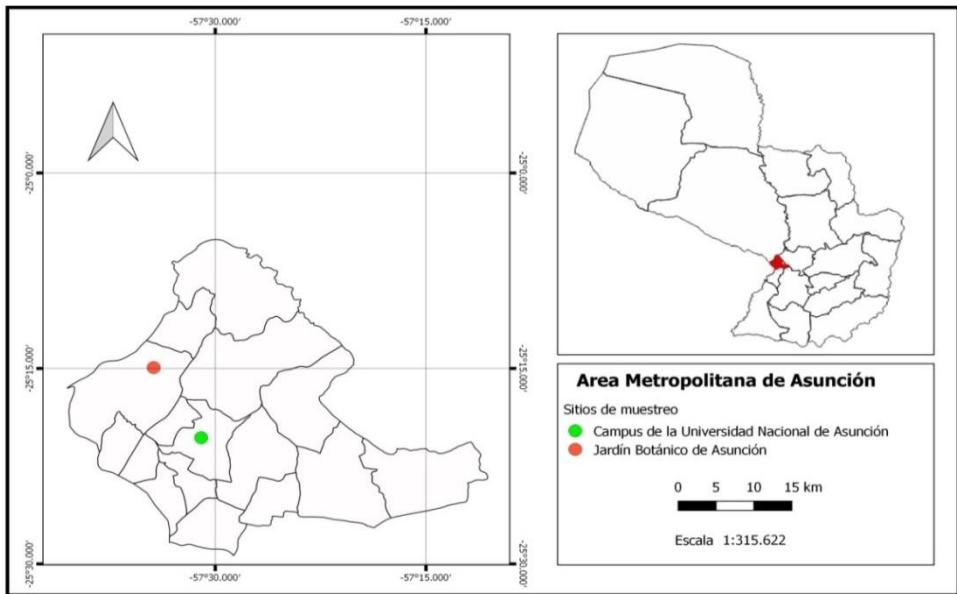


Fig. 1: Mapa de ubicación de los dos sitios de muestreo en el Área Metropolitana de Asunción.

Muestreo y toma de datos

Se instalaron seis transectas de 2 x 50 m en las arboledas de cada área de muestreo (adaptado según Gentry, 1982). La presencia de la hemiepífita *F. enormis* en al menos un forófito dentro de la transecta fue el criterio de selección del lugar para la instalación de las mismas.

Para definir la ubicación de la hemiepífita sobre el forófito se utilizó la zonificación propuesta por Johansson (1974). El mismo estableció un patrón de distribución vertical de epifitas y

hemiepífitas sobre los forófitos, dividiendo el árbol en cinco zonas: parte basal del tronco (Zona I), tronco principal (Zona II), copa interna (Zona III), copa media (Zona IV) y copa externa (Zona V).

Todos los individuos de *F. enormis* fueron anotados y clasificados según el estadio de desarrollo, número de individuos y zonificación sobre el forófito. Para la caracterización de los forófitos afectados se tomaron medidas de la altura máxima, la altura del fuste y el diámetro a la altura del pecho (DAP).

Material de referencia

Ficus enormis (Mart ex Miq) Miq.: PARAGUAY. Departamento Central, San Lorenzo, Campus de la Universidad Nacional de Asunción; 25°20'22,7"S, 57°31'16,0" W24/10/2016, L. Martínez y C. Vogt 03 (FACEN). CAPITAL, Asunción, Jardín Botánico de Asunción; S: 25°14'53,7"S, 57°37'34,7"; 01/04/2017, L. Martínez y C. Vogt 02 (FACEN).

RESULTADOS

Caracterización morfológica de *Ficus enormis*

El desarrollo de esta hemiepífita estranguladora se puede clasificar en cuatro estadios de crecimiento:

Epífita: el individuo es una pequeña hierba de ≤ 50 cm de altura. Tiene hábito absolutamente epífito y no tiene conexión con el suelo (Figs. 2 A-B).

Juvenil: son hierbas o subarbustos de ≥ 50 cm de altura, en algunos casos con la base leñosa. Las raíces son muy finas pero ya se encuentran conectadas con el suelo y el individuo ya puede ser considerado como hemiepífita (Figs. 2 C-E).

