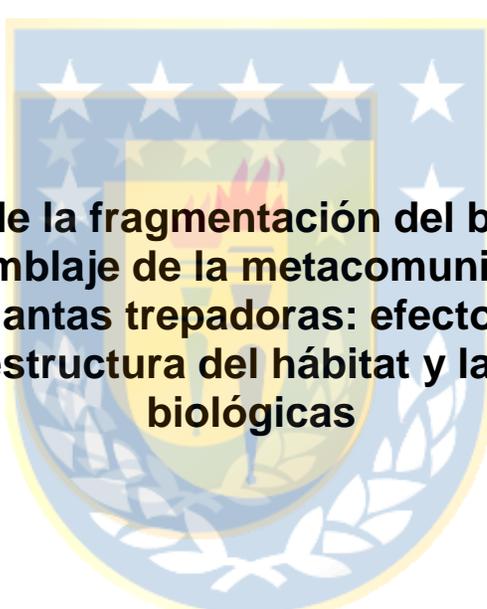




Universidad de Concepción  
Dirección de Postgrado  
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas – Programa de Doctorado en  
Sistemática y Biodiversidad



**Consecuencias de la fragmentación del bosque pantanoso  
sobre el ensamblaje de la metacomunidad de epífitas  
vasculares y plantas trepadoras: efecto del tamaño del  
fragmento, la estructura del hábitat y las interacciones  
biológicas**

Tesis para optar al grado de Doctor en Sistemática y Biodiversidad

JIMMY MARCELO PINCHEIRA ULBRICH  
CONCEPCIÓN-CHILE  
2018

Profesor Guía: Dr. Cristián E. Hernández<sup>1</sup>, Dr. Alfredo Saldaña<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Laboratorio de Ecología Evolutiva y Filoinformática, Departamento de Zoología, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción.

<sup>2</sup>Departamento de Botánica, Universidad de Concepción, Casilla 160-C, Concepción, Chile

## Dedicatoria

A mi familia por el tiempo que los postergué, a los que ya no están y a los que harán que la diversidad de los bosques pantanosos regrese, y retornen los saberes que parecen olvidados.

## Agradecimientos

A Elías Andrade, Erwin Vázquez, Enrique Hauenstein, Ulises Sambrano, María Jesús Vargas, Martina Pincheira, Alvaro Montaña, Erna Chaparro, Elías Painevilo y Rodrigo Cid por su colaboración en terreno. A Enrique Hauenstein, Diego Alarcón, Liliana Casaa, Cristian Larsen, Jonathan Urrutia, y al Herbario CONC representado por Alicia Marticorena y Roberto Rodríguez, por su generosa contribución en la identificación de especies raras. A Daniel Rozas y Elías Andrade por la dedicación en la elaboración cartográfica y base de datos. A Reinaldo Rivera por su valiosa contribución de literatura para la construcción de los modelos espaciales. A Francisco Aguilera por recibirme en la Universidad de Alcalá de Henares, donde comencé a escribir esta tesis, y a Daniel García de la Universidad de Oviedo, por ofrecerme un espacio para (casi)finalizarla. A Cristina Hernández y Alfredo Saldaña por el apoyo durante el transcurso del Doctorado. A Evelyn Habit y Ernesto Gianoli, por la revisión crítica del manuscrito. También a la directora del programa de ese entonces, Viviane Jeréz por su guía en la primera etapa del Doctorado. A Fernando Peña y a mis compañeros del Laboratorio de Planificación Territorial por el buen humor y por entender que a veces debía estudiar en el trabajo. Al Proyecto del Fondo de Investigación del Bosque Nativo (CONAF) 075/2011 “Plantas trepadoras y epífitas vasculares en bosques pantanosos del borde costero de la Araucanía; determinación de especies y áreas de conservación”. A los pequeños propietarios, administradores y dueños de fundo por facilitarnos las condiciones de acceso a los predios. A la beca CONICYT-PCHA/doctorado Nacional/2014-21140823. Al proyecto FONDECYT 1151375: Escenarios prospectivos del paisaje para la planificación territorial: Un marco adaptativo de apoyo a las decisiones en espacios costeros integrando modelación de cambio de uso/cobertura de suelo y dinámica de producción de servicios ecosistémicos.

A Dios y todos infinitas gracias.

En el periodo 2012-2013 fue fundamental la Beca de Posgrado otorgada por la Universidad de Concepción. La graduación en este prestigioso programa ha sido posible gracias al proyecto EDPG LPR-161 de la Dirección de Postgrado de esta institución.



## Tabla de contenido

Índice de tablas .....	v
Índice de figuras .....	v
RESUMEN .....	vi
ABSTRACT .....	viii
<b>1. INTRODUCCIÓN.....</b>	<b>1</b>
1.1. <i>Diversidad y ecología de plantas trepadoras y epífitas vasculares .....</i>	<i>2</i>
1.1.1 <i>Diversidad de epífitas vasculares y plantas trepadoras.....</i>	<i>2</i>
1.1.2. <i>Inventarios de especies y su importancia para plantas trepadoras y epífitas vasculares ..</i>	<i>3</i>
1.1.3. <i>La fragmentación del ecosistema y los cambios de diversidad en epífitas vasculares y plantas trepadoras.....</i>	<i>5</i>
1.1.4. <i>Hipótesis acerca de la variación de la metacomunidad en ambientes fragmentados .....</i>	<i>7</i>
1.1.5. <i>Aproximaciones metodológicas.....</i>	<i>11</i>
1.1.6. <i>Los bosques pantanosos de temu-pitra como caso de estudio .....</i>	<i>13</i>
1.2. <i>Hipótesis de trabajo.....</i>	<i>14</i>
1.3. <i>Objetivo general .....</i>	<i>15</i>
1.4. <i>Objetivos específicos.....</i>	<i>15</i>
<b>2. MATERIALES Y MÉTODOS.....</b>	<b>17</b>
2.1. <i>Caracterización del área de estudio .....</i>	<i>17</i>
2.2. <i>Muestreo.....</i>	<i>18</i>
2.2.1. <i>Selección de los sitios de muestreo .....</i>	<i>18</i>
2.2.2. <i>Inventario de especies.....</i>	<i>20</i>
2.3. <i>Análisis de datos .....</i>	<i>21</i>
2.3.1. <i>Evaluación del esfuerzo de muestreo .....</i>	<i>21</i>
2.3.2. <i>Evaluación de la relación especie-área.....</i>	<i>23</i>
2.3.3. <i>Evaluación del anidamiento de la composición de especies .....</i>	<i>26</i>
2.3.4. <i>Evaluación del efecto de las variables del hábitat sobre el ensamblaje de especies.....</i>	<i>27</i>
2.3.5. <i>Análisis de la co-ocurrencia de helechos epífitos .....</i>	<i>29</i>
<b>3. RESULTADOS .....</b>	<b>32</b>
3.1. <i>Riqueza y composición florística .....</i>	<i>32</i>
3.2. <i>Evaluación del esfuerzo de muestreo .....</i>	<i>33</i>
3.3. <i>Evaluación de la relación especie-área.....</i>	<i>37</i>
3.4. <i>Evaluación del anidamiento de la composición de especies .....</i>	<i>39</i>
3.5. <i>Evaluación del efecto de las variables del hábitat sobre el ensamblaje de especies.....</i>	<i>41</i>
3.6. <i>Análisis de la co-ocurrencia de helechos epífitos .....</i>	<i>45</i>
<b>4. Discusión.....</b>	<b>50</b>
<b>5. Conclusiones .....</b>	<b>58</b>
<b>6. Referencias .....</b>	<b>59</b>
Anexos.....	75

## Índice de tablas

Tabla 1. Riqueza y composición florística de epífitas vasculares y plantas trepadoras del bosque pantanoso de la costa de La Araucanía.....	32
Tabla 2. Síntesis del inventario de especies de epífitas vasculares y plantas trepadoras realizado en 30 fragmentos de bosque pantanoso en la costa de la Araucanía .....	35
Tabla 3. Modelos de regresión y su ajuste para la relación entre el área de 30 fragmentos de bosque y su riqueza de especies plantas trepadoras y epífitas vasculares .....	39
Tabla 4. Métricas de anidamiento para los ensamblajes de especies de epífitas vasculares y plantas trepadoras en 30 fragmentos de bosque pantanoso .....	41
Tabla 5. Selección de variables que mejor explican el patrón de agrupamiento de la similitud de epífitas y trepadoras .....	44
Tabla 6. Índice de co-ocurrencia de Chao (2008) para la comunidad de helechos película en cuatro exposiciones del tronco (sitios) .....	46
Tabla 7. Índice de co-ocurrencia C-Score (Stone y Robert 1990) para la comunidad de helechos película en las cuatro exposiciones del tronco (sitios) .....	47
Tabla 8. Correlación lineal de Pearson para la relación entre seis variables de hábitat del bosque pantanoso y los índices de co-ocurrencia de Chao y C-score en cuatro exposiciones del tronco de los árboles .....	49

## Índice de figuras

Figura 1. Matriz de presencia-absencia de especies anidada para sitios ordenados por el tamaño del área del sitio y la distancia a la fuente de colonización.....	9
Figura 2. Mapa del área de estudio con la localización de los 30 fragmentos de bosque pantanoso....	19
Figura 3. Extrapolación de la curva de rarefacción desde la muestra de referencia.....	34
Figura 4. Riqueza asintótica estimada para los ensamblajes de epífitas vasculares (A) y plantas trepadoras (B) en 30 fragmentos del bosque pantanoso.....	37
Figura 5. Grupos obtenidos con el algoritmo UPGMA para el ensamble de epífitas y trepadoras .....	43

## RESUMEN

La reducción del hábitat en los paisajes fragmentados ofrece una oportunidad para estudiar los mecanismos biogeográficos que conducen los cambios de diversidad en metacomunidades poco estudiadas. En este estudio se analizaron los patrones de distribución espacial de los ensambles de plantas trepadoras y epífitas vasculares a escala de paisaje y de hábitat en 30 fragmentos de bosque pantanoso costero de La Araucanía. Ambos grupos de plantas dependen fuertemente de los bosques para sobrevivir por lo cual su variación en distribución y abundancia podrían estar marcando cambios en la estructura del paisaje y en el hábitat. Estas especies, son componentes estructurales y dinámicos de los bosques templados de Sudamérica que contribuyen notablemente a la diversidad de la flora vascular de Chile y Argentina, aunque recién en los últimos 20 años han recibido un interés creciente por comprender sus patrones de distribución y abundancia. Desde un punto de vista metodológico, se condujo un inventario de especies mediante un muestreo no aleatorio, por lo que primero se evaluó la completitud de los inventarios por medio de curvas de rarefacción y el índice asintótico de especies Chao 1, usando los árboles como medida del esfuerzo de muestreo. Segundo, se evaluó indirectamente la dinámica de colonización-extinción mediante la evaluación de la relación especie-área y el anidamiento de la composición de especies. Para la relación especie-área, se ajustó un modelo de regresión lineal simple (SLR) y dos modelos que consideran la autocorrelación espacial de la riqueza de especies entre fragmentos (GLS y SAR). Para medir el anidamiento de especies, se utilizó el índice NODF y WNODF sobre una matriz de presencia-ausencia y abundancia, respectivamente, matrices que fueron ordenadas por tamaño de fragmento y distancia al fragmento de mayor tamaño, respectivamente. Tercero, se evaluó el efecto de 19 variables del hábitat sobre el ensamblaje de especies que en resumen evalúan, el efecto de la ocupación de sitio, la abundancia de los árboles y su identidad taxonómica, la apertura del dosel y los troncos en descomposición, mediante un método basados en matrices de similitud (rutina DistLM), el cual representa un enfoque de regresión multivariable basado en distancias. Cuarto, se evaluó el patrón de co-ocurrencia de helechos epífitos en cuatro exposiciones del tronco (noreste, sureste, suroeste y noroeste) de los árboles utilizando el índice de Chao como evidencia indirecta de competencia interespecífica. Los resultados mostraron que: (i) la riqueza total de la metacomunidad fue de 16 especies de epífitas vasculares y 17 especies de plantas trepadoras; (ii) el inventario de epífitas y trepadoras fue representativo de la riqueza mínima esperada en todos los fragmentos de bosque, pues solo se esperan pocas especies en algunos sitios (epífitas  $\bar{x} = 0,51 \pm 0,47$ ; trepadoras  $\bar{x} = 1,10 \pm 1,01$ ); (iii) la reducción de área de los fragmentos tuvo un efecto significativo sobre la riqueza de epífitas (Modelo GLS;  $\beta = 0,33$ ;  $R_p^2 = 0,579$ ;  $p < 0,001$ ), mientras que en

trepadoras el efecto no fue significativo (Modelo SAR;  $\beta = 0,136$ ;  $R_p^2 = 0,268$ ;  $p = 0,053$ ). Por otro lado, la distancia entre los fragmentos tuvo un efecto importante en la explicación de la riqueza de ambos ensamblajes, que fue notablemente mayor en trepadoras (Modelo SAR;  $R_{p+s}^2 = 0,912$ ) que en epífitas (Modelo GLS;  $R_{p+s}^2 = 0,714$ ); (iv) el anidamiento de especies usando datos de presencia-ausencia fue significativo para ambos ensamblajes, en todos los casos, pero fue mayor en epífitas que en trepadoras tanto por área como por distancias al fragmento de mayor tamaño ( $NODF_{obs} > NODF_{est}$ ,  $p < 0,001$ ), y fue mayor en filas que en columnas. Esto último indica que existe cierta co-ocurrencia de los conjuntos locales de especies que varía directamente con el tamaño e inversamente con la distancia de los fragmentos. Para el caso de datos de abundancia, el patrón fue opuesto ( $WNODF_{obs} < WNODF_{est}$ ,  $p < 0,001$ ), lo que se interpreta como un patrón de abundancia inverso al gradiente de tamaños y aislamiento de los fragmentos; (v) la estructura de los ensamblajes de epífitas mostraron mayor dependencia por las especies de árboles (*T. stipularis*, *A. luma*, *L. chequen*, *L. apiculata* y *B. cruckshanksii*), mientras que las trepadoras parecieron estar más influenciadas por la presencia de troncos en descomposición y la ocupación del sitio (e.g. AB y DAP); y (vi) Las especies se distribuyen en forma segregada en las cuatro exposiciones de los árboles, tanto cuando se considera las abundancias relativas (índice de Chao,  $Chao_{obs} < Chao_{est}$ ,  $p < 0,01$ ) como las incidencias (presencia/ausencia) de las especies (C-score,  $C-Score_{obs} < C-Score_{est}$ ,  $p < 0,001$ ). Se concluye que los procesos de colonización local guiada por las capacidades de colonización de las especies serían los mecanismos predominantes para la configuración espacial de la comunidad de trepadoras, mientras que la extinción selectiva guiada por el tamaño del parche podría caracterizar la estructura espacial del ensamblaje de epífitas a escala de paisaje. Esto puede atribuirse a una dinámica fuente-sumidero metacomunitaria, donde comunidades locales de hábitats marginales (pequeños fragmentos) pueden persistir mediante inmigración desde fuentes cercanas más productivas y/o consideradas como hábitats óptimos (fragmentos grandes). A escala de hábitat, dentro de los fragmentos de bosque, la competencia interespecífica por los árboles entre helechos epífitos parece tener un rol fundamental en la estructuración de la comunidad. Finalmente, el estudio aquí presentando, representa una contribución al conocimiento de la ecológica de epífitas vasculares y plantas trepadoras que considera por primera vez una perspectiva a escala de paisaje, como base para avanzar en el esclarecimiento del ensamblaje comunitario de ambos grupos de plantas en los bosques templados de Sudamérica.

Palabras claves: epífitas vasculares, plantas trepadoras, metacomunidad, bosque pantanoso, ecología del paisaje, diversidad beta.

## ABSTRACT

The habitat reduction in fragmented landscapes offers an opportunity to study the biogeographical mechanisms that drive diversity changes in poorly studied metacommunities. In this study, the spatial distribution patterns of climbing plants and vascular epiphytes assemblages at landscape and habitat scale were analyzed in 30 fragments of coastal swamp forest of La Araucanía. Both groups of plants depend strongly on forests to survive, so their variation in distribution and abundance could be marking changes in the structure of the landscape and in the habitat. These species are structural and dynamic components of the temperate forests of South America that contribute significantly to the diversity of the vascular flora of Chile and Argentina, although only in the last 20 years have they received a growing interest in understanding their patterns of distribution and abundance. From a methodological point of view, an inventory of species was conducted through a non-random sampling, so first the completeness of the inventories was evaluated by means of rarefaction curves and the asymptotic species index of Chao 1, using trees as a measure of sampling effort. Second, the colonization-extinction dynamics was indirectly evaluated by evaluating the species-area relationship and the nestedness of the species composition. For species-area relationship, a model of simple linear regression (SLR) and two models considering spatial autocorrelation of species richness between fragments (GLS and SAR) was adjusted. To measure the nestedness of species, the NODF and WNODF index were used on a presence-absence and abundance matrix, respectively, matrices that were sorted by fragment size and distance to the largest fragment, respectively. Third, the effect of 19 habitat variables on the assemblage of species, that in summary evaluate, the effect of the site occupation, the abundance of the trees and their taxonomic identity, the opening of the canopy and the decaying trunks, was evaluated by a method based on similarity matrices (routine DistLM), which represents a multivariable distance-based regression approach. Fourth, the pattern of co-occurrence of epiphytic ferns was evaluated at four trunk exposures (northeast, southeast, southwest and northwest) of the trees using the Chao index as indirect evidence of interspecific competition. The results showed that: i) The total richness of the whole metacommunity was 16 species of vascular epiphytes and 17 species of climbing plants; ii) the inventory of epiphytes and climbers was representative of the minimum expected richness in all forest fragments, since only few species are expected in some sites (epiphytes =  $0.51 \pm 0.47$ , climbers =  $1.10 \pm 1.01$ ); iii) The area reduction of the fragments had a significant effect on epiphytic richness (GLS model,  $\beta = 0.33$ ; = 0.579,  $p < 0.001$ ), whereas in climbers the effect was not significant (SAR model; = 0.136; = 0.268;  $p = 0.053$ ). On the

other hand, the distance between the fragments had an important role in the explanation of the both assemblages, which was noticeably greater in climbers (SAR Model  $R_{p+s}^2 = 0.912$ ) while in epiphytes it was lower (GLS Model = 0.714); iv) The nestedness of species using presence-absence data was significant for both assemblages, in all cases but was higher in epiphytes than in climbers, both by area and distances to the larger fragment ( $NODF_{obs} > NODF_{est}$ ,  $p < 0.001$ ), and was greater in rows than in columns. The latter indicates that there is a certain co-occurrence of the local sets of species that varies directly with the gradient of size and inversely distance of the fragments. In the case of abundance data, the pattern was opposite ( $WNODF_{obs} < WNODF_{est}$ ,  $p < 0.001$ ), which is interpreted as a pattern of abundance inverse to the gradient of sizes and isolation of the fragments; v) the structure of the epiphytic assemblages showed greater dependence on the tree species (*T. stipularis*, *A. luma*, *L. chequen* and *L. apiculata*), while the climbers appeared to be more influenced by the presence of decaying logs and the occupation of the site (e.g. DHB); vi) Species are distributed in segregated form in the four tree exposures, both when considering the relative abundance (Chao index,  $Chao_{obs} < Chao_{est}$ ,  $p < 0.05$ ) and the incidences (presence-absence) of the species (C-score,  $C-Score_{obs} < C-Score_{est}$ ,  $p < 0.001$ ). The conclusion is that the processes of local colonization guided by the dispersal capabilities of the species would be the predominant mechanisms for the spatial configuration of the climbing community. While the selective extinction guided by the size of the patch could characterize the spatial structure of the assemblage of epiphytes at the landscape scale, which can be attributed to a meta-community source-sink dynamic. In this dynamic, local communities of marginal habitats (small fragments) can persist through immigration from more productive nearby sources and/or considered as optimal habitats (large fragments). At the habitat scale, within the forest fragments, the interspecific competition for trees between epiphytic ferns seems to play a fundamental role structuring the community. Finally, the study presented here represents a contribution to the knowledge of the ecological of vascular epiphytes and climbing plants that considers for the first time a landscape-scale perspective, as a basis to advance in the clarification of the community assembly of both groups of plants in the Temperate forests of South America.

Keywords: vascular epiphytes, climbing plants, metacommunity, swamp forest, landscape ecology, beta diversity.

## 1. INTRODUCCIÓN

Las plantas trepadoras y las epífitas vasculares dependen casi exclusivamente de los ecosistemas boscosos, los cuales están siendo amenazados por la creciente expansión de la frontera silvoagropecuaria, donde bosques que eran originalmente continuos y/o estaban conectados, presentan actualmente evidencia de fragmentación y aislamiento (e.g. Vitousek et al. 1997, Laurence et al. 2002, Echeverría et al. 2006). La reducción del tamaño del hábitat es una de las mayores causas de extinción de especies (Tilman et al. 1994), puesto que implica una reducción de los hábitats núcleo del bosque y un incremento de los hábitats de borde; con nuevas condiciones microclimáticas y nuevas interacciones biológicas que pueden potencialmente cambiar la estructura de la comunidad original (Murcia 1995, Gascon et al. 2000, López-Barrera et al. 2007).

Las plantas trepadoras y las epífitas vasculares se encuentran distribuidas ampliamente en todas las regiones boscosas del mundo, sin embargo, han sido estudiadas principalmente en regiones tropicales, donde logran su mayor diversidad (Schnitzer y Bongers 2002, Zotz 2005). La literatura plantea que la comprensión actual de los cambios de diversidad de estas especies se basa fundamentalmente sobre el conocimiento de patrones descriptivo-observacionales sobre un marco teórico limitado a investigaciones conducidas a escala local o de hábitat en la mayoría de los casos (e.g. Gentry 1991, Arévalo y Betancur 2004, Burnham 2004, Köster et al. 2009, Pincheira-Ulbrich 2011, Bartels y Chen 2012, Wagner et al. 2015). En este sentido, la comprensión de los patrones de distribución en el paisaje y la regla de ensamble de la comunidad requiere de la evaluación y planteamiento de hipótesis biogeográficas, como ocurre por ejemplo con la selección de modelos para evaluar la hipótesis de la relación especie-área en un marco espacialmente explícito (e.g. Selmi et al. 2002, Johnson y Omland 2004, Dorman et al. 2007, Mohandass et al. 2014).

Los bosques templados de Sudamérica albergan una rica diversidad de plantas trepadoras y epífitas vasculares, que se caracterizan por un alto grado de endemismo y la presencia de más de 50 especies, distribuidas principalmente en la región fitogeográfica del bosque lluvioso Valdiviano (Veblen y Schlegel 1982, Marticorena y Rodríguez 1995, Arroyo et al. 1996). A escala local, se ha documentado que es posible encontrar desde 8 a 16 especies de epífitas y entre 6 a 14 especies de plantas trepadoras (Pincheira-Ulbrich 2011), pudiendo representar el 10% de la flora vascular (Arroyo et al. 1995). En este sentido, el estudio sobre

la ecología de estas plantas ha recibido un renovado interés de la comunidad científica en la última década, que se ha traducido en un avance científico notable, que ha permitido aportar nuevo conocimiento acerca de los patrones de distribución y abundancia (e.g. Muñoz et al. 2003, Jiménez-Castillo et al. 2007, Parra et al. 2009, Gianoli et al. 2010, Reyes et al. 2010, Saldaña et al. 2014).

La mayoría de las investigaciones efectuadas en Chile se han desarrollado en bosques primarios, continuos, poco alterados y dentro de Área Silvestres Protegidas (Pincheira-Ulbrich 2011). La investigación que se propone aquí pretende contribuir con nuevos hallazgos que permitan avanzar en el esclarecimiento del patrón y causas de ensamblaje de plantas trepadoras y epífitas vasculares en ecosistemas fragmentados y alterados fuera de Áreas Silvestres Protegidas. La importancia de este propósito se fundamenta en tres aspectos: (i) la necesidad de contar con información cuantitativa de la composición y abundancia de las poblaciones en un área fuertemente alterada como base para la conservación de ambos grupos de plantas (UICN 2001, Bartels y Chen 2012); (ii) el estudio del patrón de ensamble comunitario es uno de los mayores focos de interés en ecología puesto que contribuye a dilucidar los posibles mecanismos que explican la diversidad de especies (Weiher y Keddy 1999); y (iii) este tipo de investigación conducida a escala de paisaje es escasa en los bosques templados de Sudamérica (y globalmente).

## **1.1. *Diversidad y ecología de plantas trepadoras y epífitas vasculares***

### **1.1.1 *Diversidad de epífitas vasculares y plantas trepadoras***

A escala global, se estima que existen unas 83 familias (con al menos una especie), al menos 876 géneros y 29.000 especies de epífitas vasculares (Gentry y Dodson 1987), mientras que las plantas trepadoras están representadas por unas 133 familias y más de 9.000 especies solo en el neotrópico (Gentry 1991). En esta última región las plantas trepadoras más diversas pertenecen a la clase Dicotyledoneae (Magnoliopsida), donde se destacan ocho familias por su elevado número de especies (Gentry 1991): Asclepiadaceae (1.000 spp), Convolvulaceae (750 spp), Leguminosae (720 spp), Asteraceae (470 spp), Araceae (400 spp), Bignoniaceae (400 spp), Sapindaceae (400 spp) y Malphigaceae (400 spp). Por su parte, las epífitas vasculares más comunes (Gentry y Dodson 1987, Benzig 1990), dado por su elevada representación a nivel continental y global, pertenecen a tres grupos taxonómicos: Monocotyledoneae (Liliopsida), Dicotyledoneae y Pteridophyta

(helechos). La clase Monocotyledoneae está representada por tres familias: Orchidaceae (20.000 spp), Bromeliaceae (1.144 spp), y Araceae (1.100 spp). La clase Dicotyledoneae está representada por cinco familias: Ericaceae (478 spp), Gesneriaceae (598 spp), Melastomataceae (647 spp), Moraceae (521 spp) y Piperaceae (710 spp). Por su parte, la división Pteridophyta está representada por cuatro familias: Aspleniaceae (400 spp), Hymenophyllaceae (400 spp), Lycopodaceae (200 spp) y Polypodiaceae (1.023 spp). En bosques templados del sur de Sudamérica las angiospermás más frecuentes se encuentran en siete familias: Philesiaceae (4 spp), Asteraceae (3 spp), Gesneriaceae (3 spp), Cornaceae (3 spp), Lardizabalaceae (2 spp), Bignoniaceae (2 spp) y Araliaceae (2 spp) (Marticorena et al. 2010); por su parte los helechos con mayor representación se encuentran en las familias Hymenophyllaceae (24 spp) y Polypodiaceae (3 spp) (Marticorena y Rodríguez 1995).

En los bosques templados del sur de Sudamérica, las epífitas vasculares están representadas principalmente por la familia Hymenophyllaceae, un grupo de helechos de unas 24 especies de pequeño tamaño (1-30 cm) de dispersión anemócora, caracterizado por frondas delicadas que se desarrollan en microambientes húmedos (Marticorena y Rodríguez 1995). Otras epífitas frecuentes, como *Fascicularia bicolor* (R. et P.) Mez (Bromeliaceae) o *Sarmienta scandens* Pers. (Gesneriaceae) de desarrollan en ambientes más expuestos y poseen frutos carnosos de dispersión endozoócora (i.e. aves frugívoras, véase Armesto y Rozzi 1989, Figueroa 2003). Las plantas trepadoras, a diferencia de las epífitas mantienen siempre conexión con el suelo y pueden ascender varios metros de altura (e incluso alcanzar el dosel) con un gasto mínimo en tejido de sostén logrando el ascenso gracias a estructuras especializadas (Marticorena et al. 2010). En estos bosques las trepadoras, presentan una mayor proporción de especies de dispersión endozoócora (a diferencia de lo que ocurre en los trópicos, e.g. Gentry 1991), aunque también se encuentran especies como *Campsidium valdivianum* (Phil.) Skottsb. (Bignoniaceae) y *Elytropus chilensis* Müll.Arg. (Apocynaceae) con dispersión anemócora (Armesto y Rozzi 1989, Figueroa 2003).

### 1.1.2. Inventarios de especies y su importancia para plantas trepadoras y epífitas vasculares

Los inventarios son fundamentales para conocer la diversidad de especies en una determinada región y son la base de estudios analíticamente más complejos (Funk 2006). Por ejemplo, los listados de especies que generan estos inventarios permiten estudiar la

distribución de los ensambles de plantas en el paisaje (Götzenberger et al. 2011), determinar el estatus de conservación de las especies a escala regional (UICN 2001, Squeo et al. 2010) o conducir investigaciones de interés biogeográfico (e.g. Swenson et al. 2012) o macroecológico (e.g. Cadotte et al. 2006).

El número de especies es posiblemente la medida más común que arrojan los inventarios para describir la diversidad de una comunidad o región (Gotelli y Colwell 2001). Sin embargo, cuantificar la riqueza de especies, incluso de plantas vasculares, es una tarea difícil sino imposible sobre todo en áreas extensas porque: (i) en la práctica no es posible identificar todas las especies o contar todos los individuos de cada centímetro cuadrado en un ecosistema o paisaje (Chiarucci y Palemer 2005); (ii) en la naturaleza muchas de las especies son raras con bajas probabilidades de detección (Magurran y Handerson 2003); y (iii) existen limitaciones logísticas que requieren un equilibrio entre un muestreo eficiente y los recursos necesarios (i.e. costo, tiempo y accesibilidad) para un inventario completo (Hermoso et al. 2013).

