

Factores que afectan la riqueza de especies epífitas vasculares del arbolado de alineación en la Ciudad Autónoma de Buenos Aires

ALEJANDRO ROMERO ZAPIOLA^{1,✉} & MARIANO DEVOTO^{1,2}

¹ Universidad de Buenos Aires, Facultad de Agronomía, Cátedra de Botánica General. Buenos Aires, Argentina. ² Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas de Argentina. Buenos Aires, Argentina.

RESUMEN. Las especies de plantas epífitas crecen sobre otras plantas, llamadas forófitas, y contribuyen de forma positiva a la biodiversidad. Este estudio analiza las interacciones entre plantas epífitas y leñosas en la Ciudad Autónoma de Buenos Aires. Se muestrearon 555 individuos de plantas leñosas, lo que permitió construir una red de 24 forófitas y 15 especies epífitas. El 60% de las epífitas fueron accidentales; el 13%, epífitas facultativas o hemiepífitas, y el 26%, holoeépífitas. La red de interacciones forófitas-epífitas tuvo una estructura no anidada y valores medios de equitatividad y riqueza. Las forófitas de mayor tamaño, corteza rugosa y nativas de la Argentina presentaron mayor riqueza de especies epífitas. Estos hallazgos proporcionan información relevante para el manejo de la biodiversidad urbana, la gestión del arbolado urbano y estudios de calidad del aire.

[Palabras clave: red ecológica, ecología urbana, flora urbana, holoeépífitas, *Tillandsia*, comensalismo, forófitas]

ABSTRACT. Factors that affect the richness of vascular epiphyte species in the street trees of the Autonomous City of Buenos Aires. Epiphytic plant species grow on other plants, called phorophytes, positively contributing to biodiversity. This study analyzes the interactions between epiphytic and woody plants in the Autonomous City of Buenos Aires. A total of 555 individual woody plants were sampled, allowing the construction of a network of 24 phorophytes and 15 epiphytic species. 60% of the epiphytes were accidental, 13% were facultative epiphytes or hemiepiphytes, and 26% were holoeépiphytes. The phorophyte-epiphyte interaction network had a nonnested structure with moderate evenness and richness values. Larger phorophytes, those with rough bark and native species of Argentina showed a higher epiphyte species richness. These findings provide relevant information for urban biodiversity management, urban tree management, and air quality studies.

[Keywords: ecological network, urban ecology, urban flora, holoeépiphytes, *Tillandsia*, commensalism, phorophytes]

INTRODUCCIÓN

Las plantas leñosas son un elemento importante del paisaje urbano en todas las grandes ciudades del mundo y conforman lo que se conoce como bosque urbano (Dwyer et al. 1992). Este arbolado urbano provee servicios ecosistémicos a la población, como brindar sombra para amortiguar las temperaturas estivales altas, retener agua de lluvia, filtrar el aire, mitigar los ruidos que causa el tráfico vehicular y aportar valor estético (Dwyer et al. 1992; Benito and Palermo Arce 2021). Además, una de las funciones de las plantas leñosas es proveer hábitat para otros organismos, como animales, plantas y hongos. En particular, las plantas epífitas han desarrollado adaptaciones específicas para vivir sobre sus plantas hospedadoras (llamadas forófitas) de un modo comensalista; es decir, se benefician de su efecto hospedador, pero sin perjudicarlas (Ceballos 2016).

Las características de la forófitas pueden modular el proceso de colonización por parte de las epífitas. Las cortezas de los árboles como sustrato presentan características que condicionan positiva o negativamente la colonización y el establecimiento de propágulos por parte de las epífitas (López-Villalobos et al. 2008). Por ejemplo, la ausencia de suelo dificulta la fijación del vegetal al no proveer un sustrato que retenga agua y nutrientes, que son, entonces, fácilmente lixiviados. Además, algunas especies vegetales pueden secretar compuestos alelopáticos que dificultan o impiden el crecimiento de otras plantas cercanas (Wagner et al. 2015; Valencia-Díaz et al. 2010). Por el contrario, ciertas características de las cortezas de las forófitas (e.g., poseer mayor rugosidad, cortezas más agrietadas que permitan retener sustrato o mayor capacidad de retención de agua) pueden favorecer la instalación de epífitas

(Callaway et al. 2002; Spicer and Woods 2022). A pesar de estas condicionantes, numerosas especies vegetales tienen la capacidad de crecer como epífitas, hábito que se observa en particular en familias como la de las Bromeliáceas, Orquidáceas, Polipodiáceas, Cactáceas y Piperáceas (Zotz 2013).

El estudio de las interacciones entre las epífitas y las forófitas en entornos urbanos es relevante por varias razones. En primer lugar, como se mencionó, las epífitas enriquecen la biodiversidad urbana al establecer relaciones con la fauna local, brindando refugio y alimento a diversas especies de aves y artrópodos (Martins et al. 2020; De Marzi 2006; Luna-Cozar et al. 2020). Este fenómeno contribuye de forma positiva a mantener la diversidad y el equilibrio de los ecosistemas urbanos. En segundo lugar, el estudio de este componente de la biodiversidad urbana es útil para poder gestionarlo, permitiendo tomar decisiones sobre el manejo del arbolado urbano y su impacto en la diversidad de epífitas, como también evaluar posibles correlaciones entre el estado fitosanitario del arbolado y su grado de colonización por parte de las epífitas. Algunas de ellas, como las del género *Tillandsia*, a veces se consideran responsables del deterioro de la salud de las plantas leñosas urbanas. También pueden dificultar hacer un diagnóstico del estado de salud del arbolado al crecer sobre el mismo, cubriendo imperfecciones y fallas en la corteza y ramas, lo que dificulta la correcta inspección visual. Esto generó propuestas para controlar las poblaciones de epífitas (Bartoli et al. 1993; Caldiz and Beltrano 1989; Pérez-Noyola et al. 2020; Vergara-Torres et al. 2024). Por último, las epífitas son organismos de interés como especies biomonitoras o bioindicadoras, ya que crecen lentamente, son perennes y sésiles, y a menudo abundan en entornos urbanos (Shacklette and Connor 1973; Malm et al. 1998; Pellegrini et al. 2014; Giampaoli et al. 2016).

El origen geográfico y las características morfológicas del arbolado de alineación —definido como el conjunto de árboles plantados en las veredas a lo largo de calles y avenidas— pueden influir en la colonización por especies epífitas. Aunque existe evidencia de que las plantas nativas en ambientes urbanos favorecen la biodiversidad de ciertos grupos de organismos (e.g., las abejas) (Rahimi et al. 2022), su efecto en la colonización de epífitas ha sido poco estudiado (Martins et al. 2020). Se espera que las especies leñosas nativas de la región de estudio y de ecorregiones

cercanas faciliten la instalación de las epífitas locales, mientras que las leñosas exóticas podrían ser hospederos inadecuados para estas plantas. Además del origen geográfico, otras características del arbolado de alineación (e.g., la rugosidad de la corteza y el tamaño) pueden favorecer o dificultar la instalación de epífitas. Las especies con cortezas rugosas o profundamente agrietadas son más propicias para la colonización de epífitas que aquellas con cortezas lisas (Elias et al. 2021; González and Ceballos 2021). Los ejemplares de mayor tamaño ofrecen una mayor superficie para la colonización y han estado más tiempo expuestos a los propágulos, por lo que es esperable que estén más colonizados que los ejemplares más pequeños (Mehltreter et al. 2005; Flores-Palacios and García-Franco 2006; Ceballos 2016; Elias et al. 2021). Otro factor que puede influir en la colonización por epífitas es la fenología de la forófito (Einmann et al. 2015). Por ejemplo, las forófitas con follaje caducifolio pueden crear microclimas diferentes a los de aquellas que poseen follaje perenne, permitiendo que entre la luz en distintos momentos del año. Esto podría ser ventajoso o desventajoso para ciertas especies de epífitas (Wagner et al. 2015; Callaway et al. 2002). Conocer las características del arbolado de alineación que favorecen la colonización por epífitas puede ayudar a seleccionar las especies adecuadas para fomentar o limitar la presencia de epífitas en el entorno urbano (Alex et al. 2021).

El estudio de las interacciones epífita-forófito puede encararse desde dos enfoques complementarios; uno, basado en las características o los rasgos de las especies intervinientes (trait-based), estudiando los factores que favorecen la colonización (e.g., Elias et al. 2021); y otro, más holístico, basado en estudiar el conjunto de especies forófitas y epífitas, y las relaciones entre ellas como una red (Hu et al. 2021; Ings et al. 2009). Si bien hay un número creciente de estudios de este tipo de red ecológica (Naranjo et al. 2019 y referencias allí incluidas), los estudios en ambientes urbanos aún son escasos (ver, sin embargo, Bhatta et al. 2015).