Arbusto: el individuo alcanza una altura de $\geq 1,5$ m, presenta ramas fuertes y leñosas. Este estadio se diferencia de las hierbas por ser leñosa y presentar raíces engrosadas; y difiere de los árboles sobre todo por su altura y no presentar un tronco (Figs. 2 F-H).

Árbol: son individuos que presentan un grado avanzado de crecimiento sobre el forófito. La hemiepífita adquiere la forma de árbol, presenta tronco propio y alcanza una altura de ≥ 3 m (Figs. 3A-D).

Los estadios de crecimiento de *F. enormis* más frecuentes en el Campus de la Universidad Nacional de Asunción (UNA) son las epífitas y los juveniles, mientras que en el Jardín Botánico de Asunción (JBA) los estadios más frecuentes son las epífitas, arbustos y árboles. En el Jardín Botánico de Asunción el número de individuos arbóreos de *F. enormis* es considerablemente mayor que en el Campus Universitario (Fig. 4).

Zonificación de *F. enormis* sobre los forófitos

Según la zonificación propuesta por Johansson (1974), en el Campus de la UNA se encontró mayor cantidad de individuos de la hemiepífita en la base de la copa del forófito (Zona III) y se observó una total ausencia de individuos en la parte media y externa de la copa (Zona IV y Zona V). En el Jardín Botánico de Asunción se observó mayor cantidad de individuos en el tronco principal del forófito (Zona II). Con menor frecuencia fueron encontrados individuos de *F. enormis* en la base del tronco (Zona I) y en la base de la copa (Zona III) (Fig. 5).

Teniendo en cuenta el lugar de germinación y establecimiento de la hemiepífita sobre el forófito, se observó una mayor preferencia por las bifurcaciones. En segundo lugar de preferencia se encuentran los huecos en los troncos y ramas; en tercer lugar las ramas horizontales en las copas del forófito. El 22% de las hemiepífitas observadas presentaron una gran cantidad de raíces adosadas al tronco del forófito, razón por la cual no fue posible determinar el lugar exacto de germinación y establecimiento de la plántula (Fig. 6).

