

Tixier (1966) divide las epífitas en dos grupos: Las macroepífitas, las cuales son plantas vasculares, y las microepífitas, que incluyen musgos, líquenes, hepáticas, algas y hongos.

## ABSORCION DE AGUA Y NUTRIENTES EN PLANTAS EPIFITAS

Artículo: Absorción de agua y nutrientes en plantas epífitas.

Página: 64

Alicia Uribe de C. (1)

### INTRODUCCION

Las pequeñas hierbas y arbustos que crecen en forma epífita sobre el dosel y los troncos de los árboles en un bosque, son parte importante de la biomasa y de la diversidad de algunos habitats tropicales (Janzen, 1975). La abundancia y variedad de epífitas vasculares en los bosques húmedos tropicales es sorprendente, particularmente cuando se comparan con los bosques de zonas templadas, en los cuales están ausentes de las ramas de los árboles, con la excepción de la bromelia *Tillandsia usneoides* (musgo español o barbas de viejo) en el sur de los Estados Unidos.

Ecológicamente, una epífita es una planta perenne que no produce ni mantiene grandes tallos y ramas leñosas (Janzen, 1975); son plantas que crecen sobre otras plantas, y difieren de las parásitas en que no toman el alimento y el agua de la planta que los soporta (huésped), y de las lianas, en que no tienen conexión con el suelo (Daubenmiere, 1974). Las epífitas vasculares son plantas de tallo corto, las cuales no toleran las condiciones del suelo y necesitan crecer a cierta altura del piso del bosque enraizadas a los tallos y ramas de otras plantas (Richards, 1957). Tienen requerimientos de luz relativamente altos y sus raíces probablemente requieren una mejor aireación que las de las plantas que crecen en el suelo.

Las verdaderas epífitas, al no tener conexión con el suelo, deben tolerar un sustrato extremadamente pobre en nutrientes, y un suministro de agua muy inestable (Janzen, 1975). Frecuentemente poseen caracteres xeromórficos, tales como cutículas engrosadas, estomas hundidos y succulencia (Daubenmiere, 1974). Las verdaderas epífitas pueden hacer daño al árbol huésped por efectos de sombra o por el peso adicional a las ramas, lo que puede ocasionar rupturas a éstas. Las epífitas dependen de la planta huésped, sólo para soporte.

Tixier (1966) divide las epífitas en dos grupos: Las macroepífitas, que incluyen musgos, líquenes, hepáticas, algas y hongos. La distinción se debe principalmente a la

naturaleza del sustrato en el que crecen. Por lo general, la macroepífitas se restringen a los troncos y las ramas (epixilas), mientras que las microepífitas pueden además crecer sobre las hojas (epífilas) (Longman y Jenik, 1974). Richards (1957) hizo un estudio taxonómico de las plantas vasculares catalogadas como epífitas y dice que las familias de las plantas con flores que contienen el mayor número de géneros y especies de epífitas en bosques húmedos tropicales, son principalmente: Araceae, Bromeliaceae y Orchidaceae entre las monocotiledóneas y Asclepiadaceae, Cactaceae, Ericaceae, Gesneriaceae, Melastomataceae y Rubiaceae entre las dicotiledóneas. Unas pocas especies de *Pandanus* (Pandanaeae) y *Solanum* (Solanaceae) son también epífitas. Entre las Pteridophytas algunas especies de *Psilotum* y *Lycopodium*, al igual que numerosas especies de helechos, son comúnmente epífitas en bosques húmedos tropicales. Las familias Orchidaceae y Bromeliaceae son casi completamente epífitas y muchas de las angiospermas epífitas del Nuevo Mundo están en estas dos familias (Janzen, 1975). Muchas familias de epífitas se encuentran tanto en el Viejo como en el Nuevo Mundo pero las Bromeliaceae son endémicas de América Tropical, con la excepción de una especie en el sur de África. Las epífitas de la familia Asclepiadaceae se restringen a los trópicos del Viejo Mundo; las de la familia Cactaceae están representadas en América Tropical por varios géneros y muchas especies, pero en el Viejo Mundo el único género es *Rhipsalis*, que ocurre en África Tropical, las Islas Mascarene y Ceilán (Richards, 1957).