En este estudio se utilizó el enfoque de redes para aportar al conocimiento de las asociaciones entre plantas epífitas y forófitas en un contexto urbano. Los objetivos de este estudio fueron 1) explorar las características de las forófitas que favorecen el establecimiento de epífitas; 2) construir la red de interacciones epífita-forófito y caracterizar su estructura,

y 3) identificar cuáles son las especies y las interacciones más importantes en esta red. Para esto, se muestreó la comunidad de epífitas asociada al arbolado urbano de alineación en tres barrios de la Ciudad Autónoma de Buenos Aires. En relación con el primer objetivo, se plantean las siguientes hipótesis y sus predicciones asociadas. H1) Las forófitas de corteza rugosa constituyen un mejor hábitat para las especies epífitas que las forófitas de corteza lisa por facilitar la fijación de sus propágulos. P1) Las especies de forófitas que presentan corteza rugosa albergarán una mayor riqueza de epífitas que las especies de corteza lisa. H2) El tamaño de las plantas forófitas es un factor que condiciona la colonización por especies epífitas debido a la mayor superficie sobre la que pueden asentarse los propágulos de epífitas y por el mayor tiempo de exposición a la colonización. P2) Las especies forófitas de mayor tamaño tendrán una mayor riqueza de epífitas creciendo en sus copas que las de menor tamaño. H3) Las especies de forófitas nativas constituyen un mejor hábitat para las especies epífitas que las plantas leñosas exóticas. P3) Las especies de forófitas en el arbolado urbano de alineación que son nativas albergarán una mayor riqueza de especies epífitas que las especies exóticas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

La Ciudad Autónoma de Buenos Aires ($34^{\circ}36' S - 58^{\circ}26' O$; 5 m s. n. m.), capital de la República Argentina, tiene una superficie de 203 km² y se ubica sobre una de las márgenes del Río de la Plata, dentro de una región que comprende zonas urbanas, periurbanas y rurales, conocida como la Ribera Platense (Figura 1) (Doumecq et al. 2020). Esta región tiene un clima subtropical húmedo; los veranos son calurosos, con temperaturas medias mensuales que oscilan entre 19 y 30 °C, mientras que los inviernos son templados y húmedos, con temperaturas medias mensuales que van desde los 7 hasta los 16 °C. La temperatura media anual es 17.9 °C, y la precipitación media anual es 1236.3 mm, con lluvias concentradas principalmente en otoño e invierno. También se registra un aumento en las precipitaciones anuales desde 1973 (Servicio Meteorológico Nacional 2010 y 2017). La Ciudad Autónoma de Buenos Aires se encuentra dividida en 48 barrios.

Censos de epífitas

Se asignaron al azar 26 sitios de muestreo a lo largo de una franja con dirección NE-SE,

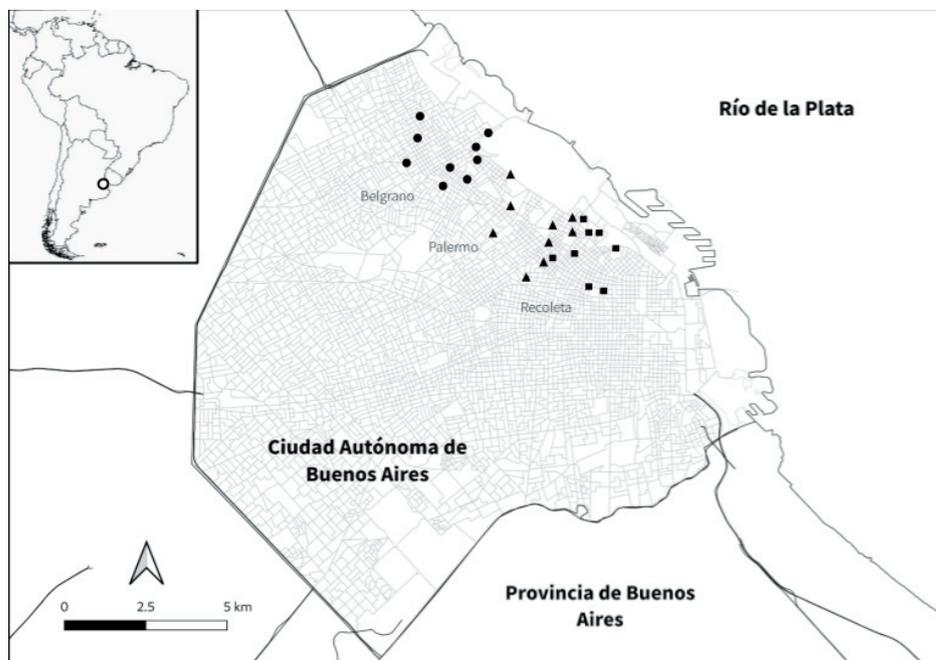


Figura 1. Ubicación del área de estudio en el continente sudamericano y localización de los 26 puntos de muestreo en tres barrios de la Ciudad Autónoma de Buenos Aires (círculo: Belgrano x 9, triángulo: Palermo x 9 y cuadrado: Recoleta x 8).

Figure 1. Location of the study area in the South American continent, and location of the 26 sampling points distributed across three neighborhoods in the Autonomous City of Buenos Aires (circle: Belgrano x 9, triangle: Palermo x 9, and square: Recoleta x 8).

atravesando tres barrios contiguos: Belgrano, Palermo y Recoleta (Figura 1). Estos barrios presentan características ambientales similares, tanto en nivel de urbanización como en la composición del elenco de especies usadas en el arbolado de alineación. Cada sitio de muestreo abarcó ambas veredas en una sección de calle comprendida entre dos esquinas consecutivas (distantes entre sí ~100 m). Cada sitio se muestreó una vez durante el período febrero-mayo de 2018. En cada muestreo se identificaron las especies de plantas leñosas y se registraron con binoculares (10x50) las especies de plantas epífitas que crecían sobre ellas. Esto permitió obtener un valor de abundancia y de riqueza de especies de epífitas por árbol. Cada forófito muestreado fue asignada mediante una estimación visual a una de las siguientes categorías de tamaño: pequeño (<5 m de altura), mediano (entre 5 y 15 m) y grande (>15 m). Para cada forófito se obtuvo de la bibliografía (Lahitte et al. 1999; Lahitte et al. 2001) la característica de la corteza (lisa o rugosa), el origen geográfico (exótica o nativa) y el tipo de follaje (perenne o caduco). Se consideraron como nativas aquellas especies naturalmente presentes dentro del territorio argentino, y aquellas originarias de otras regiones fueron consideradas exóticas.

Ciertas especies de plantas pueden desarrollarse como epífitas y como plantas terrestres. Por ello, resulta útil caracterizar el grado de epifitismo de una especie según la frecuencia con la que se observan individuos que crecen en forma epífita (Zotz 2005). Así, aquellas especies para las cuales la mayoría de los individuos se encuentran con hábito epífita (i.e., >95% de todos los individuos de una región crecen como epífitas) se denominan epífitas verdaderas, exclusivas u holoepífitas. Entre estas especies se pueden mencionar, por ejemplo, las del género *Tillandsia*. Luego, existen especies de plantas para las cuales se observan muy pocos individuos con hábito epífita. Estas especies son epífitas accidentales, es decir, plantas que normalmente se observan creciendo directamente en el suelo (i.e., <5% de todos los individuos de una región crecen como plantas epífitas). Estas especies no suelen completar su ciclo de vida desarrollándose como epífitas, ya que carecen de adaptaciones morfofisiológicas específicas a este tipo de hábito, y si germinan sobre otra planta, suele ser un evento puramente fortuito (Alvarez Arnesi et al. 2018; Alex et al. 2021). También existen especies que pueden desarrollarse tanto con hábito epífita como terrestre (i.e.,

proporciones variables de los individuos muestran uno u otro hábito). A estas especies se las conoce como epífitas facultativas. Entre ellas se pueden mencionar, por ejemplo, a *Nephrolepis cordifolia* o *Cyclopogon elatus*. Por último, también existen especies de plantas que tienen hábito epífita solo durante una parte de su desarrollo. Estas especies son conocidas como hemiepífitas. Y, más específicamente, se denominan hemiepífitas primarias cuando inician su vida como epífitas para luego enviar raíces hacia el suelo y establecer con él una conexión directa; esto sucede, por ejemplo, con *Ficus luschnathiana* (Zotz 2013). A partir de la identificación de las especies epífitas se pudo determinar el grado de epifitismo y otras características, como el síndrome de dispersión de las semillas o si se trata de especies herbáceas o leñosas.