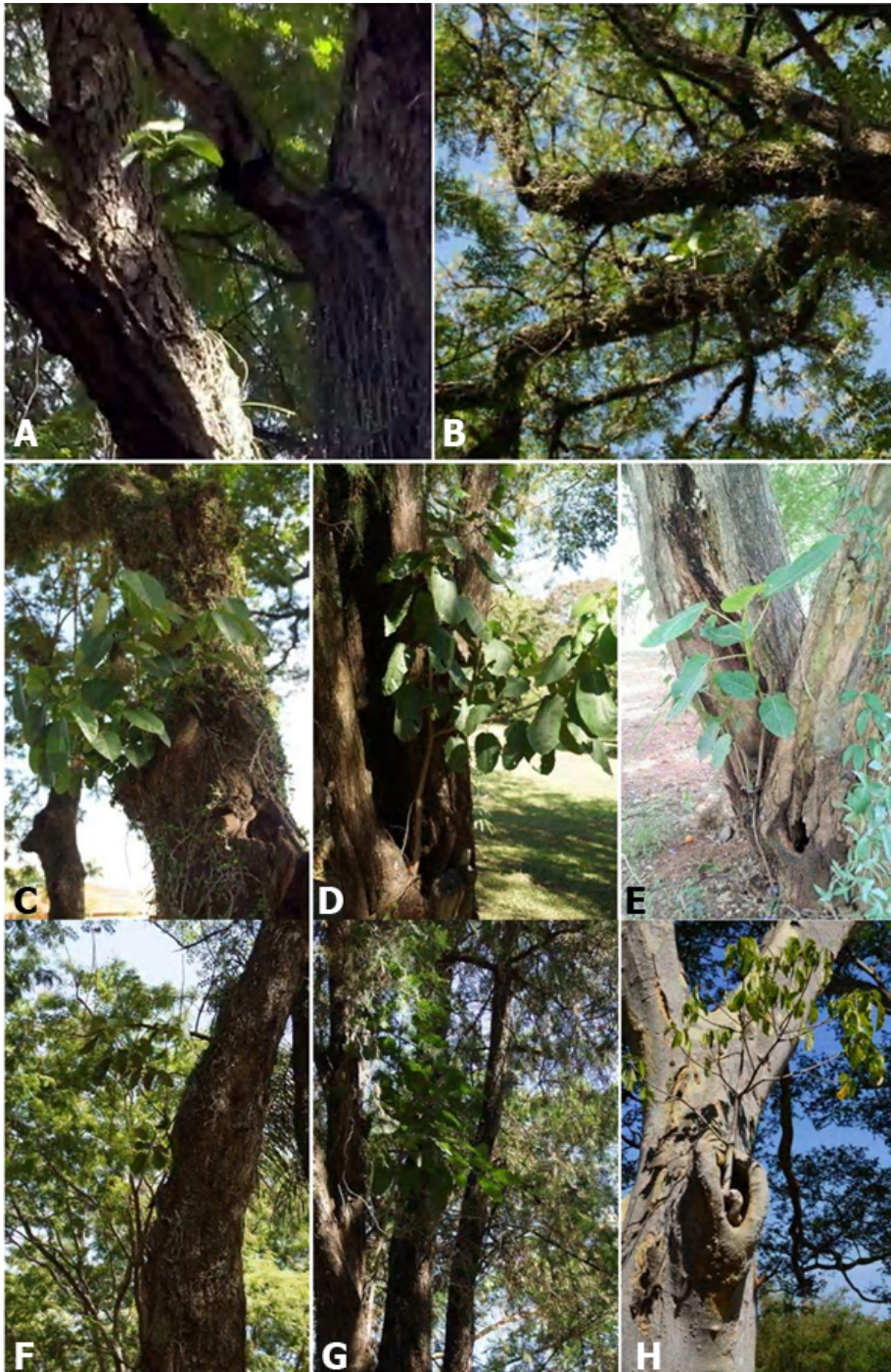


Fig. 2. Estadios de crecimiento de *F. enormis*. **A-B.** Epífita. **C-E.** Juvenil. **F-H.** Arbusto.



Fig. 3. Árbol de *F. enormis*. A-C. Signos de estrangulación del forófito. D. Árbol con forófito muerto.

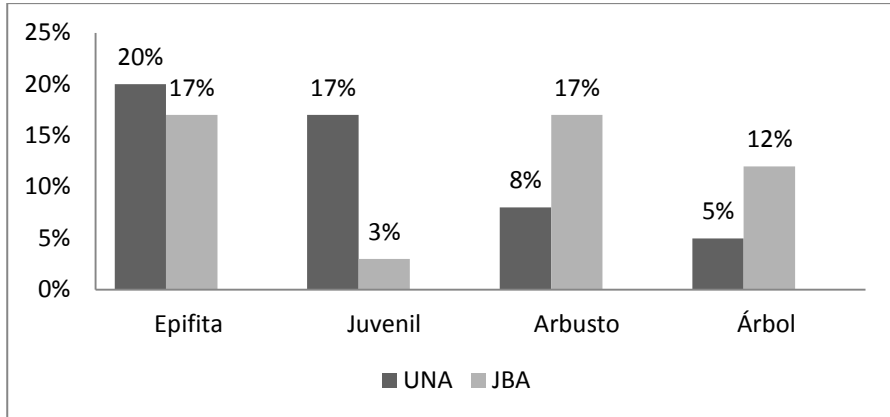


Fig. 4. Frecuencia de los distintos estadios de crecimiento de *F. enormis* en el Campus de la UNA y el Jardín Botánico de Asunción (JBA).