Longman y Jenik (1974) hacen énfasis en la división de microhabitats de las epífitas. Estos van desde el dosel de los árboles (generalmente más seco e iluminado) hasta cerca del piso del bosque (más húmedo y sombrío). Estos microclimas y la naturaleza del sustrato, determinan diferentes adaptaciones a factores tales como intercepción de luz, conservación de agua, disponibilidad de nutrientes, polinización y dispersión de semillas.

(1) Profesora, Depto de Biología, Univ. de Antioquia, Medellín, Colombia.

Debido a que las epífitas deben resolver dos problemas principales, captación de agua y nutrición mineral, en este artículo se revisarán algunos de los mecanismos que estas plantas utilizan para sobrevivir en un ambiente que se caracteriza por escasez de agua y nutrientes. Se hará énfasis particular en epífitas vasculares tropicales.

## HABITAT DE LAS EPIFITAS

El habitat de una epífita es casi siempre mejor iluminado y expuesto a una humedad atmosférica menor y más variable que el de las plantas que viven en la misma área pero en el suelo. El hecho de que el sustrato está a cierta elevación del nivel del piso del bosque y generalmente inclinado, con un ángulo que varía desde horizontal sobre ramas grandes hasta vertical sobre el tronco principal, crea algunos problemas tanto para la dispersión de semillas como para un mantenimiento exitoso de la planta (Richards, 1957).

Una característica importante en el habitat de las epífitas es la escasez de suelo. Pequeñas cantidades de partículas y humus, que se acumulan en hendiduras y huecos sobre los árboles, además del polvo, la precipitación y en algunos casos solamente el aire, son los recursos nutricionales para las plantas epífitas (Benzing, 1973; Benzing y Renfrow, 1974; Richards, 1957).

Otra característica del habitat epífico es la baja disponibilidad de agua. Aún cuando está lloviendo, el excesivo drenaje a lo largo del tronco, y la tasa de evaporación relativamente alta, hacen de éste un ambiente xérico con frecuentes períodos de sequía. Por lo tanto, las epífitas deben ser capaces de conservar su suplemento de agua o ser resistentes a la desecación para sobrevivir.

Hay dos recursos principales de agua para las epífitas que crecen en bosques tropicales: la precipitación y la humedad de la atmósfera. Del total de lluvia que cae en un bosque, 25o/o se evapora a nivel del dosel, 40o/o penetra al bosque y llega al suelo y el resto es interceptado por el follaje (Longman y Jenik, 1974). La importancia de la humedad para las epífitas, en forma de nubes bajas, rocío y niebla, ha sido demostrada por Stone (1963), el cual resume varios reportes que consideran la toma de agua por las hojas y la importancia del rocío como suplemento de esta agua. Aunque existen diferencias de opinión entre varios autores, parece que el rocío juega un papel muy importante en suministrar agua a las plantas y en su efecto sobre transpiración. Se sugiere, además, que es la duración y no la cantidad de rocío lo que es importante para las plantas.

Las diferencias en inclinación y orientación entre diferentes partes del mismo árbol, pueden afectar la vegetación epífita, no solamente porque influyen en la colonización

de semillas, sino también porque modifican la iluminación, la evaporación y el soporte en la planta (Richards, 1957). Sobre árboles aislados en los trópicos, como también en latitudes mayores, la distribución de las epífitas no es uniforme alrededor de los troncos. Diferentes especies ocurren en distintas orientaciones dependiendo de los grados de exposición al sol, al viento y a la lluvia. Pero en el interior de un bosque se podría pensar que la vegetación epífita está poco afectada por la orientación de los árboles. La inclinación de la superficie de soporte afecta la tasa de acumulación de humus y el drenaje de agua de las partes altas. Por lo tanto la vegetación epífita sobre troncos verticales se espera que sea diferente de aquella sobre ramas horizontales.

Grandes helechos epífitos, tales como *Asplenium nidus* y *Asplenium africanus*, tienden a preferir más los troncos que las ramas, pero muchas epífitas muestran preferencias opuestas. Se ha reconocido por mucho tiempo que ciertas especies son "epífitas humus" y ocurren solamente en aquellos lugares donde es posible que se acumulen cantidades relativamente grandes de humus. Otras prefieren cortezas limpias y parecen evitar los habitats con mucho humus (Richards, 1957).