Puesta a prueba de las predicciones

Para analizar cómo las características de las forófitas afectan la riqueza de epífitas, se construyó un modelo lineal generalizado (GLM) con distribución del error del tipo Poisson. Inicialmente, se incluyó un efecto aleatorio para 'barrio' en el modelo. Sin embargo, se observó que la varianza asociada a este efecto era cero, indicando que barrio no contribuía significativamente a la variabilidad de la riqueza de epífitas, y la estimación de la varianza era poco confiable debido a que solo había tres niveles de barrio. Por lo tanto, se decidió eliminar este efecto aleatorio para mejorar la parsimonia y robustez del modelo. Las variables explicativas categóricas incluidas en el GLM fueron la rugosidad de la corteza ('lisa' y 'rugosa'), el origen ('exótico' y 'nativo'), el tamaño ('pequeño', 'mediano' y 'grande') y el tipo de follaje ('perenne' vs. 'caduco'). Se realizó una selección de variables mediante pruebas de la razón de verosimilitud (LRT), comparando verosimilitudes de modelos completos y reducidos para determinar la inclusión significativa de variables. Las variables retenidas fueron sometidas a comparaciones post hoc, permitiendo un análisis detallado de los efectos de las características de las forófitas sobre la riqueza de epífitas.

Debido a que en el 41% de los forófitos censados no se detectó ninguna epífita (i.e., riqueza=0), se realizó una prueba para determinar si un GLM con inflación de ceros tenía un mejor desempeño que el GLM sin inflación de ceros descrito en el

párrafo anterior. Una prueba de Vuong para modelos no anidados (Vuong 1989) indicó que el modelo sin inflación de ceros era el más apropiado ($Z=3.57$; $P=0.00017$).

Construcción y análisis de la red de interacciones

A partir de los datos obtenidos se construyó una representación matricial de la red de interacciones epífita-forófito. En dicha matriz, cada fila correspondió a una especie de forófito y cada columna a una especie de epífita. En cada celda de la matriz se colocó un 1 si una determinada epífita había sido observada al menos una vez sobre una forófito, y un 0 en caso de no haber registrado la interacción. Se calcularon índices estructurales de la red de uso habitual en la disciplina: conectividad, equitatividad, anidamiento y diversidad de interacciones. La conectividad mide la complejidad de la red ecológica, y se refiere a la proporción de interacciones que efectivamente ocurren respecto al máximo de interacciones posibles. El valor de conectividad varía entre 0 (i.e., no hay interacciones entre las especies) y 1 (i.e., todas las especies están conectadas entre sí). La equitatividad mide cómo están distribuidas las interacciones entre las especies de la red. La equitatividad puede tomar valores entre 0 y 1. Valores cercanos a 0 indican que hay una o unas pocas especies que concentran las interacciones de la red. En cambio, valores de equitatividad cercanos a 1 indican que todas las especies tienen una cantidad de interacciones aproximadamente similar. El anidamiento consiste en que las especies más especialistas interactúen con un subconjunto de las especies con que interactúan las especies más generalistas. Que una red sea anidada implica, además, que hay un conjunto de especies generalistas que interactúan entre sí, creando un núcleo muy conectado en la red. El anidamiento fue calculado con el índice NODF (Almeida-Neto et al. 2008), que exhibe valores entre 0 (i.e., no hay anidamiento) y 100 (i.e., anidamiento perfecto). Para determinar si el grado de anidamiento difería del que se obtendría por un ordenamiento al azar de las interacciones, se comparó el valor de NODF obtenido con el de 999 realizaciones de un modelo nulo (R2Dtable) (Patefield 1981).

Se calculó la diversidad de interacciones de la red utilizando el índice de Shannon (1948), aplicado a las interacciones como si se tratase de 'especies' de una comunidad. Su valor es un número positivo que varía normalmente entre 0.5 y 5. Para valores inferiores a 2 se considera

que hay una baja diversidad, y para valores superiores a 3 se considera que la diversidad es alta (Pla 2006).

Evaluación de la calidad de los datos

Se construyó una curva de acumulación de especies de epífitas detectadas en función del esfuerzo de muestreo (expresado como número de individuos de árboles examinados). Luego, se calculó la completitud de muestreo de especies de epífitas. Para esto, se estimó la riqueza esperada de especies según los índices ICE, Chao 2, Jack 2 y Bootstrap. Estos cuatro valores fueron promediados, y el valor resultante fue comparado con el número total de especies registradas en los muestreos para calcular el porcentaje de completitud de muestreo.

Los GLM se realizaron con el paquete lme4 y la prueba de Vuong con el paquete pscl del entorno de programación R (R Core Team 2023). Los análisis de la red se realizaron con los paquetes bipartite y vegan de R, con cálculos adicionales utilizando EstimateS y Python. La curva de acumulación de especies y la estimación de la riqueza esperada se realizaron con el programa EstimateS (Colwell 2013).

RESULTADOS

Caracterización de las especies leñosas del arbolado de alineación

Se muestreó un total de 555 individuos de plantas leñosas pertenecientes a 40 especies diferentes (Material Suplementario-Tabla S1). De estas, 328 individuos (~60%) pertenecientes a 24 especies actuaron como forófitas de al menos un ejemplar de planta epífita (ver sección Red epífita-forófito). Las tres especies de forófitas más abundantes fueron árboles caducifolios y de corteza rugosa. Entre estas, la más abundante fue el fresno americano (*Fraxinus pennsylvanica*), originaria de América del Norte, que representó el 35.4% de los individuos. La segunda especie más abundante fue el jacarandá (*Jacaranda mimosifolia*), especie nativa del noroeste argentino. En tercer lugar se registró a una especie de planta leñosa de gran porte: la tipa (*Tipuana tipu*), que —al igual que la especie anterior— es originaria del noroeste argentino.

El resto de la muestra estuvo conformada por un conjunto de especies representadas por pocos ejemplares. Entre ellas se puede

mencionar *Platanus x acerifolia*, un árbol híbrido de gran porte y de origen europeo-norteamericano, *Tilia x moltkei*, un árbol caducifolio originario del viejo mundo, y *Melia azedarach*, una especie caducifolia y originaria de Asia. Por último, varias especies estuvieron representadas por un único ejemplar, como *Ficus lyrata*, *Camelia sinensis*, *Carya illinoensis* y *Ulmus pumila*, entre otras.

Caracterización de las epífitas

Se registró un total de 479 individuos de plantas epífitas pertenecientes a 15 especies diferentes (Tabla 1 y Material Suplementario-Tabla S2). La mayor riqueza de especies se observó dentro del grupo de las epífitas accidentales (9 especies; 60%), seguido por el de las holoeplífitas (4 especies; 26%) y por último el de las epífitas facultativas o hemieplífitas (2 especies; 13%). La riqueza promedio esperada de epífitas según el promedio de los cuatro estimadores calculados fue 21 especies, por lo que la completitud de muestreo alcanzó el 72% (Material Suplementario-Figura S1).

En términos cuantitativos, las especies que mayor cantidad de individuos presentaron fueron dos Bromeliáceas: *Tillandsia recurvata* y *Tillandsia aëranthos* (Tabla 1). Estas dos especies de plantas epífitas comprendieron la mayor parte de la muestra, con 57% de todas las epífitas observadas pertenecientes a la primera especie y 33% pertenecientes a la segunda. Le siguió en abundancia *Microgramma mortoniana*,

que representó el 5% de las plantas epífitas observadas en la muestra. El resto de las especies de plantas epífitas representaron entre 0.8% y 0.2% del total de la muestra.

Puesta a prueba de las predicciones

El procedimiento de selección de modelos indicó que el tamaño, la rugosidad de la corteza y el origen de las forófitas tienen un efecto significativo sobre la riqueza de epífitas (coeficientes del LRT; tamaño: 76.05; rugosidad: 29.61; origen: 20.54; todos $P < 0.001$) (Material Suplementario-Tabla S3). Los forófitos grandes tuvieron una riqueza de epífitas mayor que los medianos (comparaciones pareadas de Tukey, $Z=3.08$, $P=0.005$) (Figura 2), los que, a su vez, tuvieron una riqueza mayor que los chicos ($Z=5.75$, $P<0.0001$) (Figura 2). Asimismo, la presencia de una corteza rugosa se asoció con una mayor riqueza de epífitas en comparación con una corteza lisa ($Z=4.75$, $P<0.0001$) (Figura 3). Por último, los forófitos nativos tuvieron una mayor riqueza de epífitas que los forófitos exóticos ($Z=4.53$, $P<0.0001$) (Figura 4). El tipo de follaje no tuvo un efecto estadísticamente significativo en la riqueza de epífitas (LRT, $P>0.05$).

Red epífita-forófito

Se registró un total de 58 interacciones en las que participaron 15 especies de plantas epífitas y 24 especies de forófitas (Figura 5; Material Suplementario-Tabla S4). En la mayoría de

Tabla 1. Especies de plantas epífitas registradas en tres barrios de la Ciudad Autónoma de Buenos Aires. Las especies se encuentran listadas en orden de abundancia decreciente. Se detalla el número de individuos registrados, el tipo de epifitismo que presentan, su forma de vida y origen.

