








Variación biológica en las aráceas trepadoras

Biological variation in climbing aroids

Alma P. Bautista-Bello¹ , Thorsten Krömer^{2,4} , Amparo R. Acebey² , Letizia Weichgrebe¹ ,
Gerhard Zotz^{1,3} 

Resumen

Antecedentes y Objetivos: Las especies de Araceae son conocidas por sus distintas formas de vida; sin embargo, la terminología relacionada con este grupo genera confusiones conceptuales dentro de la comunidad científica. Nuestro objetivo fue demostrar la confusión conceptual actual derivada de la literatura y ejemplares de herbario vs. observaciones y datos de campo.

Métodos: Se realizó una revisión exhaustiva de fuentes de información relevantes sobre las formas de vida de aráceas, incluyendo floras y tratamientos taxonómicos, así como de ejemplares de herbario. Adicionalmente, se llevó a cabo un censo de seis especies de aráceas en la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas”, Veracruz, México. Para cada individuo se buscaron las conexiones de sus raíces adventicias y tallos con el suelo, además se tomaron medidas de su longitud total y hojas para crear tres clases ontogénicas.

Resultados clave: Se presentan las descripciones de formas de vida de 30 especies de Araceae trepadoras de Veracruz publicadas en nueve publicaciones, mostrando una marcada inconsistencia en el uso de la terminología. El análisis de los datos documentados en los ejemplares de herbario reveló para 17 especies, que todas fueron asignadas con al menos tres de ocho diferentes categorías de hábito, principalmente como epífita, hemiepífita y trepadora. De las seis especies censadas en campo, la mayoría de los individuos tiene conexión con el suelo.

Conclusiones: Las asignaciones de formas de vida basadas en observaciones de campo sin tener datos cuantitativos sobre el contacto de las plantas con el suelo son problemáticas. Más bien, es necesario analizar y aclarar la ontogenia de las aráceas trepadoras, lo que puede contribuir a estructurar adecuadamente nuestros conceptos y evitar ambigüedades en la terminología. Asimismo, también se debería evitar que se agrupen a las especies de Araceae indistintamente en estudios sobre epífitas, lo cual lleva a sobreestimar la riqueza reportada.

Palabras clave: Araceae, enredadera nómada, forma de vida, hemiepífita, terminología, variación natural.

Abstract

Background and Aims: The species of Araceae are known for their diversity of life forms; however, the terminology regarding this group generates conceptual confusion within the scientific community. Our objective was to demonstrate the current conceptual confusion based on the literature, herbarium vouchers vs. observations and field data.

Methods: A thorough review of relevant sources of information on aroid life forms was carried out, including floras and taxonomic treatments, as well as herbarium vouchers. Additionally, a census of six aroid species was conducted at the Tropical Biological Station “Los Tuxtlas”, Veracruz, Mexico. For each individual we searched for the connections of its adventitious roots and stems with the soil, in addition we took measurements of its total length and leaves to create three ontogenic classes.

Key results: We present descriptions of life forms of 30 species of climbing Araceae from Veracruz published in nine publications, showing pronounced inconsistency in the use of terminology. The analysis of the data documented in the herbarium specimens revealed for 17 species, that these were assigned to at least three of eight different habit categories, mainly as epiphyte, hemiepiphyte and climber. Of the six species surveyed in the field, most of the individuals have a connection with the soil.

Conclusions: Life form assignments based on field observations without quantitative data on the contact of plants with the soil are problematic. Rather, it is necessary to analyze and clarify the ontogeny of climbing aroids, which can help to properly structure our concepts and avoid ambiguities in terminology. Likewise, it should also be avoided that Araceae species are lumped indiscriminately in epiphyte studies, which leads to an overestimation of the reported richness.

Key words: Araceae, hemiepiphyte, life form, natural variation, nomadic vine, terminology.

¹University of Oldenburg, Institute of Biology and Environmental Sciences, Functional Ecology Group, D-26111 Oldenburg, Alemania.

²Universidad Veracruzana, Centro de Investigaciones Tropicales, José María Morelos 44 y 46, Zona Centro, 91000 Xalapa, México.

³Smithsonian Tropical Research Institute, Box 0843-03092, Panamá, República de Panamá.

⁴Autor para la correspondencia: tkromer@uv.mx

Recibido: 9 de noviembre de 2020.

Revisado: 18 de febrero de 2021.

Aceptado por Marie-Stéphanie Samain: 10 de abril de 2021.

Publicado Primero en línea: 21 de abril de 2021.

Publicado: Acta Botanica Mexicana 128(2021).



Este es un artículo de acceso abierto bajo la licencia Creative Commons 4.0 Atribución-No Comercial (CC BY-NC 4.0 Internacional).

Citar como: Bautista-Bello, A. P., T. Krömer, A. R. Acebey, L. Weichgrebe y G. Zotz. 2021. Variación biológica en las aráceas trepadoras. Acta Botanica Mexicana 128: e1819. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm128.2021.1819>

e-ISSN: 2448-7589

Introducción

El uso de términos precisos para estudiar las formas de vida de las plantas en los distintos grupos taxonómicos es de gran importancia para no generar confusiones conceptuales aunque, debido a la variación biológica implícita dentro de los organismos, su aplicación en ocasiones no es exacta. Evidentemente, de manera práctica, ninguna definición de las distintas formas de vida es capaz de reflejar el crecimiento de los individuos de un mismo taxón o grupo. Por ejemplo, tanto *Annona glabra* L. como *Sequoia sempervirens* Endl. son comúnmente consideradas árboles; sin embargo, a veces *A. glabra* está categorizada como arbusto porque tiene múltiples troncos, lo que demuestra cierta ambigüedad en este tipo de clasificación. Esta misma situación se observa en las plantas estructuralmente dependientes, que se caracterizan por no mantenerse enhiestas, sino que necesitan apoyarse en otras plantas, generalmente árboles, o en algún soporte fijo para su desarrollo (Zotz, 2016). Desde las obras clásicas de Schimper (1888, 1903) y Went (1895, 1940), ha habido una serie de cambios en las definiciones de las categorías de este grupo peculiar.

Sin considerar a los muérdagos o parásitas, porque son ecológicamente distintos y aislados evolutivamente (Zotz, 2016), se han usado hasta hace algunos años cuatro categorías para las demás plantas estructuralmente dependientes (Zotz et al., 2020; Fig. 1): 1) trepadoras o enredaderas, germinan en el suelo y trepan sobre un huésped manteniendo contacto con la tierra durante todo su ciclo de vida, pueden ser lianas leñosas o trepadoras herbáceas; 2) epífitas verdaderas (= holoepífitas), germinan y enraízan de manera no parásita sobre otras plantas (generalmente árboles) durante todo su ciclo de vida; 3) hemiepífitas primarias (HP), germinan y pasan su estado juvenil como epífitas y posteriormente, mediante raíces adventicias, establecen contacto con el suelo; 4) hemiepífitas secundarias (HS), germinan de manera terrestre, al igual que otras trepadoras, pero se supone que su tallo principal muere después de adherirse al tronco de un árbol, perdiendo así “todas las conexiones con el suelo” pasando a un estado epífítico (Schimper, 1888, 1903; Kress, 1986).

Mientras que las tres primeras categorías son comúnmente aceptadas, el uso de hemiepífitas secundarias es controvertido. El término HS es introducido por Ho-

sokawa (1943), pero ignorado hasta 1965 cuando Ellenberg y Mueller-Dombois lo mencionan nuevamente, y establecido hasta la mitad de los años ochenta por Kress (1986) y Putz y Holbrook (1986). Posteriormente se aceptó que HP y HS son formas de vida diferentes; ejemplo de ello son los múltiples trabajos de revisión sobre (hemi)epífitas (Gentry y Dodson, 1987; Williams-Linera y Lawton, 1995; Nadkarni et al., 2001). A pesar de la “aceptación” de ambos términos, especialmente HS ha sido cuestionado durante los últimos 20 años, ya que de acuerdo con Moffett (2000) y Zotz (2013, 2016) es inadecuado para la mayoría de las especies que están catalogadas así. Lo anterior se debe a que no hay evidencia de que estas plantas realmente pierdan todas las conexiones con el suelo para pasar a un estado epífítico, tal como lo plantea la definición original de Kress (1986). Además, el doble uso de “hemiepífitas” para formas de vida que se consideran diferentes da pie a confusiones, más aún cuando se utiliza sin un calificativo (primaria/secundaria) y se deja abierta la libre interpretación (ej. Fernández-Alonso y Hernández-Schmidt, 2007; Sierra-Giraldo et al., 2019).