La vegetación epífita sobre un árbol también depende de la edad del mismo y de la especie. Went (1940), citado por Richards (1957), encontró que la vegetación epífita sobre los árboles jóvenes de *Altingia excelsa* que poseen corteza lisa, es diferente de aquella sobre árboles viejos que tienen una corteza escamosa. La naturaleza de la corteza afecta la acumulación de humus, la retención de agua y la capacidad de sostener epífitas. Los árboles con superficies muy lisas sostienen una menor flora epífita que aquellos que poseen una superficie rugosa. Algunas orquídeas, tales como *Ancistrochyllus rothschildianus* y *Eulophiopsis lurida*, prefieren árboles de corteza lisa (Eggeling, 1947).

No solamente las propiedades físicas de la corteza sino también las químicas, incluyendo el agua que corre sobre ella, influyen en la distribución de la vegetación epífita sobre los árboles. Algunos árboles poseen sustancias químicas en la corteza que inhiben la germinación de plantas epífitas o su desarrollo una vez que ellas germinan. En *Castanopsis argentea* (Fagaceae), los taninos en la corteza parecen importantes en la determinación de la flora epífita sobre estos árboles (Walter, 1971). Diferentes concentraciones de ácido eláxico y probablemente otros derivados de ácidos gálicos, pueden ser responsables de la ausencia de orquídeas en árboles del roble *Quercus magnifolia* en Oxaca, México (Frei y Dodson, 1972). Sería interesante estudiar la posibilidad de que las epífitas sean posibles competidoras de agua y nutrientes con el árbol huésped. Si el árbol inhibe el crecimiento de epífitas por medio de sustancias aleloquímicas en la corteza, habrá má-

por cantidad de agua y nutrientes disponibles para el mismo árbol. También se evita un peso extra que podría eventualmente causar ruptura de ramas.

## CAPTACION DE AGUA POR PLANTAS EPIFITAS

Debido a su independencia del suelo, las epífitas deben resolver el problema del suplemento del agua por otros mecanismos que le permitan a la planta crecer exitosamente en un habitat seco. A mayor elevación del piso del bosque, más alejada se encuentra una epífita del ambiente más húmedo del bosque. Con un incremento en la altura, los períodos de sequía atmosférica son mayores.

Existen diferentes adaptaciones entre las epífitas para sobreponerse a las deficiencias de agua del ambiente en que viven. De particular importancia es la acumulación de agua en el humus retenido en el sitio de crecimiento. Las epífitas que no colectan humus en el área de la raíz, deberán tener adaptaciones que les permitan una rápida absorción y/o acumulación de la lluvia o el rocío, y una menor pérdida por transpiración. El agua que se absorbe se almacena en gran cantidad en tubérculos y tallos suculentos de muchas orquídeas y cactus, por ejemplo *Rhipsalis* (Walter, 1971), y en las hojas de las bromelias. En los helechos, los gruesos rizomas a menudo contienen cantidades considerables de agua.

El velamen, un tejido especial que cubre las raíces aéreas de las orquídeas, sirve como un mecanismo de absorción de agua (Richards, 1957; Benzing, 1973; Walter, 1971). Las células del velamen, que son células muertas, se saturan de agua después de la lluvia, pero en tiempo seco contienen aire que actúa como aislante contra el excesivo calor y la pérdida de agua. Algunas bromelias forman "tanques" para capturar el agua (Richards, 1957; Benzing, 1970 y 1973; Pittendrigh, 1948). Estos "tanques" están formados por una gran roseta de hojas de bases infladas imbricadas (Benzing et al, 1972). Varias hojas jóvenes forman un tanque profundo central y las hojas maduras producen individualmente una serie de compartimentos adyacentes y menos profundos por debajo. El tanque central es el más grande (80 a 200 ml); los compartimentos laterales son más pequeños (90 ml). La cantidad de agua interceptada por rosetas vacías durante una lluvia breve pero fuerte, es considerable. Las bromelias que forman tanques se encuentran principalmente en ambientes húmedos (Laessle, 1961). Benzing (1973), sugiere que esta estrategia de formar tanques aparentemente no es muy adaptativa en zonas donde la lluvia anual es menor de 40 a 60 pulgadas.