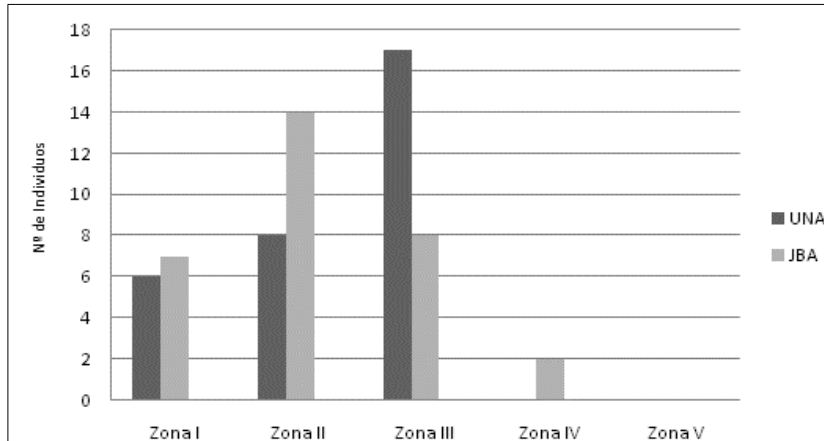


Fig. 5. Preferencia de zonificación sobre los forófitos del *F. enormis*.

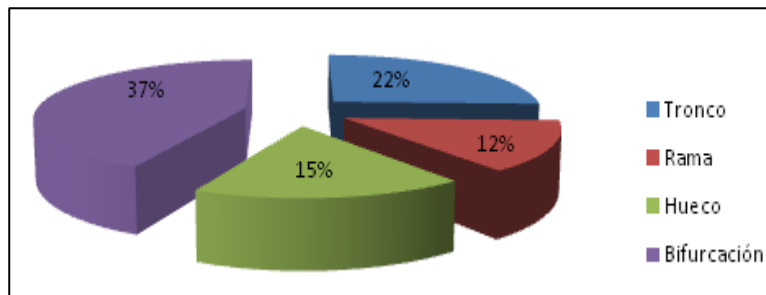


Fig. 6. Porcentaje de preferencia de los lugares de germinación y establecimiento de la hemiepipite en el forófito.

Frecuencia y características morfológicas de los forófitos afectados

En el Campus de la UNA fueron analizadas 59 forófitos (en promedio 10 por transecta), de los cuales 28 (en promedio 5 por transecta) presentaban individuos de la hemiepífita *F. enormis* (47,5%). En el Jardín Botánico y Zoológico de Asunción se analizaron 47 forófitos (en promedio 8 por transecta), de los cuales 23 (en promedio 4 por transecta) tenían hemiepífitas (49%) (Tabla 1).

Los forófitos afectados con la hemiepífita en Campus de la UNA presentan en promedio una altura máxima de 14,4 m, altura del fuste de 4,2 m y un diámetro a la altura del pecho (DAP) de 82,2 cm. En el Jardín Botánico de Asunción los forófitos alcanzan en promedio una altura máxima de 15,4 m, altura del fuste de 4,3 m y DAP de 70,3 cm. En forófitos que presentaron raíces del *F. enormis* adosadas al tronco, el valor del DAP incluye las raíces de la hemiepífita (Tabla 2).

Tabla 1. Frecuencia de forófitos afectados en el Campus de la Universidad Nacional de Asunción (UNA) y el Jardín Botánico de Asunción (JBA).

	FOROFITOS PRESENTES		FOROFITOS AFECTADOS		FRECUENCIA ABSOLUTA (%)		FRECUENCIA RELATIVA (%)	
	UNA	JBA	UNA	JBA	UNA	JBA	UNA	JBA
Transecta N°1	10	9	5	4	50	44	18	17
Transecta N°2	13	12	4	4	31	33	14	17
Transecta N°3	10	8	4	4	40	50	14	17
Transecta N°4	10	6	5	4	50	67	18	17
Transecta N°5	10	5	7	3	70	60	25	13
Transecta N°6	6	7	3	4	50	57	11	17
Total	59	47	28	23	291	311	100	100
Promedio	10	8	5	4	49	52	17	17

Tabla 2. Características morfológicas de los forófitos afectados en el Campus de la UNA y el Jardín Botánico de Asunción (JBA): Promedio de altura máxima (con desviación estándar; m), altura del fuste (m) y diámetro a la altura del pecho (DAP;cm). Las medidas con asterisco (*) incluyen las raíces de la hemiepífita.