Para abordar esta dificultad, parece razonable combinar dos estrategias: (i) muestrear de forma intensiva ensambles de especies sensibles a los cambios en el ecosistema o climáticos, las cuales pueden ser utilizadas para inferir ciertos procesos en el ecosistema y como una señal para el resto de la biota (Lambeck 1997, Carignan y Villard 2001, Dominguez et al. 2012, Hermoso et al. 2013); y (ii) evaluar estadísticamente (y no mediante un censo) la calidad del inventario cuando el esfuerzo de muestreo es desigual o se desconoce la riqueza mínima esperada en uno o más sitios (Colwell y Coddington 1994). Para ello puede evaluarse la completitud del inventario mediante curvas de rarefacción y estimadores asintóticos de la riqueza de especies (Colwell y Coddington 1994). Para el primer caso, se han propuesto algoritmos que permiten comparar la riqueza de especies en diferentes sitios (o momentos) mediante la interpolación (la vía tradicional) o la extrapolación de las curvas de rarefacción, mientras que el segundo caso es especialmente útil cuando están disponibles datos cuantitativos (Colwell et al. 2012, Colwell 2013).

En este marco, las plantas trepadoras y las epífitas vasculares son buenos modelos para el estudio de la completitud de inventarios y su relación con la integridad del ecosistema porque: (i) dependen casi exclusivamente de los árboles del bosque para sobrevivir (Benzig 1990, Schnitzer et al. 2015); (ii) responden diferenciadamente a los gradientes ambientales, pues serían buenos indicadores del estado ecológico del ecosistema forestal y su dinámica

(Pincheira-Ulbrich 2011); iii) presentan amplia distribución latitudinal; y (iv) constituyen grupos funcionales claramente diferenciables por su morfología, fisiología e historia de vida (Schnitzer y Bongers 2002, Bartels y Shen 2012).

Los inventarios de estos ensamblajes pueden convertirse luego en el punto de partida de un programa de monitoreo, sin embargo, se requiere un inventario completo de las especies para extraer información fiable en el largo plazo que permita realizar estudios ecológicos posteriores (Hortal et al. 2007, Domínguez et al. 2012, Rivera-Huntiel et al. 2012). Los inventarios son una cuestión urgente en muchas regiones boscosas Latinoamericanas y particularmente en espacios bajo fuerte presión de uso antrópico, como ocurre con el bosque pantanoso del sur de Sudamérica (Möller y Muñoz-Pedreros 2014).

### *1.1.3. La fragmentación del ecosistema y los cambios de diversidad en epífitas vasculares y plantas trepadoras*

El proceso inicial de pérdida y fragmentación del bosque a escala de paisaje parece ejercer efectos diferenciados en epífitas vasculares y plantas trepadoras, puesto que se ha documentado que las lianas en bosques tropicales suelen aumentar su diversidad dentro de claros y bordes de fragmentos (véase revisión de Campbell et al. 2015), mientras que la diversidad de epífitas tiende a disminuir en árboles aislados en la matriz, con la distancia desde el borde de los fragmentos y en general en todo el paisaje fragmentado (e.g. Barthlot et al. 2001, Flores-Palacios y García-Franco 2008, Köster et al. 2008). Sin embargo, la literatura plantea varias excepciones, donde epífitas (e.g. Zotz 2009) y trepadoras (e.g. Campbell et al. 2015) incrementarían su abundancia en ecosistemas fragmentados. En general, en etapas avanzadas de deterioro del bosque y con la pérdida de hábitats núcleo, se espera que muchos ensamblajes tiendan a simplificarse o desaparecer, lo cual dependería de su estrategia ecológica y fisiología en respuesta a filtros ambientales (Schnitzer 2005, Zotz y Bader 2009, Larrea y Werner 2010, Campbell 2015). Así, los cambios a escala de paisaje pueden ejercer efectos significativos sobre la diversidad de plantas vasculares, tal como también se ha documentado en bosques extratropicales de América del Sur para diferentes grupos, como: arbustos (e.g. Cagnolo et al. 2006, Echeverría et al. 2007), árboles (e.g. Bustamante y Castor 1998, Rau et al. 2006, Pincheira-Ulbrich et al. 2008), y plantas trepadoras y epífitas vasculares (Malizia y Grau 2008, Köster et al. 2009, Pincheira Ulbrich et al. 2012, 2016).

La evaluación de los patrones y mecanismos que controlan la diversidad en ecosistemas fragmentados a escala de paisaje (y en grandes escalas) representa un interés reciente y un avance notable en el conocimiento ecológico y biogeográfico de trepadoras y epífitas vasculares (Pincheira-Ulbrich 2011, Campbell 2015). Sin embargo, aún las investigaciones en este nivel son realmente escasas si se compara con el volumen de estudios a escala local, y más aún fuera de áreas tropicales (véase Laurance et al. 2001, Ibarra-Manríquez y Martínez-Ramos 2002, Kreft et al. 2004, Schnitzer 2005, Köster et al. 2008, Zotz y Bader 2009, Larrea y Werner 2010, Bartels y Shen 2012, Campbell 2015). A escala local o de hábitat, los factores que influirían en el patrón de cambio de la riqueza de epífitas vasculares son las variaciones de humedad en el ambiente (estrés por desecación), la baja tasa de crecimiento y las limitaciones de dispersión de las especies (ver revisión de Bartels y Chen 2012). Mientras que en plantas trepadoras, la dinámica de claros, la presencia de hábitat secundarios (alterado por factores naturales o humanos) (e.g. Schnitzer y Bongers 2002, Campbell et al. 2018) y la fertilidad del suelo (Powers 2015) parecen influir en los cambios en abundancia; aunque también se discute el efecto de las características del hospedero (Van der Heijden y Phillips 2008, Sfair et al. 2010) y el rol de los mecanismos de trepado en la distribución de estas plantas (Durigon et al. 2014). En el caso de epífitas, también se ha evaluado la co-ocurrencia de las especies como evidencia indirecta de la posible causa de la estructuración de la comunidad (e.g. competencia), sin embargo, los resultados no han sido concluyentes (Burns 2008, Burns y Zotz 2010, Taylor et al. 2016). Hasta la fecha, el interés ha estado puesto en la variabilidad de las condiciones del microhábitat, así, por ejemplo, se ha demostrado que la exposición más húmeda en los primeros metros del tronco proporcionaría mejores condiciones para helechos epífitos (Hymenophyllaceae), mientras que las trepadoras preferirían sitios con mayor radiación solar directa (Muñoz et al. 2003, Woda et al. 2006, San Martín et al. 2008, Parra et al. 2009).

En general, los cambios microclimáticos al interior del ecosistema parecen correlacionarse más directamente con las epífitas vasculares que con las trepadoras (e.g. Dewalt et al. 2000, Arévalo y Betancur 2004, Flores-Palacios y García-Franco 2008, Gianoli et al. 2010, Reyes et al. 2010, Saldaña et al. 2014). Asimismo, la estructura del hábitat parece ser un factor que influye notoriamente en los cambios de diversidad de epífitas (Woda et al. 2006, Saldaña et al. 2014), en cambio, esto no parece ser tan concluyente en plantas trepadoras (Gianoli et al. 2010). Actualmente, el efecto de algunos de los componentes de la estructura, como el diámetro de los árboles (i.e. Muñoz et al. 2003, Carrasco-Urra y Gianoli 2009) o la identidad taxonómica de las especies forófitas (Muñoz et al. 2003, Parra et al. 2009 y Saldaña et al.

2014) aún no han sido completamente resueltos (i.e. Wagner et al. 2015, Taylor et al. 2016). De hecho, si bien existe un número importante de estudios a escala local, el patrón de ensamblaje comunitario (o los factores bióticos y ambientales que determinan la estructura de la comunidad) ha sido escasamente puesto a prueba (Burns y Zotz 2010). Con todo, es posible afirmar que tanto plantas trepadoras como epífitas vasculares podrían responder ecológicamente distinto a los efectos de la fragmentación de hábitat y a los cambios del paisaje dado que constituyen grupos funcionales claramente diferenciables por su morfología, fisiología e historia de vida (Schnitzer y Bongers 2002, Martínez-Ramos 2008, Bartels y Shen 2012).

#### 1.1.4. *Hipótesis acerca de la variación de la metacomunidad en ambientes fragmentados*

La metacomunidad se define como un conjunto de comunidades locales que están vinculados por dispersión de múltiples especies que potencialmente interactúan (Leibold et al. 2004). En ambientes fragmentados, el modelo denominado “efecto de masa” – flujo de individuos o propágulos desde de un sitio determinado a otro – puede ser apropiado para estudiar cómo se conecta y se ensambla la comunidad en diferentes escalas espaciales. Por ejemplo, en la escala pequeña o de microsítio es posible que pueda mantenerse un solo individuo o grupo de individuos de un más especies (e.g. plantas). A su vez, los microsítios están anidados en las localidades que sostienen la comunidad local (el parche o fragmento de bosque). Luego, las comunidades locales están conectadas con otras comunidades locales, ocupando una región (Leibold et al. 2014).

A escala regional o de paisaje, una de las hipótesis biogeográficas clásicas usadas para explicar los cambios en diversidad es la covariación entre el tamaño de islas (o fragmentos de hábitats) y la riqueza de especies (hipótesis del área *per se*), observación que plantea que el número de especies dentro de un grupo taxonómico tiende a incrementarse con el tamaño del área, pues grandes áreas mantendrían especies con tamaños poblacionales más estables y recibirían mayor inmigración que áreas pequeñas, idea que no es nueva, pero que tomó fuerza en el marco de la teoría de la biogeografía de islas (MacArthur y Wilson 1967). Cuando la dispersión entre las comunidades locales es alta puede estudiarse el efecto de masa, el cual modifica la abundancia y la interacción de las especies (Holt 1985, Danielson 1991). En este enfoque metacomunitario la heterogeneidad del hábitat, la dispersión, y los rasgos de especies son fundamentales para comprender la dinámica y la estructura de los ensambles (Holyoak et al. 2005).

El balance de las tasas de inmigración y extinción puede ser representado por una dinámica fuente-sumidero metacomunitaria, donde comunidades locales de hábitats marginales (e.g. en fragmentos de hábitat pequeños) pueden persistir mediante inmigración desde fuentes cercanas más productivas y/o consideradas como hábitats óptimos (e.g. ecosistemas continuos o fragmentos grandes) (Pulliam 1988, Leibold et al. 2004). Así, fragmentos pequeños sostendrían relativamente pocas especies dada las mayores tasas de extinción, mientras que fragmentos grandes mantendrían una riqueza mayor de especies y menor tasa de extinción local (MacArthur y Wilson, 1967, Leibold et al. 2004). El efecto del tamaño del fragmento ha sido estudiado ampliamente en diferentes taxa, incluido plantas vasculares (e.g. Bustamante y Castor 1998, Cagnolo et al. 2006, Echeverría et al. 2007, Pincheira-Ulbrich et al. 2009), sin embargo, esta hipótesis ha sido escasamente evaluada en plantas trepadoras y epífitas vasculares (pero véase Arroyo-Rodríguez y Toledo-Acevedo 2009, Mohandass et al. 2014).

El énfasis de la hipótesis del área *per se* está puesta en la predicción del número de especies y no en la identidad taxonómica de estas especies, por tanto, si bien el tamaño de los fragmentos podría ser un buen predictor de la riqueza, poco puede inferirse sobre la composición o estructura de la metacomunidad. Al respecto, parece pertinente evaluar el patrón de anidamiento de las especies sobre la misma base de datos (Cutler 1994, Ulrich et al. 2009, Ulrich y Almeida-Neto 2012). Como el balance de las tasas de inmigración y extinción dependerían del tamaño de la isla (o hábitat) y/o la distancia a la fuente de colonización de especies, el análisis de anidamiento permite poner a prueba la hipótesis de una dinámica fuente-sumidero como explicación al patrón de ensamblaje en el espacio (e.g. Zuñiga-Reinoso et al. 2013). Se espera que bajo un patrón anidado la composición de especies de pequeños ensambles (fragmentos pequeños) sea un subconjunto anidado de la composición de especies de grandes ensambles (fragmentos grandes), patrón que reflejaría la secuencia ordenada de extinciones (Patterson y Atmar 1986). Entonces, si el área produce anidamiento y el aislamiento no, el sistema debe ser conducido por extinción por que la colonización no es suficientemente fuerte para generar anidamiento. Si el argumento es opuesto, el área no produce anidamiento y el aislamiento sí, es menos claro si la inmigración selectiva o extinción es lo que conduce este patrón (Bruun y Moen 2003, Ulrich 2009) (Fig. 1).

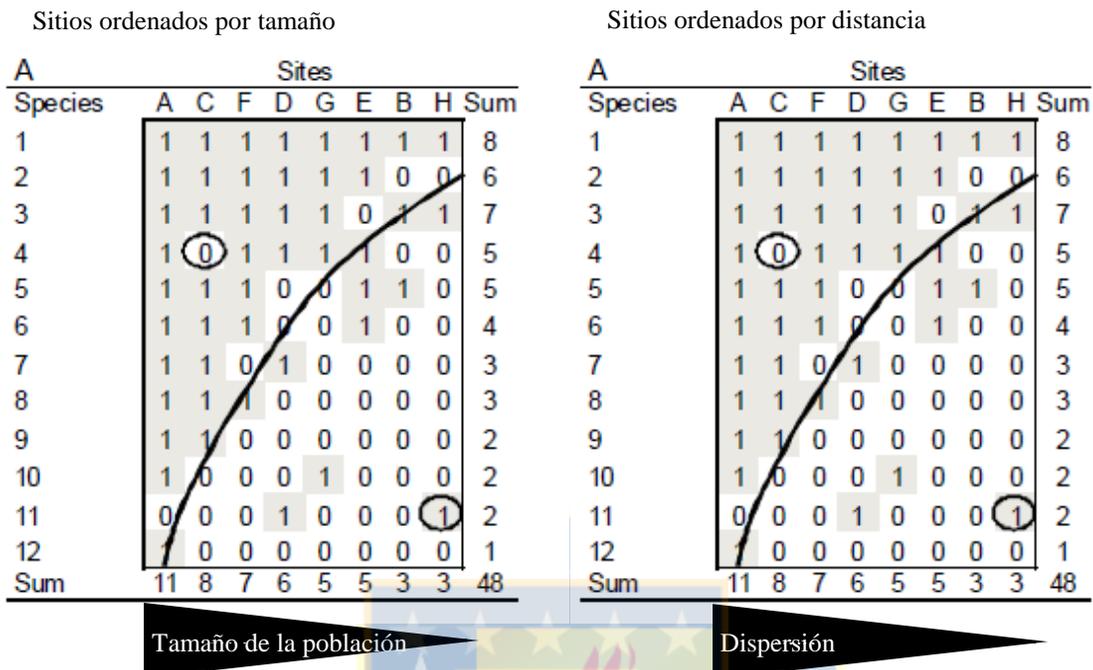


Figura 1. Matriz de presencia-ausencia de especies anidada para sitios ordenados por el tamaño del área del sitio y la distancia a la fuente de colonización. La reducción del tamaño del fragmento marcaría la reducción del tamaño de las poblaciones, mientras que la dispersión sería menor hacia los fragmentos más lejanos de la fuente de colonización. Los círculos muestran las especies idiosincráticas (Fuente: modificado de Ulrich et al. 2009).

En la naturaleza ambos patrones (la relación especie/área y anidamiento) pocas veces se ajustan perfectamente al modelo esperado, existiendo desviaciones o “ruido” que pueden atribuirse a: (i) el muestreo pasivo (las especies más abundantes tendrían mayor probabilidad de encontrarse en los sitios simplemente por azar [Connor y MacCoy 1979, Ulrich et al. 2009]); (ii) la colonización selectiva (mecanismo que asume una relación entre el aislamiento de los sitios y la capacidad de dispersión de las especies [Ulrich et al. 2009]); (iii) la heterogeneidad del hábitat o anidamiento de hábitats (mecanismo que plantea una relación entre la heterogeneidad del hábitat y el grado de especialización [Ulrich et al. 2009]); y (iv) las diferencias en los rasgos funcionales entre las especies (e.g. tolerancia a la matriz, habilidad de competencia y sensibilidad a las perturbaciones [Ewers y Didham 2005, Ulrich et al. 2009]). En este contexto la identificación de especies idiosincráticas (especies que se desvían del patrón general de anidamiento) puede ofrecer mayores posibilidades de explicación de los patrones biogeográficos (Ulrich et al. 2009). En consecuencia, la

fragmentación del hábitat tendría efectos diferenciados sobre los distintos tipos de organismos (vease Rau et al. 2006 y Jaña-Prado et al. 2006).

La heterogeneidad del hábitat es posiblemente el componente subyacente más importante en la relación especie-área (Boeklen 1986) y del anidamiento de la composición de especies (Mouquet et al 2006). La revisión efectuada por Jana-Prado et al. (2006), plantea que la estructura del hábitat por sí sola puede explicar muchos de los cambios poblacionales, sin una correlación fuerte con el tamaño de los fragmentos. Así, hábitats estructuralmente más complejos y heterogéneos ofrecerían recursos para el establecimiento de un mayor número de especies que podrían coexistir a escala local y regional. Sin embargo, aunque las especies coexistan, tienen que diferir tanto en sus capacidades para competir y dispersar sus propágulos, en una compensación entre la competencia a escala local y la dispersión a escala regional (Leibold et al. 2004). En este sentido, el modelo clásico de ensamble de Diamond (1975) plantea que la estructura de la metacomunidad dependería fundamentalmente de la competencia interespecífica, donde la dispersión no tendría un rol importante. Así, en los parches más simples (pocas especies de árboles y estructura homogénea) se produciría exclusión competitiva por sustrato y por tanto serán más pobres en especies, mientras que en los parches más complejos (muchas especies de árboles y estructura heterogénea) puede darse la coexistencia entre especies competidoras y por tanto serán más diversos (Bartels y Chen 2012). Sin embargo, estos patrones podrían ser explicados simplemente por azar (Connor y Simberloff 1979), y como es usual, la heterogeneidad del medio ambiente es un factor de confusión (Weiher y Keddy 1999).

En bosques tropicales el efecto de la estructura del hábitat ha sido observada por varios autores, tales como Barthlott et al. (2001) y Arévalo y Betancur (2004) en epífitas vasculares, y Baars et al. (1998) y Dewalt et al. (2000) en plantas trepadoras. En el caso de los bosques templados de Chile y Argentina la mayoría de los estudios – conducidos a escala local –, han considerado a la estructura como un factor que directa o indirectamente influye fuertemente en el microclima y el uso del espacio al interior del hábitat (Pincheira-Ulbrich 2011). En este marco, Carrasco-Urra y Gianoli (2009) demostraron que la abundancia de plantas trepadoras no depende de la disponibilidad de luz ni de las especies forófitas *per se*, sino del diámetro del tronco y los mecanismos de trepado. Muñoz et al. (2003), demuestran preferencia de algunas especies epífitas por árboles con diámetros grandes, y que la abundancia y riqueza de algunas especies de epífitas y trepadoras cambia en forma significativa entre las especies forófitas. Respecto de este último resultado, San Martín et al. (2008) sólo pudieron demostrar

esta relación para una especie de *Hymenophyllum* spp. mientras que los resultados obtenidos por Parra et al. (2009) y Saldaña et al. (2014), sugieren que los microhábitat húmedos que ofrecen los árboles hospederos parecen influir más fuertemente en la distribución helechos película que la identidad taxonómica *per se* del hospedero o el estado de sucesión del bosque (i.e. la estructura del hábitat).

#### 1.1.5. Aproximaciones metodológicas

Tradicionalmente, la hipótesis del área *per se* ha sido evaluada mediante la construcción de modelos de regresión lineal simple (e.g. lineal, exponencial, logarítmico, potencial), siguiendo procedimientos estándar, donde la variable independiente es el tamaño de los fragmentos de hábitat y la variable dependiente es la riqueza de especies (Connor McCoy 1979, Rau et al. 2006). Luego para la selección del mejor modelo puede utilizarse el criterio de información de Akaike (AIC) o un Análisis de Varianza utilizando el coeficiente de determinación ( $R^2$ ) cuando los modelos están anidados (Tjørve 2009). El problema de esta aproximación es que no considera explícitamente la localización de las muestras en el espacio geográfico, lo cual implica que no se evalúa la autocorrelación espacial entre las muestras (o sitios). Esto vulnera uno de los principios fundamentales del análisis de regresión estándar: la independencia de los residuos del modelo (e.g. Dormann et al. 2007). La autocorrelación podría aparecer cuando muestras cercanas son más parecidas entre sí que muestras lejanas, como consecuencia de un conjunto de mecanismos endógenos (e.g. dispersión) y exógenos (e.g. geomorfología), que explicarían la estructuración de la distribución de las especies en el espacio. En consecuencia, la autocorrelación espacial debe evaluarse porque puede sobreestimar los grados de libertad, generar cambios en los estimadores del modelo de regresión e incrementar el error de tipo I (Legendre y Fortin 1989, Selmi et al. 2002, Kissling y Carl 2008).

En el caso del patrón de anidamiento, se utilizan índices que relacionan las presencias y ausencias de las especies (e.g. índice de Temperatura, índice de discrepancia) o las abundancias (i.e. WNODF) con los valores esperados para un anidamiento perfecto de la matriz de datos (e.g. muestras ordenadas de mayor a menor riqueza de especies) (Almeida-Neto y Ulrich 2011). El proceso potencial que explicaría el anidamiento no puede ser distinguido simplemente por el establecimiento de un patrón estadístico de anidamiento, para ello se usan modelos nulos basados en el ordenamiento diferente de la misma matriz, donde es posible aleatorizar tanto los totales marginales de columnas (e.g. fragmentos de hábitats),

las filas (especies) y los valores internos de la matriz (presencias o abundancias) (Almeida-Neto y Ulrich 2011).

Respecto de los estudios que evalúan el efecto de la heterogeneidad del hábitat, la literatura muestra que se han utilizados una amplia gama de técnicas estadísticas, por ejemplo: (i) la prueba de chi-cuadrado para determinar variación de la riqueza de especies en tres clase de tamaño de diámetro del forófito (i.e. Muñoz et al. 2003); (ii) el Análisis de Varianza de dos vías para determinar el efecto de la apertura del dosel y la humedad relativa sobre los cambios de abundancia de las especies de helechos película (Parra et al. 2009); (iii) el Análisis de Varianza de una vía para evaluar las diferencias de abundancias en tres ambientes lumínicos en el caso de trepadoras (Gianoli et al. 2010); (iv) la prueba de Kruskal-Wallis para datos fisicoquímicos no paramétricos en tres situaciones de sustrato (Reyes et al. 2010), entre otras técnicas (véase Carrasco-Urra y Gianoli 2009, Gianoli y Saldaña 2013, Saldaña et al., 2014).

En el caso de la interacción entre especies o las asociaciones no-aleatorias en los ensamblajes comunitarios, una aproximación clásica está dado bajo el paradigma de competencia, donde dos especies que compiten fuertemente nunca coexistirían en el mismo ensamblaje local (Diamond 1975). La estimación de asociaciones no-aleatorias puede evaluarse mediante índices que consideran la abundancia de (Chao et al. 2008) o datos de presencia-ausencia (Stone y Roberts 1990), aunque el patrón de abundancia podría contener una señal más compleja y sutil de las normas comunitarias de ensamblaje que matrices binarias de presencia-ausencia (Ulrich y Gotelli 2010). No obstante, las interacciones entre especies (e.g. competencia) es uno de los aspectos más controversiales de evaluar en experimentos naturales, ya que diferentes mecanismos pueden interactuar (Ulrich y Gotelli 2010).

En este marco, el patrón de ensamblaje de la comunidad (un conjunto de variables ambientales y biológicas que conducen este patrón) es raramente puesto a prueba en estudios de campo o experimentalmente (Leibold et al. 2004). Las aproximaciones más recientes se han asociado al uso de modelos nulos, donde múltiples conjuntos de datos se aleatorizan de modo que la distribución de frecuencias originada a partir de este modelo representa la hipótesis nula de que el patrón observado es producto de la casualidad o el azar (hipótesis nula) (Ulrich y Gotelli 2010). Sin embargo, en los estudios conducidos en bosques templados de Sudamérica el uso de modelos nulos ha sido casi inexistente (i.e.

Muñoz et al. 2003). Esta aproximación podría brindar nuevos hallazgos sobre los patrones y causas comunitarias de la composición de los ensambles en plantas trepadoras y epífitas vasculares a escala de hábitat y de paisaje. Al respecto, se espera que ambos ensambles usen el espacio diferencialmente dado a que son grupos funcionales distintos, con lo cual la covariación de la respuesta de la diversidad ante la fragmentación del hábitat pueda ser más pronunciada en epífitas que trepadoras (Véase Pincheira-Ulbrich 2011).

#### 1.1.6. *Los bosques pantanosos de temu-pitra como caso de estudio*

A escala de paisaje, el estudio de los patrones biogeográficos puede arrojar resultados espurios si no se controla la heterogeneidad ambiental. En la naturaleza a veces el control de ciertas variables estructurales del hábitat es imposible por lo que la selección de los sitios de estudios puede jugar un rol fundamental en la interpretación del tipo de ensamble (Götzenberger et al. 2012). Aquí, los bosques secundarios ofrecen la oportunidad de poner a prueba hipótesis biogeográficas a escala metacomunitaria, ya que la estructura etaria y florística de estos bosques tiende a ser más homogénea que bosques primarios. En este marco, dentro de los ecosistemas templados de América del Sur, los bosques pantanosos del borde costero de la Región de La Araucanía en Chile, son bosques secundarios que constituyen un modelo de estudio que ha permanecido como remanentes de la degradación antrópica, debido a que ocupan suelos de menor valor agrícola y menor interés forestal (Ramírez et al. 1983, San Martín et al. 1988, Squeo et al. 2001, Peña-Cortés et al. 2011).

Los bosques pantanosos son uno de los ecosistemas más alterados en Chile, pues han sido frecuentemente amenazados por la presión de uso humano para la apertura de campos agrícolas, pastoreo y la extracción de leña (Ramírez et al. 1983, San Martín et al. 1988, Squeo et al. 2001). Estos bosques de la costa de La Araucanía, compuestos principalmente por *Myrceugenia exsucca* (DC.) Berg y *Blepharocalix crukshanksii* (H. et A.) Nied., están insertos en una matriz eminentemente agrícola encontrándose exclusivamente en zonas planas (llanuras aluviales), asociados a cursos de agua y/o con distintos niveles de anegamiento de suelo. Están representados por una superficie de 7.675 ha, que equivale aproximadamente al 4,6% de este territorio y donde se distribuyen 427 fragmentos de bosque, con tamaños que varían entre 923 m<sup>2</sup> hasta 936 ha, lo que demuestra la naturaleza fragmentada del ecosistema (Peña-Cortés et al. 2011). La reducción del hábitat en estos paisajes fragmentados parecen ser un buen modelo para poner a prueba hipótesis ecológicas y biogeográficas a escala metacomunitaria como explicación a los cambios de

diversidad en ensamblajes poco estudiados, como ocurre con las plantas trepadoras y epífitas vasculares.

## **1.2. Hipótesis de trabajo**

- I. La reducción del tamaño de los fragmentos de bosque pantanoso covaría negativamente con la riqueza de especies de los parches, donde el mecanismo subyacente que conduce este patrón es un cambio en el balance en los procesos de colonización y extinción. Este proceso de reducción del hábitat a escala de paisaje es una de las principales causas de extinción de especies puesto que influye directa o indirectamente en una serie de procesos biológico-ecológicos que conducen a la reducción en los tamaños poblacionales (e.g. Macarthur y Wilson 1967, Leibold et al. 2004).
- II. La composición de los ensamble de plantas trepadoras y epífitas vasculares se ajusta a una dinámica fuente-sumidero a escala metacomunitaria debido a que la fragmentación del hábitat determina un gradiente de calidad de parches diferenciada, donde parches de alta calidad proveen de propágulos a parches de menor calidad. De este modo los fragmentos de bosque de menor tamaño situados en una matriz de paisaje silvoagropecuaria con alta presión de uso humano (Peña-Cortés et al. 2011), constituirían ambientes marginales (hábitats sumideros) que se mantendrían por la llegada de progágulos desde fragmentos grandes (hábitat fuente) mejor conservados (e.g. Kneitel y Miller 2003, Leibold et al. 2004).
- III. La estructura del hábitat afecta más fuertemente el ensamblaje de epífitas vasculares que el de trepadoras, puesto que las epífitas son más dependientes de las variables microambientales en todas la etapas de su ciclo de vida. Las epífitas son más sensibles a filtros ambientales y crecen fundamentalmente sobre los árboles (Bartels y Chen 2012), mientras que las trepadoras pueden pasar tiempo en el suelo hasta que las condiciones de hábitat (e.g. árboles con diámetros pequeños y apertura del dosel) y los mecanismo de ascenso les permitan trepar (Putz 1984, Carrasco-Urra y Gianoli 2009, Gianoli 2015).
- IV. Los helechos epífitos co-ocurren menos de lo esperado por azar sobre las cuatro exposiciones del tronco de los árboles, lo que constituiría evidencia indirecta de

competencia por el espacio a escala de microhábitat. En el “archipiélago” de árboles de un fragmentos de bosque, las exposiciones son un recurso limitado susceptible de colonización por los propágulos de muchas especies (Burns y Zotz 2010), pero no todas podrán establecerse en el mismo sitio, patrón que se replica en la metacomunidad (véase Ulrich y Gotelli 2010).