Table 1. Epiphyte plant species recorded in three neighborhoods of the Autonomous City of Buenos Aires. Species are in descending order of abundance. The table includes the number of registered individuals, the type of epiphytism they exhibit, their life form, and origin.

id	Especie	n° individuos	Tipo de epifitismo	Forma de vida	Origen
1	<i>Tillandsia recurvata</i>	272	Holoepífita	Herbácea	Nativo
2	<i>Tillandsia aëranthos</i>	157	Holoepífita	Herbácea	Nativo
3	<i>Microgramma mortoniana</i>	25	Holoepífita	Herbácea	Nativo
4	<i>Asparagus aethiopicus</i>	4	Accidental	Herbácea	Exótico
5	<i>Kalanchoe daigremontiana</i>	4	Accidental	Herbácea	Exótico
6	<i>Ficus aff. luschnathiana</i>	4	Holoepífita	Árbol	Nativo
7	<i>Fraxinus pennsylvanica</i>	3	Accidental	Árbol	Exótico
8	<i>Passiflora caerulea</i>	2	Accidental	Liana	Nativo
9	<i>Phoenix canariensis</i>	2	Accidental	Palmera	Exótico
10	<i>Parthenocissus tricuspidata</i>	1	Accidental	Liana	Exótico
11	<i>Nephrolepis cordifolia</i>	1	Facultativa	Herbácea	Nativo
12	<i>Schefflera arboricola</i>	1	Accidental	Arbusto	Exótico
13	<i>Orchidaceae</i>	1	Holoepífita	Herbácea	Exótico
14	<i>Morus alba</i>	1	Accidental	Árbol	Exótico
15	<i>Pyracantha coccinea</i>	1	Accidental	Arbusto	Exótico

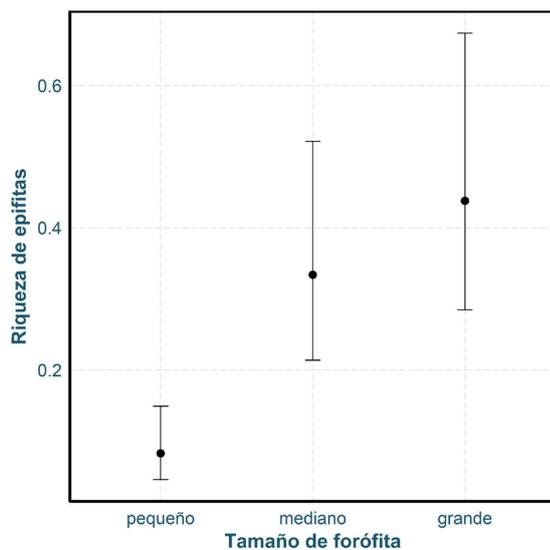


Figura 2. Influencia del tamaño de las plantas forófitas en la riqueza de plantas epífitas que las colonizan en la Ciudad Autónoma de Buenos Aires. Los datos se basan en un modelo de regresión lineal general (GLM) que incorpora información de tres barrios de la Ciudad Autónoma de Buenos Aires. Las forófitas se dividen en tres categorías: pequeño (2-5 m de altura), mediano (5-15 m) y grande (15-40 m). Cada nivel de tamaño se representa con su efecto principal y el intervalo de confianza al 95%.

Figure 2. Influence of phorophyte size on the richness of epiphytes colonizing them in the Autonomous City of Buenos Aires. The data are derived from a generalized linear model (GLM) incorporating information from three neighborhoods in the Autonomous City of Buenos Aires. Phorophytes are divided into three categories: small (2-5 m in height), medium (5-15 m), and large (15-40 m). Each size category is depicted with its main effect and a 95% confidence interval.

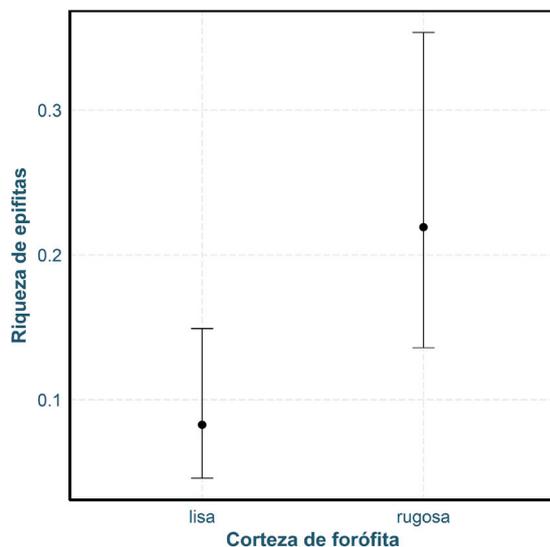


Figura 3. Efecto principal de la rugosidad de la corteza de las plantas forófitas en la riqueza de plantas epífitas que las colonizan en la Ciudad Autónoma de Buenos Aires. Los datos se basan en un modelo de regresión lineal general (GLM) que incorpora información de tres barrios de la Ciudad Autónoma de Buenos Aires. Para cada tipo de corteza, se presenta el efecto principal y su intervalo de confianza del 95%.

Figure 3. Main effect of phorophyte bark roughness on the richness of epiphytes colonizing them in the Autonomous City of Buenos Aires. The data are derived from a generalized linear model (GLM) incorporating information from three neighborhoods in the Autonomous City of Buenos Aires. For each bark type, the main effect and its 95% confidence interval are presented.

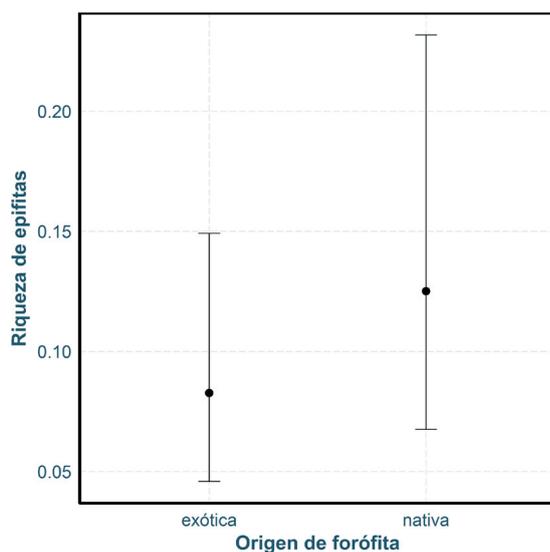


Figura 4. Efecto principal del origen de las plantas forófitas sobre la riqueza de plantas epífitas que las colonizan en la Ciudad Autónoma de Buenos Aires. Para cada origen de forófitas, se presenta el efecto principal y su intervalo de confianza del 95% de confianza.

Figure 4. Main effect of the origin of phorophytes on the richness of epiphytes colonizing them in the Autonomous City of Buenos Aires. For each phorophyte origin, the main effect and its 95% confidence interval are presented.