Ante la falta de evidencia sobre la ontogenia de HS, Moffett (2000) sugiere el abandono de este término a favor de “nomadic vine” (NV) para todas las plantas trepadoras que germinan en el suelo, o al menos cerca de este, y que generalmente pierden las partes más viejas de su tallo en el proceso de ascenso (en contraste con las lianas). El uso de este nuevo término alude implícitamente a una similitud con otras plantas trepadoras, dejando de lado cualquier relación con las HP, la cual en realidad no existe al tratarse de estrategias ecológicas distintas (Fig. 1). De esta manera, si HS fuese reemplazada por NV, ya no sería necesario usar el calificativo “primaria” en HP; por lo tanto, esta estrategia ecológica debería ser referida únicamente como “hemiepífitas”, tal como lo plantea la definición original de Schimper (1903). También evitaría hacer suposiciones no probadas y asociadas con la definición tradicional de que las HS “pierden todas las conexiones”; por lo que se descontinuaría la práctica, bastante frecuente, de hacer conclusiones al respecto, sin evidencia. En relación con la traducción de NV, Moffett (2000) sugiere “bejuco nómada” y Benavides y Hernández-G. (2015) usan “liana nómada”, pero ambos términos son imprecisos, ya que bejuco y liana aluden a una planta trepadora leñosa (Moreno, 1984); mientras que, NV

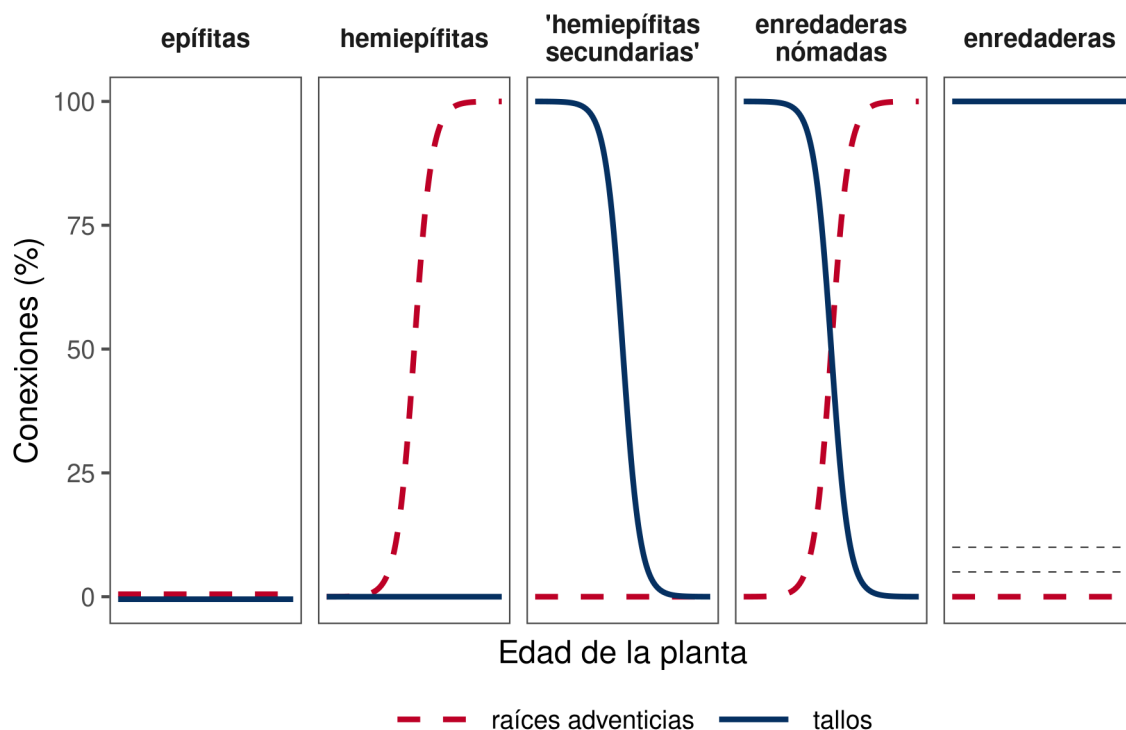


Figura 1: Representación conceptual de los cambios ontogénicos por el contacto de raíces y tallos con el suelo de las diferentes formas de vida estructuralmente dependientes. La terminología sigue a Zotz (2016) (Figura tomada y editada por Zotz et al., 2020).

se refiere generalmente a plantas herbáceas con muy pocas excepciones. Por lo tanto, se sugiere el uso del término “enredadera nómada” (EN), propuesto por Cascante-Marín (2020).

En el caso particular de la familia Araceae, el uso del término controvertido HS es todavía común (Zotz, 2013; Zotz et al., 2020). Desde las revisiones taxonómicas efectuadas en el siglo XIX se indica que hay aráceas trepadoras (“scandens”; Schott, 1858), pero también se reconocen especies epífitas en *Anthurium* Schott y arbustos trepadores en *Monstera* Adans. (“kletternde Sträucher”; Engler, 1889). Aparte de las plantas denominadas “hemiepífitas”, Schimper (1903) observó también la existencia de otro grupo que germina en el suelo y puede perder las partes más viejas de su tallo en el proceso del ascenso, al cual nombró “pseudoeépfitas”. Asimismo, este último grupo es mencionado por Simmonds (1950) en su trabajo sobre la biología de Araceae de Trinidad; sin embargo, el autor no le atribuye ningún término, ya que solo distingue plantas epífitas y trepadoras. Madison (1977a) denominó a las aráceas trepadoras “hemiepífitas” bajo la misma explicación de Schimper

(1903) dada para “pseudoeépfitas”. Posteriormente, con los trabajos de Kress (1986) y Putz y Holbrook (1986), se refuerza la idea de la existencia de formas de vida diferentes, denominando HP a las “hemiepífitas” y HS a las “pseudoeépfitas” de Schimper (1903).

Los múltiples intentos por dar un nombre y describir la existencia de dos formas de vida diferentes deja entrever un problema mayor, y es que todas las definiciones mencionadas en párrafos anteriores han sido meramente inferencias a partir de historias anecdóticas no probadas (Zotz, 2013). Lo anterior da pie a cuestionar ¿hasta qué punto podemos confiar en la terminología utilizada en la literatura? y ¿hasta dónde las muestras botánicas aportan información útil, si se pretende realizar estudios más específicos sobre la biología y ecología de las especies? Por ejemplo, nuestra pregunta ¿realmente existen plantas que pierden todas las conexiones? no podría tener respuesta en los ejemplares de herbario porque estos son solo una imagen puntual del estado de desarrollo u ontogenia de la planta. Los especímenes generalmente no cuentan con información referente al tipo de conexión que tenían los organismos vegetales

cuando fueron colectados, solo del sustrato sobre el que se encontraban. Por lo tanto, para informar correctamente sobre su forma de vida, es necesario observar y describir su estado de ontogenia en el momento de la colecta, dato usualmente ausente en las etiquetas.

Las observaciones someras en el campo, así como la escasa evidencia y falta de información, son las principales razones del porqué hasta la fecha no se puede comprobar la existencia de dos formas de vida supuestamente diferentes, tanto en el campo como en el herbario, dando paso a publicaciones confusas. Por ejemplo, llama la atención que en trabajos procedentes de un mismo laboratorio citan de manera diferente a las mismas especies estudiadas apareciendo en algunas ocasiones como bejuco y en otras, como hemiepífita (Muñoz et al., 2003; Salinas et al., 2010), lo cual también indica una cierta confusión conceptual. Por otro lado, en la mayor parte de la literatura sobre aráceas se les describe indistintamente como “hemiepífitas”, resultando inútil si lo que se pretende es obtener información sobre su estrategia ecológica (Ter Steege y Cornelissen, 1989; Hietz-Seifert et al., 1996; Nieder et al., 2000; Wolf y Flamenco, 2003; Küper et al., 2004; Kreft et al., 2004; Benavides et al., 2005; Krömer et al., 2005, 2013; Cardelús et al., 2006; Martínez-Meléndez et al., 2009; Croat y Ortiz, 2016; Freitas et al., 2016; Croat et al., 2018; Guzmán-Jacob et al., 2020).