En consecuencia, este estudio plantea responder cuatro preguntas de investigación:

- i. ¿El tamaño de los fragmentos de bosque ejerce efectos significativos sobre la riqueza de especies, lo que puede ser representado por una dinámica de colonización-extinción en el paisaje?;
- ii. ¿El tamaño y aislamiento de los fragmentos de bosque ejerce efectos significativos sobre la estructura de los ensambles de epífitas y plantas trepadoras, lo que puede ser representado por una dinámica fuente-sumidero metacomunitaria?;
- iii. ¿La estructura del hábitat afecta más fuertemente el ensamblaje de especies de epífitas que de trepadoras dentro de los fragmentos de bosque?;
- iv. Los helechos epifitos son muy dependientes del hábitat local por lo que ¿co-ocurren menos de lo esperado por azar sobre las exposiciones en el tronco de los árboles (microhábitats) debido a competencia por el espacio?

### **1.3. Objetivo general**

Analizar los patrones de distribución espacial de los ensambles de plantas trepadoras y epífitas vasculares a escala de paisaje y de hábitat a través de la cuantificación de la diversidad de sus poblaciones en 30 fragmentos de bosque pantanoso costero de La Araucanía, como base para el esclarecimiento de los mecanismos que explican el ensamblaje comunitario de ambos grupos de plantas en bosques templados fragmentados.

### **1.4. Objetivos específicos**

- i. Cuantificar la riqueza y abundancia de especies de epífitas vasculares y plantas trepadoras en los fragmentos de bosque.

- ii. Evaluar la relación especie-área de los fragmentos de bosque en el paisaje.
- iii. Evaluar el anidamiento de la composición de especies en los fragmentos de bosque a escala metacomunitaria.
- iv. Relacionar las variables estructurales de los fragmentos de bosque con la diversidad de los ensambles de plantas trepadoras y epífitas vasculares.
- v. Evaluar la co-ocurrencia de las especies de epífitas en el microhábitat de las cuatro exposiciones del tronco de los árboles en los parches de bosque.



## 2. MATERIALES Y MÉTODOS

### 2.1. Caracterización del área de estudio

El área de estudio se localiza en el borde costero de la Región de La Araucanía en Chile (38° 30' y los 39° 30' de Latitud Sur y los 72° 45' y los 73° 30' de Longitud Oeste), comprende una superficie de 1.656 km<sup>2</sup>, estando delimitada hacia el sur y norte por los ríos Imperial y Queule, respectivamente, mientras que hacia el este y oeste limita con la cordillera de la costa y océano Pacífico, respectivamente (Peña-Cortés et al. 2011). El clima es oceánico con influencia mediterránea (Luebert y Pliscoff 2006), con un promedio anual de precipitaciones de 1.200 mm a 1.600 mm. En este territorio, coexisten propietarios agro-silvícolas con numerosas comunidades mapuche (personas indígenas) en una zona caracterizada por una alta división predial, altos índices de pobreza y ruralidad (Peña-Cortés et al. 2009, Gissi 2004).

El borde costero ha sufrido un fuerte proceso histórico de ocupación antrópica (desde el periodo de la Conquista española entre 1541 y 1598, y hasta la primera mitad del siglo XX), caracterizada por el reemplazo de los ecosistemas nativos, el deterioro de los recursos naturales y la alteración del paisaje ecológico (Bengoia 1990 y 1991, Peña-Cortés et al. 2006 y 2009). Actualmente, el territorio se define por presentar diversos tipos de humedales que confluyen en un paisaje cultural dominado por sistemas agro-ganaderos y monocultivos forestales (e.g. principalmente *Pinus radiata* D. Don). Dentro de esta matriz antrópica, se encuentran insertos bosques nativos secundarios de dos comunidades tipológicamente diferentes (e.g. Donoso 1993): i) la comunidad de *Nothofagus obliqua* (Mirb.) Oerst., evidencia del antiguo bosque de *Nothofagus obliqua*, *Laurelia sempervirens* (Ruíz y Pav.) y *Persea lingue* Ness, ecosistema que ha sido prácticamente eliminado (San Martín et al. 1991); y ii) el bosque pantanoso compuesto por *Myrceugenia exsucca*, *Blepharocalyx cruckshanksii* y *Drimys winteri* J.R.Forst. y G.Forst. como especie acompañante (Ramírez et al. 1983, Ramírez et al. 1996).

El bosque pantanoso se distribuye entre las comunas de Puerto Saavedra, Toltén, Carahue, y Teodoro Smith, y se sitúa preferentemente en llanuras fluvio-marinas y aluviales, sobre suelos anegados en forma temporal o permanente y/o formando parte de cursos de agua. Está representado por una superficie de 7.675 ha (4,6% del territorio), formando redes

intricadas comúnmente conectadas, donde es posible delimitar 427 fragmentos de bosque (Peña-Cortés et al. 2011).

## **2.2. Muestreo**

### *2.2.1. Selección de los sitios de muestreo*

Previamente a las actividades de campo, el área de estudio se dividió en siete grandes zonas que se ajustaron a las principales cuencas hidrográficas (Budi, Chelle, Toltén, Boldo, Boroa y Queule), de modo de asegurar la representatividad de la distribución del bosque pantanoso en el territorio. Luego, sobre una imagen satelital obtenida con el programa Google Earth, se sobrepuso la capa digital del bosque elaborada por Peña-Cortés et al. (2011) y sobre esta una red de 2,5 km por 2,5 km utilizando el programa ArcGis 10.1. La red, facilitó la actualización de la distribución del bosque, el recalculo de las superficies y la eliminación de áreas de bosque actualmente ausentes (e.g. taladas o drenadas). Para capturar la mayor variabilidad florística de los ecosistemas, la superficie del bosque se agrupó en cinco clases de tamaño: <0,5 ha, 0,5–2 ha, 2–10 ha, 10–50 ha, >50 ha. Se seleccionaron los siete fragmentos de mayor tamaño (> 50ha) y se aleatorizó la selección de seis fragmentos dentro las otras clases, con excepción de la clase 0,5–2 ha, donde solo se encontraron cinco fragmentos. Esto arrojó un total de 30 sitios distribuidos en toda el área para el muestreo en campo (Fig. 2).

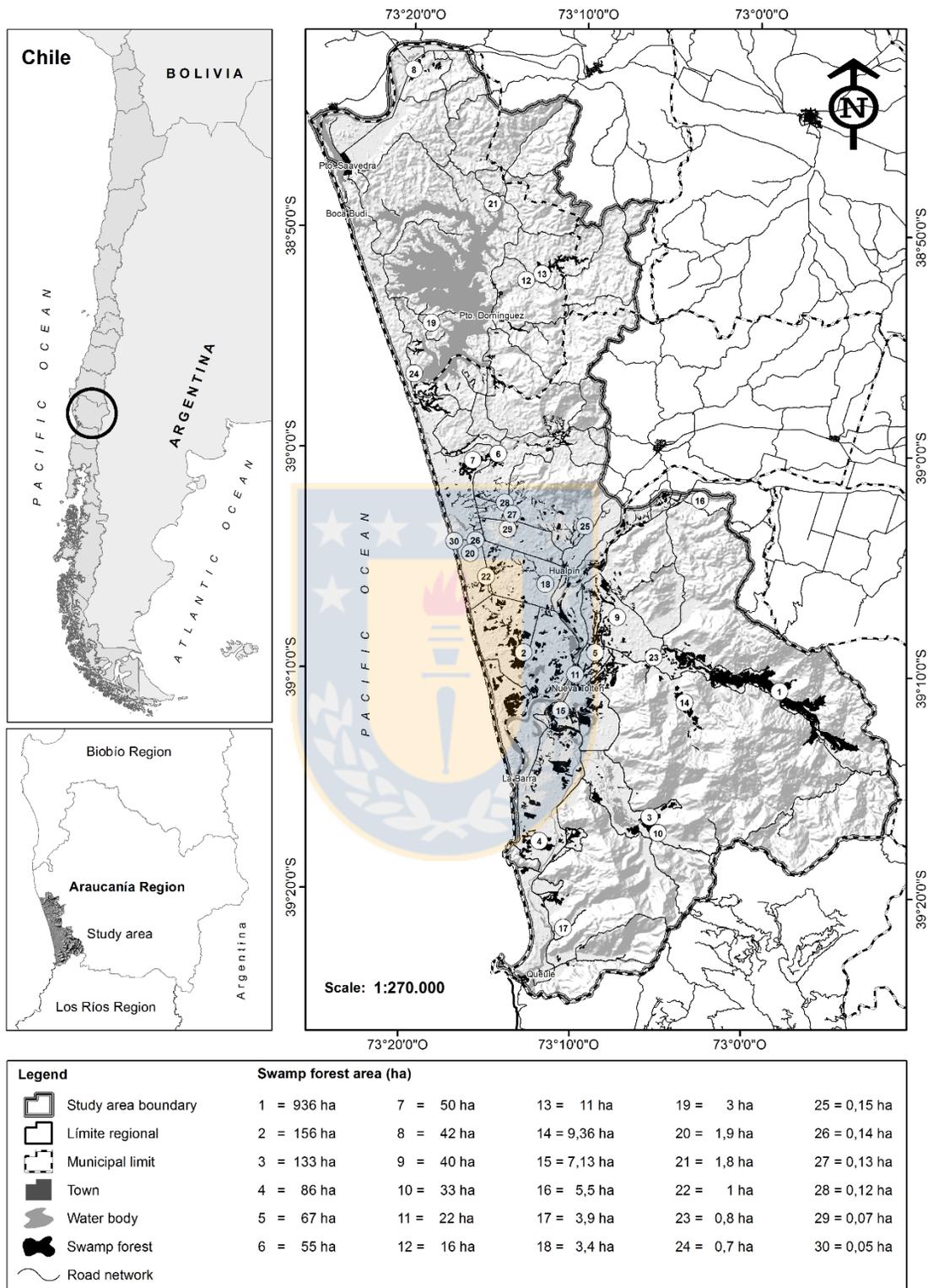


Figura 2. Mapa del área de estudio con la localización de los 30 fragmentos de bosque pantanoso. Fuente: Elaboración propia.

### 2.2.2. *Inventario de especies*

El diseño de muestreo de especies fue de tipo no-aleatorio con el propósito de mejorar las posibilidades de incluir la mayor variación de microhábitas y el mayor número de especies raras (Dieckman et al. 2007, Croft y Crow-Fraser 2007). La toma de datos se efectuó entre los años 2011 y 2013 y tomó 30 días efectivos en campo. El muestreo se ajustó a un protocolo observacional desde la base del suelo (Flores-Palacios y García-Franco 2001), utilizando los árboles individuales como medida de esfuerzo de muestreo, dado que en ellos las epífitas y trepadoras pasan la mayor parte de su ciclo de vida. La selección de los árboles se efectuó mediante un muestreo por transectos orientados desde el borde hacia el centro del fragmento de bosque (Brower et al. 1990). En cada transecto se establecieron cuadrantes circulares de tres metros de diámetro (7,06 m<sup>2</sup>), manteniendo una distancia de a lo menos 10 metros entre cuadrantes. En el centro del cuadrante se cuantificó la cobertura del dosel (%) mediante fotografías con un lente hemisférico circular Sigma tipo “ojo de pez” que cubre un campo visual de 180°, el cual se montó en una Cámara Canon EOS T3 sobre un trípode.

Por razones logísticas (i.e. accesibilidad, costo y tiempo), se establecieron y georreferenciaron 180 cuadrantes dentro de toda la distribución del bosque pantanoso donde la intensidad de muestreo fue variable y dependió del tamaño del fragmento y de la riqueza de especies acumulada registrada en terreno (experiencia en campo). De este modo se determinó un mínimo de tres cuadrantes en fragmentos pequeños (< 1 ha) y un máximo de 18 cuadrantes para el fragmento de mayor tamaño (936 ha). Dentro de los cuadrantes se cuantificó en forma sistemática la abundancia de todas las epífitas y plantas trepadoras desde la base del suelo hasta 2,3 m sobre el tronco de todos los árboles con diámetro a la altura del pecho (DAP) mayor o igual a 5 cm. También se cuantificaron las especies sobre restos de árboles en descomposición en el piso del bosque. Como el muestreo fue intensivo (censo) solo dentro de los cuadrantes, para incrementar las posibilidades de observar más especies, a lo largo de la línea del transecto se registró la abundancia solo de las especies nuevas (no registradas en el cuadrante).

Dado a que es complejo cuantificar directamente la abundancia (número de individuos) de los ensamblajes de trepadoras (e.g. Gianoli et al. 2010, Gianoli 2015) y epífitas (Parra et al. 2009), ya que un individuo puede presentar reproducción vegetativa y/o cubrir extensas áreas del tronco; en este estudio se usó como sustituto el número de frondas de los

helechos, el número de tallos de las trepadoras y en el caso de *Fascicularia bicolor* se contabilizó el número de plantas (roseta) (Wolf et al. 2009, IUCN 2010, Mondragón 2011). Estas medidas sustitutas son un criterio comúnmente usado en estudios de poblaciones clonales (e.g. Wolf et al. 2009, IUCN 2010, Mondragón 2011).

El límite de altura para el muestreo de la abundancia respondió tanto a un criterio ecológico como técnico, pues: (i) la mayor diversidad de epífitas (i.e. helechos película) se encontraría en los primeros metros del tronco, particularmente en bosques secundarios, mientras que las trepadoras ancladas en el suelo no requieren mayores alturas para observarlas; y (ii) esta aproximación facilita el muestreo sistemático de todos los árboles del cuadrante (Muñoz et al. 2003, Woda et al. 2006 San Martín et al. 2008).

La identificación de las epífitas siguió los criterios establecidos en las publicaciones de Diem y Lichtenstein (1959), Marticorena y Rodríguez (1995), Rodríguez et al. (2009) y Larsen et al. (2014), mientras que la identificación de plantas trepadoras se basó en Martínez (1985) y Marticorena et al. (2010). Algunos ejemplares también fueron identificados en el herbario de la Universidad de Concepción en Chile. La nomenclatura de las especies se basó en The International Plant Names Index (2008).

## **2.3. Análisis de datos**

### **2.3.1. Evaluación del esfuerzo de muestreo**

Los inventarios de especies son la base de estudio biogeográficos analíticos por cual el supuesto inicial es que los inventarios de epífitas vasculares y plantas trepadoras efectuados para esta investigación se encuentran razonablemente completos, de modo de que permitan extraer información fiable para realizar estudios ecológicos posteriores (véase Hortal et al. 2007, Domínguez et al. 2012, Rivera-Huntiel et al. 2012), por lo cual es lo primero que se evaluará en este estudio. Para evaluar el esfuerzo de muestreo en los 30 fragmentos de bosque (sitios) se siguieron dos aproximaciones estadísticas, la primera de estas consiste en la construcción de curvas de rarefacción, mientras que la segunda se basa en el cálculo de la riqueza asintótica teórica de especies (Pincheira-Ulbrich et al. 2016). Para el trazado de las curvas de rarefacción se utilizaron datos de incidencia basados en muestras como una función del número de árboles re-escalando (extrapolando) la riqueza de todas las muestras hacia uno de los sitios más intensamente muestreado ( $n = 75$  árboles) (sensu Colwell et al.

2012). La hipótesis nula que se pone a prueba cuando se comparan dos sitios de diferentes tamaños muestrales ( $n$  árboles) es que el número de especies de la muestra pequeña no se diferencia de la riqueza de especies de la muestra más grande (sensu Gotelli y Colwell 2011). Los cálculos se efectuaron con la ecuación 18 de Colwell et al. (2012) de manera independiente para el ensamble de plantas trepadoras y epífitas vasculares utilizando para ello el programa Estimates 9.10 (Colwell 2013). Mediante esta técnica de extrapolación se evita la pérdida de información contenida en los grandes ensambles, como ocurría tradicionalmente, pues se interpolaba la riqueza de especies hacia la muestra más pequeña (véase Colwell et al. 2012). Los intervalos para un 95% de confianza se obtuvieron analíticamente con la ecuación 19 de Colwell et al. (2012), considerando una varianza no condicionada a la riqueza observada de especies, de modo de que estos límites no convergen a cero. La rarefacción permite incluir especies no detectadas por el muestreo, las cuales pueden ser visualizada mediante la extrapolación hacia delante a lo largo de la curva hipotética proyectada (Colwell 2013). La riqueza estimada se consideró estadísticamente diferente cuando no existió traslape de los intervalos de confianza entre los sitios (Colwell et al. 2012).

La curva de rarefacción extrapolada calculada con los intervalos de confianza incondicionales “abiertos” supone que algunas especies en el ensamble muestreado no se detectan (cuando se logra la asíntota) (Colwell 2013). Para evaluar esto, la riqueza esperada asíntótica de especies en cada uno de los sitios fue calculada con la ecuación 2 de Chao 1 que incluye un factor de ajuste para muestras pequeñas (Colwell 2013). Los cálculos se efectuaron de manera independiente para el ensamble de plantas trepadoras y epífitas vasculares utilizando para ello el programa Estimates 9.10 (Colwell 2013). Chao 1 calcula la riqueza (asintótica) de especies en función del número de singletons (especies representadas por solo un individuo) y doubletons (especies representadas por exactamente dos individuos) observados en un grupo de muestras ( $n$  árboles en un sitio). El principio subyacente es que la abundancia de las especies muy raras (sobre el conjunto de árboles) puede ser usada para estimar la frecuencia de especies no detectadas (Gotelli y Colwell 2011). La asíntota se alcanza cuando no hay singleton o hay exactamente un singleton y no doubletons en el conjunto de muestras (Colwell 2013). Esto implica que se ha logrado un inventario de todas las especies en un sitio determinado, bajo el supuesto de que las muestras representan adecuadamente a este sitio (i.e. fragmento de bosque). Chao 1 es un estimador robusto no paramétrico que no requiere ningún supuesto de la localización de las muestras en el espacio, ni del modelo de distribución de las abundancias de las especies

(Gotelli y Colwell 2001, 2011). En algunos casos cuando el coeficiente de variación de la abundancia es mayor a 0,5 Chao 1 es impreciso, en estos casos el índice se calculó con la fórmula clásica de acuerdo con la recomendación de Anne Chao (ecuación 2 en Colwell 2013).

En el programa Estimates 9.10 se calcularon los intervalos de confianza a un 95% con la transformación logarítmica propuesta por Chao (1987). Para ello se utilizaron las ecuaciones 13 o 14 presentadas en Colwell (2013), dependiendo de si se utilizó la ecuación uno o dos de Chao 1. Para comparar la riqueza estimada entre los diferentes sitios, las unidades de muestreo se remuestrearon al azar con reemplazo, mediante números aleatorios obtenidos del algoritmo criptográfico strong-hash-driven con 100 aleatorizaciones. Esto permite obtener límites de confianza incondicionales que no convergen a cero en el extremo derecho de la curva (Colwell et al. 2012, 2013).

### 2.3.2. *Evaluación de la relación especie-área*

La relación especie-área se evaluó en un marco tradicional (no considera el espacio) y espacialmente explícito. Esto se llevó a cabo mediante tres modelos de regresión que relacionan el área de los fragmentos de bosque (variable independiente) con la riqueza de plantas trepadoras y epífitas (variable dependiente), respectivamente (Connor y McCoy 1979, Dormann et al. 2007, Kissling y Carl 2008): (1) el modelo de Regresión Lineal Estándar (SLR), el modelo de los Mínimos Cuadrados Generalizados (GLS) y el modelo Autoregresivo Simultáneo de Error espacial (SAR).

Los dos últimos modelos utilizan explícitamente las Coordenada UTM (Universal Transverse Mercator) de los fragmentos, lo cual implica que consideran la autocorrelación de la riqueza de especies en el espacio geográfico. Esto permite evaluar un supuesto fundamental: la independencia de los errores residuales del modelo de regresión ( $e$ ). La autocorrelación podría aparecer cuando muestras cercanas son más parecidas entre sí que muestras lejanas, como consecuencia de un conjunto de mecanismos endógenos (e.g. dispersión) y exógenos (e.g. geomorfología), que explicarían la estructuración de la distribución de las especies en el espacio (Legendre y Fortin 1989, Selmi et al. 2002, Kissling y Carl 2008).

Previo al análisis, la variable independiente se transformó mediante el logaritmo natural (Ln), dado la diferencia en dos órdenes de magnitud entre el fragmento más pequeño (0,05 ha) y el más grande (936 ha). Similarmente, las variables dependientes (número de especies de epífitas y trepadoras), se transformaron con el logaritmo natural y logaritmo natural +1, respectivamente, pues se registraron fragmentos con ausencia de epífitas. Esta transformación contribuye a la normalización del error residual y a la homogeneidad de varianzas de los modelos (Quinn y Keough 2002).

En el modelo de regresión lineal estándar ( $Y = X\beta + e$ ), el vector de pendiente ( $\beta$ ) es calculado mediante los Mínimos Cuadrados Ordinarios ( $\beta = [X^T X]^{-1} X^T Y$ ) (véase Quinn y Keough 2002). Aquí, el error residual  $e$  se considera independiente entre las observaciones (error homocedástico), por lo que el espacio no tendría ningún efecto en la riqueza de especies. En cambio, en los modelos GLS y SAR, los residuos no se consideran independientes (heterocedásticos) por lo cual la autocorrelación espacial se toma en cuenta mediante dos vías, respectivamente. En el caso del modelo GLS, el estimador del vector de pendiente ( $\beta = [X^T C^{-1} X]^{-1} X^T C^{-1} Y$ ) incorpora la estructura espacial en los residuos del modelo mediante la incorporación de la estructura espacial directamente en la matriz de varianza-covarianza ( $C$ ). La matriz  $C$  es modelada mediante un semivariograma en función del comportamiento de  $Y$  entre todos los pares de fragmentos ( $y_j - y_n$ ) localizados a diferentes rangos de distancia (Rangel et al. 2006, Dorman et al. 2007). En el caso del modelo SAR, el espacio se considera mediante un parámetro adicional ( $\rho$ ) que ajusta la relación entre sitios vecinos (i.e. distancias entre ellos) mediante una matriz de pesos espaciales ( $W$ ), donde la matriz de varianza-covarianza toma la forma siguiente:  $C = \sigma^2 [(I - \rho W)^T]^{-1} [(I - \rho W)]^{-1}$  (véase Rangel et al. 2006). Todos los modelos fueron contruidos siguiendo las recomendaciones de Rangel et al. (2011).

Los modelos espacialmente explícitos asumen que el número de especies en cada ubicación  $i$  es una función no sólo de la variable explicativa (i.e. área del fragmento de bosque) en  $i$ , sino que también de los valores de respuesta en lugares vecinos  $j$  (riqueza en fragmentos cercanos, es decir la distancia entre ellos). Así, se evalúa la hipótesis nula de que el gradiente de tamaños de fragmentos no afecta la respuesta en la riqueza de especies cuando se considera la localización geográfica de los fragmentos (Dorman et al. 2007, Kissling y Carl 2008, Quinn y Keough 2002).

La selección del modelo que mejor explicó el patrón de riqueza de especies se efectuó con el criterio de información de Akaike (AIC), que permite ordenar los modelos de regresión de acuerdo con el menor valor de AIC, sustentado en el principio de máxima verosimilitud (Burnham y Anderson 2001, Johnson y Omland 2004). Además, se informa la contribución del predictor ( $R_p^2$ ) más el espacio ( $R_{p+s}^2$ ) en la capacidad de explicación de los modelos. Todos los análisis se efectuaron en el programa SAM (Spatial Analysis in Macroecology) V. 4.0 (Rangel et al. 2010).

Para evaluar el riesgo de no cometer un error tipo II, esto es, aceptar la hipótesis nula ( $H_0$ ) de que la pendiente de la recta de regresión no se diferencia de cero ( $\beta=0$ ), cuando esta ( $H_0$ ) es realmente falsa, primero se corrigió el tamaño de la muestra con el método de Dutilleul que ofrece el programa SAM (Rangel et al. 2010). Este algoritmo, ajusta los grados de libertad en presencia de autocorrelación espacial, calculando el número de muestras con información independiente. Luego, se calculó el poder estadístico de los modelos de regresión con el programa Power & Sample Size (Dupont y Plummer, 1990).

El grado de dispersión de los valores de respuesta sobre la línea de regresión afecta los cálculos de potencia y tamaño de la muestra. Un parámetro que cuantifica esta dispersión es la desviación estándar de los errores de regresión ( $\sigma$ ). El error de regresión es la distancia vertical entre la respuesta observada  $y_j$  y la recta de regresión verdadera, por lo tanto la correlación entre  $x$  e  $y$  es igual a uno  $|1|$  cuando todos los puntos se encuentran sobre la recta de regresión. De este modo, los residuales de modelo son todos iguales a cero (0), el tamaño de la muestra será el más pequeño posible, para una potencia que tomará el valor de uno (1) –para cierto nivel de significación estadística (e.g. 0,01) – donde se logra una asíntota en el número de muestras. Por otro lado, si esta desviación estándar no es cero ( $0 < \sigma < \infty$ ), se requiere una significación estadística menor (e.g. 0,05) o una muestra de mayor tamaño para que la potencia tienda a estabilizarse en uno (1). De este modo, el tamaño de la muestra es afectada recíprocamente por la significación estadística de la prueba ( $\alpha$ ) y la desviación estándar de los residuales ( $\sigma$ ). El poder estadístico permite evaluar si el tamaño de la muestra de fragmentos es suficiente para reflejar el verdadero patrón observado de riqueza de especies. Valores iguales o mayores a 0,8 – 80% de la veces veríamos efectos significativos si se repitiese el experimento en las mismas condiciones – se considera apropiado (Quinn y Keough 2002). El cálculo se efectuó considerando la desviación estándar

de los residuos del modelo ( $\sigma$ ), la desviación estándar del área de los fragmentos y la pendiente ( $\beta$ ) obtenida para un nivel de significación ( $\alpha$ ) calculado para un poder de 0,8.

### 2.3.3. *Evaluación del anidamiento de la composición de especies*

El anidamiento de la composición de especies en el paisaje se evaluó independientemente para plantas trepadoras y epífitas vasculares. Para ello se utilizaron datos de presencia-ausencia y cuantitativos. Los datos cuantitativos correspondieron a la abundancia promedio de las especies por árbol en un fragmento determinado (i.e. número de frondas y tallos, respectivamente, véase Anexo). Ambos tipos de matrices se construyeron con las especies en las filas y los fragmentos de bosques en las columnas (véase Anexo).

Para el análisis, se construyeron dos tipos de matrices: la primera matriz se ordenó de acuerdo al gradiente de tamaño de fragmentos, y la segunda matriz de acuerdo al gradiente de aislamiento, ambas matrices se ordenaron luego por la sumatoria total de filas (Lomolino 1996, Atmar y Patterson 1993, Ulrich et al 2009). De este modo se evalúa la fuerza que tendrían los procesos de colonización y extinción en la estructuración de la comunidad (Bruun y Moen 2003, Ulrich 2009). Para estimar el grado de anidamiento en la matriz, se utilizaron los índices NODF (Nestedness Measure Based On Overlap and Decreasing Fills) y WNODF (Weighted Nestedness Metric Based on Overlap and Decreasing Fill). Ambos índices permiten calcular la contribución del anidamiento entre sitios o columnas (i.e. composición de especies) o entre especies o filas (i.e. incidencia de especies) (Almeida-Neto et al. 2008, Ulrich et al. 2009). El índice WNODF es una modificación del primero que permite el uso de datos cuantitativos (i.e. abundancia). Los índices varían en una escala de cero a 100, donde valores mayores indican un aumento en el grado de anidamiento (Almeida-Neto et al. 2008). En el caso de WNODF la métrica evalúa el grado en que las sub-poblaciones que componen ensambles locales más pequeños (menos especies) poseen abundancias más bajas que las poblaciones que ocurren en los ensambles más abundantes y ricos en especies (grandes fragmentos). Ambos índices parecen ser menos sensible al tamaño y forma de la matriz que otras métricas comúnmente usadas, y son también menos propensos al Error Tipo I (Almeida-Neto et al. 2008, Almeida-Neto y Ulrich 2011).

Para los datos de presencia-ausencia el análisis consideró un modelo nulo donde los totales marginales de la filas (especies) se mantuvieron fijos, mientras que los totales marginales de

las columnas fueron equiprobables (fragmentos) variando aleatoriamente (Almeida-Neto y Ulrich 2011). Este modelo nulo conserva la frecuencia de ocurrencia de especies y permite que la riqueza de especies varíe equiprobablemente entre fragmentos de bosque (e.g. Ulrich et al. 2009, Valencia-Pacheco et al. 2011). Para los datos cuantitativos cada matriz se remuestreo aleatoriamente manteniendo fijo el patrón de presencia-ausencia. Esto permite que las abundancias de las especies se asignen aleatoriamente (Ulrich 2012). Finalmente, se determinaron las especies y sitios idiosincráticas, que se alejan del patrón general de anidamiento. Para ello, las especie y sitios se aleatorizaron de forma equiprobable desde una distribución uniforme (Ulrich 2012).

La significancia estadística de la estimación de anidamiento de los índices ( $p \leq 0,05$ ), se obtuvo mediante la aleatorización de un modelo nulo con 10.000 simulaciones. Luego se compararon los valores observados con los estimados por la distribución de probabilidad del modelo nulo considerando intervalos obtenidos a un 95%, cualquier valor obtenido que varía dentro de estos límites es considerado un patrón aleatorio (Almeida-Neto y Ulrich 2011). La matriz fue elaborada con formato del programa Ecosim (Gotelli y Entsminger 2006) y los análisis de anidamiento se realizaron en el programa NODF (Almeida-Neto y Ulrich 2011).