El agua contenida en el tanque de estas bromelias la absorbe la planta a través de escamas especializadas, localizadas en las hojas (Richards, 1957; Laessle, 1961). El protoplasma de las células de las escamas es fisiológicamente activo sólo

cuando su contenido de agua es alto (hidratado). Si las células se secan, el protoplasma entra en latencia o muere. En algunas plantas la desecación se tolera sin ningún daño; a estas epífitas se les denomina poikilohídricas (Biebl, 1964; Boyer, 1964; Benzing y Dahle, 1971). En ellas el contenido de agua de las células depende enteramente de la humedad del aire que las rodea. Estas plantas pierden agua rápidamente en ambientes secos, debido a que no tienen mecanismos para prevenirla (Walter, 1955). Los tejidos secos de las epífitas poikilohídricas se rehidratan rápidamente cuando la superficie de la planta se humedece (Benzing y Dahle, 1971). Debido a que los niveles de humedad en el interior de la planta están en equilibrio con la humedad del ambiente, los tejidos de las plantas poikilohídricas deberán ser metabólicamente resistentes al daño por sequedad. Algunas plantas poikilohídricas son capaces de sobrevivir a déficits de agua de 70o/o y más. Por ejemplo, algunas plantas a las que se les denomina de "resurrección", pueden sobrevivir a pérdidas de hasta el 99o/o de su contenido de agua. Ejemplos de éstas son los helechos *Polypodium polypodioides* y *Platyserum stemaria*. Para estas plantas, la tolerancia es el factor importante en la resistencia a la sequedad (Stuart, 1968; Levitt, 1972).

*Tillandsia ionantha* puede tolerar hasta un 80o/o de pérdida de agua. Esta planta subsiste completamente de minerales y humedad de la atmósfera (Benzing y Dahle, 1971). Estas epífitas "atmosféricas" poseen una densa capa de tricomas sobre la superficie de la hoja, la cual absorbe vapor de agua y reduce la transpiración. Las hojas son suculentas y están cubiertas por una cutícula gruesa (Benzing y Dahle, 1971), la cual evita la deshidratación. *T. ionantha* no es considerada realmente poikilohídrica, pero está mejor adaptada a tolerar un ambiente seco que las homohídricas (en las que la hidratación del protoplasma es independiente del ambiente que las rodea).

## NUTRICION EN PLANTAS EPIFITAS

La independencia del suelo crea un problema para la toma de nutrientes. Las epífitas deben depender de los nutrientes contenidos en el aire, el agua, los detritos y el polvo. Las plantas deben tener otros mecanismos diferentes al sistema de raíz para absorber los nutrientes requeridos del ambiente. La absorción a través de las hojas es importante, pero algunas epífitas retienen un sistema de raíz que es absorbente, por ejemplo la orquídea *Encyclia tampense* (Benzing y Renfrow, 1974).

Todas las partes de la planta absorben agua, solutos y gases de su ambiente. Para la gran mayoría de las plantas, la principal función de las hojas es la fijación de carbón. Los gases se intercambian a través de los estomas y espacios intercelulares y el agua y los minerales se obtienen a través de la raíz. Durante las últimas décadas, ha llegado a ser cada vez

más evidente que la absorción de materiales orgánicos e inorgánicos puede hacerse a través de la superficie de la hoja; igualmente se cumple para el proceso de excreción (Franke, 1967; Wittwer y Teubner, 1959; Benzing y Burt, 1970; Benzing, 1970 a; Plummer y Kethley, 1964). Tanto los estomas, como los ectodesmata, los tricomas, los pelos y las células de guarda, juegan un papel importante en la absorción de nutrientes a través de las hojas y en el proceso de excreción, por medio de diferentes mecanismos. La absorción foliar de sustancias puede ser diferente, tanto en duración como en intensidad, dependiendo de la especie de plantas, la edad de las hojas y la clase de sustancia que va a ser absorbida (Franke, 1967).