Pocos estudios como el de Zotz et al. (1999) distinguen las HP de las HS, y escasos trabajos mencionan las especies de aráceas que podrían ser HP (Croat, 1978, 1997; Kelly, 1985; Mayo, 1991; Mantovani, 1999; Meyer y Zotz, 2004; Lozano-Orihuela y Waechter, 2010; Zotz et al., 2020, en revisión). Dentro de estos, se ha reportado que una especie del género *Anthurium* (*A. clavigerum* Poepp. & Endl.) y 13 de *Philodendron* Schott (*P. alternans* Schott, *P. bipinnatifidum* Schott ex Kunth, *P. corcovadense* Kunth, *P. fragrantissimum* (Hook.) G. Don, *P. goeldii* G.M. Barroso, *P. maximum* K. Krause, *P. megalophyllum* Schott, *P. solimoesense* A.C. Sm., *P. speciosum* Schott ex Endl., *P. radiatum* Schott, *P. schottii* K. Koch, *P. tripartitum* (Jacq.) Schott, *P. williamsii* Hook. f.) son HP. Se esperan más especies de HP en *Philodendron* subg. *Pteromischum* (Schott) Mayo, debido a que Grayum (1996) menciona que estas tienen muchas semillas pequeñas y pegajosas, probable-

mente con germinación epífita. Por otro lado, se ha reportado germinación terrestre para especies trepadoras de los géneros *Heteropsis* K.S. Kunth, *Monstera* y *Syngonium* Schott (Madison, 1977b; Croat, 1981; Soares et al., 2013), lo cual sugiere que podrían ser HS si posteriormente pierden el contacto con el suelo. Sin embargo, estas afirmaciones siguen siendo débiles, debido al número reducido de especies consideradas en dichos estudios.

Recientemente se ha emprendido la labor de comprobar mediante datos cuantitativos la estrategia ecológica de las aráceas, la cual consiste en incluir la mayor cantidad posible de especies. Derivado de esto, los primeros resultados reportados por Zotz et al. (2020) indican que es difícil distinguir categorías, debido a que las especies presentan una amplia variación natural en las formas de vida. Lo anterior refleja que hay una falta de conocimiento sobre este aspecto dentro de las especies trepadoras de Araceae, así como de definiciones que contemplen la variación implícita dentro de los individuos, ya que el desconocimiento sobre la ontogenia nos puede llevar a la confusión o malinterpretación de términos, dando como resultado conclusiones erróneas sobre la biología de las especies. Nuestro objetivo fue demostrar la confusión conceptual actual derivada de la literatura y ejemplares de herbario vs. observaciones y datos de campo, con la meta de identificar los problemas del uso de la terminología en las aráceas trepadoras.

Materiales y Métodos

Se revisaron y compilaron las categorías de formas de vida utilizadas en diferentes floras y tratamientos taxonómicos (Matuda, 1954; Madison, 1977b; Grayum, 1996; Ibarra-Manríquez y Sinaca-Colín, 1996; Croat, 1997; Croat y Stiebel, 2001; Croat y Vannini, 2006; Croat y Acebey, 2015; Cornejo-Tenorio et al., 2019), para 30 especies que ocurren en el estado de Veracruz, México (Krömer et al., 2020). Además, se revisó y compiló la información documentada, sobre las formas de vida, en las etiquetas de ejemplares depositados en varios herbarios regionales de Veracruz: a) Herbario CIB, del Instituto de Investigaciones Biológicas, b) Herbario CITRO, del Centro de Investigaciones Tropicales, ambos de la Universidad Veracruzana, en Xalapa, Veracruz, c) Herbario de la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas”, de la Universidad Nacional Autónoma de México y d) Her-

bario XAL, del Instituto de Ecología, A.C., en Xalapa, Veracruz, así como en la base de datos en línea del Herbario Nacional (MEXU) del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México (IBUNAM, 2020) y la de Tropicos (TROPICOS, 2020) del Missouri Botanical Garden, St. Louis, EUA.

Además del análisis bibliográfico y de gabinete se realizó un censo con las especies de Araceae más comunes en el bosque tropical perennifolio de la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtles”, ubicado en el sureste del estado de Veracruz (Acebey y Krömer, 2008). Se establecieron siete parcelas de 20 × 20 m, en las que se registró un total de 936 individuos pertenecientes a seis especies (*Anthurium flexile* Schott, *Monstera acuminata* K. Koch, *Monstera tuberculata* Lundell, *Philodendron seguine* Schott, *Rhodospatha wendlandii* Schott, *Syngonium podophyllum* Schott). Para cada individuo se buscaron cuidadosamente las conexiones de sus raíces adventicias y tallos con el suelo y se anotó su identidad taxonómica, altura, longitud total de la planta y longitud de la hoja más alta y baja con respecto al suelo.

Con las medidas de las hojas y la longitud total de cada individuo se crearon tres clases ontogénicas (Zotz et al., 2020): clase 1, individuos más pequeños; clase 2, individuos de longitud intermedia; clase 3, individuos más grandes (Fig. 2). Para reconocer los tamaños aproximados en individuos juveniles y adultos y poderlos incluir en alguna categoría, de las tres mencionadas, se consultaron las descripciones taxonómicas de cada especie (Croat y Acebey, 2015) y se utilizaron sus cambios heteroblásticos como guía. Para especies metamórficas, como *Syngonium podophyllum* y *Monstera acuminata*, se consideró la forma y el tamaño de las hojas, mientras que para las alomórficas, como *Anthurium flexile* y *Rhodospatha wendlandii*, se utilizó únicamente el tamaño de las hojas en relación con el tamaño total de cada individuo (Fig. 2). Si bien las clases ontogénicas se basan en el tamaño de hojas y planta, esto no indica que para la clase 3 los individuos examinados sean adultos.

Las figuras sobre los tipos de conexión y cambios ontogénicos fueron creadas en R v. 4.02 (R Core Team, 2020), usando el paquete “tidyverse” (Wickham et al., 2019).

Resultados

Publicaciones y etiquetas de herbario

En el Cuadro 1 se presentan las descripciones de formas de vida de las 30 especies de Araceae trepadoras de Veracruz que aparecen en las nueve publicaciones mencionadas en el apartado de Materiales y Métodos. La mayoría de las especies tiene una marcada inconsistencia en la descripción de sus formas de vida, misma que se refleja en diferentes trabajos de un mismo autor. Por ejemplo, *Anthurium flexile* (Fig. 3A) se denomina “epífita trepadora” (Matuda, 1954), “epífita escandente” (Croat y Stiebel, 2001; Cornejo-Tenorio et al., 2019) o “hemiepífita trepadora” (Croat y Acebey, 2015), y *Monstera acuminata* (Fig. 3B) como “scandent epiphyte” (Madison, 1977b), “trepadora hemiepífita” (Croat y Stiebel, 2001), “epífita trepadora” (Croat y Acebey, 2015) o “trepadora hemiepífita o epífita” (Cornejo-Tenorio et al., 2019). Por otro lado, *Philodendron seguine* es referida como “epífita trepadora” (Matuda, 1954), “subligneous vine or liana” (Grayum, 1996), “trepadora hemiepífita” (Ibarra-Manríquez y Sinaca-Colín, 1996), “bejuco o liana trepadora” (Croat y Acebey, 2015) o “trepadora hemiepífita o epífita” (Cornejo-Tenorio et al., 2019), mientras que *P. radiatum* se describe como “trepadora hemiepífita o epífita” (Croat y Stiebel, 2001; Cornejo-Tenorio et al., 2019) o “epífita o hemiepífita, raramente terrestre” (Croat, 1997; Croat y Acebey, 2015).

El análisis de los datos sobre las formas de vida, documentados en las etiquetas de ejemplares de herbario, reveló para 17 especies de aráceas trepadoras con un mínimo de cinco ejemplares revisados, que todas fueron asignadas con al menos tres de ocho diferentes categorías de hábito: 1) trepador (“climber/vine”); 2) bejuco (“liana”); 3) hemiepífita; 4) hemiepífita trepadora (“climbing hemiepiphyte”); 5) epífita; 6) epífita trepadora (“epiphytic climber/ creeper/vine”); 7) terrestre y 8) rupícola (sobre rocas), aunque la mayoría pertenece a cinco o hasta siete categorías (Fig. 4). De un total de 213 ejemplares considerados, excluyendo colectas sin información específica sobre la forma de vida (ej. “hierba”), la mayoría fueron asignados como epífita (56), hemiepífita (45) y trepadora (42), siendo *Anthurium flexile* (25), *Syngonium podophyllum* (19; Fig. 3I), *Monstera acuminata* y *Philodendron radiatum* (17 cada una) las especies con más ejemplares.