#### 2.3.4. *Evaluación del efecto de las variables del hábitat sobre el ensamblaje de especies*

Para determinar el efecto potencial del hábitat sobre la organización espacial de las especies de plantas trepadoras y epífitas vasculares, respectivamente, primero se evaluó el patrón observado de estructura de los ensambles de especies. Para este análisis, en el caso de epífitas, se consideraron solo las especies de helechos, por lo cual se excluyeron del análisis *Fascicularia bicolor* y *Sarmienta scandens*, pues ambas especies crecen en sitios más iluminados y a mayores alturas en el dosel. Como los datos son multivariados (varias especies, diferentes variables de hábitat, ausencias, etc.) la literatura recomienda usar métodos basados en matrices de similitud (resemblance matrix) (Clarke y Gorley 2006, Anderson et al. 2008). Para ello, la matriz original de abundancia obtenida por cuadrante (muestra), con el número de frondas y de tallos, respectivamente, se transformaron con raíz cuadrada para disminuir el peso de las especies más abundantes y balancear la contribución de las especies raras (Clarke y Gorley 2006). Luego, sobre la matriz transformada se construyó una matriz de similitud usando el coeficiente de Bray-Curtis. Este índice se calcula en forma pareada cuadrante por cuadrante. Cuando dos muestras son iguales (en composición y abundancia) el índice arroja un valor de 1 (o 100%), mientras que cuando dos

muestras no tienen especies en común el índice resulta en un valor de 0. Como Bray-Curtis no está definido para dos muestras sin especies, se incluyeron especies “dummy” con valor de abundancia uno (1) (Clarke y Gorley 2006). Luego, se efectuó un análisis de Clúster con el algoritmo UPGMA (Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean) para clasificar las unidades de muestreo (cuadrantes) sobre la base de la matriz de similitud. Así es posible obtener grupos de cuadrantes estadísticamente similares en composición y abundancia. La estructura de cluster, se puso a prueba (hipótesis nula de ausencia de estructura) a un nivel de significación de 5% ( $p \leq 0,05$ ) usando la prueba SIMPROF con 10.000 permutaciones para la media y 10.000 simulaciones (véase Clarke y Gorley 2006).

El efecto potencial de las variables del hábitat sobre el patrón de agrupamiento de las muestras se puso a prueba con la rutina DistLM (distance-based linear models), la cual representa un enfoque de regresión multivariable basado en distancias (véase Anderson et al. 2008). Este análisis estudia la relación entre las dos matrices de datos, una explicativa, que corresponde a la matriz de variables del hábitat ( $x_1 \dots x_n$ ) y una matriz respuesta, que sería la matriz de similitud biológica (y [trepadoras y epífitas, respectivamente]).

La construcción de la matriz de hábitat consideró 19 variables tomadas en campo en los cuadrantes de muestreo (unidad de análisis) y que en resumen evalúan, el efecto de la ocupación de sitio, la abundancia de los árboles y su identidad taxonómica, la apertura del dosel (que se asocia con la entrada de luz) y los troncos en descomposición, estas son: (i) área basal ( $m^2$ ) del conjunto de árboles en el cuadrante, (ii) n° total de árboles, (iii) n° de especies de árboles, (iv) apertura del dosel (%), (v) DAP medio (cm), (vi) número de troncos en descomposición, y n° de individuos de (vii) *M. exsucca*, (viii) *B. cruckshanksii*, (ix) *D. winteri*, (x) *Luma chequen* F.Phil., (xi) *Luma apiculata* (DC.) Burret, (xii) *Amomyrtus luma* (Molina) D.Legrand y Kausel, (xiii) *Maytenus boaria* Molina, (xiv) *Tepualia stipularis* Griseb., (xv) *Amomyrtus meli* (Phil.) D.Legrand y Kausel, (xvi) *Myrceugenia chrysocarpa* (O.Berg) Kausel, (xvii) *Aextoxicon punctatum* Ruiz y Pav., (xviii) *Ovidia pillo-pillo* Meisn., y (xix) *Persea lingue* Nees. Estas variables fueron transformadas mediante logaritmo ( $\log x+1$ ) para disminuir el efecto de valores extremos y normalizar la distribución. El modelo se construyó con 10.000 permutaciones para un nivel de significancia estimada en 5% ( $P \leq 0,05$ ), donde las variables predictoras se examinaron individualmente en un procedimiento paso a paso (Anderson et al. 2008) con el criterio de información de Akaike (Anderson et al. 2008). Para una mejor interpretación, se informa además el coeficiente de determinación ( $R^2+$ ), que representa la varianza explicada acumulada de las variables del modelo, el delta de Akaike

( $\Delta AIC_i$ ), que representa la diferencia entre la mejor variable y la siguiente variable de menor valor, y el peso de Akaike ( $w_i$ ), que representa la contribución de cada variable en el modelo seleccionado (Tipton et al. 2009). Todos los cálculos se efectuaron con el programa Primer 6.1.13 y el paquete Permanova+ 1.0.3

### 2.3.5. *Análisis de la co-ocurrencia de helechos epífitos*

El análisis de co-ocurrencia (agregación o segregación de especies) se efectuó sólo para la comunidad de helechos película, pues se considera que estas plantas son más fuertemente dependientes de los microhábitat que ofrecen los árboles que las trepadoras. En este sentido, el tallo de una trepadora podría avanzar por todas las exposiciones del árbol hospedero, siendo poco claro cuál es la exposición del árbol por la cual compiten (Marticorena et al. 2010, Rowe y Speck 2015). El procedimiento consideró cinco etapas: (i) la selección de los fragmentos de bosque que presentasen dos o más especies de helechos sobre los árboles individuales; (ii) la construcción de una matriz en cuyo interior (celdas) se representó la abundancia en una exposición (NE, SE, NO, y SO), y donde las columnas representaron los árboles individuales y las filas las especies de helechos película en cada árbol (Las especies se asumieron funcionalmente equivalentes, incluyendo capacidad de dispersión y habilidad competitiva, y por tanto se espera que todas tengan la misma probabilidad de estar presentes en una exposición en el árbol (Burns y Zotz 2010)); (iii) la estimación de asociaciones no-aleatorias mediante el cálculo del índice de abundancia de Chao et al. (2008) y mediante el cálculo del índice C-Score normalizado (Stone y Roberts 1990, Ulrich 2012) que tradicionalmente se utiliza para evaluar co-ocurrencia basado en datos de presencias y ausencias; y (iv) la comparación de los valores de los índices estimados desde la matriz observada con un modelo nulo apropiado para determinar la significancia del patrón de asociación entre especies (Ulrich 2012).

El índice de Chao varía entre 0 y 1, y puede ser interpretado como el porcentaje de sobreposición de las especies entre comunidades. Bajos valores de Chao indican disimilaridad en la abundancia relativa de la distribución de especies entre sitios, lo cual puede interpretarse como una medida de covarianza negativa de las abundancias relativas de las especies, o simplemente como evidencia de asociaciones no-aleatorias y competencia (Ulrich 2012). En este estudio el diseño de muestreo considera que cada una de las cuatro exposiciones (i.e. NE, SE, NO, y SO) es susceptible de albergar un conjunto de especies epífitas, así el índice de Chao compara la proporción compartida de las abundancias

relativas en la misma exposición en el conjunto de árboles dentro de un fragmento. La división del tronco en cuatro áreas de muestreo se utilizó debido a que cada exposición puede presentar un conjunto de especies que interactúa con un medio más homogéneo (niveles de humedad o radiación solar), y que esta área más reducida del tronco representa un microhábitat que brinda la oportunidad de evaluar la señal de competencia en una escala más adecuada al pequeño tamaño de estos helechos. Por tanto, cada exposición representa un microhábitat con una “comunidad” de especies, y habrá tantos microhábitat como el producto del número de árboles por una determinada exposición dentro de un fragmento de bosque.

Por otra parte, el índice C-Score normalizado (Ulrich 2012) mide el promedio de co-ocurrencia de todos los pares de especies en una matriz de presencia-ausencia. Varía entre 0 para especies que co-ocurren en un sitio (se infiere ausencia de competencia), hasta 1 para especies que no co-ocurren (se infiere competencia). Si una comunidad se estructura por competencia se espera que C-Score sea mayor que una comunidad ensamblada al azar, tendiendo a una distribución de tablero de ajedrez donde las especies se excluyen mutuamente y su asociación no es aleatoria.

La significancia estadística de la estimación de los índices de Chao y C-Score, se obtuvo mediante la aleatorización de las matrices de abundancia con 10.000 simulaciones usando un modelo nulo denominado IT, el cual asigna aleatoriamente individuos a las celdas de la matriz con probabilidades proporcionales a la abundancia de filas y columnas observadas (o presencias en el caso de C-Score) hasta que, para cada fila y columna, se alcanza la abundancia total (Ulrich y Gotelli 2010, Ulrich 2012). Luego se comparó los valores observados por los índices con los intervalos generados por el modelo nulo a un 95% de confianza y 5% de significancia estadística (Ulrich 2012). Cualquier valor del índice observado que varíe dentro de los límites del molde nulo es considerado un patrón de asociación aleatorio entre especies. La matriz fue elaborada con el programa Ecosim (Gotelli y Entsminger 2006) y los análisis de co-ocurrencia se efectuaron con el programa Turnover (Ulrich 2012).

Para explorar cuáles son las variables que pueden afectar la intensidad de la co-ocurrencia de las especies a escala de paisaje, se correlacionaron ambos índices (Chao y C-score) con seis variables, respectivamente (e.g. índice vs variable<sub>1-n</sub>). La primera de estas es el tamaño de los fragmentos de bosque (ha), y las otras cinco variables capturan la estructura promedio

del bosque registrada en los cuadrantes de muestreo y expresada a nivel de fragmento: (i) el diámetro los árboles (DAP en cm), (ii) el área basal de los árboles (AB en  $m^2$ ), (3) la apertura del dosel (%), (iii) el número de árboles, y (iv) el número de especies del género *Hymenophyllum* (pues se considera que cuanto mayor es el número de especies de helechos película mayor será la co-ocurrencia). El cálculo se basó en el coeficiente de correlación producto-momento de Pearson ( $r$ ) para un 95% de confianza y 5% de significación estadística con el programa SigmaPlot con el módulo SigmaStat.



### 3. RESULTADOS

#### 3.1. Riqueza y composición florística

El protocolo de muestreo resultó en un esfuerzo de 928 muestras (904 árboles y 21 restos de árboles) que permitió identificar 33 especies para el bosque pantanoso del borde costero de La Araucanía. De estas 16 fueron epífitas vasculares y 17 plantas trepadoras (incluye dos introducidas). Las trepadoras estuvieron representadas por 15 familias mientras que las epífitas solo por seis. De este último ensamble, la familia de helechos película, Hymenophyllaceae, fue la más representativa con 10 especies. Las trepadoras más abundantes fueron *Luzuriaga radicans* y *Cissus striata* Ruiz y Pav. con 1.228 (42%) y 759 tallos (24%), respectivamente (Tabla 1). Mientras las epífitas más abundantes fueron *Hymenophyllum plicatum* e *Hymenophyllum caudiculatum* con 10.381 (25%) y 7.956 (19%) frondas, respectivamente (Tabla 1). Se advirtió la presencia de especies de escasa abundancia (raras) en este tipo de bosque, como la epífitas *Hymenophyllum secundum* Hook. et Grev o la trepadora *Hydrangea serratifolia* (Hook. y Arn.) F. Phil.

Tabla 1. Riqueza y composición florística de epífitas vasculares y plantas trepadoras del bosque pantanoso de la costa de La Araucanía. <sup>1</sup>numero de frondas, <sup>2</sup>número de tallos, <sup>3</sup>número de rosetas. \* Especie introducida. Mecanismo de trepado: AR= raíces adventicias, AT=zarcillos, TS= tallo voluble, SP= planta apoyante. Fuente: Elaboración propia.

Ensamble		
Epífitas vasculares	Familia	Abundancia <sup>1</sup>
<i>Asplenium dareoides</i> Desv.	Aspleniaceae	4.563
<i>Asplenium trilobum</i> Cav.	Aspleniaceae	2.914
<i>Fascicularia bicolor</i> (R. et P.) Mez	Bromeliaceae	440 <sup>3</sup>
<i>Sarmienta scandens</i> Pers.	Gesneriaceae	789
<i>Grammitis magellanica</i> A.N. Desv.	Grammitidaceae	733
<i>Hymenoglossum cruentum</i> (Cav.) K. Presl	Hymenophyllaceae	1.364
<i>Hymenophyllum caudiculatum</i> Mart. var. <i>productum</i> (K. Presl) C. Chr.	Hymenophyllaceae	7.956
<i>Hymenophyllum cuneatum</i> Kunze.	Hymenophyllaceae	496
<i>Hymenophyllum dentatum</i> Cav.	Hymenophyllaceae	420
<i>Hymenophyllum dicranotrichum</i> (K. Presl) Hook. ex Sadeb	Hymenophyllaceae	5.421
<i>Hymenophyllum krauseanum</i> Phil.	Hymenophyllaceae	4501
<i>Hymenophyllum pectinatum</i> Cav.	Hymenophyllaceae	252
<i>Hymenophyllum peltatum</i> (Poiret) Desv.	Hymenophyllaceae	1.764
<i>Hymenophyllum plicatum</i> Kaulf.	Hymenophyllaceae	10.381
<i>Hymenophyllum secundum</i> Hook. et Grev.	Hymenophyllaceae	85
<i>Polypodium feuillei</i> Bertero	Polypodiaceae	247

Trepadoras		Familias	Abundancia <sup>2</sup>
<i>Pseudopanax valdiviensis</i> (Gay) Seem. ex	AR - TS	Araliaceae	15
<i>Campsidium valdivianum</i> (Phil.) Skottsb.	TS	Bignoniaceae	21
<i>Calystegia sepium</i> (L.) R.Br. *	TS	Convolvulaceae	4
<i>Dioscorea auriculata</i> Poepp.	TS	Dioscoreaceae	1
<i>Mitraria coccinea</i> Cav.	AR	Gesneriaceae	394
<i>Griselinia racemosa</i> (Phil.) Taub.	SP	Griselinaceae	4
<i>Hedera helix</i> L. *	AR	Hederaceae	2
<i>Hydrangea serratifolia</i> (Hook. y Arn.) F. Phil.	AR	Hydrangeaceae	8
<i>Boquila trifoliolata</i> Decne.	TS	Lardizabalaceae	322
<i>Luzuriaga polyphylla</i> (Hook.) Macbr	AR	Luzuriagaceae	176
<i>Luzuriaga radicans</i> Ruiz y Pav.	AR	Luzuriagaceae	1.288
<i>Lapageria rosea</i> Ruiz y Pav.	TS	Philesiaceae	49
<i>Ercilla</i> sp	AR	Phytolaccaceae	2
<i>Muehlenbeckia hastulata</i> (J.E. Sm.) Johnst.	TS	Polygonaceae	12
<i>Galium hypocarpium</i> (L.) Endl. ex Griseb.	SP	Rubiaceae	2
<i>Nertera granadensis</i> (Mutis ex L.f.) Druce	SP	Rubiaceae	39
<i>Cissus striata</i> Ruiz y Pav.	AT	Vitaceae	759
17 especies		15 familias	3.098

### 3.2. Evaluación del esfuerzo de muestreo

La estandarización del esfuerzo de muestreo mediante la extrapolación de la curva de rarefacción de especies, desde cada muestra de referencia (el número de árboles por fragmento de bosque) hasta un número de 75 muestras (árboles), mostró que la variabilidad de la riqueza esperada de especies entre los sitios y dentro de cada ensamble permitió distinguir solo dos categorías de sitios (“ricos” y “pobres” en especies) tanto para plantas trepadoras como para epífitas vasculares, pues los límites para un 95% de confianza se traslapan sustancialmente al interior de cada categoría (Figura 3, Tabla 2). Esto implica que si efectuásemos un mismo esfuerzo de muestreo en todos los sitios, solo podríamos distinguir dos grupos de riqueza de especies (desde un punto de vista conservador). En general los sitios ricos en epífitas (observadas) se asocian a fragmentos de mayor tamaño, mientras que en el otro extremo ambos ensambles se empobrecen.

La proyección de la curva de rarefacción plantea que la riqueza de (aproximadamente) la mitad de los sitios (15 sitios en epífitas y 13 en trepadoras) lograría una asíntota, y que se requiere un mayor esfuerzo de muestreo de trepadoras que de epífitas para alcanzar esta

asíntota estadística, pues en gran parte de los sitios el número de especies por descubrir sería mayor en trepadoras. Por ejemplo, si se observa los límite superiores de confianza en el conjunto de sitios y nos detenemos en el sitio de 33ha, aquí sería probable encontrar hasta 17 especies adicionales para el caso de epífitas ( $\bar{x} = 6,34 \pm 5,08$  especies en el conjunto de fragmentos), mientras que en trepadoras se esperaría un máximo de 24 especies adicionales en el sitio de 0,13 ha ( $\bar{x} = 7,03 \pm 5,39$  especies en el conjunto de fragmentos) (Tabla 2). Tales valores de riqueza no son posibles en campo, por dos razones: (i) no existen más especies en la región y (ii) en fragmentos pequeños prácticamente se revisaron todos los árboles.

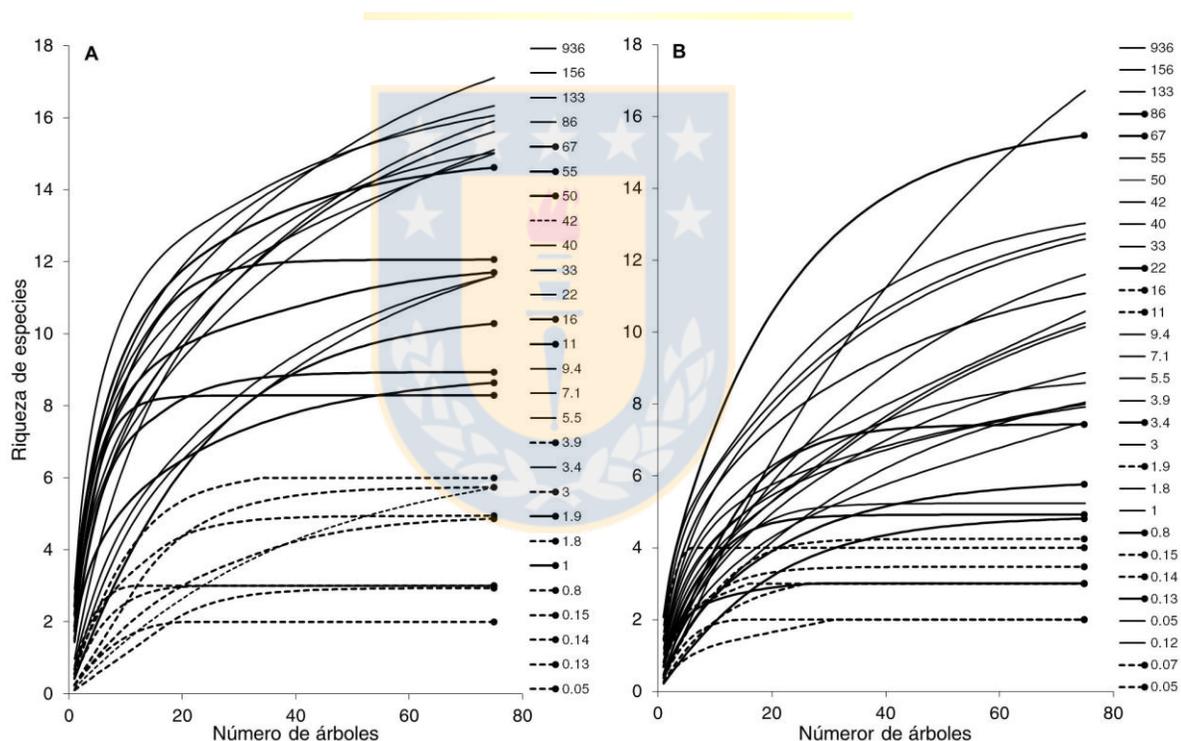


Figura 3. Extrapolación de la curva de rarefacción desde la muestra de referencia. Epífitas vasculares (A) y plantas trepadoras (B) comparadas en una muestra de 75 (árboles) en 30 fragmentos del bosque pantanoso. Las líneas continuas y discontinuas (respectivamente) representan grupos de sitios ricos y pobres que no se diferencian estadísticamente en la riqueza estandarizada con un 95% de confianza. Los círculos representan las curvas que logran una asíntota. Para evitar saturar la imagen no se muestran los límites de confianza de las curvas de rarefacción. Fuente: Elaboración propia.

Tabla 2. Síntesis del inventario de especies de epífitas vasculares y plantas trepadoras realizado en 30 fragmentos de bosque pantanoso en la costa de la Araucanía. S obs= especies observadas, S est= especies estimadas, S est(75)= número de especies extrapoladas por rarefacción a 75 muestras (árboles), 95% CI L= límite inferior para un 95% de confianza, 95% CI U= límite superior para un 95% de confianza. Fuente: Elaboración propia.

Tamaño del fragmento de bosque (ha)	Número de árboles muestreados	Epífitas vasculares				Plantas trepadoras			
		S obs	S est(75)	Rarefacción		S obs	S est(75)	Rarefacción	
				95% CI L	95% CI U			95% CI L	95% CI U
936	75	16	16	10,83	21,17	8	8	5,53	10,47
156	67	16	16,33	13,51	19,14	10	10,58	5,94	15,22
133	34	14	16,05	11,22	20,88	10	12,74	6,9	18,58
86	18	10	15,03	5,43	24,64	10	15,47	4,07	26,87
67	19	12	12,63	10,19	15,06	6	7,42	3,2	11,64
55	46	11	11,7	9,27	14,13	7	7,92	4,75	11,09
50	50	14	14,62	12,3	16,94	10	11,08	7,79	14,37
42	86	6	6	3,61	8,39	8	7,49	4,08	10,89
40	33	12	15,91	8,71	23,12	8	11,71	4,47	18,96
33	24	12	17,11	7,08	27,13	5	5,24	3,86	6,62
22	21	10	15,61	4,22	27	4	5,77	0	11,58
16	31	8	10,28	4,99	15,57	2	2	0	0
11	26	7	8,64	3,51	13,77	3	3	0	0
9,4	21	10	15,61	4,22	27	6	11,61	0,23	22,99
7,1	24	10	15,11	5,09	25,12	6	8,59	2,58	14,59
5,5	36	9	11,59	6,05	17,14	10	12,59	7,04	18,14
3,9	29	3	3	0	0	6	8,87	2,22	15,52
3,4	31	8	11,6	4,74	18,45	3	4,17	0	9,07
3	35	4	4,87	2,05	7,7	7	10,15	3,92	16,38
1,9	7	7	8,29	4,42	12,15	4	4	0	0
1,8	34	6	6	0	0	7	10,26	3,88	16,64
1	18	8	8,94	5,78	12,11	8	13,03	3,44	22,63
0,8	18	2	2,94	0	5,98	2	4,82	0	10,99
0,7	22	0	0	0	0	4	4,24	2,86	5,61
0,15	12	3	5,74	0	10,53	4	4,92	1,86	7,97
0,14	13	3	3	0	0	3	3,46	1,07	5,86
0,13	22	2	2	0	0	7	16,72	2,08	31,37
0,12	27	0	0	0	0	5	8,05	0,93	15,16
0,07	19	0	0	0	0	2	2	0	0
0,05	16	4	4,94	1,83	8,04	3	3	0	0

La riqueza asintótica estimada (Chao 1) se caracterizó por diferencias pequeñas entre el valor observado y el estimado por Chao 1, precisamente de menos de una especie para epífitas ( $\bar{x} = 0.51 \pm 0.47$ ) y cercano a una especie para trepadoras ( $\bar{x} = 1.10 \pm 1.01$ ) (Fig. 3). De hecho, Chao 1 resultó menor a la riqueza observada de epífitas en gran parte de los sitios (con excepción de los sitios 156 y 11 ha) (Fig. 4). Mientras que la riqueza de plantas trepadoras, se mantuvo en general dentro de los límites de confianza, con la excepción de algunos sitios ricos (e.g. 133, 86, 42 y 30 ha) y pobres (e.g. 0,8 y 0,13 ha) donde el número observado de especies fue mayor (Fig. 3). Esto implica que el inventario de epífitas y trepadoras fue representativo de la riqueza mínima esperada, sobre todo para epífitas donde prácticamente no se esperarían más especies. En cambio, para el ensamble de trepadoras sería probable encontrar dos o tres especies adicionales en sitios de tamaño medio a grandes (e.g. 936, 50, 40, 22ha). De forma similar a los resultados obtenidos por rarefacción, la riqueza estimada muestra que cuando se comparan los ensambles sitio a sitio las epífitas son significativamente más ricas en especies (con excepción de los sitios de 42 y 86 ha) que las trepadoras desde el sitio de 7,13ha hacia los fragmentos de mayor tamaño. Este patrón es opuesto y significativo desde 5,5ha hacia los sitios más pequeños donde las trepadoras son más importantes (con excepción de los sitios de 3,4 y 1,9 ha).

La variabilidad de la riqueza de especies a lo largo del gradiente de tamaños de fragmentos fue claramente diferenciada entre ensambles (Fig. 4). En el caso de las epífitas la riqueza estimada alcanza un máximo en los sitios de mayor tamaño (936 y 156 ha) para luego disminuir con el gradiente de tamaños de fragmento. Incluso, en algunos sitios los intervalos de confianza al 95% para la riqueza de especies no se superpone con los intervalos de ningún otro sitio, diferenciándose significativamente (e.g. 133 y 42 ha). En el caso de las trepadoras, la variación de la riqueza de especies es menos clara (pues el traslape es mayor entre sitios) observándose tres máximos de 10 especies, de hecho no se encontraron diferencias significativas en el número de especies entre la mayoría de los fragmentos grandes (936, 156, 133, 86, 50ha), algunos medianos (8, 1,8, 1 ha) y uno pequeño (0,12 ha) (Fig. 4).

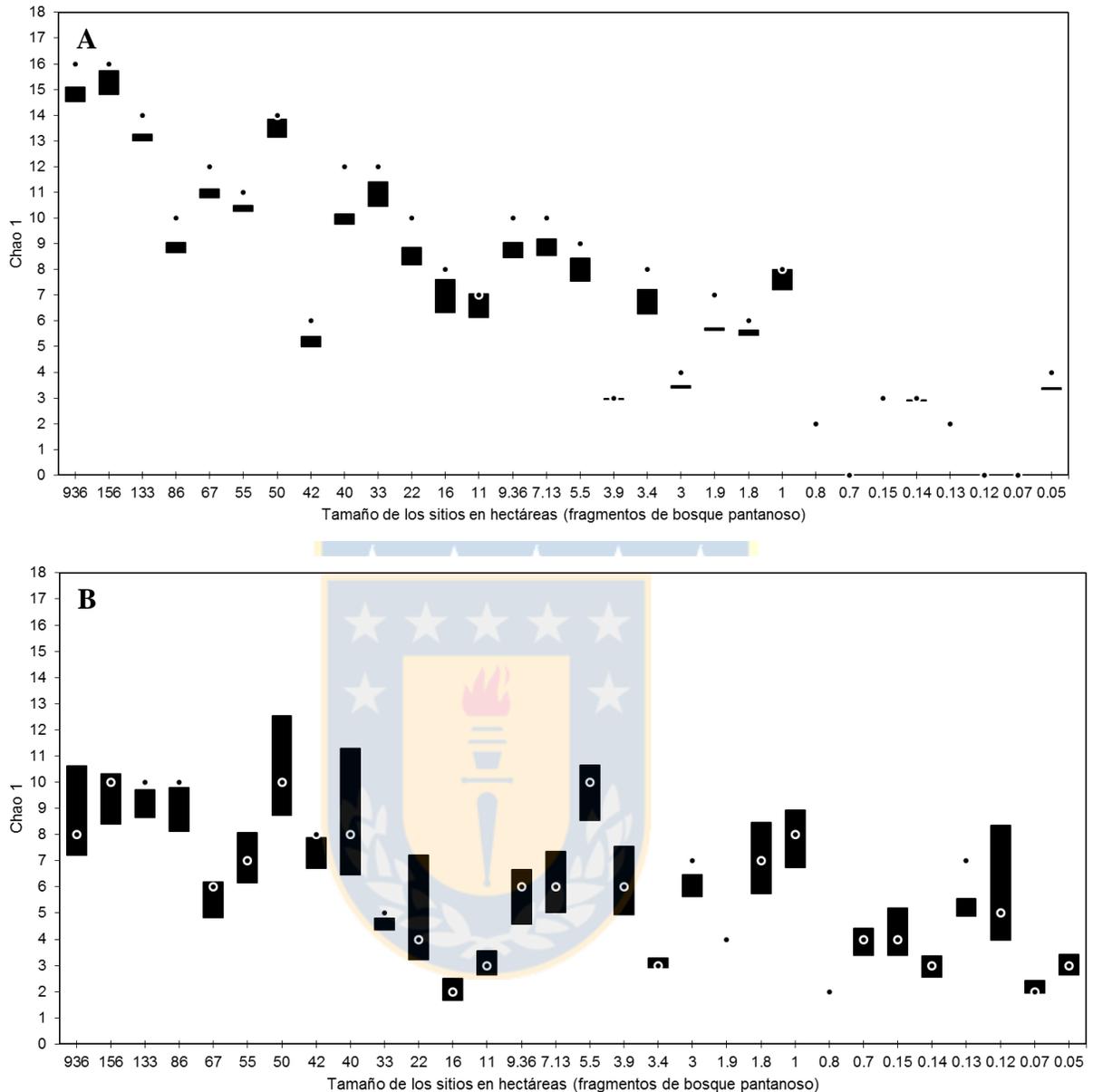


Figura 4. Riqueza asintótica estimada para los ensambles de epífitas vasculares (A) y plantas trepadoras (B) en 30 fragmentos del bosque pantanoso. Los puntos representan el estimador Chao 1 y Las barras los intervalos de confianza al 95%. Fuente: Elaboración propia.