Ingham (1950), dice que el aire es suficiente, tanto cualitativamente como cuantitativamente, para suplir a la planta de todos los requerimientos nutricionales, independientemente del suelo. *Tillandsia nitida*, es una planta que puede crecer si sólo se la suspende en el aire.

Benzing y Renfrow (1974), enumeran otros tres recursos por medio de los cuales las plantas epífitas pueden obtener sus nutrientes minerales. Estos son: la lluvia, un sustrato adyacente a la planta y la asociación con hormigas (mirmecofía).

Algunos estudios en la nutrición de musgos en los bosques sugieren que muchos de estos obtienen gran parte de sus nutrientes a partir de la lluvia que cae por el árbol huésped y que ha lavado hojas, tallos, etc. Es bien conocido que las hojas muertas pueden desprender sales si se les sumerge en agua destilada (Tamm, 1951). Este autor mostró que la composición de muestras de lluvia recolectadas bajo árboles, contenía mayor cantidad de calcio, potasio y sodio, que muestras recolectadas a campo abierto, pero que eran bajas en nitrógeno y fósforo. También se ha demostrado que la composición de nutrientes en agua lluvia, es diferente, dependiendo de la especie de árbol bajo la que se tome la muestra. Por ejemplo, Tamm (1951), mostró que bajo los árboles del roble *Quercus rubrus*, las cantidades de calcio y potasio eran más altas que bajo árboles del pino *Pinus sylvestris* o del abeto *Betula verrucosa*, en la misma zona. También ocurren diferencias estacionales en la composición química del agua lluvia. En zonas tropicales, las diferencias que puedan existir se deben más a la especie de árbol que ocasionaría cambios en la composición química del agua que llega a las epífitas, lo cual podría afectar la distribución de epífitas en un bosque. Es posible, además, que muchas sustancias químicas de hojas y corteza de árboles, al ser lavadas por la lluvia, inhiban el establecimiento de epífitas sobre ciertas especies de plantas.

Pittendrigh (1948) sugiere que las bromelias "tanque" pueden crecer sin conexión con el suelo, debido a que los nutrientes atrapados en el tanque los absorben a través de las

hojas de la base del mismo. En estos tanques, el agua y la materia orgánica que se acumula permiten la existencia de numerosos organismos. Benzing (1970 a) hizo un estudio de la permeabilidad foliar a los minerales y sustancias orgánicas en varias bromelias "tanque". Demostró que los tricomas son órganos que absorben nutrientes y que las diferencias en el número de tricomas entre diferentes estructuras de la hoja son importantes para esta absorción. Los experimentos descritos por Benzing (1970 a), indican que la superficie de la hoja adyacente al agua retenida en estas bromelias es altamente permeable. El éxito de esta estrategia en la captura de agua y minerales se ve muy claro al observar el gran tamaño y las elevadas tasas de crecimiento alcanzadas por estas plantas en la naturaleza. Las bromelias atmosféricas y las orquídeas xerofíticas maduran mucho más lentamente que las bromelias tanque y las bromelias terrestres (Benzing, 1973).

Muchas epífitas no poseen tanque para almacenar el agua y otros materiales. Esta función del tanque es reemplazada en algunas epífitas por las raíces o las hojas que están localizadas de tal forma que son capaces de acumular sustancias a su alrededor. La absorción de estas sustancias se hace cuando llueve y se humedece este material (Richards, 1957).

Por definición, las epífitas no parasitan el tejido vivo de la planta huésped, pero algunas probablemente absorben nutrientes del tejido no vivo de la corteza (Benzing y Renfrow, 1974). La textura, el contenido de nutrientes y la presencia de sustancias químicas en la corteza, pueden determinar la distribución de epífitas a través del bosque.