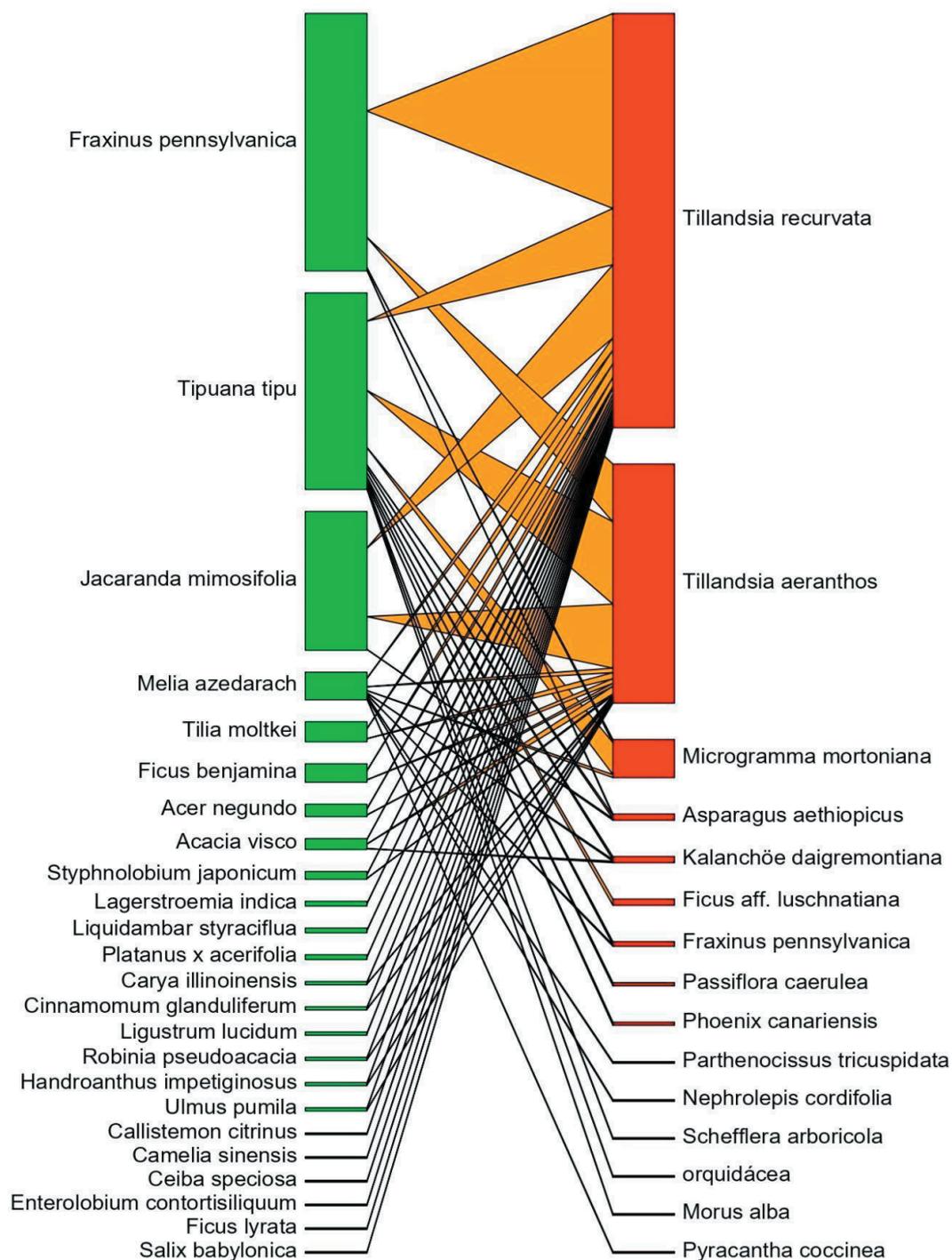


Figura 5. Red de interacciones entre forófitas y epífitas en el arbolado urbano de tres barrios de la Ciudad Autónoma de Buenos Aires. Cada caja representa una especie de forófitas (izquierda) o epífitas (derecha). La altura de cada caja refleja el número total de individuos observados. Las líneas conectan las especies de forófitas con las especies de epífitas que colonizan. El grosor de las líneas indica el número total de individuos de una especie de epífitas registrados en cada especie de forófitas.

Figure 5. Network of interactions between phorophytes and epiphytes in the urban trees of three neighborhoods of the Autonomous City of Buenos Aires. Each box represents a species of phorophyte (left) or epiphyte (right). The height of each box reflects the total number of individuals observed. The lines connect the species of phorophytes with the species of epiphytes that colonize them. The thickness of the lines indicates the total number of individuals of an epiphyte species recorded on each phorophyte species.

estas interacciones se destacó la presencia de *Tillandsia recurvata*, una especie nativa de la familia Bromeliáceas. La segunda especie de epífita más frecuente en estas interacciones, *T. aëranthos*, también es nativa y pertenece a la familia Bromeliáceas, seguida por la pteridófita nativa *Microgramma mortoniana*. Entre las especies que podrían considerarse como epífitas accidentales, dos de las más frecuentes fueron *Asparagus aethiopicus* y *Kalanchoe daigremontiana*, ambas consideradas como especies exóticas para la región de estudio. Además, entre las dos únicas especies de plantas epífitas facultativas o hemiepífitas observadas, la más abundante resultó ser *Ficus aff. luschnathiana*, una especie nativa de la familia de las Moráceas.

La especie de forófito que más riqueza de epífitas albergó fue *Tipuana tipu*, seguida por *Melia azedarach*, *Fraxinus pennsylvanica* y por dos especies que son autóctonas de otras ecorregiones argentinas: *Jacaranda mimosifolia* y *Acacia visco*. El valor de conectividad calculado para la red fue de 0.16. La equitatividad tuvo un valor de 0.5. El anidamiento NODF (Almeida-Neto et al. 2008) tuvo un valor de 66.9 y no resultó estadísticamente diferenciable de un anidamiento generado al azar ($NODF_{nulo} = 64.3$; $P = 0.61$). Por su parte, el índice de Shannon de diversidad de interacciones tuvo un valor de 2.76.

DISCUSIÓN

En este estudio se caracterizaron 40 especies de plantas leñosas, de las cuales 24 actuaron como forófitos de plantas epífitas. Además, se registraron 15 especies de plantas epífitas. La red de interacciones epífita-forófito presentó una estructura no significativamente anidada, con 58 interacciones distintas. Observamos que las especies de forófitos de mayor tamaño, corteza rugosa y origen nativo albergaron una mayor riqueza de epífitas, mientras que las especies exóticas de corteza lisa y tamaño pequeño resultaron menos favorables. Este trabajo contribuye a generar conocimiento sobre las características de las forófitas que favorecen la colonización de las epífitas en el ambiente urbano. A continuación, se discutirá la diversidad de especies de epífitas, las particularidades de la estructura de la red por ser urbana, en comparación con otros sistemas epífita-forófito publicados, y las implicancias de la metodología utilizada para captar la completitud de la biodiversidad del sistema, así como las implicancias ecológicas y de conservación de nuestros hallazgos.

Con respecto a la diversidad de especies de epífitas, el porcentaje de completitud del registro de especies fue >70%. Para registrar el 30% de especies restantes (6 especies), es probable que hubiera sido necesario aumentar el esfuerzo de muestreo de manera sustancial. También se debe tener en cuenta que el muestreo se efectuó a nivel del suelo, una metodología de muestreo que puede estar asociada a una subestimación de la riqueza de especies (Flores-Palacios et al. 2001). Esto se debe a la mayor dificultad para divisar cada planta individual, así como a una mayor dificultad en identificar correctamente la especie, lo que puede ser complejo para plantas del mismo género y con un estado vegetativo similar (e.g., algunas especies del género *Tillandsia*). Otra manera de estimar la completitud de los muestreos consiste en comparar la riqueza de especies encontrada con aquella reportada en la bibliografía para la región. De las 14 especies de plantas holoequífitas y epífitas facultativas o hemiepífitas citadas para la región (Hurrell et al. 2005; Cellini et al. 2012; Guerrero and Cellini 2017; Dosil Hiriart et al. 2018), se encontraron solo 5 en los muestreos (Material Suplementario-Tabla S2). Aunque esto indica que se detectó una pequeña porción de la diversidad de epífitas citadas para la Ribera Platense, es relevante considerar que los muestreos de este estudio se realizaron solo en el ambiente urbano y que el área muestreada representa una pequeña porción de toda la Ribera. Es posible que varias de las especies citadas para la región encuentren condiciones en el ambiente urbano que dificultan su establecimiento y prosperen mejor en entornos menos urbanizados. También puede suceder que dentro de la Ciudad Autónoma de Buenos Aires aparezcan especies cuya presencia no está citada en la región como parte de la flora espontánea, pero que estén presentes en la ciudad debido a escapes de cultivo.

En nuestro estudio sobre la red epífita-forófito encontramos un valor de conectividad relativamente bajo (0.16). Esto indica que solo se da una pequeña parte de las interacciones posibles en teoría, incluso en comparación con otras redes similares publicadas. Por ejemplo, Hu et al. (2021) reportaron valores de 0.277 y 0.389 para redes de interacción entre briófitas epífitas y forófitos en bosques del sur de China; Sayago et al. (2013) reportaron un valor de 0.35 en una red de Bromeliáceas epífitas en un bosque seco tropical del oeste de México; Francisco et al. (2018) reportaron una conectividad de 0.35 en una red epífita-forófito de un domo granítico en Brasil y Cortés-

Anzúres et al. (2020) reportaron un valor de 0.45 en un bosque de *Quercus* spp. en México. En la literatura se encuentran valores aún más altos, probablemente debido al tamaño pequeño de las redes estudiadas. Por ejemplo, Piazzon et al. (2011) reportaron valores de conectividad de 0.51 a 0.80 en redes de bosque nativo austral de la isla de Chiloé, integradas por entre 15 y 17 especies de forófitas y entre 4 y 5 epífitas. La baja conectividad de nuestra red puede deberse, al menos en parte, al carácter novel de la comunidad de plantas estudiadas, que combina especies de diferentes orígenes geográficos, algunas de las cuales fueron implantadas sistemáticamente, otras se escaparon de cultivo y otras ocurren espontáneamente. En este contexto, no es casual que la comunidad de epífitas de este estudio haya estado dominada por especies accidentales, cuando en la mayoría de los estudios (basados sobre bosques) la comunidad está dominada por holoepífitas, hemiepífitas y facultativas. Además, el propio ambiente urbano puede haber influido de manera negativa en el proceso de colonización de epífitas, ya que modifica los procesos naturales de reproducción, dispersión e interacción entre especies (Panagiotis 2022).