### 3.3. Evaluación de la relación especie-área

A escala de paisaje, el ajuste del modelo SLM mostró que la reducción del tamaño de los fragmentos de bosque ejerce efectos significativos en la reducción de la riqueza de especies de epífitas vasculares (Modelo SLM;  $\beta = 0,251$   $R_p^2 = 0,643$ ;  $p > 0,001$ ) y plantas trepadoras (Modelo SLM,  $\beta = 0,207$ ;  $R_p^2 = 0,303$ ;  $p < 0,001$ ) (Tabla 3). Luego, cuando se considera el

espacio (i.e. se incluye el efecto de la distancia entre fragmentos), los resultados mostraron que el efecto del tamaño de los fragmentos sobre la riqueza de epífitas se incrementa, aunque disminuye levemente el coeficiente de determinación (Modelo GLS;  $\beta = 0,33$ ;  $R_p^2 = 0,579$ ,  $p < 0,001$ ). Sin embargo, en el caso de las plantas trepadoras, esta relación parece en un primer momento, marginalmente significativa (Modelo SAR;  $\beta = 0,136$ ;  $\beta = 0,136$ ;  $R_p^2 = 0,268$ ;  $p = 0,053$ ;  $\alpha = 0,05$ ). Luego, cuando se analiza la potencia de la prueba, se observa que para una significación estadística mucho más extrema ( $\alpha = 0,00023$ ) la prueba aún ofrece suficiente potencia (0,8) como para aceptar la hipótesis nula, donde solo en el 20% de las veces que se repitiera el “experimento” se rechazaría esta hipótesis en favor de la alternativa (Tabla 3). En general para diferentes valores de  $\alpha$ , la potencia de todos los modelos se considera adecuada, pues alcanzan el valor umbral de 0,8.

Cuando el espacio se incorpora en el análisis, el efecto de este fue más notable en plantas trepadoras (Modelo SAR;  $R_{p+s}^2 = 0,912$ ) que en epífitas (Modelo GLS;  $R_{p+s}^2 = 0,714$ ). Esto implica que el número de especies trepadoras en un fragmento de bosques está influido más fuertemente por la distancia a otros fragmentos (el vecindario) que por el tamaño de los mismos, y de hecho el modelo SAR explica casi completamente el patrón de riqueza de estas especies. Lo opuesto ocurre con las epífitas, donde el tamaño de los fragmentos tiene un rol fundamental y la distancia entre fragmentos vecinos es menos importante (Tabla 3).

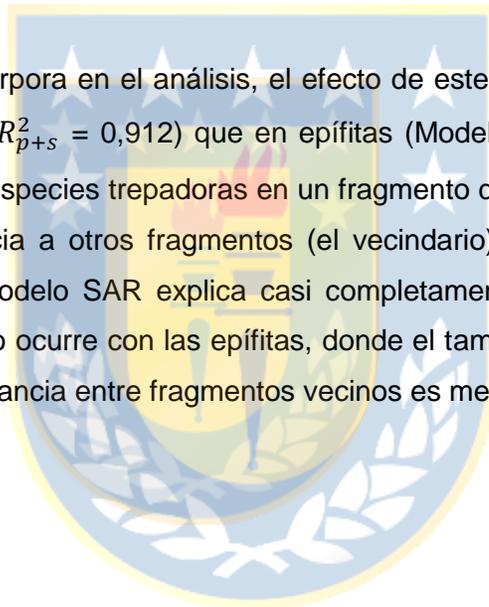


Tabla 3. Modelos de regresión y su ajuste para la relación entre el área de 30 fragmentos de bosque ( $A$ ) y su riqueza de especies plantas trepadoras y epífitas vasculares. SLM: modelo de regresión lineal simple, GLS: modelo de los Mínimos Cuadrados Generalizados, SAR: modelo autorregresivo espacial.  $c$  = intercepto de la recta con el eje  $y$ ,  $\beta$  = pendiente de la recta,  $p$  = probabilidad asociada a los resultados del Análisis de Varianza,  $R_p^2$  = coeficiente de determinación que considera solo el efecto del predictor ( $\ln(A)$ ),  $R_{p+s}^2$  = coeficiente de determinación que considera el efecto del predictor más el espacio,  $\rho$  = coeficiente autorregresivo,  $EE$  = error estándar de la estimación de los coeficientes,  $AIC$  = criterio de información de Akaike. En negrita los modelos seleccionados. Poder estadístico: se calculó con el ajuste de los grados de libertad ( $n$ ) mediante la correlación corregida de Dutilleul para una desviación estándar de los residuos ( $\sigma$ ), pendiente de la recta ( $\beta$ ) y un  $\alpha$  calculado para un poder igual a 0,8. Fuente: Elaboración propia.

Parámetros	Epífitas			Trepadoras		
	SLM	GLS	SAR	SLM	GLS	SAR
$n$	28	7,9	7,9	28	12,24	12,24
$c$	1,502	1,3	1,649	1,491	1,371	1,725
$\beta$	0,251	0,33	0,207	0,108	0,177	0,136
$p(c)$	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001
$p(\beta)$	<0,001	<0,001	0,001	0,002	<0,001	0,053
$\rho$			0,89			0,89
$EE_c$	0,107	0,267	0,241	0,094	0,234	0,279
$EE_\beta$	0,035	0,041	0,058	0,031	0,036	0,067
$\sigma$	0,487	0,436	0,438	0,426	0,295	0,151
$R_p^2$	0,643	0,579	0,623	0,303	0,179	0,268
$R_{p+s}^2$		0,714	0,712		0,665	0,912
$AIC$	47,915	<b>44,917</b>	45,178	39,776	21,444	<b>-18,498</b>
Poder ( $p$ )	0,80	0,80	0,80	0,80	0,80	0,80
$\alpha$	0,029	0,0037	0,05	0,014	0,009	0,00023

### 3.4. Evaluación del anidamiento de la composición de especies

Los resultados del análisis de anidamiento mostraron que las especies (presencia-ausencia) de epífitas vasculares y plantas trepadoras se organizan en el paisaje en un patrón espacial anidado, tanto en el gradiente de tamaños de los fragmentos de bosque pantanoso, como en el gradiente de distancias al fragmento de mayor tamaño ( $NODF_{obs} > NODF_{est}$ ,  $p < 0,001$ ) (Tabla 4). La magnitud del índice puede ser considerado como un anidamiento de grado medio-alto, siendo mayor en epífitas ( $NODF = 65,95$ ) que en trepadoras ( $NODF = 57,94$ ). Similarmente ocurrió con el gradiente de distancias al fragmento de mayor tamaño (aislamiento), sin embargo, este tuvo un efecto comparativamente menor que el área sobre el anidamiento de especies, y fue mayor en epífitas ( $NODF = 54,17$ ) que en trepadoras ( $NODF = 49,26$ ). De este modo ocurren varias ausencias y presencias inesperadas sobre y bajo la diagonal hipotética que se tendría bajo un patrón anidado perfecto. En ambos

ensambles la contribución al anidamiento de las filas fue mayor que las columnas de la matriz, tanto en área como en distancia, aunque en ambos casos fue notablemente mayor en epífitas (NODFr= 89) que en trepadoras (NODFr = 70) (Tabla 4). Esto indica que existe cierta co-ocurrencia de los conjuntos locales de especies tanto en el gradiente de tamaño de los fragmentos de bosque, como en el gradiente de distancia al fragmento de mayor tamaño.

Cuando se consideran los datos cuantitativos (abundancia promedio de las especies por árbol), el anidamiento fue notablemente menor a los resultados obtenidos con los datos de presencia-ausencia y significativamente menor a lo esperado por azar ( $WNODF_{obs} < WNODF_{est}$ ,  $p < 0,001$ , Tabla 4). Este patrón es más fuerte en filas que en columnas, tanto en área como aislamiento, y fue mayor en epífitas ( $WNODFr = 46,09$ ) que en trepadoras ( $WNODFr = 41,72$ ). Esto implica un patrón de abundancia inverso al gradiente de tamaños y aislamiento de los fragmentos. El análisis también permitió detectar especies idiosincráticas que se apartan del patrón general de anidamiento, como ocurre con las epífitas *Asplenium trilobum* Cav. y *Polypodium feuillei* Bertero, o las trepadoras *Cissus striata* Ruiz y Pav. y *Ercilla* spp. Igualmente ocurre con sitios idiosincráticos como el fragmento de 55ha en epífitas, y el sitio de 22 ha en trepadoras. Sin embargo, en el caso de trepadoras se evidencia un mayor número de sitios y especies idiosincráticas, dependiendo del ordenamiento de la matriz (Anexo 3, 4, 7 y 8).

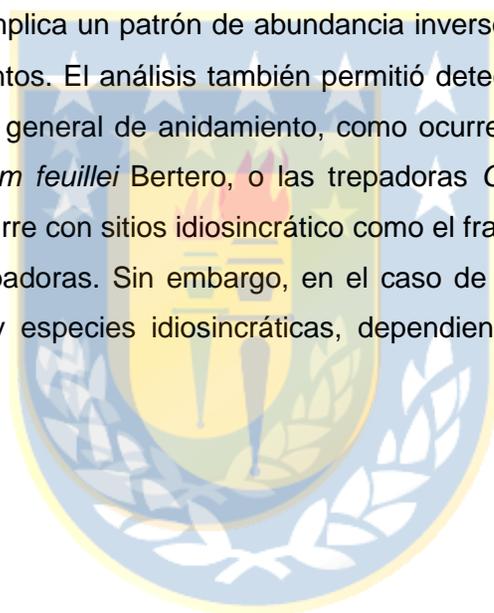


Tabla 4. Métricas de Anidamiento para los ensambles de especies de epífitas vasculares y plantas trepadoras en 30 fragmentos de bosque pantanoso. NODF y WNODF = índices de anidamiento para la matriz completa, y para la contribución de filas (subíndice r) y columnas (subíndice c). Orden= reordenamiento de la matriz según área o distancia al fragmento de mayor tamaño. P(H0) = nivel de probabilidad de la hipótesis nula de no diferencia entre la métrica observada (VO) y esperada (VS) para un 95% de confianza (L95%CL-U95%CL) basada en el supuesto de distribución normal de los valores esperados simulados (10.000 iteraciones). Fuente: Elaboración propia.

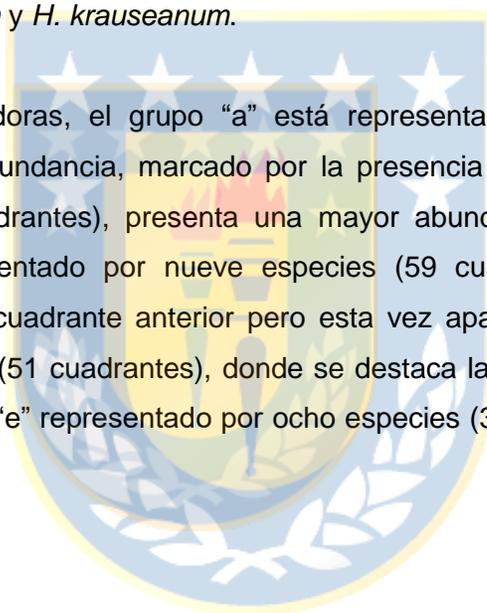
Ensamble	Tipo de datos	Orden	Métrica	VO	VS	L95%CL	U95%CL	p(H0)
Epífitas vasculares	Presencia- ausencia	Área	NODF	65,95	35,61	28,39	42,94	<0,001
			NODF <sub>c</sub>	59,77	28,76	19,71	37,96	<0,001
			NODF <sub>r</sub>	88,35	60,42	58,13	63,28	<0,001
		Distancia	NODF	54,17	35,63	28,45	43,05	<0,001
			NODF <sub>c</sub>	44,74	28,79	19,73	38,00	<0,001
			NODF <sub>r</sub>	88,35	60,43	58,10	63,26	<0,001
	Cuantitativo (abundancia promedio por árbol)	Área	WNODF	<b>33</b>	50,63	47,87	52,8	<0,001
			WNODF <sub>c</sub>	29,39	47,74	44,63	50,09	<0,001
			WNODF <sub>r</sub>	46,09	61,57	58,25	64,52	<0,001
		Distancia	WNODF	<b>27,33</b>	41,08	39,01	42,87	<0,001
			WNODF <sub>c</sub>	22,16	35,56	33,44	37,31	<0,001
			WNODF <sub>r</sub>	46,09	61,56	58,23	64,52	<0,001
Trepadoras	Presencia- ausencia	Área	NODF	57,94	36,28	28,30	44,61	<0,001
			NODF <sub>c</sub>	55,04	30,51	20,84	40,53	<0,001
			NODF <sub>r</sub>	69,97	60,18	55,56	65,27	<0,001
		Distancia	NODF	49,26	36,28	28,21	44,49	0,001
			NODF <sub>c</sub>	44,26	30,50	20,65	40,39	0,003
			NODF <sub>r</sub>	69,97	60,23	55,68	65,53	0,001
	Cuantitativo (abundancia promedio por árbol)	Área	WNODF	<b>34,14</b>	53,32	50,5	55,77	<0,001
			WNODF <sub>c</sub>	32,31	50,79	47,96	53,22	<0,001
			WNODF <sub>r</sub>	41,72	64,43	56,68	69,81	<0,001
		Distancia	WNODF	<b>28,75</b>	41,59	39,24	43,55	<0,001
			WNODF <sub>c</sub>	25,63	36,21	33,97	38,1	<0,001
			WNODF <sub>r</sub>	41,72	64,45	56,58	69,71	<0,001

### 3.5. Evaluación del efecto de las variables del hábitat sobre el ensamblaje de especies

El análisis del agrupamiento mostró que las epífitas y trepadoras no se encuentran aleatoriamente distribuidas sobre los cuadrantes de muestreo. Precisamente, las epífitas formaron siete grupos (a, b, c, d, e, f, g) y las trepadoras cinco grupos (a, b, c, d, e), con una similitud de especies (composición y abundancia) estadísticamente significativa ( $p < 0,05$ )

(Fig. 5). En el caso de las epífitas, los grupos representan un gradiente de riqueza de especies desde “a” a “g”. El primer grupo “a” representa el conjunto de cuadrantes sin especies, “b” está compuesto por nueve especies (12 cuadrantes), marcado por la abundancia de *A. dareoides* y la presencia de otras especies de helechos de zonas más expuestas (e.g. *H. plicatum*); “c” está representado por nueve especies (18 cuadrantes), con una gran abundancia de *A. trilobum*, *H. plicatum*, *L. radicans* y *P. feuillei*; “d” con ocho especies (tres cuadrantes), destaca por la abundancia de *H. cuneatum*, *H. peltatum* y *S. scandens*; “e” está representado por 14 especies (32 cuadrantes), marcado por la abundancia de *H. caudiculatum* y *H. dicanotrichum*; “f” con 12 especies (tres cuadrantes), destaca por la abundancia de *A. dareoides*, *G. Magellanica*, *H. krauseanum* y *H. plicatum*; y “g” con 16 especies (68 cuadrantes), está marcado por la abundancia de *H. plicatum*, *A. dareoides*, *H. caudiculatum* y *H. krauseanum*.

En el caso de las trepadoras, el grupo “a” está representado por cinco especies (30 cuadrantes) de escasa abundancia, marcado por la presencia de *C. valdivianum*; “b” con siete especies (cinco cuadrantes), presenta una mayor abundancia de *L. radicans* y *M. coccinea*; “c” está representado por nueve especies (59 cuadrantes), con las mismas especies abundantes del cuadrante anterior pero esta vez aparece *L. polyphylla*; “d” está representado 11 especies (51 cuadrantes), donde se destaca la abundancia de *L. radicans*, *C. striata* y *M. coccinea*, y “e” representado por ocho especies (35 cuadrantes), marcado por la abundancia de *C. striata*.



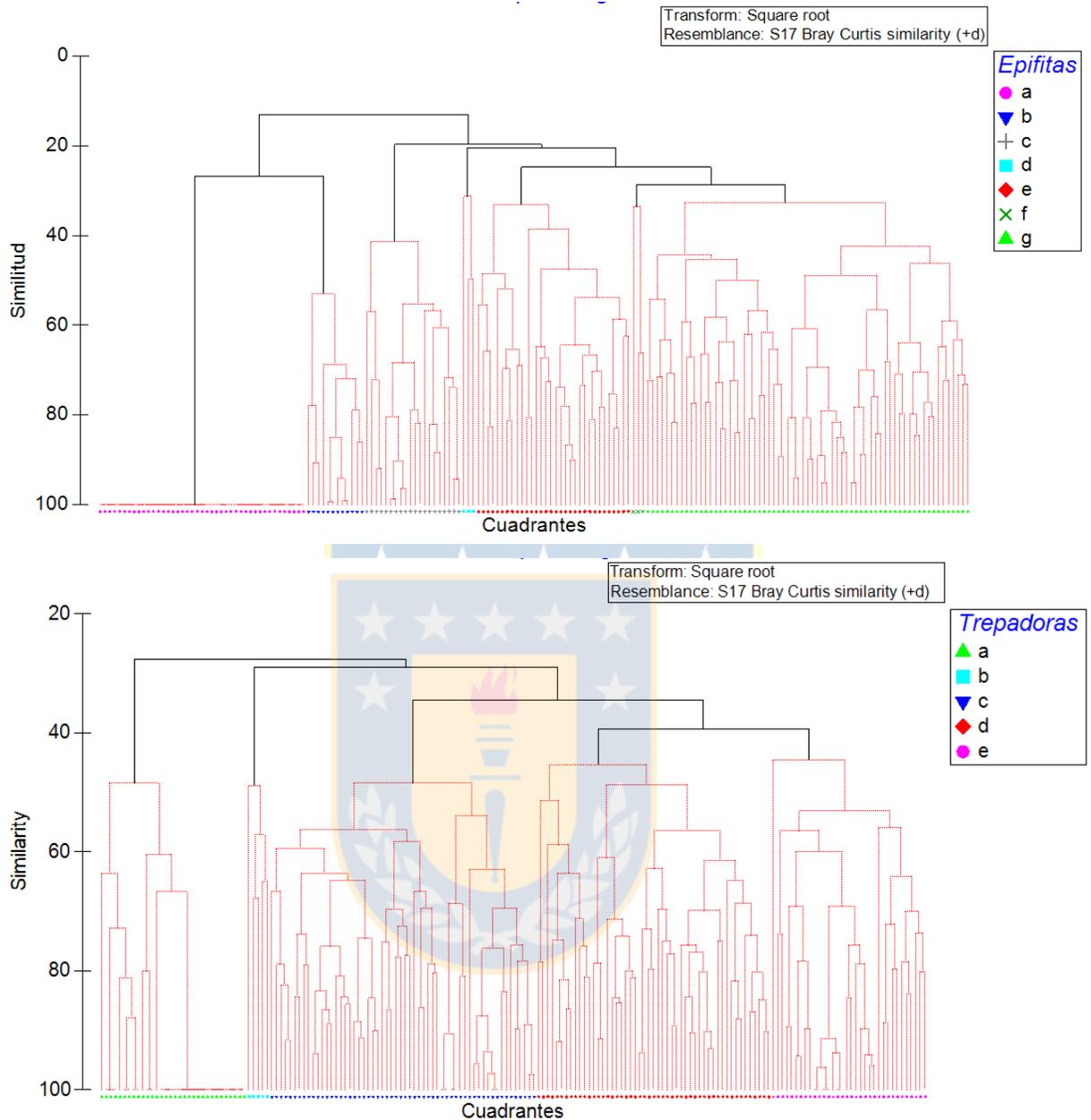


Figura 5. Grupos obtenidos con el algoritmo UPGMA para el ensamble de epífitas y trepadoras. La similitud entre cuadrantes ( $n=180$ ) fue calculada con Bray-Curtis y el soporte de los nodos fue obtenido con 10.000 simulaciones para una significación de 5%. Las líneas en rojo representan relaciones no significativas. Fuente: Elaboración propia.

Entre las 19 variables del hábitat que se evaluaron para explicar el patrón de agrupamiento de las epífitas y trepadoras, siete y cinco de estas tuvieron efectos significativos, respectivamente ( $p < 0,05$ ) (Tabla 5). En el caso de las epífitas, la abundancia de algunas especies arbóreas como *T. stipularis*, *A. luma*, *L. chequen* y *L. apiculata*, se constituyeron en las especies más importantes para la estructuración de la comunidad ( $\sum w_i = 0,803$ ), mientras que en el caso de las trepadoras, la variable troncos en descomposición parece ser la más

importante ( $w_i=0,426$ ), seguida por la abundancia de *B. cruckshanksii* ( $w_i=0,286$ ) y el nº de sp de árboles o su riqueza en el cuadrante ( $w_i=0,212$ ). Para ambos grupos de plantas, el DAP promedio de los árboles del cuadrante ejerce efectos significativos, al igual que la abundancia de *B. cruckshanksii*. Cabe entonces notar que las epífitas dependen más claramente de las especies de árboles, mientras que las trepadoras parecen estar más influidas por la presencia de restos de árboles y la ocupación del sitio (Dap medio, AB media). Si bien esta combinación de variables representa la mejor solución de acuerdo al criterio de información de Akaike, la variación de las variables del hábitat (predictores) entre los cuadrantes de muestreo explican una baja proporción del varianza de la matriz de similitud, alrededor de un 14% para ambos grupos de plantas.

Tabla 5. Selección de variables que mejor explican el patrón de agrupamiento de la similitud de epífitas y trepadoras. El procedimiento de selección fue paso a paso. Pseudo-F= prueba F para la distribución del modelo nulo obtenido por permutaciones,  $R^2 +$  = varianza explicada acumulada, AIC= criterio de información de Akaike,  $\Delta$  AIC= delta de Akaike,  $w_i$ = peso de Akaike,  $\sum w_i$ = pesado acumulado de Akaike. Variables de hábitat modeladas: 1= área basal (m<sup>2</sup>), 2= apertura del dosel (%), 3= DAP medio (cm), 4= nº árboles, 5= nº de sp de árboles, 6= nº de individuos de *M. exsucca*, 7= nº de individuos de *B. cruckshanksii*, 8= nº de individuos de *D. winteri*, 9= nº de individuos de *L. chequen*, 10= nº de individuos de *L. apiculata*, 11= troncos en descomposición, 12= nº de individuos de *A. luma*, 13= nº de individuos de *M. boaria*, 14= nº de individuos de *T. stipularis*, 15= nº de individuos de *A. meli*, 16= nº de individuos de *M. chrysocarpa*, 17= nº de individuos de *A. punctatum*, 18= nº de individuos de *Ovidia pillo-pillo*, 19= nº de individuos de *P. lingue*. La selección de las variables que mejor explica el patrón de similitud se efectuó con una búsqueda paso a paso (stepwise) con 10.000 simulaciones para una significación de 5%. Fuente: Elaboración propia.

Epífitas							
Variable	Pseudo-F	P	$R^2 +$	AIC	$\Delta$ AIC	$w_i$	$\sum w_i$
<i>T. stipularis</i>	2,0008	0,0626	0,138	1429,3	0,00	0,224	0,224
<i>A. luma</i>	2,091	0,0573	0,128	1429,4	0,10	0,213	0,436
<i>L. chequen</i>	2,1499	0,0542	0,117	1429,6	0,30	0,192	0,629
<i>L. apiculata</i>	2,8007	0,013	0,107	1429,8	0,50	0,174	0,803
<i>B. cruckshanksii</i>	3,1647	0,01	0,092	1430,6	1,30	0,117	0,919
troncos en descomposición	4,6435	0,0008	0,076	1431,8	2,50	0,064	0,983
Dap medio	9,6957	0,0001	0,052	1434,5	5,20	0,017	1,000
Trepadoras							
Variable	Pseudo-F	P	$R^2 +$	AIC	$\Delta$ AIC	$w_i$	$\sum w_i$
troncos en descomposición	2,7455	0,0193	0,142	1358,8	0,00	0,426	0,426
<i>B. cruckshanksii</i>	2,5572	0,0325	0,128	1359,6	0,80	0,286	0,712
nº de sp de árboles	4,518	0,0014	0,116	1360,2	1,40	0,212	0,924
AB	4,272	0,0013	0,093	1362,8	4,00	0,058	0,982
Dap medio	13,633	0,0001	0,071	1365,1	6,30	0,018	1,000

### 3.6. *Análisis de la co-ocurrencia de helechos epífitos*

El análisis de co-ocurrencia de la comunidad de helechos epífitos, mostró que en general las especies se distribuyen en forma segregada en las cuatro exposiciones de los árboles forófitos, tanto cuando se considera las abundancias relativas (índice de Chao,  $Chao_{obs} < Chao_{est}$ ,  $p < 0,05$ , Tabla 6), como las incidencias de las especies (C-score,  $C-Score_{obs} < C-Score_{est}$ ,  $p < 0,001$ , Tabla 7). Esto permite inferir que las especies tienden a encontrarse en diferentes exposiciones en los árboles dentro del bosque (i.e. baja co-ocurrencia) y que el ensamblaje de la comunidad es conducido por exclusión competitiva por un recurso que es escaso (e.g. el espacio en la superficie de la corteza de los árboles).

El índice de Chao mostró que las exposiciones NE y NO presentan el mayor número de sitios con bajos niveles de traslape de las abundancias relativas de las especies (alta competencia) (Tabla 6), particularmente en algunos fragmentos de tamaño medio a grande ( $\geq 40$ ha,  $Chao_{obs} < 0,2 < Chao_{est}$ ,  $p < 0,01$ ), y también en la exposición NO del fragmento de 5,5ha ( $Chao_{obs} = 0,070 < Chao_{est}$ ;  $p < 0,001$ ). El índice C-Score mostró en general magnitudes bajas pero significativas de segregación entre especies (C-Score  $< 0,2$ ,  $p < 0,05$ ; Tabla 7). A diferencia del índice de Chao, los mayores niveles de competencia ocurren en fragmentos de tamaño medio a pequeño (C-Score entre 0,28 y 0,66), y particularmente en las exposiciones SO y SE (fragmentos de 1ha a 7ha),

En algunos fragmentos el patrón de co-ocurrencia de las especies fue opuesto, tendiendo a co-ocurrir positivamente. Para el índice de Chao, Estos casos se registraron en la exposición NE de los fragmentos de 11ha y 9,4ha, y la exposición SO del fragmento de 86ha ( $Chao_{obs} > Chao_{est}$ ,  $p < 0,001$ ) (Tabla 6). Con el índice C-Score, este patrón opuesto se registró en la exposición SE de los fragmentos de 33ha y 7,4ha, y en la exposición SO para el fragmento de 9,4ha ( $C-Score_{obs} < C-Score_{est}$ ,  $p < 0,001$ ) (Tabla 7). Este último índice también mostró mayor número de relaciones no significativas al compararse con el índice de Chao, por lo que parece tener menor poder para detectar co-ocurrencia de las especies, pues se basa solo en su incidencia.

Tabla 6. Índice de co-ocurrencia de Chao (2008) para la comunidad de helechos película en cuatro exposiciones del tronco (sitios) en el conjunto de árboles en 15 fragmentos de bosque pantanoso y comparación con el modelo nulo IT (Ulrich y Gotelli 2012). La distribución de frecuencia del modelo nulo se construyó con 10.000 simulaciones. Área= área de los fragmentos de bosque en ha, Obs = índice de Chao observado, Est = índice de Chao estimado con el modelo nulo, p = probabilidad de rechazar la hipótesis nula de diferencia entre el índice observado y estimado. na = no aplica el cálculo de los índices por ausencia de especies o presencia de solo una especie . Fuente: Elaboración propia.