La asociación entre hormigas y plantas vasculares es particularmente común en los trópicos. La mayoría de las relaciones hormiga-planta se basan aparentemente en la protección que las hormigas le dan a la planta contra los herbívoros. Una interacción menos común se basa en nutrición (mirmecofitismos). Benzing (1970 b) describe algunas de estas relaciones en *Tillandsia butzii* y *T. Caput-medusae* y Janzen (1974), en *Hydrophytum formicarium* (Rubiaceae), *Myrmecodia tuberosa* (Rubiaceae), *Phymatodes sinuosa* (Polypodiaceae) y *Dischidia rafflesiana* (Asclepiadaceae). En esos casos la colonia de hormigas provee nutrientes a la planta por medio de sus propios desechos, principalmente nitrógeno. En muchas de las epífitas mirmecofíticas, los tallos forman un gran bulbo o tubérculo, o en algunos hay modificaciones en las hojas que forman cavidades en cuyo interior viven las hormigas (Janzen, 1974). La acumulación de las heces de las hormigas, partes de insectos y humus, son usados por la planta como un recurso de nutrientes y también de agua, debido a la alta capacidad de retención de agua de estos materiales. Janzen (1974) describe otro aspecto interesante en los bosques de Sarawak (Malasia). Hay algunas epífitas no mirmecofíticas, que parasitan epífitas mirmecofíticas. Las raíces

de las no mirmecofíticas penetran en el material acumulado en las mirmecofíticas, aprovechándose así de los nutrientes de éstas.

Con todos los aspectos ecológicos y fisiológicos de las plantas epífitas analizados en esta revisión, podemos darnos cuenta de lo interesante que es el estudio de este grupo de plantas. Colombia tiene una gran riqueza florística, parte de ella representada por plantas epífitas, de las cuales se conoce muy poco. Uno de los fines de este artículo va en el sentido de motivar investigaciones orientadas a diferentes aspectos de la ecología y fisiología de este grupo de plantas.

## RESUMEN

Las epífitas son plantas que crecen sobre otras plantas. Difieren de las parásitas en que no tomen el agua y los nutrientes de la planta huésped, y de las lianas en que no tienen conexión con el suelo. De todas las clases ecológicas de plantas, son las que dependen más directamente de la lluvia como fuente de agua, y al menos que llueva o caiga rocío a intervalos frecuentes, deben ser capaces de tolerar la sequía. Su suplemento de nutrientes se deriva en parte de la lluvia, la cual casi siempre contiene algunas sus-

tancias disueltas, y en parte de material particulado que se acumula en alguna estructura formada por la planta o también nutrientes tomados de la corteza del árbol huésped.

En climas fríos o secos las epífitas son poco frecuentes y consisten principalmente de algas, líquenes, hepáticas y musgos. En climas cálidos y húmedos, estos grupos están representados por un mayor número de especies y además existe una cantidad de plantas vasculares, entre ellas helechos y especies de las familias Bromeliaceae y Orchidaceae principalmente. La forma más común de las bromelias epífitas es aquella que posee un tanque formado por una roseta de hojas el cual capacita a la planta para acumular agua y otros materiales, manteniendo así un sustituto del suelo adyacente a la superficie de la planta. La alta permeabilidad de algunos tejidos permite la explotación del agua y otros materiales acumulados. Otras formas de crecimiento proveen a la planta de un sustituto del suelo a veces ayudado por la asociación con hormigas.

La distribución de epífitas en un bosque puede estar determinada por varios factores tales como las características de la superficie de la corteza de la planta huésped, la geometría del árbol, la disponibilidad de agua y luz, y el contenido químico del agua que drena por la planta huésped.