	Altura max.		Altura fuste		DAP	
	UNA	JBA	UNA	JBA	UNA	JBA
Transecta N°1	9,8±4,7	21,3±3,8	2,4	3,1	84,4*	79,8
Transecta N°2	13,5±1	11± 0,63	8,0	8,0	91,4*	41,6*
Transecta N°3	16,2±1,7	13,5 ± 4	5,5	5,5	52,2	94,8
Transecta N°4	14,8±2,5	17 ± 0,5	3,4	3,4	59,4	53,8
Transecta N°5	17±2,5	17± 0,5	3,1	3,1	59,1	61,8
Transecta N°6	15,3±0,8	12,7±4,8	2,7	2,7	62,1	90,2
Promedio	14,4	15,4	4,2	4,3	68,1	70,3

Relación del DAP con estadios de crecimiento

En cuanto a la relación existente entre los estadios de crecimiento de la hemiepipita y el DAP del forófito se pudo

notar una mayor preferencia de la hemiepipita por aquellos forófitos que presentan un rango de DAP entre 55-74,9 cm, viéndose favorecido principalmente las epifitas y los juveniles (Fig. 7).

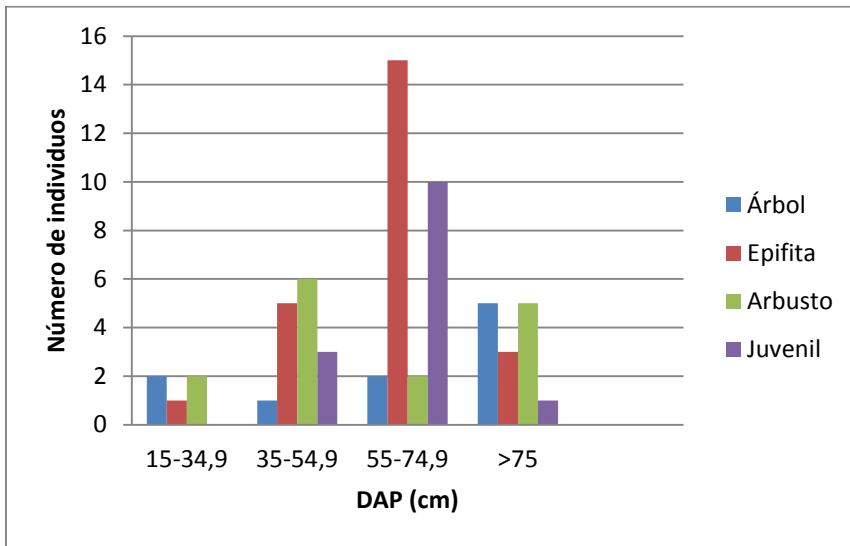


Fig. 7. Estadios de crecimiento de la hemiepipita en relación al DAP del forófito.

DISCUSIÓN

Las hemiepipitas estranguladoras experimentan importantes cambios morfológicos y fisiológicos durante su desarrollo desde el hábito epífita hasta el arbóreo. Debido a los cambios radicales en el sistema radicular entre las dos fases de crecimiento, la plasticidad fisiológica y ambiental es importante para la especie y le permite primero sobrevivir las condiciones de estrés como epífita y después competir exitosamente con otros árboles en el mismo hábitat (Putz y Holbrook, 1986; Holbrook y Putz, 1996; Hao *et al.*, 2016). Según Coelho (2005), *Ficus enormis* y otras especies cercanas son capaces de autosustentarse y los individuos adultos alcanzan grandes portes

y forman copas con diámetros próximos o mayor que su altura.

Putz y Holbrook (1986, 1989) y Hao *et al.* (2016) describen el desarrollo de hemiepipitas del género *Ficus*, mencionando dos fases de crecimiento (epífita al inicio y árbol al final). En base a los cambios morfológicos y fisiológicos de *F. enormis* observados en los sitios de muestreo, este trabajo propone la clasificación de su ciclo de vida en cuatro estadios de desarrollo. En el Campus de la UNA predominaron los estadios iniciales (epífita y juvenil), mientras que en el Jardín Botánico de Asunción se observaron con más frecuencia los estadios de desarrollo avanzados (arbusto y árbol). Esto se debe posiblemente al menor grado de limpieza y poda de las arborizaciones en el Jardín Botánico de Asunción, razón

por la cual la hemiepífita no tiene obstáculos para desarrollarse hasta un estadio avanzado, incluso provocando la estrangulación de su forófito.