Área	Exposición en el tronco de los árboles											
	Noreste			Noroeste			Sureste			Suroeste		
	Obs	Est	p	Obs	Est	p	Obs	Est	p	Obs	Est	p
936	0,099	0,307	<0,001	0,176	0,541	<0,001	0,039	0,250	<0,001	0,187	0,573	<0,001
156	0,157	0,586	<0,001	0,064	0,312	<0,001	0,119	0,594	<0,001	0,106	0,430	<0,001
133	0,116	0,492	<0,001	0,169	0,584	<0,001	0,222	0,562	<0,001	0,171	0,520	<0,001
86	0,205	0,463	<0,001	0,174	0,467	<0,001	0,253	0,585	<0,001	0,220	0,060	<0,001
76	0,027	0,518	<0,001	0,045	0,496	<0,001	0,154	0,693	<0,001	0,179	0,772	<0,001
55	0,201	0,508	<0,001	0,137	0,338	<0,001	0,315	0,362	0,076	0,281	0,552	<0,001
50	0,025	0,263	<0,001	0,054	0,219	<0,001	0,099	0,393	<0,001	0,159	0,411	<0,001
40	0,039	0,636	<0,001	0,213	0,598	<0,001	0,261	0,705	<0,001	0,452	0,778	<0,001
33	0,547	0,588	0,349	0,570	0,737	0,009	0,486	0,629	0,009	0,508	0,491	0,736
11	0,479	0,330	<0,001	na	na	na	0,419	0,550	<0,001	0,185	0,201	0,132
9,4	0,898	0,683	0,0114	0,325	0,525	<0,001	0,340	0,556	<0,001	0,654	0,778	0,1328
7	0,269	0,607	0,022	0,409	0,709	0,002	0,254	0,487	0,002	0,390	0,599	0,020
5,5	0,184	0,475	<0,001	0,070	0,542	<0,001	0,356	0,565	0,018	0,230	0,525	<0,001
3,4	na	na	na	0,144	0,363	0,040	0,009	0,302	<0,001	0,000	0,398	<0,001
1	0,381	0,583	0,213	na	na	na	0,285	0,576	0,083	0,233	0,817	<0,001

Tabla 7. Índice de co-ocurrencia C-Score (Stone y Robert 1990) para la comunidad de helechos película en las cuatro exposiciones del tronco (sitios) en el conjunto de árboles en 15 fragmentos de bosque pantanoso y comparación con el modelo nulo IT (Ulrich y Gotelli 2012) . La distribución de frecuencia del modelo nulo se construyó con 10.000 simulaciones. Área= área de los fragmentos de bosque en ha, Obs = índice de Chao observado, Est = índice de Chao estimado con el modelo nulo, p = probabilidad de rechazar la hipótesis nula de diferencia entre el índice observado y estimado. na = no aplica el cálculo de los índices por ausencia de especies o presencia de solo una especie. En negrita relaciones significativas. Fuente: Elaboración propia.

Área	Exposición en el tronco de los árboles											
	Noreste			Noroeste			Sureste			Suroeste		
	Obs	Est	p	Obs	Est	p	Obs	Est	p	Obs	Est	p
936	0,082	0,014	<b>&lt;0,001</b>	0,054	0,028	<b>0,007</b>	0,059	0,027	<b>&lt;0,001</b>	0,067	0,007	<b>&lt;0,001</b>
156	0,063	0,025	<b>&lt;0,001</b>	0,042	0,026	0,142	0,037	0,021	0,090	0,051	0,020	<b>0,01</b>
133	0,035	0,023	0,286	0,032	0,023	0,318	0,053	0,029	<b>0,077</b>	0,049	0,027	0,650
86	0,052	0,006	<b>&lt;0,001</b>	0,061	0,010	<b>&lt;0,001</b>	0,038	0,019	0,059	0,100	0,007	<b>&lt;0,001</b>
76	0,143	0,013	<b>&lt;0,001</b>	0,119	0,018	<b>&lt;0,001</b>	0,168	0,001	<b>&lt;0,001</b>	0,121	0,009	<b>0,01</b>
55	0,079	0,030	<b>0,009</b>	0,088	0,019	<b>&lt;0,001</b>	0,065	0,026	<b>0,019</b>	0,052	0,035	0,183
50	0,020	0,018	0,750	0,040	0,021	<b>0,012</b>	0,031	0,027	<b>0,014</b>	0,046	0,024	<b>0,011</b>
40	0,111	0,031	<b>&lt;0,001</b>	0,111	0,020	<b>&lt;0,001</b>	0,214	0,003	<b>&lt;0,001</b>	0,300	0,008	<b>&lt;0,001</b>
33	0,281	0,010	<b>0,050</b>	0,018	0,023	0,745	0,029	0,023	0,083	0,013	0,035	0,132
11	0,000	0,000	0,927	na	na	na	0,000	0,004	0,761	0,000	0,000	0,882
9.4	0,000	0,000	1,000	0,133	0,016	<b>0,022</b>	0,082	0,205	<b>0,014</b>	0,250	0,000	<b>&lt;0,001</b>
7.13	0,233	0,039	<b>0,013</b>	0,333	0,010	<b>&lt;0,001</b>	0,071	0,021	0,150	0,111	0,167	<b>&lt;0,001</b>
5.5	0,600	0,006	<b>&lt;0,001</b>	0,666	0,000	<b>&lt;0,002</b>	0,533	0,000	<b>&lt;0,001</b>	0,600	0,000	<b>&lt;0,001</b>
3.4	na	na	na	0,067	0,001	<b>&lt;0,001</b>	0,666	0,002	<b>&lt;0,001</b>	0,333	0,000	<b>&lt;0,001</b>
1	0,666	0,013	<b>&lt;0,001</b>	na	na	na	0,277	0,078	<b>0,040</b>	0,666	0,000	<b>&lt;0,001</b>

Los resultados del análisis de correlación de Pearson, para la relación entre las seis variables de hábitat en el bosque pantanoso (escala de paisaje) y los índices de co-ocurrencia de Chao y C-score en las cuatro exposiciones del tronco de los árboles, mostraron que el patrón de co-ocurrencia revelado por el índice de Chao no está influenciado significativamente por el tamaño de los fragmentos o por la variabilidad de la estructura del hábitat (Tabla 8). Sin embargo, la relación del índice C-Score con la densidad de árboles es positiva ( $r=0,6$ ;  $p<0,05$ ) en las exposiciones NE y SO, infiriéndose competencia. Por otra parte, la relación entre la co-ocurrencia y la riqueza de helechos película es negativa ( $r=-0,7$ ;  $p<0,05$ ) en las exposiciones NE, SE y SO (Tabla 8), infiriéndose ausencia de competencia.

En síntesis, Chao muestra que la presencia de varias especies en un mismo sitio es posible, pero ocurre con abundancias relativas significativamente bajas (áreas marginalmente traslapadas), por lo que se infiere fuerte competencia entre las especies (Tabla 8). Mientras que los hallazgos producidos por C-Score se basan sólo en la presencia de las especies, sin considerar su abundancia.

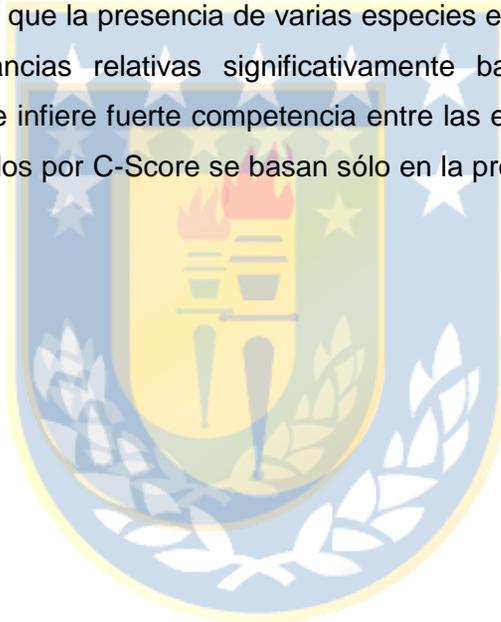


Tabla 8. Correlación lineal de Pearson para la relación entre seis variables de hábitat del bosque pantanoso y los índices de co-ocurrencia de Chao y C-score en cuatro exposiciones del tronco de los árboles. NE= noreste, NO= noroeste, SE =sureste, SO= suroeste. Área = área de los fragmentos de bosque en ha, Dap = diámetro promedio del tronco de los árboles a la altura del pecho, AB= área basal promedio de la muestra (m<sup>2</sup>), Apertura = apertura del dosel en porcentaje (%), N de árboles = número de árboles, sp *Hymenophyllum*= número de especies del género *Hymenophyllum*. En negrita relaciones significativas. Fuente: Elaboración propia.

Variables correlacionadas	Chao		C-Score	
	R	p	r	p
Area vs NE	-0,274	0,343	-0,208	0,476
Area vs NO	-0,109	0,722	-0,226	0,459
Area vs SE	-0,461	0,084	-0,221	0,430
Area vs SO	-0,188	0,503	-0,253	0,363
	r	p	r	p
Dap vs NE	0,116	0,692	-0,177	0,546
Dap vs NO	0,048	0,877	-0,497	0,084
Dap vs SE	-0,187	0,504	0,051	0,857
Dap vs SO	-0,098	0,729	-0,065	0,818
	r	p	r	p
AB vs NE	0,010	0,974	-0,318	0,268
AB vs NO	0,074	0,809	-0,285	0,346
AB vs SE	-0,323	0,240	0,422	0,117
AB vs SO	-0,276	0,319	-0,065	0,817
	r	p	r	p
Apertura VS NE	-0,036	0,902	-0,111	0,706
Apertura VS NO	0,352	0,238	-0,418	0,155
Apertura VS SE	0,031	0,912	-0,215	0,441
Apertura VS SO	-0,004	0,988	-0,334	0,224
	r	p	r	p
N árboles vs NE	0,002	0,993	0,336	0,241
N árboles vs NO	-0,029	0,926	0,608	<b>0,028</b>
N árboles vs SE	0,105	0,710	0,603	<b>0,017</b>
N árboles vs SO	-0,100	0,724	0,271	0,328
	r	p	r	p
sp <i>Hymenophyllum</i> vs NE	-0,282	0,329	-0,670	<b>0,009</b>
sp <i>Hymenophyllum</i> vs NO	-0,273	0,367	-0,453	0,120
sp <i>Hymenophyllum</i> vs SE	-0,365	0,181	-0,646	<b>0,009</b>
sp <i>Hymenophyllum</i> vs SO	-0,110	0,696	-0,658	<b>0,008</b>

#### 4. Discusión

Los remanentes del bosque pantanoso de la costa de La Araucanía fueron sorprendentemente ricos tanto en epífitas vasculares (16 especies) como en plantas trepadoras (15 especies nativas) (Tabla 1). Estos valores son casi tan altos como los reportados en áreas mucho más extensas de bosques, mejor conservados, de las costas chilenas de más al sur, entre Valdivia y Llanquihue (Smith-Ramírez et al., 2005) y en los Andes argentinos (Ezcurra y Brion, 2005). En este sentido, si se considera que dentro de la región fitogeográfica de los bosque templados podrían habitar unas 26 especies de epífitas vasculares (Rodríguez et al. 2009) y 40 especies de trepadoras (Marticorena et al. 2010), es posible argumentar que el bosque pantanoso costero, puede tener un papel importante en la conservación de estos grupos de plantas, a pesar de su deterioro y su estado de desarrollo actual, como fragmentos de bosque de segundo crecimiento.

Asimismo, varios de los fragmentos de bosque muestreados en el presente estudio (escala local) parecen ser tan ricos en especies como bosques maduros de otros tipos de ecosistemas forestales costeros de Chile, que tienen una estructura más diversa. Esto se puede ver en Jiménez-Castillo et al. (2007), quienes reportaron la presencia de cinco y siete especies de plantas trepadoras en dos sitios, y Pincheira-Ulbrich et al. (2012) que registraron un máximo de siete plantas trepadoras y 12 epífitas (para una revisión, véase Pincheira-Ulbrich 2011). En otros bosques templados de las regiones de Los Ríos y Los Lagos, Godoy et al. (1981) registraron solo siete especies epífitas mientras que, en bosques adultos de la depresión intermedia (en la misma latitud que este estudio), San Martín et al. (2008) y Ramírez et al. (1989) encontraron ocho especies epífitas y 11 trepadoras (para una revisión véase Pincheira-Ulbrich 2011).

La comparación de los niveles de riqueza con los estudios mencionados no es simple y directa, pues los pocos inventarios existentes en bosques templados que incluyen plantas trepadoras y epífitas vasculares han utilizado diferentes protocolos de muestreo y, a menudo, han perseguido distintos objetivos (por ejemplo, Pincheira-Ulbrich 2011). Además, y especialmente, porque los otros estudios no incluyen evaluaciones estadísticas explícitas de la completitud de los inventarios o el efecto del esfuerzo de muestreo, como ha sido fuertemente sugerido en la literatura (Gotelli y Colwell 2001, Jiménez-Valverde y Hortal 2003, Colwell et al. 2012, Rivera-Hunzel et al. 2012). La falta de estandarización en estudios

comparativos parece ser común en otros taxa, posiblemente porque no estaban las herramientas estadísticas disponibles o el objetivo de estudio no era realizar inventarios de especies (e.g. Buddle et al. 2005). Sin embargo, para algunos estudios a escala regional o de paisaje, como la relación especie-área, el anidamiento de la composición de especies, los análisis de redes o los programas de monitoreo, es fundamental tener cierta noción de la completitud de los inventarios (Hortal et al. 2007, Domínguez et al. 2012, Rivera-Hunziel et al. 2012).

El protocolo de muestreo basado en transectos y la intensidad del muestreo (904 árboles) de este estudio permitieron la detección de especies que no se habían registrado previamente en estos bosques. Los ejemplos incluyen los helechos película *Hymenophyllum cuneatum* Kunze y *Hymenophyllum secundum*, y las plantas trepadoras *Griselinia racemosa* (Phil.) Taub. y *Hydrangea serratifolia*. Las cuales se suman al inventario anterior llevado a cabo en la misma área de estudio (Hauenstein et al. 2014), donde se identificaron 14 especies de epífitas y nueve especies de plantas trepadoras utilizando la metodología de Braun-Blanquet. El protocolo de muestreo utilizado aquí es un método no aleatorio, lo que implica que los resultados de una muestra pueden no ser tan representativos de los parámetros de la población como un protocolo aleatorizado. Sin embargo, la ventaja del muestreo subjetivo es que permite el uso del conocimiento científico previo del sitio de estudio, y ha demostrado ser más eficiente en la identificación de especies raras (facilita la búsqueda de especies en el campo) (Dieckman et al. 2007, Croft y Crow-Fraser 2007). Por lo tanto, el protocolo de muestreo usado aquí parece adecuado, considerando que la decisión sobre el tipo de muestreo dependerá del propósito del estudio (Kenkel et al. 1989, Diekmann et al. 2007).

Las curvas de rarefacción (en los 30 sitios) extrapoladas para una muestra de 75 árboles por fragmento de bosque (sitio) mostró que la variabilidad de la riqueza estimada en todos los sitios puede ser reducida a dos grupos: “sitios ricos” y “pobres” en especies. Esto ocurre porque en aproximadamente la mitad de los fragmentos esta curva no se estabiliza mostrando una amplia varianza, y en consecuencia se requeriría un mayor esfuerzo de muestreo para que localmente se logre una asintótica “estadística” de la riqueza especies epífitas y trepadoras. Al respecto, se plantea que sería muy difícil encontrar más especies en los fragmentos pequeños de bosque (<1ha) donde no se logra esta asíntota, pues existen limitaciones de disponibilidad de sustrato (árboles), y porque en campo se inspeccionaron prácticamente todos los árboles y simplemente no se observaron más especies. En el otro extremo de tamaño, si se considera la riqueza local y los datos biológicos aportado en otras

investigaciones (i.e. Pincheira-Ulbrich 2011), los grandes fragmentos que no logran la asíntota (e.g. 936, 156 y 133ha) podrían albergar sólo algunas especies raras, pues ya han alcanzado el máximo de riqueza de especies a escala regional (Smith-Ramírez et al. 2005). Posiblemente se necesite prestar mayor atención en la proporción de especies raras de los sitios de tamaño medio a grandes (entre 3 y 42 ha en el caso de epífitas y entre 1 y 55 ha para trepadoras), pues en presencia de especies raras se requiere un esfuerzo de captura mayor para que la curva llegue a una asíntota (Thompson y Whitters 2003).

A pesar de las potenciales limitaciones del muestreo, el índice de Chao 1, utilizado para evaluar las especies no detectadas, resultó en una riqueza más ajustada y con intervalos de confianza más estrechos que la estimación efectuada por rarefacción. La ventaja de este estimador es que cuando se ha efectuado un muestreo representativo de la comunidad en estudio (e.g. utilizando el juicio científico del investigador, Wallington y Moore 2005) y se dispone de datos de abundancia, el efecto del submuestreo, de los gradientes ambientales y de la autocorrelación espacial parecen no tener consecuencias en este estimador no paramétrico (O'Hara 2005, Hortal et al. 2006, Colwell 2013). Si bien Chao 1 fue derivado como un límite inferior de la riqueza de especies (Chao 1984, Colwell 2012), en opinión de Chao y Shen (2006), sobre la base de los trabajos de Shen et al. (2003) y Chao et al. (2006), se justificaría el uso de Chao 1 como un estimador de la riqueza total de especies para muchos conjuntos de datos biológicos, y no sólo como el límite inferior de la riqueza de especies. En consecuencia, la evaluación del esfuerzo de muestreo del inventario de epífitas vasculares y plantas trepadoras, se considera representativa de la riqueza de especies en todos los fragmentos de bosque, donde se logró un nivel suficiente de completitud.

Sobre la base de inventarios completos, se demostró que una reducción en el tamaño del área de fragmentos de bosque tuvo consecuencias significativas para la pérdida de la riqueza de especies de epífitas vasculares, pero no en plantas trepadoras. En este último ensamble, la distancia al fragmento más grande o el hecho de pertenecer a un vecindario de fragmentos juegan un papel más importante que el tamaño de los fragmentos. Sin embargo, debe notarse que la distancia entre fragmentos para ambos grupos es relevante para mantener la diversidad. La explicación subyacente de estos hallazgos puede atribuirse a la fuerte dependencia de epífitas por los árboles (Bartels y Chen 2012) y los beneficios de la propagación por semillas para las trepadoras (Arroyo-Rodríguez y Toledo-Acevedo 2009, Mohandas et al 2014, Campbell 2015).

En estos bosques templados sudamericanos, las semillas se dispersan esencialmente por las aves (véase Armesto y Rossi, 1989) y pueden germinar con diferentes tasas de éxito tanto en sitios abiertos como bajo dosel (Figueroa 2003), donde la distancia de dispersión por aves desde un árbol, informadas para bosques mediterráneos, podrían estar entre 51m y 110m (Jordano et al. 2007). Por otro lado, las epífitas fueron principalmente helechos película (i.e. Hymenophyllaceae), con cuerpos delicados y esporas dispersadas por el viento, que se desarrollan en la corteza de los árboles y dependen fuertemente de la humedad de los microhábitat para germinar (Muñoz et al. 2003, Woda et al. 2006, San Martín et al. 2008, Parra et al. 2009). La familia Hymenophyllaceae, posee esporas verdes (clorofila), que son presumiblemente más vulnerables a las condiciones climáticas extremas (sequia o frío) y tienen corta vida (48 días en promedio) comparativamente con las esporas sin cloroplasto, que pueden durar meses y años. Sin embargo las esporas verdes pueden vivir lo suficiente para colonizar un amplio rango de distribución (Mehltreter 2010). Así, las trepadoras se encontraron en todos los sitios, mientras que la mayoría de las epífitas tendieron a desaparecer en fragmentos pequeños expuestos a la matriz del paisaje (0,7, ha, 0,12, ha y 0,07 ha), lo que implica que las epífitas se verían más afectadas por los procesos locales (es decir, cambios en la estructura del bosque) que las trepadoras. Por lo tanto, la dispersión en un vecindario de fragmentado parece ser menos importante para determinar la riqueza epífita (véase Pereira y Cavalcanti 2007, Larrea y Werner 2010).

El efecto del área (hipótesis del área *per se*) sobre las epífitas vasculares, se ajustó al patrón tradicionalmente observado para diferentes grupos de plantas vasculares (e.g. Cagnolo et al. 2006, Echeverría et al. 2007, Pincheira-Ulbrich et al. 2009). Esto reafirma un gran volumen de evidencia que sostiene que la fragmentación y pérdida de hábitat son las causas más importantes de la pérdida de biodiversidad en el mundo (Tilman et al. 1994, Fahrig 2003, Haddad et al. 2015). Sin embargo, en el caso de las trepadoras el efecto del área no fue significativo. Estos hallazgos son particularmente relevantes, pues aquí se han usado inventarios cuya completitud se ha evaluado previamente y se ha controlado el espacio para evitar resultados espurios, tal como lo sugiere la literatura (Hortal et al. 2007, Domínguez et al. 2012, Rivera-Huntiel et al. 2012).

La reducción del área, además de las consecuencias en el número de epífitas, también tuvo un efecto significativo en el patrón de anidamiento de ambos ensamblajes. Este resultado es esperable, pues el patrón de anidamiento parece ser común en paisajes fragmentados, tales como islas, cimas de montaña y parches de bosque (e.g. Wright et al. 1998, Honnay et al.

1999, Bruun y Moen 2003). El anidamiento también se constató cuando se ordenó la matriz por distancia al fragmento de mayor tamaño, aunque el efecto fue menor que al producido por el área del fragmento. Cuando se evaluó la contribución al anidamiento de filas y columnas (tanto para el área como aislamiento), el anidamiento en todos los casos fue mayor en epífitas que en trepadoras, y particularmente el efecto del área fue notablemente mayor en epífitas. Estos hallazgos muestran que existe un mayor recambio de especies de trepadoras que de epífitas en el paisaje (diversidad beta) (e.g. Burnham 2004), donde los procesos de colonización local serían los mecanismos predominantes para el primer grupo de plantas, mientras que la extinción selectiva parece estar conduciendo el ensamblaje de epífitas (véase Patterson y Atmar 1986, Ulrich et al 2009, Ulrich 2012). Diferentes ensamblajes pueden responder diferencialmente al tamaño y calidad del fragmento lo cual se asocia a distintas tasas de extinción y colonización de acuerdo con la particular historia de vida de las especies (Ewers y Didham 2005, Cagnolo et al. 2009, Collins et al 2009, Prevedello y Vieira 2010, Miller et al. 2011), como se evidencia en este estudio.

Esto indica que la estructuración de los ensamblajes en el paisaje estaría influenciada por una dinámica de tipo fuente-sumidero, que sería más determinante en epífitas. De este modo, los pequeños fragmentos de bosque constituirían ambientes marginales que se mantendrían por la llegada de propágulos (hábitat sumideros) desde fragmentos grandes mejor conservados (hábitat fuente) (e.g. Leibold et al. 2004). De acuerdo con esto, el hallazgo de un mayor número de especies idiosincráticas en el ensamblaje de trepadoras (e.g. *Cissus striata* y *Ercilla* spp) es consistente con la hipótesis de colonización selectiva que determina un mayor recambio de estas especies (e.g. Patterson 1990). Así, el anidamiento de las trepadoras se organiza en una secuencia menos ordenada, mientras que las epífitas tienden a mostrar a un patrón más definido en el paisaje como respuesta al efecto del área y distancia al fragmento de mayor tamaño — la fuente hipotética de colonización — (véase Lomolino 1996, Atmar y Patterson 1993, Ulrich et al 2009). Sin embargo, en ambos ensamblajes la contribución de las filas al anidamiento fue mayor que el de columnas, indicando que la co-ocurrencia de los conjuntos locales de especies se asociaría primero a requerimientos ecológicos similares entre especies, y luego a los gradientes ambientales que podrían variar con el tamaño de los fragmentos.

Cuando se consideró la abundancia promedio de las especies por árbol, el anidamiento fue notablemente menor, lo que sugiere que cuando incrementa el tamaño de los fragmentos o

disminuye el aislamiento (la distancia al fragmento de mayor tamaño), la abundancia promedio de epífitas y plantas trepadoras tiende a disminuir. Si bien esta tendencia no está claramente definida (pues el anidamiento no es completo), sugiere que en la medida que los fragmentos reducen su tamaño sostendrían gradualmente menos especies, pero serían más abundantes que hacia fragmentos grandes o más distantes. Este patrón es más fuerte en filas que en columnas, lo que indica que la abundancia de las especies en el paisaje se relacionaría con la biología propia de las especies más que con las características del sitio, donde la abundancia de las trepadoras sería menos afectada por el área o aislamiento (véase Pincheira-Ulbrich 2011, Bartels y Chen 2012, Campbell et al. 2015, Wagner et al. 2015). En el caso de las trepadoras la tendencia en el incremento de la abundancia con la disminución del tamaño de los fragmentos, puede ser atribuido al efecto de borde. En el caso de las epífitas, el escaso número de estas especies en fragmentos pequeños podría estar determinado por una mayor proporción relativa de árboles disponibles, lo que parece aumentar la abundancia de las especies en estos árboles.

Si bien a escala de paisaje la dinámica de colonización y extinción parece tener un rol importante en la estructuración de ambos ensamblajes en el paisaje, dentro de los fragmentos de bosque (a escala de hábitat) la ocupación del sustrato está influida (14% de la varianza) por efecto de ciertos elementos de la estructura del bosque, como la diversidad de algunas especies de árboles (e.g. *B. crukshanksii*) o la presencia de troncos en descomposición. Como es posible observar, la varianza no explicada por el modelo representa una proporción importante (86%), lo que se atribuye a variables no incluidas en el ajuste, como las propiedades químicas del suelo en el microhábitat (Reyes et al. 2010, Powers 2015), humedad relativa (e.g. Saldaña et al. 2014) o cambios en otras variables estructurales como la presencia de sotobosque y la posible competencia con la regeneración de árboles (e.g. Toledo-Aceves 2015). En general, es posible afirmar que, con la evidencia disponible, las epífitas parecen mostrar mayor dependencia por la especies de árboles, mientras que las trepadoras parecen estar más influenciadas por la presencia de restos de árboles y la ocupación del sitio (Dap medio, AB). En bosques templados sudamericanos, se ha argumentado que la estructura del hábitat parece ser un factor que influye notoriamente en los cambios de diversidad de epífitas (Woda et al. 2006, Saldaña et al. 2014), en cambio, esto no parece ser tan fuerte en este estudio. Actualmente, el efecto de algunos de los componentes de la estructura, como el diámetro de los árboles (i.e. Muñoz et al. 2003, Carrasco-Urra y Gianoli 2009) o la identidad taxonómica de las especies forófitas (Muñoz et

al. 2003, Parra et al. 2009 y Saldaña et al 2014) aún no han sido completamente resueltos (i.e. Wagner et al. 2015).

Por otro lado, el rol de la competencia como estructurador de la comunidad ha recibido menor atención. Los escasos trabajos muestran que en un bosque primario de coníferas en Canadá estudiado por Burns (2008), no se encontró evidencia de competencia o anidamiento entre las especies, atribuyendo estos hallazgos a un patrón aleatorio. Similarmente, Burns y Zotz (2010) utilizando datos de abundancia de epífitas en un bosque tropical lluvioso de Panamá concluyen que la distribución de especies es agregada, y que posiblemente este patrón responde a limitaciones de dispersión. El mismo estudio, analizó la red forófito-epífita, encontrando evidencia de co-ocurrencia negativa, aunque en la mayoría de los casos la comunidad epífita se distribuyó aleatoriamente. Sin embargo, en este estudio la evidencia plantea que la competencia interespecífica entre helechos película a escala de microhábitat parece tener un rol fundamental en la estructuración de la comunidad tal como se constató en la mayoría de los fragmentos de bosque. De este modo, la coexistencia de las especies, cuando se asumen parches homogéneos de bosque, sería el resultado del balance entre competencia a escala local y la dinámica de colonización-extinción a escala de paisaje (Tilman 1994, Leibold et al. 2004).

Con todo, es necesario reconocer que la metacomunidad puede estar influenciada por procesos que ocurren en tres escalas: la microescala donde se puede mantener un pequeño grupo de individuos de una o más especies, la escala de parche donde las variaciones ambientales y las interacciones biológicas se tornan relevantes, y la escala de paisaje donde la dispersión tiene un rol fundamental en la conexión de la metacomunidad (Leibold et al. 2004). Aquí, el tamaño del fragmento es posiblemente la variable más importante para la conservación de estos ensambles puesto que fragmentos grandes mantienen mayor número de especies y menores tasas de extinción (Clutler 1994, Echeverría et al 2007, Ulrich et al 2009). En el otro extremo, la metacomunidad puede verse afectada por extinciones locales cuando la tasa de extinción es mayor a la tasa de migración desde otros parches, o cuando se detiene la dinámica fuente-sumidero metacomunitaria.

Cerca del umbral de la extinción la mayoría de los fragmentos serán pequeños y casi inevitablemente contendrán relativamente pequeñas poblaciones de la mayoría de las especies (Zotz y Bader 2009, Larrea y Werner 2010, Campbell 2015, Haddad et al. 2015, Pincheira-Ulbrich et al. 2016). Los mecanismos subyacentes que conducen a este umbral se

pueden atribuir a (Shaffer, 1981): la estocasticidad demográfica (e.g. éxito reproductivo), la estocasticidad ambiental (e.g. presencia de troncos en descomposición), las catástrofes naturales (e.g. incendios) y la reducción de la diversidad genética (e.g. cambios en las frecuencias alélicas). De este modo, la matriz antropogénica y el proceso de fragmentación imponen restricciones más fuertes a la dispersión y establecimiento de las epífitas (Larrea y Werner 2010), aumentando la probabilidad de extinción local, mientras que las trepadoras serían menos afectadas por la antropización y reducción del hábitat (e.g. Arroyo-Rodríguez y Toledo-Acevedo 2009, Mohandas et al. 2014, Campbell 2015).