Aparte de estas consideraciones, no puede descartarse que la baja conectividad observada en nuestra red se deba a un esfuerzo de muestreo insuficiente de interacciones. La equitatividad de interacciones de 0.5 indica que, aunque las especies no están igualmente representadas en la red, ninguna especie domina de manera significativa sobre las demás. Entre las epífitas hay especies más generalistas, como *Tillandsia recurvata*, que colonizan una gran variedad de forófitas, y otras más especialistas, como *Microgramma mortoniana*, que solo se encontraron en un número reducido de forófitas. Este valor es promedio si lo comparamos con otras redes epífita-forófitas (Taylor et al. 2016; Hu et al. 2021). El NODF calculado para esta red (66.9) es similar al promedio reportado en otros estudios (NODF promedio de 20 redes epífita-forófitas reportadas en Taylor et al. 2016 y en la revisión de Naranjo et al. 2019 fue de 63.99, con un rango de 16.4 a 76.88), aunque no resultó estadísticamente diferente de un anidamiento generado al azar. El índice de Shannon de diversidad de interacciones es raramente reportado en la literatura, por lo que no pudimos compararlo con otras redes. Sin embargo, su valor (2.76) sugiere que la red tiene una complejidad moderada.

Como se mencionó, la ausencia de algunas especies en los muestreos puede deberse a su baja frecuencia en ambientes urbanos. Una posibilidad interesante que se podría implementar sería la de hacer una intervención (rewilding) para incrementar la presencia de esas especies más raras en la Ciudad Autónoma de Buenos Aires mediante una reintroducción controlada (Lallana et al. 2016). Algunas especies de plantas epífitas que podrían ser candidatas para tal fin son *Gomesa bifolia*, *Rhipsalis lumbricoides*, *Tillandsia usneoides*, *T. bandensis*, *Pleopeltis minima*, *P. pleopeltifolia*, *P. macrocarpa* o *Cyclopogon elatus*. Varias de las especies de epífitas presentes en la región se pueden reproducir vegetativamente, lo que supone una ventaja ya que facilita su multiplicación bajo cultivo (Lallana et al. 2016).

Para este estudio clasificamos a las especies de forófitas y de epífitas haciendo una distinción entre especies exóticas y nativas. En este caso, se consideran nativas aquellas especies que se citan en la bibliografía como nativas para las ecorregiones del territorio argentino, y exóticas a aquellas que no se citan como nativas para las ecorregiones comprendidas dentro del territorio argentino. Esta es una clasificación que se eligió para facilitar el análisis de las redes ecológicas, pero cabe señalar que la casi totalidad de las forófitas nativas que se encontraron no son autóctonas de la región rioplatense, sino que pertenecen a otras ecorregiones del territorio argentino (e.g., el Chaco Húmedo, el Chaco Seco, las Yungas y el Espinal). De todas maneras, estas forófitas conviven en otras ecorregiones del territorio argentino con varias de las epífitas que se encontraron en la Ciudad Autónoma de Buenos Aires (Alvarez Arnesi et al. 2018), por lo que igualmente tiene sentido pensar que podría darse una colonización diferencial en especies forófitas nativas. Hay que aclarar también que algunas de las especies de forófitas que no se consideran nativas por no ocurrir dentro del territorio argentino espontáneamente, son especies americanas. Es el caso de *Fraxinus pennsylvanica*, *Liquidambar styraciflua*, *Persea americana* o *Magnolia grandiflora*, por nombrar algunas. Estas forófitas pueden convivir en sus lugares de origen con algunas de las especies epífitas encontradas en la Ciudad Autónoma de Buenos Aires; por ejemplo, con *Tillandsia recurvata*, que se distribuye dentro del territorio americano desde el sur de los Estados Unidos hasta el norte de la Patagonia (Bernal et al. 2005). De todas maneras, estos

casos particulares no se tomaron en cuenta en este estudio.

Es interesante observar que, a excepción de *Kalanchoe daigremontiana* y *Fraxinus pennsylvanica*, la mayoría de las especies identificadas como epífitas accidentales poseen frutos carnosos; esto sugiere que la dispersión por aves juega un papel importante en su presencia ocasional sobre otras plantas. Según Hoeber y Zotz (2022), el epifitismo accidental refleja la ocupación de microhábitats arbóreos adecuados, pero previamente inexplorados, siendo la dispersión un factor limitante primordial cuando dichos microhábitats están disponibles en las copas de los árboles. Es destacable también que la mayoría de las especies de epífitas accidentales registradas en este trabajo resultaron ser especies ampliamente cultivadas y exóticas para la Ribera Platense. Ejemplares pertenecientes a géneros de extensa distribución, como *Ficus* y *Asparagus*, se registraron también en otros estudios de epífitas urbanas (Bhatta et al. 2015; Alguacil et al. 2019; Alvim et al. 2020; Hoeber et al. 2022). Nuestro estudio, al igual que otros (Hoeber and Zotz 2022), destaca la relevancia ecológica de la ocurrencia del epifitismo accidental y su posible importancia para la comprensión de la evolución inicial de las líneas epifíticas.

En los muestreos, las especies de forófitas de corteza rugosa fueron más abundantes que las de corteza lisa (457 vs. 98 ejemplares, respectivamente). Esto sugiere que la mayor riqueza de epífitas detectada en las forófitas de corteza rugosa podría deberse simplemente a un mayor esfuerzo de muestreo en este grupo (Arrhenius 1921). Sin embargo, la rarefacción del número de individuos de corteza rugosa a un esfuerzo de muestreo comparable al de individuos de corteza lisa (Material Suplementario-Figura S2) muestra que las forófitas de corteza rugosa son intrínsecamente más ricas en epífitas que las de corteza lisa.

La clasificación de rugosidades de corteza que se realizó fue de carácter cualitativo, valiéndose de las descripciones botánicas de cada especie que se encuentran en la bibliografía (Lahitte et al. 1999; Lahitte et al. 2001). En futuros trabajos, los distintos tipos de corteza podrían clasificarse de una manera más detallada según si son más o menos rugosas, si forman surcos o si son porosas,

así como también podría discriminarse si el ritidoma se desprende en placas grandes o pequeñas. Todas estas características pueden influenciar el grado de colonización por parte de las plantas epífitas sobre las forófitas (López-Villalobos et al. 2008; Wyse and Burns 2011).

Resultaría interesante seguir estudiando las comunidades de epífitas urbanas; en particular, para evaluar su rol como bioindicadoras y biomonitoras (Shacklette and Connor 1973; Mejía-Echeverry et al. 2018; Giampaoli et al. 2016). La aparición de nuevas especies, o la proliferación de alguna de ellas, podría indicar condiciones cambiantes dentro del ambiente urbano (e.g., la tropicalización del clima o cambios en la calidad del aire y en los niveles de contaminantes ambientales) (Graciono et al. 2003; Guerrero and Agnolin 2016; Becker et al. 2017; Guerrero and Cellini 2017). Por ejemplo, Shacklette y Connor (1973) encontraron concentraciones de As, Cr, Co, Cu, Pb, Ni y V superiores a la media en muestras de la epífita *Tillandsia usneoides* tomadas cerca de caminos vehiculares y proponen que se puede usar esta especie como un método rápido para estimar la concentración relativa de contaminantes atmosféricos en diferentes lugares a lo largo del tiempo.

Las epífitas son importantes para la biodiversidad urbana, ya que no ocupan espacio en el suelo y establecen relaciones con la fauna nativa, manteniendo la riqueza y diversidad biológica (Niederl et al. 2001; Díaz et al. 2012; Bhatta et al. 2015; Luna-Cozar et al. 2020; Alex et al. 2021). Dentro de la Ciudad Autónoma de Buenos Aires se encuentran varias especies de plantas epífitas autóctonas que podrían incluirse en los espacios públicos urbanos, tanto por sus propiedades ornamentales como por su rol en el ecosistema local. Su inclusión en el diseño urbano, en especial en espacios verdes como parques y calles —donde usualmente no han sido tenidas en cuenta— contribuye a conservar la biodiversidad y los beneficios que de ella derivan (Sábato 2012; Lallana et al. 2016; Berthon et al. 2021; Alex et al. 2021).

AGRADECIMIENTOS. Los autores agradecen a Gabriela Benito, María Semmartin y Diego Medan por sus comentarios y sugerencias sobre versiones previas de este manuscrito.