La estratificación de epífitas y hemiepífitas sobre los forófitos depende básicamente de dos factores: la reducción de la luz hacia abajo y el aumento de la evaporación hacia arriba (Arbo y Tressens, 2000). Teniendo en cuenta la zonificación de forófitos de Johansson (1974), en el Campus de la UNA los individuos de *F. enormis* fueron encontrados con más frecuencia en la zona III, mientras en el Jardín Botánico de Asunción predominaron en la zona II. Según Acebey y Krömer (2002), las condiciones equilibradas de luz y humedad en las zonas II y III favorecen el desarrollo de epífitas y hemiepífitas. En la zona IV existe menor diversidad de epífitas a causa de una disminución del material orgánico, superficie y humedad. En la zona V la presencia de epífitas es escasa o prácticamente nula, ya que la luminosidad y las altas temperaturas reducen la probabilidad de sobrevivencia.

Las semillas de las hemiepífitas estranguladoras son dispersadas por aves u otros vertebrados. Para que las semillas germinen es necesario que los forófitos dispongan de espacios con acumulación de materia orgánica, alta retención de humedad y un acceso constante de luz para facilitar el establecimiento de las plántulas (Putz y Holbrook, 1989; Laman, 1995; López-Acosta y Dirzo, 2015). El estrés hídrico en la copa del forófito es el factor limitante más importante en el proceso de germinación y establecimiento de hemiepífitas. Por esta razón, los mejores lugares para el establecimiento de las plántulas son huecos con lugares en estado

de podredumbre y bifurcaciones (Putz y Holbrook, 1986; Laman, 1995). Según Coelho (2005), las bifurcaciones de los forófitos son los lugares más importantes para el establecimiento de plántulas de *Ficus* spp. en el Parque Estadual da Ilha do Cardoso (Estado de São Paulo – Brasil). En el presente estudio también se encontró que las bifurcaciones son los lugares preferidos para el establecimiento de las plántulas.

Orihuela y Waechter (2010) encontraron en un remanente del Bosque Atlántico en el Sur de Brasil que hemiepífitas primarias son más frecuentes en forófitos con un DAP ≥ 20 cm, mientras que la mayoría de las hemiepífitas secundarias se encuentran en forófitos con DAP ≤ 20 cm. Según estos autores, individuos de *Ficus luschnathiana* (Miq.) Miq. fueron más frecuentes sobre forófitos con un DAP ≥ 40 cm. Esto concuerda con los resultados del presente estudio, ya que la mayoría de los individuos de *F. enormis* fueron encontrados en forófitos con DAP ≥ 35 cm. Los individuos con estadios de desarrollo iniciales predominaron en forófitos con DAP de 55 - 74,9 cm, mientras que los con estadios de crecimiento avanzados fueron más frecuentes en forófitos con DAP > 75 cm.

CONCLUSIONES

El porcentaje de forófitos afectados para el Campus de la UNA fue de 47%, mientras que para el Jardín Botánico de Asunción fue de 49%. Mediante la caracterización de los forófitos se determinó gran similitud morfológica (altura máxima, altura del fuste y DAP) entre forófitos afectados. Los estadios de desarrollo más frecuentes en el Campus de

la UNA fueron las epífitas y juveniles, mientras que en el Jardín Botánico de Asunción predominaron estadios avanzados de desarrollo con estrangulación del forófito hospedero. En cuanto a la relación existente entre el DAP del forófito y los estadios de desarrollo, se pudo observar que a mayor DAP existe mayor crecimiento de la hemiepífita. En cuanto a la zonificación se vieron favorecidas la zona II y III para el establecimiento y desarrollo de hemiepífitas.

La hemiepífita estranguladora *F. enormis* es una especie pionera con crecimiento rápido y colonización muy agresiva. La misma pone en peligro las arborizaciones con especies nativas en las áreas verdes del Área Metropolitana de Asunción. Por esta razón se recomienda ejercer un control continuo de las arborizaciones y una extirpación de hemiepífitas en estadios iniciales de crecimiento. De esta forma se podría controlar el desarrollo y aumento poblacional de las mismas y evitar daños severos en arborizaciones en parques, jardines, plazas y avenidas.