Figura 2: Ejemplos de tamaños considerados para crear las tres clases ontogénicas en la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas”, Veracruz, México. A. *Anthurium flexile* subsp. *flexile* (J.F. Macbr.) Croat & R.A. Baker; B. *Rhodospatha wendlandii* Schott; C. *Syngonium podophyllum* Schott. Los números 1, 2, 3 se refieren a las clases ontogénicas utilizadas. Fotografías: A. P. Bautista-Bello.

Cuadro 1: Descripción de la forma de vida de 30 especies de Araceae trepadoras presentes en el estado de Veracruz, México, mencionadas en nueve publicaciones diferentes. Según Croat y Acebey (2015), *Monstera lechleriana* Schott debe ser llamada *M. egregia* Schott en México y América Central, ya que la anterior es una especie de Sudamérica. § indica las seis especies de Araceae más abundantes de la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas”, Veracruz, México.

Especie	Matuda (1954)	Madison (1977b); *Grayum (1996); #Croat (1997)	Ibarra-Manríquez y Sinaca-Colín (1996)	Croat y Stiebel (2001)	Croat y Vannini (2006)	Croat y Acebey (2015)	Cornejo-Tenorio et al. (2019)
<i>Anthurium flexile</i> Schott §	epífita trepadora		epífita	epífita escandente	epiphytic, hemiepiphytic	hemiepífita trepadora	epífita escandente
<i>Anthurium pentaphyllum</i> G. Don	epífita trepadora		epífita	trepadora epífita	lithophytic, epiphytic	hemiepífita adpreso-trepadora	epífita o terrestre
<i>Monstera acuminata</i> K. Koch §		scandent epiphyte	trepadora	trepadora hemiepífita	hemiepiphytic	epífita trepadora	trepadora hemiepífita o epífita
<i>Monstera deliciosa</i> Liebm.	epífita trepadora	rupestral or epiphyte		trepadora hemiepífita	hemiepiphytic	hemiepífita o rupícola	
<i>Monstera florescanoana</i> Croat, T. Krömer & Acebey						hemiepífita adpreso-trepadora	
<i>Monstera lechleriana</i> Schott (<i>M. egregia</i> Schott)		epiphyte			hemiepiphytic	hemiepífita adpreso-trepadora	
<i>Monstera punctulata</i> Schott ex Engl.	trepadora	robust climber				epífita trepadora	
<i>Monstera siltepecana</i> Matuda	epífita trepadora	juvenile terrestrial creeper, adult climbing shoots		trepadora hemiepífita	hemiepiphytic	hemiepífita adpreso-trepadora	
<i>Monstera tuberculata</i> Lundell §	trepadora	climbing and hanging epiphyte	trepadora	trepadora epífita	hemiepiphytic	trepadora epífita	trepadora epífita

Cuadro 1. Continuación.

Especie	Matuda (1954)	Madison (1977b); *Grayum (1996); #Croat (1997)	Ibarra-Manríquez y Sinaca-Colín (1996)	Croat y Stiebel (2001)	Croat y Vannini (2006)	Croat y Acebey (2015)	Cornejo-Tenorio et al. (2019)
<i>Philodendron advena</i> Schott	trepadora	#terrestrial, epilithic or hemiepiphytic			terrestrial, lithophytic, hemiepiphytic	terrestre, rupícola o hemiepífita	
<i>Philodendron anisotomum</i> Schott		#hemiepiphytic vine		trepadora hemiepífita	lithophytic, hemiepiphytic	trepadora hemiepífita o rupícola	
<i>Philodendron hederaceum</i> Kunth		#hemiepiphyte	trepadora	trepadora	hemiepiphytic	hemiepífita trepadora	trepadora hemiepífita
<i>Philodendron inaequilaterum</i> Liebm.		*scandent vine, rarely terrestrial or epilithic	trepadora hemiepífita	trepadora hemiepífita	unknown	trepadora o rupícola	
<i>Philodendron jacquinii</i> Schott		#hemiepiphytic vine		trepadora epífita	hemiepiphytic	hemiepífita	
<i>Philodendron mexicanum</i> Engl.		#hemiepiphytic, sometimes terrestrial or epilithic			terrestrial, lithophytic, hemiepiphytic	hemiepífita, raramente terrestre o rupícola	
<i>Philodendron radiatum</i> Schott	trepadora	#epiphytic or hemiepiphytic, rarely terrestrial	trepadora hemiepífita	trepadora hemiepífita o epífita	terrestrial, lithophytic, hemiepiphytic, epiphytic	epífita o hemiepífita, raramente terrestre	trepadora hemiepífita o epífita
<i>Philodendron sagittifolium</i> Liebm.	trepadora	#hemiepiphytic, rarely terrestrial or epilithic	trepadora	trepadora epífita o hemiepífita	terrestrial, lithophytic, hemiepiphytic	hemiepífita	trepadora epífita o hemiepífita
<i>Philodendron schottii</i> K. Koch		*coarse vine or scandent vine or liana		trepadora hemiepífita escandente	unknown	trepadora escandente	

Cuadro 1. Continuación.

Especie	Matuda (1954)	Madison (1977b); *Grayum (1996); #Croat (1997)	Ibarra-Manríquez y Sinaca-Colín (1996)	Croat y Stiebel (2001)	Croat y Vannini (2006)	Croat y Acebey (2015)	Cornejo-Tenorio et al. (2019)
<i>Philodendron seguine</i> Schott §	epífita trepadora	*coarse subligneous vine or liana	trepadora hemiepífita		unknown	bejuco o liana trepadora	trepadora hemiepífita o epífita
<i>Philodendron smithii</i> Engl.		#hemiepiphytic, sometimes terrestrial or epilithic		trepadora hemiepífita	terrestrial, lithophytic, hemiepiphytic	hemiepífita terrestre o rupícola	
<i>Philodendron standleyi</i> Grayum		*appressed-climbing epiphyte		trepadora hemiepífita	unknown	epífita, trepadora adpresa	
<i>Philodendron subincisum</i> Schott		#hemiepiphytic				hemiepífita	
<i>Philodendron tripartitum</i> Schott	epífita trepadora	#hemiepiphytic appressed-climbing	trepadora	trepadora hemiepífita	hemiepiphytic	hemiepífita, trepadora adpresa	
<i>Philodendron tuerckheimii</i> Grayum		*scandent vine		trepadora escandente	unknown	hemiepífita escandente	
<i>Rhodospatha wendlandii</i> Schott §	epífita trepadora		trepadora epífita	trepadora hemiepífita	lithophytic, epiphytic	hemiepífita adpreso-trepadora	trepadora epífita o hemiepífita
<i>Syngonium angustatum</i> Schott				trepadora hemiepífita	hemiepiphytic	hemiepífita trepadora	
<i>Syngonium chiapense</i> Matuda	epífita trepadora		trepadora hemiepífita		hemiepiphytic	hemiepífita, trepadora	trepadora hemiepífita

Cuadro 1. Continuación.

Especie	Matuda (1954)	Madison (1977b); *Grayum (1996); #Croat (1997)	Ibarra-Manríquez y Sinaca-Colín (1996)	Croat y Stiebel (2001)	Croat y Vannini (2006)	Croat y Acebey (2015)	Cornejo-Tenorio et al. (2019)
<i>Syngonium neglectum</i> Schott (Engl.)						hemiepífita, tre- padora	
<i>Syngonium podophyllum</i> Schott §	trepadora		trepadora he- miepífita	trepadora he- miepífita	hemiepiphytic	hemiepífita, tre- padora	trepadora he- miepífita
<i>Syngonium sagittatum</i> G.S. Bunting						hemiepífita, ad- preso-trepadora	



Figura 3: Vistas de algunas especies de aráceas trepadoras de Veracruz, México. A. *Anthurium flexile* subsp. *flexile* (J.F. Macbr.) Croat & R.A. Baker; B. *Monstera acuminata* K. Koch; C. *Monstera lechleriana* Schott (= *M. egregia* Schott); D. *Philodendron advena* Schott; E. *Philodendron hederaceum* Kunth; F. *Philodendron sagittifolium* Liebm.; G. *Rhodospatha wendlandii* Schott; H. *Syngonium chiapense* Matuda; I. *Syngonium podophyllum* Schott. Fotografías: T. Krömer.