## LITERATURA CITADA

- Benzing, D. H. 1970a. Foliar permeability and the absorption of minerals and organic nitrogen by certain tank bromeliads. *Bot. Gaz.* 131: 23-31.
- Benzing, D. H. 1970b. An investigation of two bromeliad Myrmecophytes: *Tillandsia butzii*, Mez. and *T. caput-medusae*, E. Morren, and their ants. *Bull. Torrey Bot. Club.* 97:109-115.
- Benzing, D. H. 1973. The monocotyledons: Their evolution and comparative biology I. Mineral nutrition and related phenomena in Bromeliaceae and Orchidaceae. *Quart. Rev. Biol.* 48: 277-290.
- Benzing, D. H. and K. M. Burt. 1970. Foliar permeability among twenty species of the Bromeliaceae. *Bull. Torrey Bot. Club.* 97: 269-279.
- Benzing, D. H. and C. E. Dahle. 1971. The vegetative morphology, habitat preference and water balance mechanisms of the bromeliad *Tillandsia ionantha*, Planch. *Am. Midl. Nat.* 85:11-21.
- Benzing, D. H. and A. Renfrow. 1974. The nutritional status of *Encyclia tampense* and *Tillandsia circlinata*, on *Taxodium ascendus*, and the availability of nutrients to epiphytes on this host in south Florida. *Bull. Torrey Bot. Club* 101: 191-197.
- Benzing, D. H., J. A. Derr. and J.E. Titus. 1972. The water chemistry of microcosmos associated with the bromeliad *Aechmea bracteata*. *Am. Midl. Nat.* 87- 60-70.
- Biebl, R. 1964. Zum wasserhanshalt von *Tillandsia recurvata* L. und *Tillandsia usneoides* L. auf Puerto Rico. *Protoplasma.* 58: 345-368. in: Levitt, J. 1972. *Responses of plants to environmental stresses.* Academic Press.
- Boyer, Y. 1964. Contribution a l'étude de l'ecophysologie de deux fougères epiphytes, *Platyserum stemaria* (Beauv, Desv.) et *P. angolense* Welw. *Ann. Sci. Nat. Bot. Paris* 5:87-228, in: Levitt, J. 1972. *Responses of plants to environmental stresses.* Ac,Press.
- Daubenmiere, R. F. 1974. *Plants and environment.* 3 ed. John Wiley & sons.
- Eggeling, W. J. 1947. Observations on the ecology of Budongo rain forest, Uganda. *J. Ecol.* 34:20-87.



- Franke, W. 1967. Mechanism of foliar penetration of solutions. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 18:281-300.
- Frei, J. K. and C. H. Dodson. 1972. The chemical effect of certain bark substrates on the germination and early growth of epiphytic orchids. *Bull. Torrey Bot. Club* 99:301-307.
- Ingham, G. 1950. The mineral content of air and rain and its importance to agriculture. *J. Agr. Sci.* 40:55-60.
- Janzen, D. H. 1974. Epiphytic myrmecophytes in Sarawak: Mutualism through the feeding of plants by ants. *Biotropica* 6:237-259.
- Janzen, D. H. 1975. *Ecology of plants in the tropics*. Arnold. London.
- Laessle, A. M. 1961. A microclimatological study on Jamaica Bromeliads. *Ecology* 42:499-517.
- Levitt, J. 1972. *Responses of plants to environmental stresses*. Ac. Press.
- Longman K. A. and J. Jenik. 1974. *Tropical forest and its environment*. Tropical ecology series. Longman.
- Pittendrigh, C. S. 1948. The Bromeliad-Anopheles-Malaria complex in Trinidad. I. The Bromeliad flora. *Evolution* 2:58-89.
- Plummer, G. L. and J. B. Kethley. 1964. Foliar absorption of aminoacids, peptides, and other nutrients by the pitcher plant (*Sarracenia flava*). *Bot. Gaz.* 125:245-260.
- Richards, P. W. 1957. *The tropical rain forest. An ecological study*. Cambridge at the University Press.
- Stone, C. 1963. The ecological importance of dew. *Q. Rev. Biol.* 38: 328-341.
- Stuart, T.S. 1968. Revival of respiration and photosynthesis in dried leaves of *Polypodium polipodioides*. *Planta* 83: 185-206. in: Levitt, J. 1972 *Responses of plants to environmental stresses*. Ac. Press.
- Tamm, C. O. 1951. Removal of plant nutrients from tree crowns by rain. *Physiol. Plant.* 4: 184-188.
- Tixier, P. 1966. *Flore et vegetation orophiles de l'Asie Tropicale*. Paris Soc. d'edition d'enseignement superieur. in: Longman and Jenik. 1974. *Tropical forest and its environment*. Tropical ecology series.
- Walter, H. 1955. The water economy and the hydrature of plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 6:239-252.
- Walter, H. 1971. *Ecology of tropical and subtropical vegetation*. Oliver and Boyd. Edinburg.
- Went, F. W. 1940. Soziologie der epiphyten lines tropischen urwaldes. *Ann. Jard. bot. Buitenz.* 50:1-98.
- Wittwer, S. H. and F. G. Teubner. 1959. Foliar absorption of mineral nutrients. *Ann. Rev. Plant y Physiol.* 10:13-32.