REFERENCIAS

- Alex, A., U. D. Chima, and U. D. Ugbaja. 2021. Diversity and phorophyte preference of vascular epiphytic flora on avenues within the University of Port Harcourt, Nigeria. *J For Environ Sci* 37:217-225. <https://doi.org/10.7747/jfes.2021.37.3.217>.
- Almeida-Neto, M., P. Guimarães Jr, R. D. Loyola, and W. Ulrich. 2008. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos* 117:1227-1239. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2008.16644.x>.
- Alvarez Arnesi, E., I. M. Barberis, and J. L. Vesprini. 2018. Distribución de epífitas vasculares sobre cuatro especies arbóreas en un bosque xerofítico del Chaco Húmedo, Argentina. *Ecología Austral* 28:480-495. <https://doi.org/10.25260/ea.18.28.3.0.694>.
- Alvim, F. S., S. G. Furtado, and L. Menini Neto. 2020. Diversity of vascular epiphytes in urban green areas of Juiz de Fora, Minas Gerais, Brazil. *Floresta E Ambiente* 27: e20190116. <https://doi.org/10.1590/2179-8087.011619>.
- Bartoli, C. G., J. Beltrano, L. V. Fernández, and D. O. Caldiz. 1993. Control of the epiphytic weeds *Tillandsia recurvata* and *Tillandsia aëranthos* with different herbicides. *For Ecol Manag* 59:289-294. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2014.08.007>.
- Becker, D. F. P., R. Linden, and J. L. Schmitt. 2017. Richness, coverage, and concentration of heavy metals in vascular epiphytes along an urbanization gradient. *Sci Total Environ* 584-585:48-54. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.01.092>.
- Benito, G., and M. Palermo Arce. 2021. El árbol en la ciudad. Editorial Facultad de Agronomía.
- Benzing, D. H., and J. Seemann. 1978. Nutritional piracy and host decline: a new perspective on the epiphyte-host relationship. *Selbyana* 2:133-148.
- Bernal, R., T. Valverde, and L. Hernández-Rosas. 2005. Habitat preference of the epiphyte *Tillandsia recurvata* (Bromeliaceae) in a semi-desert environment in Central Mexico. *Can J Bot* 83:1238-1247. <https://doi.org/10.1139/b05-076>.
- Berthon, K., F. Thomas, and S. Bekessy. 2021. The role of 'nativeness' in urban greening to support animal biodiversity. *Landsc Urban Plan* 205:103-959. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2020.103959>.
- Bhatta, A., S. Gairolab, Y. Govenderc, H. Baijnatha, and S. Ramdhanian. 2015. Epiphyte diversity on host trees in an urban environment, eThekwinini Municipal Area, South Africa. *N Z J Bot* 53:24-37. <https://doi.org/10.1080/0028825x.2014.1000935>.
- Caldiz, D., and J. Beltrano. 1989. Control of the epiphytic weeds *Tillandsia recurvata* and *T. aëranthos* with simazine. *For Ecol Manag* 28:153-159. [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(89\)90067-4](https://doi.org/10.1016/0378-1127(89)90067-4).
- Callaway, R. M., K. O. Reinhart, G. W. Moore, D. J. Moore, and S. C. Pennings. 2002. Epiphyte host preferences and host traits: mechanisms for species-specific interactions. *Oecologia* 132:221-230. <https://doi.org/10.1007/s00442-002-0943-3>.
- Ceballos, S. J., N. P. Chacoff, and A. Malizia. 2016. Interaction network of vascular epiphytes and trees in a subtropical forest. *Acta Oecologica* 77:152-159. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2016.10.007>.
- Cellini, J. M., L. Salomón, and S. Bonadío. 2012. *Tillandsia myosura* Griseb. Ex Baker (Bromeliaceae) una nueva cita para la flora de la provincia de Buenos Aires, Argentina. *Bonplandia* 21:183-188. <https://doi.org/10.30972/bon.2121306>.
- Claver, F., J. Alaniz, and D. Caldiz. 1983. *Tillandsia* spp.: Epiphytic weeds of trees and bushes. *For Ecol Manag* 6:367-372. [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(83\)90044-0](https://doi.org/10.1016/0378-1127(83)90044-0).
- Colwell, R. K. 2013. Estimates: statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 9. User's Guide and Application. URL: purl.oclc.org/estimates.
- Cortés-Anzúres, B. O., A. M. Corona-López, A. Damon, M. Mata-Rosas, and A. Flores-Palacios. 2020. Phorophyte type determines epiphyte-photosynthetic network structure in a Mexican oak forest. *Flora* 272:151704. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2020.151704>.
- De Marzi, V. 2006. 100 Plantas argentinas (1a ed.). Albatros.
- Díaz, A., K. E. Sieving, M. Peña-Foxon, and J. J. Armesto. 2012. A field experiment links forest structure and biodiversity: epiphytes enhance canopy invertebrates in Chilean forests. *Ecosphere* 3:1-17. <https://doi.org/10.1890/es11-00168.1>.
- Dosil Hirriart, F. D., M. J. Apodaca, P. A. Cabanillas, M. Benedictto, L. Barral, and E. L. Guerrero. 2018. Listado comentado de las plantas vasculares trepadoras y epífitas de la costa rioplatense del Partido de Quilmes (Buenos Aires, Argentina). *Bol Soc Argent Bot* 53:103-113. <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v53.n1.19911>.
- Doumecq, M. B., P. M. Arenas, and J. A. Hurrell. 2020. Etnobotánica de las especies combustibles comercializadas en la Ribera Platense, Buenos Aires, Argentina. *Ethnobot Res Appl* 19:1-27. <https://doi.org/10.32859/era.19.03.1-27>.
- Dwyer, J. F., G. McPherson, H. W. Schroeder, and R. A. Rowntree. 1992. Assessing the benefits and costs of the urban forest. *J Arboric* 18:227-234. <https://doi.org/10.48044/jauf.1992.045>.
- Einzmann, H. J. R., J. Beyschlag, F. Hofhansl, W. Wanek, and G. Zotz. 2015. Host tree phenology affects vascular epiphytes at the physiological, demographic and community level. *AoB Plants* 7:plu073. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plu073>.
- Elias, J. P. C., S. R. Mortara, A. F. Nunes-Freitas, E. van de Berg, and F. N. Ramos. 2021. Host tree traits in pasture areas affect forest and pasture specialist epiphyte species differently. *Am J Bot* 108:598-606. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1634>.
- Flores-Palacios, A., and J. García-Franco. 2001. Sampling Methods for Vascular Epiphytes: Their Effectiveness in Recording Species Richness and Frequency. *Selbyana* 22:181-191.