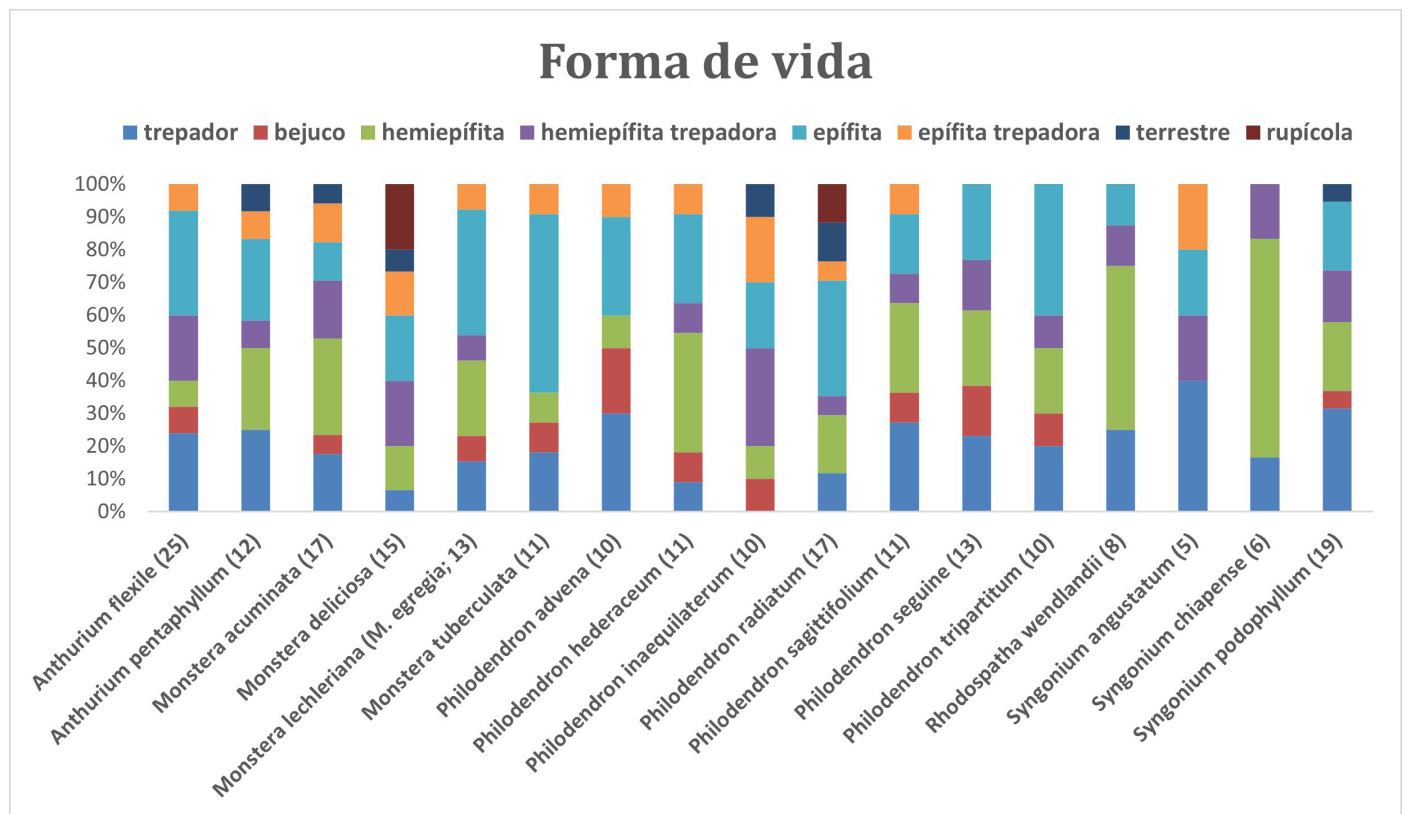


Figura 4: Asignación de formas de vida de las etiquetas de ejemplares de herbario de 17 especies de Araceae de Veracruz, México, dada como porcentajes para cada especie. Las ocho categorías de forma de vida se detallan arriba en la figura. Entre paréntesis se indica el número de ejemplares considerados por especie.

Observaciones de campo vs. literatura y etiquetas de herbario

Monstera tuberculata está categorizada en la mayoría de las publicaciones y etiquetas de herbario como “hemiepífita”, “hemiepífita trepadora”, “trepadora” y “epífita trepadora” (Cuadro 1, Fig. 4). Nuestros datos de las seis especies de Araceae más abundantes de la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas” indican para esta especie que, de los 59 individuos observados en campo, más de 70% de los más pequeños presentan conexión con el suelo por medio del tallo, situación que se incrementa en los más grandes. Alrededor de 30% de los individuos de la clase 1 presentó conexión por medio de raíces adventicias, disminuyendo a 15% para la clase 3 (Fig. 5A). Estos resultados indican que esta especie no es epífita ni hemiepífita como lo mencionan las publicaciones y los ejemplares de herbario y, aunque un alto porcentaje del total de los individuos tiene conexión por medio de tallos, tampoco se puede decir que es una enredadera, ya que también hay individuos con otro tipo de conexión en todas las clases ontogénicas.

Philodendron seguine y *Anthurium flexile* están etiquetadas principalmente como “epífita trepadora”, “trepadora epífita/hemiepífita”, o “bejuco o liana” (Cuadro 1). Ambas especies presentan una trayectoria ontogénica similar; es decir, más de 75% de los individuos de la clase 1 tiene conexión con el suelo por medio de tallos, mientras que solo 60% de la clase 3. Ambas especies tienen pocos individuos pequeños con conexión por medio de raíces adventicias, pero 30% en los grandes (Figs. 5B, C). Los patrones encontrados para estas dos especies no coinciden con las clases otorgadas en la literatura y etiquetas revisadas, ya que se registraron individuos conectados con el suelo, tanto con la raíz como con el tallo, en todas las clases ontogénicas.

Syngonium podophyllum está categorizada como “trepadora hemiepífita”. De los individuos pequeños, 74% tienen conexión con el suelo a través del tallo, y en los grandes hasta 40%. Mientras que durante la trayectoria ontogénica hay pocos individuos de la clase 1 conectados por medio de raíces adventicias, este fenómeno se incrementa