## 5. Conclusiones

El estudio aquí presentando, representa una contribución al conocimiento de la ecología de epífitas vasculares y plantas trepadoras, que considera por primera vez una perspectiva a escala de paisaje como base para avanzar en el esclarecimiento del ensamblaje comunitario de ambos grupos de plantas en los bosques templados de Sudamérica. La evaluación de la relación especie-área y del anidamiento de la composición de especies en el bosque pantanoso de la costa de La Araucanía, efectuada sobre la base de inventarios completos, mostró que la reducción del área de los fragmentos de bosque tiene profundas consecuencias en la reducción del número de especies de epífitas, mientras que en trepadoras este efecto no fue significativo. El control del espacio geográfico en esta evaluación permitió determinar que la riqueza de trepadoras de un fragmento de bosque depende fuertemente de la cercanía a otros fragmentos (el vecindario) mientras que en epífitas el efecto del vecindario fue menor. Se constató además un patrón general de anidamiento de la matriz para ambos ensambles de plantas, tanto por tamaño de fragmento como por distancia al fragmento de mayor tamaño, en ambos casos el anidamiento fue mayor en epífitas. En consecuencia, los procesos de colonización local serían los mecanismos predominantes para la configuración espacial del ensamble de trepadoras, mientras que la extinción selectiva podría caracterizar la metacomunidad de epífitas lo cual puede atribuirse a una dinámica fuente-sumidero metacomunitaria. En esta dinámica, comunidades locales de hábitats marginales (e.g. en fragmentos de hábitats pequeños - sumidero) pueden persistir mediante inmigración desde fuentes cercanas más productivas y/o consideradas como hábitats óptimos (e.g. fragmentos grandes - fuente). A escala de hábitat, dentro de los fragmentos de bosque, la estructura de los ensambles está influida por efecto de ciertos elementos de la estructura del bosque, donde las epífitas parecen mostrar mayor dependencia por las especies de árboles (*T. stipularis*, *A. luma*, *L. chequen*, *L. apiculata* y *B. cruckshanksii*), mientras que las trepadoras parecen estar más influenciadas por la presencia de restos de árboles y la ocupación del sitio (Dap medio, AB). En el caso de las epífitas, se constató la co-ocurrencia negativa entre las especies de helechos película, lo cual puede ser usado como evidencia indirecta de competencia interespecífica por el espacio (microhábitat del árbol), proceso que parece tener un rol fundamental en la estructuración de la comunidad. De este modo, la coexistencia de las especies, cuando se asumen parches homogéneos de bosque, sería el resultado del balance entre competencia a escala local y la dinámica de colonización-extinción a escala de paisaje.

## 6. Referencias

1. Almeida-Neto, Mario; Ulrich, Werner. 2011. A straightforward computational approach for measuring nestedness using quantitative matrices. *Environmental Modelling y Software* 26: 173-178.
2. Almeida-Neto, Mario; Guimarães, Paulo R.; Guimarães, Jr. Paulo; Loyola, Rafael D., Ulrich, Werner. 2008. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: Reconciling concept and measurement. *Oikos* 117: 1227-1239.
3. Anderson, Marti J.; Gorley, Ray N.; Clarke, K. Robert. 2008. PERMANOVA+ for PRIMER: Guide to software and statistics methods. Massey University-EPrimer Ltda. Plymouth: UK.
4. Arévalo, Rafael; Betancur, Julio. 2004. Diversidad de epífitas vasculares en cuatro bosques del sector sur oriental de la serranía de Chiribiquete, Guayana, Colombia. *Caldasia* 26: 359-380.
5. Armesto, J. J.; Rozzi, R. 1989. Seed dispersal syndromes in the rain forest of Chiloé: evidence for the importance of biotic dispersal in a temperate rain forest. *Journal of Biogeography* 16: 2019-226.
6. Arroyo, Mary T. K.; Cavieres, Lohengrin; Peñaloza, Alejandro; Riveros, Magaly; Faggi, Ana María. 1996. Relaciones fitogeográficas y patrones regionales de riqueza de especies en la flora del bosque lluvioso templado de Sudamérica. En: Armesto, Juan J., Villagrán, Carolina; Arroyo, Mary Kalin (Eds.), *Ecología de los bosques nativos de Chile*, pp. 71-99. Editorial Universitaria: Chile.
7. Arroyo-Rodríguez, Víctor; Toledo-Acevedo, Tarín. 2009. Impact of landscape spatial pattern on liana communities in tropical rainforests at Los Tuxtlas, Mexico. *Applied Vegetation Science* 12: 340-349.
8. Atmar, Wirt; Patterson, Bruce D. 1993. The measure of order and disorder in the distribution of species in fragmented habitat. *Oecologia* 96: 373-382.
9. Baars, Remco; Kelly, Dave; Sparrow, S. D. 1998. Liane distribution within native forest remnants in two regions of the south island, New Zealand. *New Zealand Journal of Ecology* 22: 71-85.
10. Bartel, Samuel F; Chen, Han Y. H. 2012. Mechanisms regulating epiphytic plant diversity. *Critical Reviews in Plant Sciences* 31:391-400.
11. Barthlott, Wilhelm; Schimth-Neuerburg, Viviane; Nieder, Jürgen; Engwald, Stefan. 2001. Diversity and abundance of vascular epiphytes: a comparison of secondary

- vegetation and primary montane rain forest in the Venezuelan Andes. *Plant Ecology* 152:145-156.
12. Bengoa, José. 1990. Historia social de la agricultura chilena. Tomo II. Haciendas y Campesinos. Ediciones Sur: Chile.
  13. Bengoa, José. 1991. Historia del Pueblo Mapuche (siglos XIX y XX). Ediciones Sur: Chile.
  14. Benzing, David H. 1990. Vascular epiphytes. Cambridge University Press: United Kingdoms.
  15. Boeklen, William J. 1986. Effects of habitat heterogeneity on species-area relationship of forest birds. *Journal of Biogeography* 13:59-68
  16. Brower, James; Zar, Jerrold; Von, Ende Carl. 1990. Field and laboratory methods for general ecology. Dubuque: Brown Company Publishers.
  17. Bruun, Hans Henrik; Moen, Jon. 2003. Nested communities of alpine plants on isolated mountains: relative importance of colonization and extinction. *Journal of Biogeography* 30: 227-303.
  18. Buddle, Christopher M.; Beguin, Julien; Bolduc, Elise; Mercado, Alida; Sackett, Tara E.; Selby, R.; Duncan, Varady-Szabo, Hirondelle; Zeran, Rebecca, M. 2005. The importance and use of taxon sampling curves for comparative biodiversity research with forest arthropod assemblages. *The Canadian Entomologist* 137:120-127.
  19. Burnham, Kenneth P.; Anderson, David R. 2001. Kullback-Leibler information as a basis for strong inference in ecological studies. *Wildlife Research* 28: 111-119.
  20. Burnham, Robyn J. 2004. Alpha and beta diversity of Lianas in Yasuní, Ecuador. *Forest Ecology and Management* 190: 43-55.
  21. Burns, K. C.; Zotz, G. 2010. A hierarchical framework for investigating epiphyte assemblages: networks, meta-communities, and scale. *Ecology* 91(2): 377-385
  22. Burns K.C. 2008. Network properties of an epiphyte metacommunity. *Botany* 86: 1252-1259
  23. Bustamante, Ramiro O.; Castor, Carmen. 1998. The decline of an endangered temperate ecosystem: the ruil (*Nothofagus alessandrii*) forest in central Chile. *Biodiversity and Conservation* 7:1607-1626.
  24. Cadotte, Marc W.; Murray, Brad R.; Lovett-Doust, Jon. 2006. Ecological patterns and biological invasions: using regional species inventories in macroecology. *Biological Invasions* 8: 809-821.

25. Cagnolo, Luciano; Cabido, Marcelo; Valladares, Graciela. 2006. Plant species richness in the Chaco Serrano Woodland from central Argentina: Ecological traits and habitat fragmentation effects. *Biological Conservation* 132: 510-519.
26. Cagnolo, Luciano; Valladares, Graciela; Salvo, Adriana; Cabido, Marcelo; Zak, Marcelo. 2009. Habitat fragmentation and species loss across three interacting trophic levels: effects of life-history and food-web traits. *Conservation Biology* 23:1167-1175.
27. Campbell, Manson; Laurence, William F.; Magrath, Ainhoa. 2015. Ecological effects of lianas in fragmented forests. In: Schnitzer, Stefan A.; Bongers, Frans; Burnham, Robyn J.; Putz, Francis E. (Eds.), *Ecology of Lianas*. John Wiley & Sons, pp. 443-450.
28. Carignan, Vincent; Villard, Marc-André. 2002. Selecting indicator species to monitor ecological integrity: a review. *Environmental Monitoring and Assessment* 78: 45-61.
29. Carrasco-Urra, Fernando; Ernesto, Gianoli. 2009. Abundance of climbing plants in a southern temperate rain forest: host tree characteristics or light availability. *Journal of Vegetation Science* 20: 1155-1162.
30. Chao, Anne; Jost, Lou; Chiang S. C.; Jiang, Y. H.; Chazdon, Robin L. 2008. A two stage probabilistic approach to multiple-community similarity indices. *Biometrics* 64: 1178-1186.
31. Chao, Anne; Shen, Tsung-Jen; Hwang, Wen-Han. 2006. Application of Laplace's boundary-mode approximations to estimate species and shared species richness. *Australian y New Zealand Journal of Statistics* 48(2): 117-128.
32. Chao, Anne; Shen, Tsung-Jen. 2006. Species Prediction and Diversity Estimation (SPADE) [Software and User's Guide]. Disponible en: [http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/wp-content/uploads/software/SPADE\\_UserGuide.pdf](http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/wp-content/uploads/software/SPADE_UserGuide.pdf)
33. Chao, Anne. 1984. Non-parametric estimation of the number of classes in a population. *Scandinavian Journal of Statistics* 11:265-70.
34. Chao, Anne. 1987. Estimating the population size for capture-recapture data with unequal catchability. *Biometrics* 43:783-91.
35. Chiarucci, Alessandro; Palmer, M. W. 2005. The inventory and estimation of plant species richness. Encyclopedia of Life Support Systems (EOLSS). Developed under the Auspices of the UNESCO. Oxford: EOLSS Publishers.
36. Clarke, K; Robert, Gorley R. N. 2006. PRIMER v6: User manual/tutorial, PRIMER-E, Plymouth: UK.
37. Collins, Cathy DM.; Holt, Robert. D; Foster, Bryan L. 2009. Patch size effects on plant species decline in an experimentally fragmented landscape. *Ecology* 90: 2577-2588.

38. Colwell, Robert K.; Chao, Anne; Gotelli, Nicholas, J.; Lin, S.Y.; Mao, Chang Xuan; Chazdon, Robin L.; Longino, John T. 2012. Models and estimators linking individual-based and sample-based rarefaction, extrapolation and comparison of assemblages. *Journal of Plant Ecology* 5(1): 3-21.
39. Colwell, Robert K.; Coddington, Jonathan .A. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of The Royal Society B: Biological Sciences* 345:101-18.
40. Colwell, Robert K. 2013. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 9. User's Guide and application. Disponible en: <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates/>
41. Connor, Edward F.; Mccoy, Earl D. 1979. The Statistics and biology of the species-area relationship. *American Naturalist* 113: 791-833
42. Connor, Edward F.; Simberloff, Daniel. 1979. The assembly of species communities: chance or competition? *Ecology* 60: 1132-1140
43. Croft, Melanie V.; Chow-Fraser, Patricia. 2009. Non-random sampling and its role in habitat conservation: a comparison of three wetland macrophyte sampling protocols. *Biodiversity and Conservation* 18 (9), 2283–2307.
44. Cutler, Alan H. 1994. Nested biotas and biological conservation: metrics, mechanisms, and meaning of nestedness. *Landscape and Urban Planning* 28: 73-82.
45. Dewalt, Saara J.; Schnitzer, Stefan A.; Denslow, Julie .S. 2000. Density and diversity of lianas along a chronosequence in a central Panamanian lowland forest. *J. Trop. Ecol.* 16: 1-19.
46. Diamond, Jared M. 1975. Assembly of Species Communities. In: Cody, Martin, Diamond, Jared (Eds.). *Ecology and Evolution of Communities*. Belknap Press, pp. 342-444.
47. Dieckman, Martin; Kühne, Anke; Isermann, Maike. 2007. Random vs non-random sampling: effects on patterns of species abundance, species richness and vegetation-environment relationships. *Folia Geobotanica* 42: 179–190.
48. Diem, Jose; Lichtenstein, Juana S. 1959. Las Himenofiláceas del área argentino-chilena del sud. *Darwiniana* 11: 611–760.
49. Domínguez, F; Rebelo, A; Bitmann, R. 2012. How plant inventories improve future monitoring. *Biodiversity Conservation* 21:1937–1951.
50. Donoso-Zegers, Claudio. 1993. Bosques templados de Chile y Argentina. Tercera edición. Editorial Universitaria: Chile.

51. Dormann, Carsten F.; McPherson, Jana M.; Araújo, Miguel B.; Bivand, Roger; Bolliger, Janine; Carl, Gudrun; Davies, Richard G.; Hirzel, Alexandre; Jetz, Walter; Kissling, W. Daniel; Kühn, Inggolf; Ohlemüller, Ralf; Peres-Neto, Pedro; Reineking, Björn; Schröder, Boris; Schurr, Frank M.; Wilson, Robert. 2007. Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: a review. *Ecography* 30: 609-628.
52. Durigon, Jaqueline; Miotto, Silvia T.S.; Gianoli, Ernesto. 2014. Distribution and traits of climbing plants in subtropical and temperate South America. *Journal of Vegetation Science* 25: 1484-1492.
53. Dupont, William .D; Plummer, Walton .D Jr. 1990. Power and sample size calculations: A review and computer program. *Controlled Clinical Trials* 11: 116-128. Disponible en: <http://biostat.mc.vanderbilt.edu/wiki/Main/PowerSampleSize>
54. Echeverría, Cristian; Newton, Adrian C.; Lara, Antonio; Rey Benayas, José María, Coomes, David .A. 2007. Impacts of forest fragmentation on species composition and forest structure in the temperate landscape of southern Chile. *Global Ecology and Biogeography* 16: 426-439
55. Echeverría, Cristian; Coomes, David; Salas, Javir; Rey Benayas, José María; Lara, Antonio; Newton, Adrian. 2006. Rapid fragmentation and deforestation of Chilean temperate forests. *Biological Conservation* 130: 481-494.
56. Ewers, Robert M.; Didham, Raphael K. 2005. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Review* 81:117.
57. Ezcurra, Cecilia; Brion, Cecilia. 2005. Plantas del Nahuel Huapi. Catálogo de flora vascular del Parque Nacional Nahuel Huapi, Argentina. Universidad Nacional del Comahue: Argentina.
58. Fahrig, Lenore. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 34: 487-515.
59. Figueroa, Javier A. 2003. Seed germination in temperate rain forest species of southern Chile: chilling and gap dependency germination. *Plant Ecology* 166: 227-240.
60. Flores-Palacios, Alejandro; García-Franco, José G. 2008. Habitat isolation changes the beta diversity of the vascular epiphyte community in lower montane forest, Veracruz, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 17: 191-207.
61. Flores-Palacios A.; García-Franco, J. G. 2001. Sampling methods for vascular epiphytes: their effectiveness in recording species richness and frequency. *Selvyana* 22(2): 181–191.

62. Funk, Victoria A. 2006. Floras: a model for biodiversity studies or a thing of the past?. *Taxon* 55(3): 581–588.
63. Gascon, Claude; Williamson, G. Bruce; Fonseca, Gustavo A. D. 2000. Receding forest edges and vanishing reserves. *Science* 288: 1356-1358.
64. Gentry A. H. 1991. The distribution and evolution of climbing plants. In: Putz F. E., Mooney H. A. (Eds). *The Biology of Vines*. Cambridge Univ. Press: UK. pp. 3–49.
65. Gentry, Alwyn H.; Dodson, Calaway. 1987. Contribution of non-trees to species richness of a tropical rain forest. *Biotropica* 19:149–156.
66. Gianoli, Ernesto; Saldaña, Alfredo O. 2013. Phenotypic selection on leaf functional traits of two congeneric species in a temperate rainforest is consistent with their shade tolerance. *Oecologia* 173(1): 13-21.
67. Gianoli, Ernesto, Saldaña Alfredo; Jiménez-Castillo, Mylthon; Valladares, Fernando. 2010. Distribution and abundance of vines along the light gradient in a southern temperate rain forest. *Journal of Vegetation Science* 21: 66-73.
68. Gianoli, Ernesto. 2015. Evolutionary implications of the climbing habit in plants. In: Schnitzer, Stefan A.; Bongers, Frans; Burnham, Robyn J.; Putz, Francis E. (Eds.). *Ecology of Lianas*. John Wiley & Sons, pp. 239-259.
69. Gissi, Nicolás. 2004. Segregación espacial mapuche en la ciudad: ¿Negación o revitalización identitaria. *Revista de Urbanismo*, N°9, Departamento de Urbanismo, Universidad de Chile. Santiago de Chile. Disponible en: [http://web.uchile.cl/vignette/revistaurbanismo/CDA/urb\\_complex/0,1311,SCID%253D6418%2526ISID%253D315%2526IDG%253D2%2526ACT%253D0%2526PRT%253D6416,00.html](http://web.uchile.cl/vignette/revistaurbanismo/CDA/urb_complex/0,1311,SCID%253D6418%2526ISID%253D315%2526IDG%253D2%2526ACT%253D0%2526PRT%253D6416,00.html)
70. Godoy, Roberto; Ramírez, Carlos; Figueroa, Heriberto; Hauenstein, Enrique. 1981. Estudios ecosociológicos en pteridofitos de comunidades boscosas valdivianas, Chile. *Bosque* 4:12–24
71. Gotelli, Nicolás J.; Colwell, Robert K. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letter* 4:379–91.
72. Gotelli, Nicolás; Colwell, Robert K. 2011. Estimating species richness. In: Magurran N., McGill B. (Eds.). *Biological biodiversity: Frontiers in Measuring Biodiversity*. Oxford University Press. pp. 39-54.
73. Gotelli, Nicolás; Entsminger, G. 2012. *EcoSim 7.72*. Acquired Intelligence, Inc.
74. Götzenberger, Lars; de Bello, Francesco; Brathen, Kari Anne; Davison, Jonh; Dubuis, Anne; Guisan, Antoine; Leps, Jan; Lindborg, Regina; Moora, Mari; Partel, Meelis;

- Pellissier, Loic; Pottier, Julien; Vittoz, Pascal; Zobel, Kristijan; Zobel, Martín. 2012. Ecological assembly rules in plant communities—approaches, patterns and prospects. *Biological Reviews* 87: 111-127.
75. Haddad, Nick M.; Brudvig, Lars; Clobert, Jean; Gonzalez, Andrew; Holt, Robert D.; Lovejoy, Thomas E.; Sexton, Joseph O.; Austin, Mike; Collins, Cathy D.; Cook, William M.; Damschen, Ellen I.; Ewers, Robert M.; Foster, Bryan L.; Jenkins, Clinton N.; King, Andrew J.; Laurance, William F.; Levey, Douglas J.; Margules, Chris R.; Melbourne, Brett; Nicholls, A. O.; Orrock, John L.; Song, D. Dan-Xia; Townshend, John R. 2015. Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Science Advances* 1:1-9.
76. Hauenstein, Enrique; Peña-Cortés, Fernando; Bertrán, Carlos; Tapia, Jaime; Vargas-Chacoff, Luis; Urrutia, Odette. 2014. Composición florística y evaluación de la degradación del bosque pantanoso costero de temu-pitra en la Región de La Araucanía, Chile. *Gayana Botánica* 71(1): 43-57.
77. Hermoso, Virgilio; Kennard, Mark J.; Linke, Simon. 2013. Data Acquisition for Conservation Assessments: Is the Effort Worth It?. *Plos One* 8(3): e59662.
78. Holyoak, Marcel; Leibold, Mathew A.; Holt, Robert D. 2015. In: Holyoak M, Leibold M, Holt R. (Eds.). *Metacommunities: spatial dynamics and ecological communities*. University of Chicago Press. pp. 491-492.
79. Honnay, Oliver; Hermy, Martin; Coppin, Pol. 1999. Nested plant communities in deciduous forest fragments: species relaxation or nested habitats?. *Oikos* 84(1): 119-129.
80. Hortal, Joaquín; Borges, Paulo; Gaspar, Clara. 2006. Evaluating the performance of species richness estimators: sensitivity to sample grain size. *Journal of Animal Ecology* 75: 274-287
81. Hortal, Joaquín; Lobo, Jorge M.; Jiménez-Valverde, Alberto. 2007. Limitations of biodiversity databases: case study on seed-plant diversity in Tenerife, Canary Islands. *Conservation Biology* 21:853–863.
82. Ibarra-Manriquez, Guillermo; Martínez-Ramos, Miguel. 2002. Landscape variation of liana communities in a Neotropical rain forest. *Plant Ecology* 160: 91-112.
83. IPNI. 2008. The International Plant Names Index. Disponible en: <http://www.ipni.org/>
84. IUCN Standards and Petitions Subcommittee (2010). Guidelines for Using the IUCN Red List Categories and Criteria. Version 8.1. Prepared by the Standards and Petitions Subcommittee in March 2010.

85. Jaña-Prado, Rocio; Celis-Diez, Juan; Gutiérrez, Alvaro G.; Cornelius, Cintia; Armesto, J.J. 2006. Diversidad en bosques fragmentados de Chiloé ¿Son todos los fragmentos iguales? En: Grez, Audrey A.; Simonetti, Javier.; Bustamante, Ramiro O. (Eds.). Biodiversidad en ambientes fragmentados de Chile: patrones y procesos a diferentes escalas. Programa Interdisciplinario de Estudios en Biodiversidad. Editorial Universitaria. pp. 159-189.
86. Jiménez-Castillo, M.; Wiser, S. K.; Lusk, C. H. 2007. Elevation parallels of latitudinal variation in the proportion of lianas in woody floras. *Journal of Biogeography*. 34: 163-168.
87. Jiménez-Valverde, Alberto; Hortal, Joaquín. 2003. Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. *Revista Ibérica de Aracnología* 8: 151-161.
88. Johnson, J.B, Omland; K.S. 2004. Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution* 19(2): 101-108.
89. Jordano, Pedro; García, Coralith; Godoy, Janet; García-Castaño, Juan Luis. 2007. Differential contribution of frugivores to complex seed dispersal patterns. *PNAS* 104(9): 3278-3282
90. Kenkel, N.C; Juhász-Nagy P.; Podani, J. 1989. On sampling procedures in population and community ecology. *Vegetatio* 83: 195-207.
91. Kneitel, Jaime M.; Miller, Thomas .E. 2003. Dispersal rates affect species composition in metacommunities of *Sarracenia purpurea* inquilines. *The American Naturalist* 162(2): 165-171.
92. Kissling, W. Daniel; Carl, Gundrun. 2008. Spatial autocorrelation and the selection of simultaneous autoregressive models. *Global Ecology and Biogeography* 17: 59-71.
93. Köster, Nils; Friedrich, Karoline; Nieder, Jürgen; Barthlott, Wilhelm. 2009. Conservation of epiphyte diversity in an Andean landscape transformed by human land use. *Conservation Biology* 23(4): 911-919.
94. Kreft, Holger; Köster, Nils; Küper, Wolfgang; Nieder, Jürgen; Barthlott, Wilhelm. 2004. Diversity and biogeography of vascular epiphytes in Western Amazonia, Yasuni, Ecuador. *Journal of Biogeography* 31: 1463-1476
95. Lambeck, Robert .J. 1997. Focal species: A Multi-Species umbrellas for nature conservation. *Conservation Biology* 11(4): 849–856.
96. Larrea, M. L; Werner, F. A. 2010. Response of vascular epiphyte diversity to different land-use intensities in a neotropical montane wet forest. *Forest Ecology Management* 260:1950-1955.

97. Larsen, Cristian; Ponce, Monica; Scataglini, Amalia .M. 2014. Revisión de las especies de Hymenophyllum (Hymenophyllaceae) del sur de Argentina y Chile. *Gayana Botanica* 70(2): 274–329.
98. Laurance, Williams F.; Pérez-Salicrup, Diego; Delamonica, Philip .M; Fearnside; Philip, M; D'Angelo, Sammya; Jerzolinski, Aadriano; Pohl, Luciano; Lovejoy, Thomas E. 2001. Rain forest fragmentation and the structure of Amazonian liana communities. *Ecology* 82: 105–116.
99. Laurence, William .F; Albernaz, Ana .K.M; Schroth, Götz; Fearnside, Philip .M; Bergen, Scott; Venticinque, Eduardo .M; Da Costa, Carlos. 2002. Predictors of deforestation in the Brazilian Amazon. *Journal of Biogeography* 29: 737-748.
100. Legendre, Pierre; Fortin, Marie-Josée. 1989. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio* 80: 107-138.
101. Leibold, M. A; Holyoak. M.; Mouquet. N.; Amarasekare P; Chase, J. M; Hoopes, M. F.; Holt, R.D; Shurin, J. B.; Law, R; Tilman, D.; Loreau, M.; Gonzalez, A. 2004. The metacommunity concept: a framework for large scale community ecology?. *Ecology Letters* 7:601-613.
102. Lomolino, Mark V. 1996. Investigating causality of nestedness of insular communities: selective immigration or extinction. *Journal of Biogeography* 23: 699-703.
103. López-Barrera, Fabiola; Armesto, J. J.; William-Linera, Guadalupe; Smith-Ramírez, Cecilia; Manson, Robert H. 2007. Fragmentation and edge effects on plant-animal interactions, ecological processes and biodiversity. In: Newton A. C. (Ed), Biodiversity loss and conservation in fragmented forest landscapes: The forests of montane Mexico and temperate South America. CABI Publishing, pp. 69-101
104. Luebert, Federico; Pliscoff, Patricio. 2006. Sinopsis bioclimática y vegetacional de Chile. Editorial Universitaria: Chile.
105. MacArthur, Robert H.; Wilson, Edward O. 1967. The Theory of Island Biogeography. Princeton: Princeton University Press.
106. Magurran, Anne E.; Handerson, Peter A. 2003. Explaining the excess of rare species in natural species abundance distributions. *Nature* 422(17): 714-716.
107. Malizia, Agustina; Grau, Ricardo .H. 2008. Landscape context and microenvironment influences on liana communities within treefall gaps. *Journal of Vegetation Science* 19: 597-604.
108. Marticorena, Alicia; Alarcón, Diego; Abello, Lucía; Atala, Cristian. 2010. Plantas trepadoras, epífitas y parásitas nativas de Chile: Guía de Campo. Ediciones Corporación Chilena de la Madera: Chile.

109. Marticorena C.; Rodríguez, R. 1995. Flora de Chile. Vol I Pteridophyta-Gymnospermae. Universidad de Concepción: Chile.
110. Martínez-Miranda, Osvaldo. 1985. Plantas trepadoras del bosque chileno. Editorial Alborada: Chile.
111. Martínez-Ramos, Miguel. 2008. Grupos funcionales, en Capital natural de México, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad. En. Capital Natural de México. Conabio: México. pp. 365-412.
112. Mehltreter , Klaus. 2010. Fern conservation. In: Mehltreter, Klaus, Lawrence, R. Walker, Sharpe, Joanne M. (Eds.). Fern ecology. Cambridge University Press. pp 323-359
113. Miller, Timoty J.; Quintana-Ascencio, Pedro; Maliakal-Witt, Satya; Menges, Eric S. 2011. Metacommunity Dynamics Over 16 Years in a Pyrogenic Shrubland. *Conservation Biology*, 26(2): 357-366.
114. Mouquet, N.; Millerm, T. E; Daufresne, T; Kneitel, J. M. 2006. Consequences of varying regional heterogeneity in source-sink metacommunities. *Oikos* 113: 481-488.
115. Mohandass, Dharmalingam; Hughes, Alice C.; Campbell, Manson; Davidar, Priya. 2014. Effects of patch size on liana diversity and distributions in the tropical montane evergreen forests of the Nilgiri Mountains, southern India. *Journal of Tropical Ecology* 30: 579-590.
116. Möller, Patricia; Muñoz-Pedreros, Andrés. 2014. Legal protection assessment of different inland wetlands in Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 87(23): 1–13.
117. Mondragón, Demetria. 2011. Guidelines for collecting demographic data for population dynamics studies on vascular epiphytes. *Journal of the Torrey Botanical Society* 138(3): 327-335.
118. Muñoz, Alejandro; Chacon, Paulina; Perez, Fernanda; Barnert, Elizabeth S.; Armesto, J.J. 2003. Diversity and host tree preferences of vascular epiphytes and vines in a temperate rainforest in southern Chile. *Australian Journal of Botany* 51:381-391.
119. Murcia, Carolia. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 58-62.
120. O'hara, R. B. 2005. Species richness estimators: how many species can dance on the head of a pin?. *Journal of Animal Ecology* 74: 375-386.
121. Parra, Maria J.; Acuña, Karina; Corcuera, Luís. J.; Saldaña, Alfredo. 2009. Vertical distribution of Hymenophyllaceae species among host tree microhábitats in a temperate rain forest in Southern Chile. *Journal of Vegetation Science* 20: 588-595.
122. Patterson, Bruce D. 1990. On the temporal development of nested subset patterns of species composition. *Oikos* 59: 330-342.