AGRADECIMIENTOS

A la M.Sc. Claudia Pereira Sühsner por la elaboración del mapa. Al Lic. Juan Stumpfs por la traducción del resumen.

REFERENCIAS

- Acebey, A. y Krömer, T. 2001. Diversidad y distribución vertical de epífitas en los alrededores del campamento río Eslabón y de la laguna Chalalán, Parque Nacional Madidi, Dpto. La Paz, Bolivia. *Rev. Soc. Bol. Bot.* 3(1/2): 104-123.
- Arbo, M. y Tressens, S. 2000. Flora del Iberá. 1ra. ed. Editorial Universitaria de la Universidad Nacional del Noreste. Corrientes-Argentina. 613p.
- Benzing, D. 2008. Vascular epiphytes. Cambridge University Press. 354p.
- Bernardi, L. 1985. Contribución a la Dendrologia. Segunda Parte: Meliaceae Moraceae-Myrsinaceae-Myrtaceae-Rubiaceae-Vochysiaceae. *Boissiera* 37.
- Pederneiras, L.C; Ferreira Da Costa, A.; Dunn De Araujo, D.; Pereira Carauta, J. 2011. Moraceae das Restingas do Estado do Rio de Janeiro. *Rodriguesia* 62(1):77-92.
- Coelho, L.F.M. 2005. Ecología de hemiepífita estranguladoras no Parque Estadual da Ilha do Cardoso. Tesis. Brasil: Universidade Estadual Paulista "Julio de Mesquita Filho". 97p.
- Gentry, A. 1982. Patterns of neotropical plant species diversity. *Evolutionary Biology* 15: 1-84.
- Granados-Sánchez, D.; López-Rios, G.; Hernández-García, M. y Sánchez-González, A. 2003. Ecología de las Plantas epífitas. *Revista Chapingo, Serie Ciencias Forestales y de Ambiente* 9(2): 101-111.
- Hao, G.Y.; Cao, K.F. y Goldstein, G. 2016. Hemiepiphytic Trees: *Ficus* as a Model System for Understanding Hemiepiphytism. In: Goldstein, G., Santiago, L. (eds.) *Tropical*

- Tree Physiology. *Tree Physiology* 6:2-24.
- Holbrook, N.M. y Putz, F.E. 1996. Water relations of epiphytic and terrestrially-rooted strangler figs in a Venezuelan palm savanna. *Oecologia* 106:424-431
- Johansson, D. 1974. Ecology of vascular epiphytes in West African Rain Forest. *Acta Phytogeographica Suecica* 59: 1-129.
- Kress, W.J. 1986. The Systematic Distribution of Vascular Epiphytes: an update. *Selbyana* 9(1): 2-22.
- Laman, T.G. 1995. The Ecology of strangler fig seedling establishment. *Selbyana* 16(2): 223-229.
- López, J.A.; Little, E.L.; Ritz, G.F.; Rombold, J.S. y Hahn, W.J. 2002. Árboles comunes del Paraguay. Ñande yvyra mata kuera. San Lorenzo, Paraguay: Facultad de Ciencias Agrarias, U.N.A. y Cuerpo de Paz. 458p.
- López-Acosta, J. y Dirzo, R. 2015. Aspectos relevantes sobre la historia natural de las plantas hemiepífitas estranguladoras. *Interciencia*. 40(3): 190-197.
- Orihuela, R.L.L. y Waechter, J.L. 2010. Host size and abundance of hemiepiphytes in a subtropical stand of Brazilian Atlantic Forest. *Journal of Tropical Ecology* 26: 119-122.
- Putz, F.E. y Holbrook, N.M. 1986. Notes on the natural history of hemiepiphytes. *Selbyana* 9:61-69.
- Putz, F.E. y Holbrook, N.M. 1989. Strangler fig rooting habits and nutrient relations in the llanos of Venezuela. *Amer. Jour. Bot.* 76:781-788.
- Tropicos. 2017. Tropicos.org. Missouri Botanical Garden. 22 Dec 2017. <http://www.tropicos.org>.