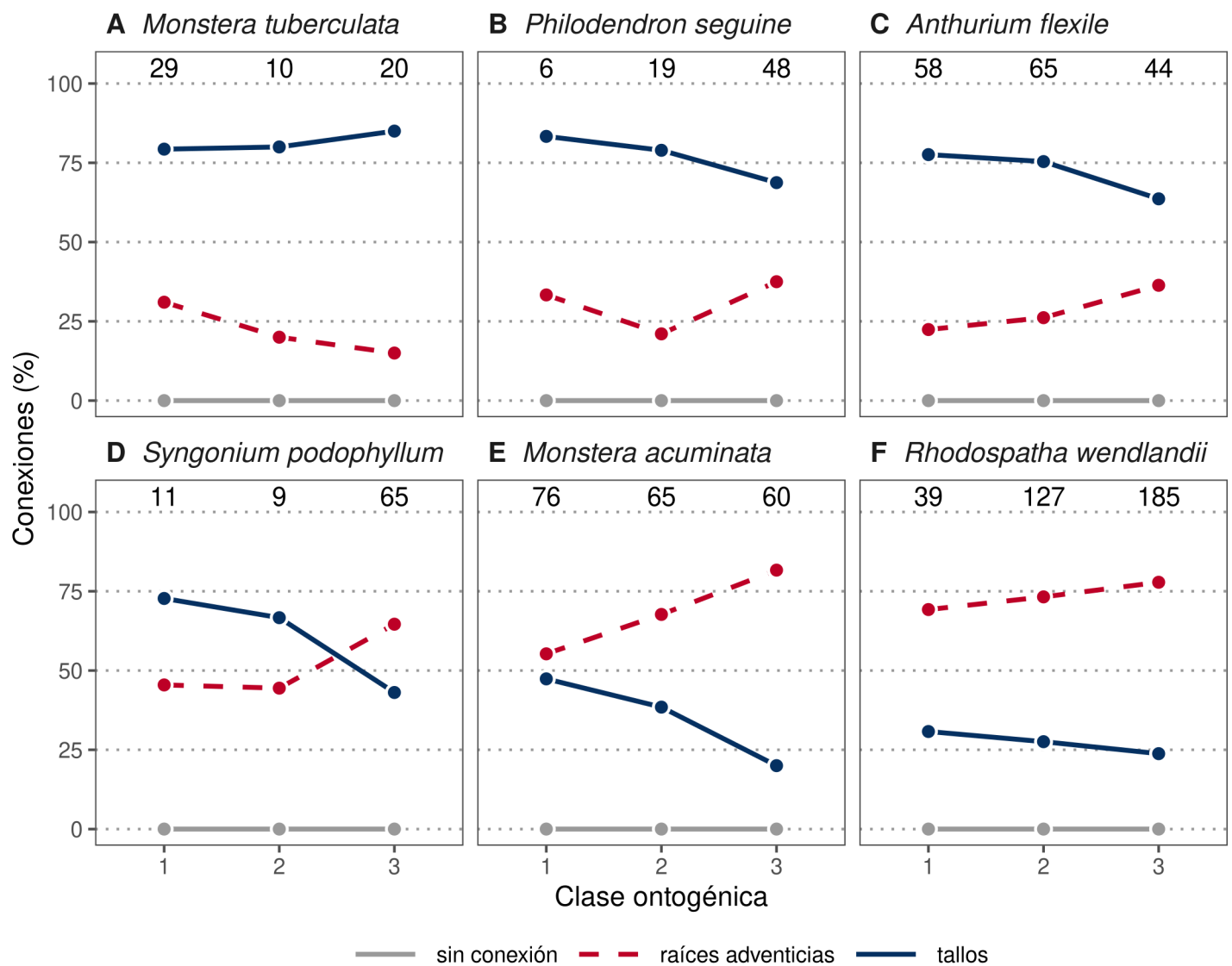


Figura 5: Cambios ontogénicos en el porcentaje de plantas con conexión por tallo, conexión por raíces o sin conexión (= ocurrencia de epífitas) con el suelo en seis especies de Araceae, presentes en la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas”, Veracruz, México. La suma de los porcentajes de conexiones por raíces y tallos puede exceder 100%, ya que algunos individuos presentaron ambas conexiones.

hasta 60% en los de la clase 3 (Fig. 5D). Por tanto, esta especie no puede ser catalogada como una trepadora epífita debido a la amplia variación ontogénica presentada entre los individuos clasificados en las tres clases.

En *Monstera acuminata* y *Rhodospatha wendlandii* (Fig. 3G), la trayectoria ontogénica indica que más de 50% de los individuos de la clase 1 presentan conexiones por medio de raíces adventicias, y hasta 75% y 80% respectivamente, en los de la clase 3; menos de 50% de los de la clase 1 tiene conexión con tallo, y hasta 25% y 15% para los de la clase 3 (Figs. 5E, F). A pesar de que estas dos especies

muestran una ligera tendencia a incrementar la conexión con el suelo por medio de raíces adventicias en la clase 3; esto no concuerda con las categorías epífita/hemiepífita-trepadora asignadas en la literatura, ya que también presentan conexión terrestre por medio de sus tallos en plantas más grandes.

Discusión

Los resultados de este trabajo muestran que todavía existe una profunda confusión cuando se trata de describir la forma de vida de las aráceas trepadoras. Las inconsisten-

cias en el uso de la terminología entre los investigadores que trabajan en Araceae son problemáticas (Zotz et al., 2020), debido a que actualmente es imposible distinguir entre una confusión terminológica y una posible variación biológica. Además, se vislumbra un problema mucho más serio, ya que la comparación de los datos de campo con las etiquetas de ejemplares de herbario, floras y otra literatura relevante, sugiere que ninguna de las seis especies examinadas en campo en esta investigación encaja dentro del concepto de “hemiepífita secundaria” (*sensu* Kress, 1986) y estas en realidad podrían ser muy escasas o no existir.

Si bien solo se presentan datos de observaciones de campo para las seis especies de Araceae más abundantes en la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas”, estos coinciden con los resultados reportados por Zotz et al. (2020), donde ni una sola planta de las cuatro especies observadas en Barro Colorado Island (BCI), Panamá, presentó desconexión con el suelo. Además, es notable que los individuos de las especies observadas en ambos estudios tienden a tener un desarrollo ontogénico gradual y variado. Por ejemplo, independientemente de la clase ontogénica, se presentan distintos porcentajes de individuos juveniles y más grandes conectados por raíces adventicias o tallo. Es decir, en ninguna clase de la trayectoria ontogénica, las especies presentaron 100% de sus individuos con una conexión exclusiva, ya sea por raíz, por tallo o sin conexión, lo cual descarta la posibilidad de poder diferenciar con claridad a qué categoría pertenecen. La excepción es *Anthurium clavigerum* de BCI, donde ni un solo individuo tuvo contacto por tallo con el suelo, pero sí por raíces adventicias, aumentando de 30% en plantas juveniles a 100% en las adultas. Además, la longitud de los tallos cambió relativamente poco en esta especie y la posición de sus ápices fue mucho más alta en comparación con su longitud, coincidiendo así con la definición de una hemiepífita sin el calificativo “primaria” (*sensu* Zotz, 2013).

El presente estudio sirve para exhortar a no hacer asignaciones precipitadas basadas en observaciones de campo sin tener datos cuantitativos sobre el contacto de las plantas con el suelo durante la ontogenia. Por ejemplo, en observaciones previas al censo realizado se pudo notar un gran número de plántulas de *Anthurium flexile* y *Monstera*

acuminata sobre el suelo y bases de los árboles, mientras que las plantas más grandes predominaban trepando los troncos y ramas. Partiendo de estas observaciones se podría deducir que ambas especies son NV, ya que en los resultados obtenidos podemos ver que un gran porcentaje de individuos de las tres clases ontogénicas de *A. flexile* presenta conexión por tallo al suelo, mientras que en *M. acuminata* el mayor porcentaje la presenta por raíces adventicias. Sin embargo, en ambas especies se presenta un porcentaje menor de otro tipo de conexión, ya sea por raíz o tallo respectivamente.

Lo anterior sugiere que hay una gran variación natural en el sitio de germinación de las especies, lo que también fue observado en la Guayana Francesa por Cockle (2001), quien registra el sitio de establecimiento de 1572 plántulas de varias especies del género *Philodendron*. Menos de 10% se encontraron en el suelo; un número similar en troncos y tallos de árboles más pequeños, pero la mayoría creció en contrafuertes muertos, escombros leñosos u hojarasca. Las conclusiones de ese estudio son limitadas, ya que las plántulas no se identificaron a nivel de especie, pero las observaciones ciertamente sugieren una plasticidad intraespecífica sustancial. Así concluimos que la ontogenia de estas y otras especies trepadoras de Araceae es mucho más compleja y variable y no se pueden hacer conclusiones basadas en observaciones someras o en la literatura, en la cual sus autores han errado en cuanto a las categorías implementadas.

Es necesario analizar y aclarar la ontogenia de las aráceas trepadoras. Esto puede contribuir a estructurar adecuadamente nuestros conceptos y evitar ambigüedades en la terminología. De esta manera también se podría evitar que se agrupen especies de Araceae indistintamente en estudios sobre epífitas, lo cual lleva a sobreestimar la riqueza y diversidad reportada (ej. Benavides et al., 2005; Martínez-Meléndez et al., 2009; Freitas et al., 2016; Guzmán-Jacob et al., 2020; Krömer et al., 2020). Descartar el uso de HS resuelve el problema de una posible confusión con hemiepífitas “primarias” cuando este es usado sin un calificativo y, aunque el uso de “nomadic vine” o “enredadera nómada” se hace cada vez más presente en publicaciones botánicas (Woods et al., 2018; Hay y Boyce, 2019; Wong y Boyce, 2019) el problema principal persiste.

Se propone la realización de estudios cuantitativos sobre la germinación y el establecimiento temprano, así como los relacionados con aspectos funcionales entre epífitas verdaderas, hemiepífitas “primarias” y enredaderas leñosas y herbáceas para descifrar si las enredaderas nómadas podrían representar un posible camino evolutivo hacia el epifitismo, idea que probablemente está implícita con el término “hemiepífita”. Así mismo se sugiere prestar atención a lo que se ve en campo e incluir información en las etiquetas sobre el tipo de conexión cuando se realizan colectas. Por ahora es necesario tener claros los términos básicos: epífita y hemiepífita *sensu* Schimper (1903), ya que por el momento la veracidad de los términos NV y HS no puede ser probada; por lo tanto, no tiene sentido tratar de hacer categorías si lo que se observa es más bien una variación continua.

Contribución de autores

APBB, LW y GZ concibieron y diseñaron el estudio. TK y ARA contribuyeron a la revisión de datos, de ejemplares de herbario y al análisis de literatura. APBB realizó el trabajo de campo y analizó los datos. APBB y TK redactaron el manuscrito. APBB, LW y TK desarrollaron y editaron las figuras. GZ coordinó el proyecto. Todos los autores contribuyeron con la revisión, discusión y aprobación del manuscrito final.