- Flores-Palacios, A., and J. G. García-Franco. 2006. The relationship between tree size and epiphyte species richness: testing four different hypotheses. *J Biogeogr* 33:323-330. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01382.x>.
- Francisco, T. M., D. R. Couto, D. M. Evans, M. L. Garbin, and C. R. Ruiz-Miranda. 2018. Structure and robustness of an epiphyte–phorophyte commensalistic network in a neotropical inselberg. *Austral Ecology* 43:903-914. <https://doi.org/10.1111/aec.12637>.
- Giampaoli, P., E. Wannaz, A. R. Tavares, and M. Domingos. 2016. Suitability of *Tillandsia usneoides* and *Aechmea fasciata* for biomonitoring toxic elements under tropical seasonal climate. *Chemosphere* 149:14-23. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2016.01.080>.
- González, M. V., and S. J. Ceballos. 2021. Las epífitas vasculares en un ambiente urbano están influenciadas por características del arbolado, el clima y las fuentes de propágulos. *Ecol Austral* 31:357-371. <https://doi.org/10.25260/ea.21.31.2.0.1354>.
- Graciano, C., L. V. Fernández, and D. O. Caldiz. 2003. *Tillandsia recurvata* L. as a bioindicator of sulfur atmospheric pollution. *Ecol Austral* 13:3-14. URL: tinyurl.com/5n89uz53.
- Guerrero, E. L., and F. L. Agnolin. 2016. Recent changes in plant and animal distribution in the southern extreme of the Paranaense biogeographical province (northeastern Buenos Aires province, Argentina): Ecological responses to climate change? *Rev Mus Argent Cienc Nat* 18:9-30. <https://doi.org/10.22179/revmacn.18.428>.
- Guerrero, E. L., and J. M. Cellini. 2017. Corrimiento del límite austral en tres especies de *Pleopeltis* (Polypodiaceae) y su posible relación con el cambio climático en Buenos Aires, Argentina. *Cuad Investig UNED* 9:51-58. <https://doi.org/10.22458/urj.v9i1.1678>.
- Hoerber, V., and G. Zotz. 2022. Accidental epiphytes: ecological insights and evolutionary implications. *Ecol Monogr* 92:e1527. <https://doi.org/10.1002/ecm.1527>.
- Hu, H.-X., T. Shen, D. -L. Quan, A. Nakamura, and L. Song. 2021. Structuring interaction networks between epiphytic bryophytes and their hosts in Yunnan, SW China. *Front For Glob Change* 4:716278. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2021.716278>.
- Hurrell, J. A., D. H. Bazzano, and G. Delucchi. 2005. Biota Rioplatense X - Monocotiledóneas herbáceas nativas y exóticas. Ed. LOLA (Literature of Latin America). URL: lola-online.com.
- Ings, T. C., J. M. Montoya, J. Bascompte, and N. Blüthgen. 2009. Ecological networks - beyond food webs. *J Anim Ecol* 78:253-269. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2008.01460.x>.
- Jiménez-Valverde, A., and J. Hortal. 2003. Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. *Rev Ibér Aracnol* 8:151-161.
- Lahitte, H. B., J. A. Hurrell, J. J. Valla, L. Jankowski, D. Bazzano, and A. J. Hernández. 1999. Biota Rioplatense IV - Árboles Urbanos. Ed. LOLA (Literature of Latin America). URL: lola-online.com.
- Lahitte, H. B., J. A. Hurrell, J. J. Valla, A. Saénz, S. Rivera, L. Jankowski, and D. Bazzano. 2001. Biota Rioplatense VI - Árboles Urbanos 2. Ed. LOLA (Literature of Latin America). URL: lola-online.com.
- Lallana, V. H., C. E. Billard, V. A. Martínez, L. F. García, M. V. Barsanti, J. F. Di Persia, C. Dalzotto, K. M. Scimpft, and V. De La Cruz. 2016. Conservación de orquídeas nativas de Entre Ríos utilizando técnicas de cultivo de tejidos “in vitro”. *Cienc Doc Tecnol Supl* 6:94-121.
- López-Villalobos, A., A. Flores-Palacios, and R. Ortiz-Pulido. 2008. The relationship between bark peeling rate and the distribution and mortality of two epiphyte species. *Plant Ecol* 198:265-274. <https://doi.org/10.1007/s11258-008-9402-5>.
- Luna-Cozar, J., O. Martínez-Madera, and R. Jones. 2020. Ball Moss *Tillandsia recurvata* L. as a refuge for arthropods in a seasonally dry tropical forest of central Mexico. *Southwest Entomol* 45:445-460. <https://doi.org/10.3958/059.045.0213>.
- Malm, O., M. de Freitas Fonseca, P. Hissnauer Miguel, W. Rodrigues Bastos, and F. Neves Pinto. 1998. Use of epiphyte plants as biomonitors to map atmospheric mercury in a gold trade center city, Amazon, Brazil. *Sci Total Environ* 213:57-64. [https://doi.org/10.1016/s0048-9697\(98\)00074-6](https://doi.org/10.1016/s0048-9697(98)00074-6).
- Martins, P. L. S. S., S. G. Furtado, and L. Menini Neto. 2020. Could epiphytes be xenophobic? Evaluating the use of native versus exotic phorophytes by the vascular epiphytic community in an urban environment. *Community Ecol* 21:91-101. <https://doi.org/10.1007/s42974-020-00001-y>.
- Matthews, T. J., H. E. W. Cottee-Jones, and R. J. Whittaker. 2015. Quantifying and interpreting nestedness in habitat islands: a synthetic analysis of multiple datasets. *Divers Distrib* 21:392-404. <https://doi.org/10.1111/ddi.12298>.
- Mehlreter, K., A. Flores-Palacios, and J. G. García-Franco. 2005. Host preferences of low-trunk vascular epiphytes in a cloud forest of Veracruz, Mexico. *J Trop Ecol* 21:651-660. <https://doi.org/10.1017/s0266467405002683>.
- Mejía-Echeverry, D., M. A. E. Chaparro, J. F. Duque-Trujillo, M. A. E. Chaparro, and C. Miranda. 2018. Magnetic biomonitoring as a tool for assessment of air pollution patterns in a tropical valley using *Tillandsia* sp. *Atmosphere* 9:283. <https://doi.org/10.3390/atmos9070283>.
- Naranjo, C., J. M. Iriondo, M. L. Riofrio, and C. Lara-Romero. 2019. Evaluating the structure of commensalistic epiphyte–phorophyte networks: A comparative perspective of biotic interactions. *AoB Plants* 11:plz011. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plz011>.
- Niederl, J., J. Prosperi, and G. Michaloud. 2001. Epiphytes and their contribution to canopy diversity. *Plant Ecol* 153:51-63. <https://doi.org/10.1023/a:1017517119305>.
- Panagiotis T. 2022. The effects of urbanisation on ecological interactions. *Curr Opin Insect Sci* 52:100922. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2022.100922>.

- Patefield, W. M. 1981. Algorithm AS 159: an efficient method of generating random $r \times c$ tables with given row and column totals. *J R Stat Soc Ser C Appl Stat* 30:91-97. <https://doi.org/10.2307/2346669>.
- Pellegrini, E., G. Lorenzini, S. Loppi, and C. Nali. 2014. Evaluation of the suitability of *Tillandsia usneoides* (L.) L. as biomonitor of airborne elements in an urban area of Italy, Mediterranean basin. *Atmos Pollut Res* 5:226-235. <https://doi.org/10.5094/apr.2014.028>.
- Pérez-Noyola, F. J., J. Flores, L. Yáñez-Espinosa, E. Jurado, C. González-Salvatierra, and E. Badano. 2020. Is ball moss (*Tillandsia recurvata*) a structural parasite of mesquite (*Prosopis laevigata*)? Anatomical and ecophysiological evidence. *Trees* 35:135-144. <https://doi.org/10.1007/s00468-020-02023-5>.
- Piazzon, M., A. R. Larrinaga, and L. Santamaría. 2011. Are nested networks more robust to disturbance? A test using epiphyte-tree commensalistic networks. *PLoS One* 6:e19637. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0019637>.
- Pla, L. 2006. Biodiversidad: Inferencia basada en el índice de Shannon y la riqueza. *Interciencia* 31:583-590.
- R Core Team. 2023. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: R-project.org.
- Rahimi, E., S. Barghjelveh, and P. Dong. 2022. A review of diversity of bees, the attractiveness of host plants and the effects of landscape variables on bees in urban gardens. *Agriculture and Food Security* 11:6. <https://doi.org/10.1186/s40066-021-00353-2>.
- Rodríguez-Gironés, M. A., and L. Santamaría. 2006. A new algorithm to calculate the nestedness temperature of presence-absence matrices. *J Biogeogr* 33:924-935. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01444.x>.
- Sábato, J. 2012. El Libro Verde / 2. Corredores ambientales y calidad de vida (1ra ed. Vol. 2). Subsecr Proy Urbanismo Arquitect Infraestr.
- Servicio Meteorológico Nacional. 2010. Estadísticas climáticas de largo plazo 1981-2010. Serv Meteorol Nac, Argentina.
- Servicio Meteorológico Nacional. 2017a. El mes de enero en la Ciudad de Buenos Aires. Caract Climatol Ciudad de Buenos Aires.
- Servicio Meteorológico Nacional. 2017b. El mes de julio en la Ciudad de Buenos Aires. Caract Climatol Ciudad de Buenos Aires.
- Shacklette, H. T., and J. J. Connor. 1973. Airborne chemical elements in Spanish Moss. *Statistical Studies in Field Geochemistry*. USGS Prof. Pap. 574-E. <https://doi.org/10.3133/pp574e>.
- Shannon, C. E. 1948. A mathematical theory of communication. *Bell Syst Tech J* 27:379-423. <https://doi.org/10.7551/mitpress/12274.003.0014>.
- Spicer, M. E., and C. L. Woods. 2022. A case for studying biotic interactions in epiphyte ecology and evolution. *Perspect Plant Ecol Evol Syst* 54:125658. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2022.125658>.
- Taylor, A., A. Saldaña, G. Zotz, C. Kirby, I. Díaz, and K. Burns. 2016. Composition patterns and network structure of epiphyte-host interactions in Chilean and New Zealand temperate forests. *N Z J Bot* 54:1-19. <https://doi.org/10.1080/0028825x.2016.1147471>.
- Valencia-Díaz, S., A. Flores-Palacios, V. Rodríguez-López, E. Ventura-Zapata, and A. R. Jiménez-Aparicio. 2010. Effect of host-bark extracts on seed germination in *Tillandsia recurvata*, an epiphytic bromeliad. *J Trop Ecol* 26:571-581. <https://doi.org/10.1017/s0266467410000374>.
- Vergara-Torres, C. A., S. Valencia-Díaz, J. G. García-Franco, and A. Flores-Palacios. 2024. Do epiphytes affect the fitness of their phorophytes? The case of *Tillandsia recurvata* on *Bursera copallifera*. *J Trop Ecol* 40:e13. <https://doi.org/10.1017/S0266467424000117>.
- Vuong, Q. H. 1989. Likelihood ratio tests for model selection and non-nested hypotheses. *Econometrica* 57:307-333. <https://doi.org/10.2307/1912557>.
- Wagner, K., G. Mendieta-Leiva, and G. Zotz. 2015. Host specificity in vascular epiphytes: a review of methodology, empirical evidence, and potential mechanisms. *AoB Plants* 7:plu092. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plu092>.
- World Health Organization. 2005. Ecosystems and human well-being: health synthesis. A Report of the Millennium Ecosystem Assessment.
- Wyse, S. V., and B. R. Burns. 2011. Do host bark traits influence trunk epiphyte communities? *N Z J Ecol* 35:296-301.
- Zotz, G. 2005. Vascular epiphytes in the temperate zones – a review. *Plant Ecol* 176:173-183. <https://doi.org/10.1007/s11258-004-0066-5>.
- Zotz, G. 2013. The systematic distribution of vascular epiphytes – a critical update. *Bot J Linn Soc* 171:353-481. <https://doi.org/10.1111/boj.12010>.
- Zotz, G. 2013. 'Hemiepiphyte': a confusing term and its history. *Ann Bot* 111:1015-1020. <https://doi.org/10.1093/aob/mct085>.