Financiamiento

Este estudio fue apoyado por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) con la beca (No.738851) otorgada a APBB. Deutsche Forschungsgemeinschaft (DFG) (Zo 94/10-1) otorgó financiamiento a GZ y LW.

Agradecimientos

Agradecemos a los curadores de los herbarios CIB, CITRO, "Los Tuxtlas" y XAL, por las facilidades otorgadas para consultar el material depositado en sus colecciones. Se agradece a S. Sinaca-Colín, por su apoyo en campo; a R. Castro-Cortés, por preparar la lámina de fotos (Fig. 3); a R. Coates, por el apoyo logístico en la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas" de la Universidad Nacional Autónoma de México y a J. Prospero, por sus valiosos comentarios.

Literatura citada

- Acebey, A. y T. Krömer. 2008. Diversidad y distribución de Araceae de la Reserva de la Biosfera Los Tuxtles, Veracruz, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 79(2): 466-471. DOI: <http://dx.doi.org/10.22201/ib.20078706e.2008.002.553>
- Benavides, A. N., A. J. Duque M., J. F. Duivenvoorden, G. A. Vasco y R. Callejas. 2005. A first quantitative census of vascular epiphytes in rain forests of Colombian Amazonia. *Biodiversity and Conservation* 14(3): 739-758. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10531-004-3920-9>
- Benavides, A. N. y A. L. Hernández-G. 2015. Disponibilidad de raíces adventicias de tres especies silvestres cosechadas para la elaboración de artesanías en Santa Elena, Antioquia (Colombia). *Caldasia* 37(2): 345-358. DOI: <http://dx.doi.org/10.15446/caldasia.v37n2.53870>
- Cardelús, L. C., R. K. Colwell y J. E. Watkins Jr. 2006. Vascular epiphyte distribution patterns: explaining the mid-elevation richness peak. *Journal of Ecology* 94(1): 144-156. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2005.01052.x>
- Cascante-Marín, A. 2020. Plantas del dosel del bosque: Guía para la identificación de géneros de plantas epífitas con flores de Costa Rica. Universidad de Costa Rica. San José, Costa Rica. 273 pp.
- Cockle, A. 2001. The dispersal and recruitment of Cyclanthaceae and *Philodendron* (Araceae) understory root-climbing vines. In: Bongers, F., P. Charles-Dominique y M. Théry (eds.). *Nouragues - Dynamics and Plant-Animal Interactions in a Neotropical Rainforest*. Springer. Dordrecht, Netherlands. Pp. 251-263.
- Cornejo-Tenorio, G., G. Ibarra-Manríquez y S. Sinaca-Colín. 2019. Flora de Los Tuxtles: guía ilustrada. Universidad Nacional Autónoma de México. Cd. Mx., México. 499 pp.
- Croat, T. B. 1978. Flora of Barro Colorado Island. Stanford University Press. Stanford, USA. 943 pp.
- Croat, T. B. 1981. A revision of *Syngonium* (Araceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 68(4): 565-651. DOI: <https://doi.org/10.2307/2398892>
- Croat, T. B. 1997. A revision of *Philodendron* subgenus *Philodendron* (Araceae) for Mexico and Central America. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 84(3): 311-704. DOI: <https://doi.org/10.2307/2992022>
- Croat, T. B. y T. Stiebel. 2001. Araceae. In: Stevens, W. D., C. Ulloa Ulloa, A. Pool y O. M. Montiel (eds.). *Flora de Nicaragua*.

- Tomo I. Introducción, Gimnospermas y Angiospermas (Acanthaceae-Euphorbiaceae). *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 85: 136-188.
- Croat, T. B. y J. Vannini. 2006. The Araceae of Guatemala. In: Cano, E. (ed.). *Biodiversidad de Guatemala* 1: 147-161.
- Croat, T. B. y A. R. Acebey. 2015. Araceae. *Flora de Veracruz* 164: 1-211.
- Croat, T. B. y O. O. Ortiz. 2016. A reappraisal of the *Anthurium cuspidatum* Masters complex, section *Polyneurium* (Araceae). *Aroideana* 39 (2): 134-186.
- Croat, T. B., X. Delannay y R. Wood. 2018. A revision of *Anthurium* (Araceae) section *Polyneurium* for Carchi Province, Ecuador. *Aroideana* 41(1): 4-126.
- Ellenberg, H. y D. Mueller-Dombois. 1965. A key to Raunkiaer plant life forms with revised subdivisions. *Bericht über das Geobotanische Forschungsinstitut Rübel zu Zürich* 37: 56-73.
- Engler, A. 1889. Araceae. *Die natürlichen Pflanzenfamilien. Teil 2, Abteilung 1(6)*: 102-164.
- Fernández-Alonso, J. L. y M. Hernández-Schmidt. 2007. Catálogo de la flora vascular de la cuenca alta del Río Subachoque (Cundinamarca, Colombia). *Caldasia* 29: 73-104.
- Freitas, L., A. Salino, L. M. Neto, T. E. Almeida, S. R. Mortara, J. R. Stehmann, y R. C. Forzza. 2016. A comprehensive checklist of vascular epiphytes of the Atlantic Forest reveals outstanding endemic rates. *PhytoKeys* 58: 65-79. DOI: <https://doi.org/10.3897/phytokeys.58.5643>
- Gentry, A. H y C. H. Dodson. 1987. Diversity and biogeography of Neotropical vascular epiphytes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 74(2): 205-233. DOI: <https://doi.org/10.2307/2399395>
- Grayum, M. H. 1996. Revision of *Philodendron* subgenus *Pteromischum* (Araceae) for Pacific and Caribbean tropical America. *Systematic Botany Monographs* 47: 1-233.
- Guzmán-Jacob, V., G. Zotz, D. Craven, A. Taylor, T. Krömer, M. L. Monge-González y H. Kreft. 2020. Effects of forest-use intensity on vascular epiphyte diversity along an elevational gradient. *Diversity and Distributions* 26(1): 4-15. DOI: <https://doi.org/10.1111/ddi.12992>
- Hay, A. y P. C. Boyce. 2019. *Rhaphidophora neglecta* - A long-overlooked new species of Araceae-Monstereae growing in the Royal Botanic Gardens, Sydney. *Aroideana* 42 (2-3): 4-17.
- Hietz-Seifert, U., P. Hietz y S. Guevara. 1996. Epiphyte vegetation and diversity on remnant trees after forest clearance in southern Veracruz, Mexico. *Biological Conservation* 75: 103-111. DOI: [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(95\)00071-2](https://doi.org/10.1016/0006-3207(95)00071-2)
- Hosokawa, T. 1943. Studies on the life-form of vascular epiphytes and the epiphyte flora of Ponape, Micronesia (I). *Transactions of the Natural History Society of Taiwan* 33: 35-55.
- Ibarra-Manríquez, G. y S. Sinaca-Colín. 1996. Lista comentada de plantas de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Veracruz, México: (Violaceae-Zingiberaceae). *Revista de Biología Tropical* 44(2): 427-447.
- IBUNAM. 2020. Herbario Nacional de México (MEXU), Plantas Vasculares. Portal de Datos Abiertos UNAM Colecciones Universitarias (en línea), Departamento de Botánica, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). Cd. Mx., México. <http://datosabiertos.unam.mx> (consultado mayo de 2020).
- Kelly, D. L. 1985. Epiphytes and climbers of a Jamaican rain forest: vertical distribution, life forms and life histories. *Journal of Biogeography* 12(3): 223-241. DOI: <https://doi.org/10.2307/2844997>
- Kreft, H., N. Köster, W. Küper, J. Nieder y W. Barthlott. 2004. Diversity and biogeography of vascular epiphytes in Western Amazonia, Yasuní, Ecuador. *Journal of Biogeography* 31(9): 1463-1476. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2004.01083.x>
- Kress, W. J. 1986. The systematic distribution of vascular epiphytes: an update. *Selbyana* 9: 2-22.
- Krömer, T., M. Kessler, S. R. Gradstein y A. Acebey. 2005. Diversity patterns of vascular epiphytes along an elevational gradient in the Andes. *Journal of Biogeography* 32: 1799-1809. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01318.x>
- Krömer, T., A. Acebey, J. Kluge y M. Kessler. 2013. Effects of altitude and climate in determining elevational plant species richness patterns: a case study from Los Tuxtles, Mexico. *Flora* 208(3): 197-210. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.flora.2013.03.003>
- Krömer, T., A. Espejo-Serna, A. R. López-Ferrari, A. Acebey, C. J. García-Cruz y G. Mathieu. 2020. Las angiospermas epífitas del estado de Veracruz, México: Diversidad y distribución. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 91: e913415. DOI: <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2020.91.3415>

- Küper, W., H. Kreft, J. Nieder, N. Köster y W. Barthlott. 2004. Large-scale diversity patterns of vascular epiphytes in Neotropical montane rain forests. *Journal of Biogeography* 31(9): 1477-1487. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2004.01093.x>
- Lozano-Orihuela, R. N. y J. L. Waechter. 2010. Host size and abundance of hemiepiphytes in a subtropical stand of Brazilian Atlantic Forest. *Journal of Tropical Ecology* 26(1): 119-122. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0266467409990496>
- Madison, M. 1977a. Vascular epiphytes: their systematic occurrence and salient features. *Selbyana* 2(1): 1-13.
- Madison, M. 1977b. A revision of *Monstera* (Araceae). *Contributions from the Gray Herbarium of Harvard University* 207: 3-100.
- Mantovani, A. 1999. A method to improve leaf succulence quantification. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 42(1): 9-14.
- Martínez-Meléndez, N., M. Pérez-Farrera y R. Martínez-Camilo. 2009. The vascular epiphyte flora of El Triunfo Biosphere Reserve, Chiapas, México. *Rhodora* 111(948): 503-535. DOI: <https://doi.org/10.3119/08-20.1>
- Matuda, E. 1954. Las Aráceas mexicanas. *Anales Instituto de Biología (Universidad Autónoma Nacional de México)* 25: 97-218.
- Mayo, S. J. 1991. A revision of *Philodendron* subgenus *Meconostigma* (Araceae). *Kew Bulletin* 46: 601-681. DOI: <https://doi.org/10.2307/4110410>
- Meyer, C. F. J. y G. Zotz. 2004. Do growth and survival of aerial roots limit the vertical distribution of hemiepiphytic aroids? *Biotropica* 36(4): 483-491. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2004.tb00344.x>
- Moffett, M. W. 2000. What's 'up'? A critical look at the basic terms of canopy biology. *Biotropica* 32(4a): 569-596. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2000.tb00506.x>
- Moreno, N. 1984. *Glosario Botánico ilustrado*. Instituto Nacional de investigaciones sobre Recursos bióticos. Xalapa, México. 300 pp.
- Muñoz, A. A., P. Chacón, F. Pérez, E. S. Barnert y J. J. Armesto. 2003. Diversity and host tree preferences of vascular epiphytes and vines in a temperate rainforest in southern Chile. *Australian Journal of Botany* 51(4): 381-391. DOI: <https://doi.org/10.1071/BT02070>
- Nadkarni, N. M., M. C. Merwin y J. Nieder. 2001. Forest canopies, plant diversity. In: Levin, S. A. (ed.). *Encyclopedia of biodiversity*. Academic Press. San Diego, USA. Pp. 27-40.
- Nieder, J., S. Engwald, M. Klawun y W. Barthlott. 2000. Spatial distribution of vascular epiphytes (including hemiepiphytes) in a Lowland Amazonian Rain Forest (Surumoni Crane Plot) of Southern Venezuela. *Biotropica* 32(3): 385-396. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2000.tb00485.x>
- Putz, F. E. y N. M. Holbrook. 1986. Notes on the natural history of hemiepiphytes. *Selbyana* 9: 61-69.
- R Core Team. 2020. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>
- Salinas, F., M. T. K. Arroyo y J. J. Armesto. 2010. Epiphytic growth habits of Chilean Gesneriaceae and the evolution of epiphytes within the tribe Coronanthereae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 97(1): 117-127. DOI: <https://doi.org/10.3417/2006210>
- Schimper, A. F. W. 1888. *Die epiphytische Vegetation Amerikas*. Gustav Fischer. Jena, Germany. 166 pp.
- Schimper, A. F. W. 1903. *Plant geography upon a physiological basis*. Clarendon Press. Oxford, UK. 839 pp.
- Schott, H. W. 1858. *Genera aroidearum*. Typis Caroli Ueberreuter. 196 pp. <https://www.biodiversitylibrary.org/item/92474#page/1/mode/1up> (consultado mayo 2020).
- Sierra-Giraldo, J. A., W. Trujillo-C. y E. Hernández. 2019. Araceae in a protected area of the Cordillera Oriental (La Palma, Cundinamarca, Colombia). *Aroideana* 42(2, 3): 166-179.
- Simmonds, N. W. 1950. Notes on the biology of the Araceae of Trinidad. *Journal of Ecology* 38(2): 277-291. DOI: <https://doi.org/10.2307/2256446>
- Soares, M. L., S. J. Mayo y R. Gribel. 2013. A preliminary taxonomic revision of *Heteropsis* (Araceae). *Systematic Botany* 38(4): 925-974. DOI: <https://doi.org/10.1600/036364413X674715>
- Ter Steege, H. y J. H. C. Cornelissen. 1989. Distribution and ecology of vascular epiphytes in lowland rain forest of Guyana. *Biotropica* 21(4): 331-339. DOI: <https://doi.org/10.2307/2388283>
- TROPICOS. 2020. Tropicos.org. Missouri Botanical Garden. <http://www.tropicos.org> (consultado mayo de 2020).
- Went, F. W. 1895. Über Haft- und Nährwurzeln bei Kletterpflanzen und Epiphyten. *Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg* 12: 1-72.

- Went, F. W. 1940. Soziologie der Epiphyten eines tropischen Regenwaldes. *Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg* 50: 1-98.
- Wickham, W., M. Averick, J. Bryan, W. Chang, L. McGowan, R. François, G. Golemund, A. Hayes, L. Henry, J. Hester, M. Kuhn, T. L. Padersen, E. Miller, S. M. Bache, K. Müller, J. Ooms, D. Robinson, D. P. Seidel, V. Spinu, K. Takahashi, D. Vaughan, C. Wilke, K. Woo y H. Yutani. 2019. Welcome to the tidyverse. *The Journal of Open Source Software* 4(43): 1686. DOI: <https://doi.org/10.21105/joss.01686>
- Williams-Linera, G. y R. O. Lawton. 1995. Ecology of hemiepiphytes in forest canopies. In: Lowman, M. D. y N. M. Nadkarni (eds.). *Forest Canopies*. San Diego Academic Press. San Diego, USA. Pp. 255-283.
- Wolf, J. H. D. y S. A. Flamenco. 2003. Patterns in species richness and distribution of vascular epiphytes in Chiapas, Mexico. *Journal of Biogeography* 30(11): 1689-1707. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2003.00902.x>
- Wong, S. Y. y P. C. Boyce. 2019. Studies on Potheae of Borneo I: *Pothos pugnax*, a new species of *Pothos* (*Allopothos*: *Pothos barberianus* group) from Kuching Division, Sarawak, Malaysian Borneo. *Webbia* 74(2): 259-264. DOI: <https://doi.org/10.1080/00837792.2019.1639107>
- Woods, C. L., S. J. DeWalt, C. L. Cardelús, K. E. Harms, J. B. Yavitt y S. J. Wright. 2018. Fertilization influences the nutrient acquisition strategy of a nomadic vine in a lowland tropical forest understory. *Plant and Soil* 431: 389-399. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11104-018-3772-9>
- Zotz, G. 2013. "Hemiepiphyte": a confusing term and its history. *Annals of Botany* 111(6): 1015-1020. DOI: <https://doi.org/10.1093/aob/mct085>
- Zotz, G. 2016. *Plants on plants. The biology of vascular epiphytes*. Springer International Publishing. Cham, Switzerland. 282 pp. DOI: <https://doi.org/10.1007/978-3-319-39237-0>
- Zotz, G., A. P. Bautista-Bello, J. Kohlstruck y T. Weichgrebe. 2020. Life forms in aroids-natural variability vs. terminological confusion. *Aroideana* 43: 315-333.
- Zotz, G., P. Bermejo y H. Dietz. 1999. The epiphyte vegetation of *Annona glabra* on Barro Colorado island, Panama. *Journal of Biogeography* 26(4): 761-776. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.1999.00304.x>
- Zotz, G., F. Almeda, A. P. Bautista-Bello, A. Eskov, D. Giraldo-Cañas, B. Hammel, R. Harrison, N. Köster, T. Krömer, R. Moran, G. M. Plunkett, P. P. Lowry y L. Weichgrebe. En revisión. Hemiepiphytes revisited. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*.