123. Patterson, Bruce D.; Atmar, Wirt. 1986. Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos. *Biological Journal of the Linnean Society* 28: 65-82.
124. Peña-Cortés, Fernando; Limpert, Carlos; Andrade, Elias; Hauenstein Enrique; Tapia Jaime; Bertrán, Carlos; Vargas-Chacoff, Luis. 2014. Dinámica geomorfológica de la costa de La Araucanía. *Revista de Geografía Norte Grande* 58: 241-260.
125. Peña-Cortés, Fernando; Gutiérrez, Patricia; Rebolledo, Gonzalo; Escalona, Miguel; Hauenstein Enrique; Bertrán Carlos; Schlatter Roberto; Tapia, Jaime. 2006. Determinación del nivel de antropización de humedales como criterio para la planificación ecológica de la cuenca del lago Budi, IX Región de La Araucanía, Chile. *Revista de Geografía Norte Grande* 36: 75-91.
126. Peña-Cortés, Fernando; Escalona-Ulloa, Miguel; Rebolledo, Gonzalo; Pincheira-Ulbrich, Jimmy; Torres-Álvarez, O. 2009. Efecto del cambio en el uso del suelo en la economía local: Una perspectiva histórica en el borde costero de La Araucanía, Sur de Chile. En U. Confalonieri, M. Mendoza, y L. Fernández (Eds.), Efecto de los cambios globales sobre la salud humana y la seguridad alimentaria. Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo (CYTED). Publicado por RED CYTED 406RT0285. pp. 184-197.
127. Pereira-Alvarenga, Lisi Dámaris; Cavalcanti-Pôrto, Kátia. 2007. Patch size and isolation effects on epiphytic and epiphyllous bryophytes in the fragmented Brazilian Atlantic forest. *Biological Conservation* 134: 415-427.
128. Pincheira-Ulbrich, Jimmy; Rau, Jaime R.; Smith-Ramirez, Cecilia. 2012. Diversidad De plantas trepadoras y epífitas vasculares en un paisaje agroforestal del sur de Chile: una comparación entre fragmentos de bosque nativo. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 47(3-4):411-426.
129. Pincheira-Ulbrich, Jimmy. 2011. Patrones de diversidad de plantas trepadoras y epífitas vasculares en el bosque lluvioso valdiviano de Sudamérica: Una síntesis entre los años 2000 y 2010. *Phyton International Journal of Experimental Botany* 80: 9-18.
130. Pincheira-Ulbrich, Jimmy; Hernández, Cristián E.; Saldaña, Alfredo; Peña-Cortés, Fernando; Aguilera-Benavente, Francisco. 2016. Assessing the completeness of inventories of vascular epiphytes and climbing plants in Chilean swamp forest remnants. *New Zealand Journal of Botany* 54(4): 458-474.
131. Pincheira-Ulbrich, J; Rau, JR., Peña-Cortés, F. 2009. Tamaño y forma de fragmentos de bosque y su relación con la riqueza de especies de árboles y arbustos. *Phyton, International Journal of Experimental Botany* 78: 121-128.

132. Pincheira-Ulbrich, J.; Rau, J. R.; Hauenstein, E. 2008. Diversidad de árboles y arbustos en fragmentos de bosque nativo en el sur de Chile. *Phyton, International Journal of Experimental Botany* 77: 221-227.
133. Powers, Jennifer S. (2015). Reciprocal interactions between lianas and forest soil. In: Schnitzer, Stefan A.; Bongers, Frans; Burnham, Robyn J.; Putz, Francis E., Ecology of Lianas. John Wiley y Sons, pp. 175-202.
134. Putz, Francis .E. 1984. The natural history of lianas on Barro Colorado island, Panama. *Ecology* 17(3): 1713-1724.
135. Prevedello, Jaime Augusto; Vinícius, Marcus Viera. 2010. Does the type of matrix matter? A quantitative review of the evidence. *Biodiversity Conservation* 19: 1205-1223
136. Pulliam, Ronald .H. 1988. Sources, sinks, and population regulation. *American Naturalist* 132: 652-66.
137. Quinn, Gerry P.; Keough, Michael .J. 2002. Experimental Design and Data Analysis for Biologists. Cambridge University Press: UK.
138. Ramírez, Carlos; Ferriere, Fernando; Figueroa, Herberto. 1983. Estudio fitosociológico de los bosques pantanosos templados del sur de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 56(1): 11-26.
139. Ramírez, Carlos; Hauenstein, Enrique; San Martín, José; Contreras, Domingo. 1989. Study of the flora of Rucamanque, Cautin Province, Chile. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 76: 444-453.
140. Rangel, Thiago Fernando L. V. B.; Diniz-Filho, José Alexandre Felizola; Bini Luis Mauricio. 2006. Towards an integrated computational tool for spatial analysis in macroecology and biogeography. *Global Ecology and Biogeography* 15: 321-327.
141. Rangel, Thiago F.; Diniz-Filho, Jose Alexandre; Bini, Luis Mauricio. 2010. SAM: a comprehensive application for Spatial Analysis in Macroecology. *Ecography* 33: 46-50.
142. Rangel, Thiago F.; Diniz-Filho, José Alexandre F.; Diniz-Filho A.; Bini, Luis Mauricio. 2011. SAM Tutorial. <https://ecoevol.ufg.br/sam/>
143. Rau, Jaime; Gantz, Alberto; Montenegro, Leyla; Aparicio, Alexandra; Vargas-Almonacid Patricio; Casanueva, María; Stuardo, José; Crespo, Julio E. 2006. Efectos de la fragmentación del hábitat sobre la biodiversidad de aves terrestres y acuáticas, árboles y micromoluscos terrestres del centro-sur de Chile. En: Grez, Audrey A.; Simonetti, Javier.; Bustamante, Ramiro O. (Eds.). Biodiversidad en ambientes fragmentados de Chile: patrones y procesos a diferentes escalas: Programa Interdisciplinario de Estudios en Biodiversidad, Editorial Universitaria, pp. 143-156.

144. Reyes, Francisco; Zanetti, Silvana; Espinosa, Alejandro; Alvear, Marysol. 2010. Biochemical properties in vascular epiphytes substrate from a temperate forest of Chile. *Revista de la Ciencia del Suelo y Nutrición Vegetal* 10: 126-138.
145. Rivera-Huntiel, A.; Bustamante, R. O.; Marín V. H.; Medel, R. 2012. Effects of sampling completeness on the structure of plant-pollinator networks. *Ecology* 93(7): 1.593-1603
146. Rowe, N. P.; Speck, Thomas. 2015. Stem biomechanics, strength of attachment, and developmental plasticity of vines and lianas. In: Schnitzer, Stefan A.; Bongers, Frans, Burnham, Robyn J.; Putz, Francis E. (Eds.), *Ecology of Lianas*. John Wiley & Sons, pp. 323-341.
147. Rodríguez Ríos, Roberto; Alarcón Abarca, Diego; Espejo Cardemil, Jaime. 2009. Helechos nativos del centro y sur de Chile: Guía de campo. Editorial Corporación Chilena de la Madera: Chile.
148. Saldaña, Alejandro; Parra, Maria .J; Flores-Bavestrello, Alejandra, Corcuera, Luis J.; Bravo A., León. 2014. Effects of forest successional status on microenvironmental conditions, diversity, and distribution of filmy fern species in a temperate rainforest. *Plant Species Biology* 29: 253-262.
149. San Martín, Cristina; Ramírez, Carlos; Figueroa, Heriberto, Ojeda, Nelson. 1991. Estudio sinecológico del bosque de roble-laurel-lingue del centro-sur de Chile. *Bosque* 12: 11-27.
150. San Martín, José; Espinosa, Alejandro; Zanetti, Silvana; Hauenstein, Enrique; Ojeda, Nelson; Arrigada, César. 2008. Composición y estructura de la vegetación epífita vascular en un bosque primario de Olivillo (*Aextoxicom punctatum* R. et P.) en el sur de Chile. *Ecología Austral* 18: 1-11.
151. San Martín, Jose; Troncoso, Alejandro; Ramírez, Carlos. 1988. Estudio fitosociológico de los bosques pantanosos nativos de la Cordillera de la Costa en Chile central. *Bosque* 9(1): 17-33
152. Schnitzer, Stefan A.; Bongers, Frans; Burham, Robyn. 2015. *Ecology of lianas*. John Wiley & Sons: United Kindom.
153. Schnitzer, Stefan A. 2005. A mechanistic explanation for global patterns of liana abundance and distribution. *The American Naturalist* 166: 262-276.
154. Schnitzer, Stefan A.; Bongers, Frans. 2002. The ecology of lianas and their role in forests. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 223-230.
155. Selmi, Slaheddine; Boulonier, Terry; Barbault, Robert. 2002. Richness and Composition of Oasis Bird Communities: Spatial Issues and Species-Area Relationships. *The Auk* 119(2): 533-539.

156. Sfair, Julia Caram; Rochelle Casarin, André Luis, Rezende, Andréia Alves; Van Melis, Juliano, Weiser, Veridiana de Lara; Martins, Fernando Roberto. 2010. Nested liana-tree network in three distinct neotropical vegetation formations Perspect. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 12: 277-281
157. Shaffer, Mark L. 1981. Minimum population sizes for species conservation. *BioScience* 31: 131-134.
158. Shen, TsungJen; Chao Anne; Lin Chih Feng. 2003. Predicting the number of new species in further taxonomic sampling. *Ecology* 84(3):798-804.
159. Smith-Ramírez, Cecilia; Pliscoff, Patricio; Teillier, Sebastián; Barrera, Elizabeth. 2005. Patrones de riqueza y distribución de la flora vascular en la Cordillera de la Costa de Valdivia Osorno, y Llanquihue. En: Smith-Ramírez, Cecilia; Armesto, Juan J.; Valdovinos, Claudio. (Eds.). Historia, biodiversidad y ecología de los bosques costeros de Chile. Editorial Universitaria. p. 253-277.
160. Squeo, Francisco A.; Estades, Cristian; Bahamonde, Nibaldo; Cavieres, Lohengrin A.; Rojas, Gloria; Benoit, Iván; Parada, Esperanza; Fuentes, Alberto; Avilés, Reinaldo; Palma, Antonio; Solís, Rigoberto; Guerrero, Sofía; Montenegro, Gloria; Torres-Mura, Juan C. 2010. Revisión de la clasificación de especies en categorías de amenaza en Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 83: 511–529.
161. Stone, Lewi; Roberts, Alan. 1990. The checkerboard score and species distributions. *Oecologia* 85: 74-79.
162. Swenson, Nathan G.; Enquist, Brian J.; Pither, Jason; Kerkhoff, Andrew J.; Boyle, Brad; Weiser, Michael D.; Elser, James J.; Fagan, William F.; Forero-Montaña, Jimena; Fyllas, Nicolaos; Kraft, Nathan J. B.; Lake, Jeffrey K.; Moles, Angela T.; Patiño, Sandra; Phillips, Oliver L.; Price, Charles A.; Reich, Peter B.; Quesada, Carlos A.; Stegen, James, C.; Valencia, Renato; Wright, Ian J.; Wright, Joseph S.; Andelman, Sandy; Jørgensen, Peter M.; Lacher, Thomas E. Jr; Monteagudo, Abel; Núñez-Vargas, Percy .M; Vasquez-Martínez, Rodolfo; Nolting, Kristen M. 2012. The biogeography and filtering of woody plant functional diversity in North and South America. *Global Ecology and Biogeography* 21:798–808.
163. Taylor, A.; Saldaña, A.; Zotz, G.; Kirby, C.; Díaz, I.; Burns, K. 2016. Composition patterns and network structure of epiphyte-host interactions in Chilean and New Zealand temperate forests. *New Zealand Journal of Botany* 54(2): 204-222
164. The International Plant Names Index (IPNI) 2008. Disponible en: <http://www.ipni.org/>

165. Tripton, Heater C.; Dreitz Victoria J.; Doherty, Paul Jr. 2009. Occupancy of mountain plover and burrowing owl in Colorado. *The Journal of Wildlife Management* 72(4): 1001-1006.
166. Thompson, Graham G.; Whitters, Phillip C. 2003. Effect of species richness and relative abundance on the shape of the species accumulation curve. *Austral Ecology* 28:355-360.
167. Tilman, David; May, Robert M.; Lehman, Clarence; Nowak, Martin A. 1994. Habitat destruction and the extinction debt. *Nature* 371: 65-66.
168. Toledo-Aceves, Tarin. 2015. Above- and belowground competition between lianas and trees. In: Schnitzer, Stefan A.; Bongers, Frans, Burnham, Robyn J.; Putz, Francis E.(Eds.). *Ecology of Lianas*. John Wiley & Sons, pp. 149-163.
169. Tjørve, Even. 2009. Shapes and functions of species–area curves: a review of possible models. *Journal of Biogeography* 30: 827–835.
170. Ulrich, Werner. 2009. Nestedness analysis as a tool to identify ecological gradients. - *Ecological questions* 11: 27-34.
171. Ulrich, Werner; Almeida-Neto, Mario. 2012. On the meanings of nestedness: back to the basics. *Ecography* 35: 1-7
172. Ulrich, Werner; Gotelli, Nicholas J. 2010: Null model analysis of species associations using abundance data. *Ecology* 91: 3384-3397.
173. Ulrich, Werner. 2012. NODF - a FORTRAN program for nestedness analysis, Version 2.0.
174. Ulrich, Werner; Almeida-Neto Mario; Gotelli, Nicholas J. 2009. A consumer's guide to nestedness analysis. *Oikos* 118: 3-17.
175. Van der Heijden, Geertje; Phillips, Oliver. 2008. What controls liana success in Neotropical forests? *Global Ecology And Biogeography* 17(3): 372-383.
176. Valencia-Pacheco, Elevyn; Avaria-Llautureo, Jorge; Muñoz-Escobar, Christian; Boric-Bargetto, Dusan; Hernández, Cristián E. 2011. Patrones de distribución geográfica de la riqueza de especies de roedores de la tribu Oryzomyini (Rodentia: Sigmodontinae) en Sudamérica: Evaluando la importancia de los procesos de colonización y extinción. *Revista Chilena de Historia Natural* 84(3): 365-377.
177. Veblen, T.T; Schlegel, F.M. 1982. Reseña ecológica de los bosques del sur de Chile. *Bosque* 4(2): 73-115.
178. Vitousek, Peter M.; Mooney, Harold A.; Lubchenco, Jane; Melillo, Jerry M. 1997. Human domination of Earth's ecosystems. *Science* 277: 494-499.

179. Wagner, Katrin; Mendieta-Leiva, Glenda; Zotz, Gerhard. 2015. Host specificity in vascular epiphytes: a review of methodology, empirical evidence and potential mechanisms. *AoB Plants* 7: 1-15.
180. Wallington, Tabata J; Moore, Susan A. 2005. Ecology, value and objectivity: advancing the debate. *Bioscience* 55(10):873-878.
181. Weiher, Evan; Keddy, Paul. (Eds.). 1999. Ecological Assembly Rules: Perspectives, Advances, Retreats. Cambridge University Press: UK.
182. Woda, Cristine; Huber Anton; Dohrenbusch, Achim. 2006. Vegetación epífita y captación de neblina en bosques siempreverdes en la Cordillera Pelada, sur de Chile. *Bosque* 27(3): 231-240.
183. Wolf, Jan H. D.; Gradstein, S. Robbert; Nadkarni, Nalini. 2009. A protocol for sampling vascular epiphyte richness and abundance. *Journal of Tropical Ecology* 25:107-121.
184. Wright, H. David; Patterson, Bruce D; Mikkelsen, Greg M; Cutler, Alan; Atmar, Wirt. 1998. A comparative analysis of nested subset patterns of species composition. *Oecologia* 113:1-20
185. Zotz, Gerhard. 2005. Vascular epiphytes in the temperate zones - a review. *Plant Ecology* 176: 163-183.
186. Zotz, G; Bader, M.Y. 2009. Epiphytic Plants in a Changing World-Global: Change Effects on Vascular and Non-Vascular Epiphytes. *Progress in Botany* 70: 174-170.
187. Zuñiga-Reinoso, Alvaro; Muñoz-Escobar, Christian; Hernández, Cristián E. 2013. Patrones y causas de estructuración geográfica latitudinal de los oribátidos (Acari: Oribatida) en Patagonia y Antártica. *Revista Chilena de Historia Natural* 86: 279-289.

**Anexos.**

Matrices de anidamiento de la composición de especies (en filas) de epífitas vasculares (n=16 especies) y plantas trepadoras (n=15 especies) en 30 fragmentos de bosque pantanoso (en columnas). Orden de las columnas: Área= columnas ordenadas por área de los fragmentos, Distancia= columnas ordenadas por distancia al fragmento de mayor tamaño (936 ha). Tipo de dato: Presencia-ausencia = matriz de datos basada en 0 y 1, Cuantitativa= matriz basada en el promedio de la abundancia de especies por árbol (número de frondas en epífitas y número de tallos en trepadoras). Todas las Matrices se ordenaron secundariamente por la sumatoria de los totales marginales (especies). \*= especies o sitios idiosincráticos. Fuente: Elaboración propia.

**1. Matriz de presencia-ausencia de epífitas ordenada por área.**

Especie	936	156	133	86	67	55	50	42	40	33	22	16	11	9.4	7.1	5.5	3.9	3.4	3	1.9	1.8	1	0.8	0.7	0.15	0.14	0.13	0.12	0.07	0.05	Total
<i>Hymenophyllum plicatum</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	25
<i>Asplenium trilobum*</i>	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	23
<i>Asplenium dareoides</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	21
<i>Sarmienta scandens</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	21
<i>Polypodium feuylliei*</i>	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	20	
<i>Hymenophyllum krauseanum</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	19
<i>Fascicularia bicolor</i>	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	16
<i>Hymenophyllum caudiculatum</i>	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	15
<i>Hymenophyllum dentatum</i>	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	14
<i>Hymenophyllum peltatum</i>	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	11
<i>Hymenophyllum dicranotrichum</i>	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10
<i>Hymenoglossum cruentum</i>	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8
<i>Hymenophyllum cuneatum</i>	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7
<i>Hymenophyllum pectinatum</i>	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7
<i>Grammitis magellanica</i>	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6
<i>Hymenophyllum secundum</i>	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
Total	16	16	14	10	11	11	14	6	12	12	10	8	7	10	10	9	3	8	4	7	6	8	2	0	3	3	2	0	0	4	

2. Matriz de presencia-ausencia de epifitas ordenada por distancia.

Especie	936	9.4	0.8	40	133	67	33	22	5.5	7.1	0.2	3.4	156	86	1	0.07	0.12	0.1	3.9	1.9	0,15	0.05	55	50	11	16	0.7	3	1.8	42	Total
<i>Hymenophyllum plicatum</i>	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	25
<i>Asplenium trilobum</i>	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	23
<i>Aspleium dareoides</i>	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	21
<i>Sarmienta scandens</i>	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	21
<i>Polypodium feuylliei*</i>	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	20
<i>Hymenophyllum krauseanum</i>	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	19
<i>Fascicularia bicolor</i>	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	16
<i>Hymenophyllum caudiculatum</i>	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	15
<i>Hymenophyllum dentatum</i>	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	14
<i>Hymenophyllum peltatum</i>	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	11
<i>Hymenophyllum dicranotrichum</i>	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	10
<i>Hymenoglossum cruentum</i>	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	8
<i>Hymenophyllum cuneatum</i>	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	7
<i>Hymenophyllum pectinatum</i>	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	7
<i>Grammitis magellanica</i>	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6
<i>Hymenophyllum secundum</i>	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
Total	16	10	2	12	14	11	12	10	9	10	3	8	16	10	8	0	0	2	3	7	3	4	11	14	7	8	0	4	6	6	

**3. Matriz cuantitativa de epifitas ordenada por área.**

Especie	936	156	133	86	67	55	50	42	40	33	22	16	11	9.4	7.1	5.5	3.9	3.4	3	1.9	1.8	1	0.8	0.7	0.15	0.14	0.13	0.12	0.07	0.05	Total	
<i>Hymenophyllum plicatum</i>	16.6	6.8	41.6	17.2	18.3	6.1	13.0	0.2	3.6	53.4	6.3	1.7	17.7	29.9	15.6	1.9	28.7	5.2	1.2	65.0	3.0	2.1	0.0	0.0	1.3	55.8	0.0	0.0	0.0	0.0	2.4	415
<i>Hymenophyllum caudiculatum</i>	0.3	19.9	6.9	87.2	17.3	36.7	37.8	0.0	2.3	0.0	17.6	0.0	0.0	2.9	0.5	1.0	0.0	1.5	0.0	3.3	0.0	7.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	243	
<i>Asplenium dareoides</i>	6.6	2.6	21.1	5.4	5.1	1.6	4.6	8.8	0.7	23.9	4.9	0.4	0.7	28.7	12.3	12.2	0.0	2.3	0.7	0.6	3.1	4.4	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	151	
<i>Hymenophyllum dicranotrichum</i>	9.5	10.2	0.9	47.1	15.4	12.5	43.0	0.0	0.0	2.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.7	0.0	0.0	0.0	2.9	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	145	
<i>Asplenium trilobum*</i>	1.8	0.9	3.4	12.9	0.0	0.0	0.2	1.9	0.2	0.0	0.2	0.1	1.7	12.8	7.3	0.0	7.4	3.0	4.7	8.6	4.7	34.2	0.1	0.0	0.8	9.2	22.3	0.0	0.0	3.2	142	
<i>Hymenophyllum krauseanum</i>	10.1	12.1	33.5	0.4	10.7	5.3	4.1	0.3	0.5	7.9	0.2	0.1	12.5	2.7	4.8	5.1	0.0	1.4	0.0	0.0	1.0	7.2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	120	
<i>Hymenoglossum cruentum</i>	0.1	2.7	3.1	20.4	5.4	5.4	3.4	0.0	0.0	7.4	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	48	
<i>Hymenophyllum peltatum</i>	8.3	5.7	4.0	0.0	2.8	3.6	4.6	0.0	0.0	5.0	0.9	0.0	0.0	1.1	0.0	0.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	36	
<i>Sarmienta scandens</i>	1.6	1.8	0.9	0.2	4.6	0.9	0.8	0.7	0.1	0.3	0.5	0.5	2.6	0.3	1.5	0.2	0.0	0.1	0.9	10.3	0.4	0.5	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.9	32	
<i>Grammitis magellanica</i>	0.1	0.1	4.8	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.2	22.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	28	
<i>Fascicularia bicolor</i>	0.3	0.2	3.9	0.9	1.1	2.7	0.5	0.0	0.1	0.5	0.9	0.1	0.2	0.2	0.5	0.1	0.0	0.3	0.0	0.0	0.0	0.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	13	
<i>Polypodium feuyillei*</i>	0.2	0.0	0.2	0.0	0.1	0.1	0.0	0.5	0.0	0.1	0.0	0.4	0.1	0.0	0.1	0.2	1.1	0.0	0.0	0.1	0.5	0.2	0.1	0.0	0.5	4.1	2.8	0.0	0.6	0.4	12	
<i>Hymenophyllum dentatum</i>	1.6	0.9	0.3	0.1	4.6	0.1	1.0	0.0	0.1	1.7	0.2	0.0	0.0	0.1	0.5	0.0	0.0	0.6	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	12	
<i>Hymenophyllum cuneatum</i>	0.0	1.9	0.3	0.4	0.0	0.0	5.4	0.0	0.8	0.2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	9	
<i>Hymenophyllum pectinatum</i>	0.1	0.6	0.1	3.7	0.7	0.2	1.8	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	8	
<i>Hymenophyllum secundum</i>	0.1	1.0	0.4	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1	
Total	57	67	126	196	86	75	120	12	9	125	32	3	35	80	43	23	37	15	8	91	13	57	0	0	3	69	25	0	1	8		

4. Matriz cuantitativa de epifitas ordenada por distancia.

Especie	936	9.4	0.81	40	133	67	33	22	5.5	7.1	0.15	3	156	86	1	0.07	0.12	0.13	3.9	1.9	0.14	0.05	55*	50	11	16	0.70	3	1.8	42	Total
<i>Hymenophyllum plicatum</i>	16.6	29.9	0.0	3.6	41.6	18.3	53.4	6.3	1.9	15.6	1.3	5.2	6.8	17.2	2.1	0.0	0.0	0.0	28.7	65.0	55.8	2.4	6.1	13.0	17.7	1.7	0.0	1.2	3.0	0.2	415
<i>Hymenophyllum caudiculatum</i>	0.3	2.9	0.0	2.3	6.9	17.3	0.0	17.6	1.0	0.5	0.0	1.5	19.9	87.2	7.7	0.0	0.0	0.0	0.0	3.3	0.0	0.0	36.7	37.8	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	243
<i>Asplenium dareoides</i>	6.6	28.7	0.0	0.7	21.1	5.1	23.9	4.9	12.2	12.3	0.0	2.3	2.6	5.4	4.4	0.0	0.0	0.0	0.0	0.6	0.0	0.0	1.6	4.6	0.7	0.4	0.0	0.7	3.1	8.8	151
<i>Hymenophyllum dicranotrichum</i>	9.5	0.0	0.0	0.0	0.9	15.4	2.1	0.0	1.7	0.0	0.0	0.0	10.2	47.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.9	0.0	0.0	12.5	43.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	145
<i>Asplenium trilobum*</i>	1.8	12.8	0.1	0.2	3.4	0.0	0.0	0.2	0.0	7.3	0.8	3.0	0.9	12.9	34.2	0.0	0.0	22.3	7.4	8.6	9.2	3.2	0.0	0.2	1.7	0.1	0.0	4.7	4.7	1.9	142
<i>Hymenophyllum krauseanum</i>	10.1	2.7	0.0	0.5	33.5	10.7	7.9	0.2	5.1	4.8	0.0	1.4	12.1	0.4	7.2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	5.3	4.1	12.5	0.1	0.0	0.0	1.0	0.3	120
<i>Hymenoglossum cruentum</i>	0.1	0.0	0.0	0.0	3.1	5.4	7.4	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.7	20.4	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	5.4	3.4	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	48
<i>Hymenophyllum peltatum</i>	8.3	1.1	0.0	0.0	4.0	2.8	5.0	0.9	0.3	0.0	0.0	0.0	5.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	3.6	4.6	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	36
<i>Sarmienta scandens</i>	1.6	0.3	0.0	0.1	0.9	4.6	0.3	0.5	0.2	1.5	0.0	0.1	1.8	0.2	0.5	0.0	0.0	0.0	0.0	10.3	0.0	1.9	0.9	0.8	2.6	0.5	0.0	0.9	0.4	0.7	32
<i>Grammitis magellanica</i>	0.1	0.0	0.0	0.2	4.8	0.0	22.3	0.0	0.0	0.2	0.0	0.0	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	28
<i>Fascicularia bicolor</i>	0.3	0.2	0.0	0.1	3.9	1.1	0.5	0.9	0.1	0.5	0.0	0.3	0.2	0.9	0.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.7	0.5	0.2	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	13
<i>Polypodium feuyillei*</i>	0.2	0.0	0.1	0.0	0.2	0.1	0.1	0.0	0.2	0.1	0.5	0.0	0.0	0.0	0.2	0.6	0.0	2.8	1.1	0.1	4.1	0.4	0.1	0.0	0.1	0.4	0.0	0.0	0.5	0.5	12
<i>Hymenophyllum dentatum</i>	1.6	0.1	0.0	0.1	0.3	4.6	1.7	0.2	0.0	0.5	0.0	0.6	0.9	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1	1.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	12
<i>Hymenophyllum cuneatum</i>	0.0	0.0	0.0	0.8	0.3	0.0	0.2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.9	0.4	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	5.4	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	9
<i>Hymenophyllum pectinatum</i>	0.1	1.1	0.0	0.0	0.1	0.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.6	3.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.2	1.8	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	8
<i>Hymenophyllum secundum</i>	0.1	0.0	0.0	0.0	0.4	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1
Total	57	80	0	9	126	86	125	32	23	43	3	15	67	196	57	1	0	25	37	91	69	8	75	120	35	3	0	8	13	12	

5. Matriz de presencia-ausencia de trepadoras ordenada por área.

Especie	936	156	133	86	67	55	50	42	40	33	22	16	11	9.4	7.1	5.5	3.9	3.4	3	1.9	1.8	1	0,8*	0.7	0.15	0.14	0.13	0.12	0.07	0.05	Total
<i>Cissus striata</i>	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	28
<i>Boquila trifoliolata</i>	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	26
<i>Luzuriaga radicans</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	25
<i>Mitraria coccinea</i>	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	20
<i>Lapageria rosea</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	18
<i>Nertera granadensis</i>	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	18
<i>Luzuriaga polyphylla</i>	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	15
<i>Muehlenbeckia hastulata*</i>	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	13
<i>Campsidium valdivianum</i>	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	8
<i>Pseudopanax valdiviensis</i>	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	9
<i>Hydrangea serattifolia</i>	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4
<i>Griselinia racemosa</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Ercilla spp.*</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	3
<i>Dioscorea auriculata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Galium hypocarpium</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Total	8	10	10	11	6	9	10	7	8	7	4	2	3	7	7	10	5	3	8	6	7	9	3	4	4	5	7	5	2	4	

6. Matriz de presencia-ausencia de trepadoras ordenada por distancia.

Especie	936	9.4	0,8*	40	133	67	33	22	5.5	7.1	0.2	3.4	156	86	1	0.07	0.12	0.13	3.9	1.9	0.14	0.05	55	50	11	16	0.7	3	1.8	42	Total	
<i>Cissus striata</i>	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	28
<i>Boquila trifoliolata</i>	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	26
<i>Luzuriaga radicans</i>	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	25
<i>Mitraria coccinea</i>	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	20
<i>Lapageria rosea</i>	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	18
<i>Nertera granadensis</i>	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	18
<i>Luzuriaga polyphylla</i>	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	15
<i>Muehlenbeckia hastulata</i>	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	13
<i>Campsidium valdivianum</i>	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	8
<i>Pseudopanax valdiviensis</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	9
<i>Hydrangea serattifolia</i>	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	4
<i>Griselinia racemosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Ercilla spp.</i>	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	3
<i>Dioscorea auriculata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Galium hypocarpium</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Total	8	7	3	8	10	6	7	4	10	7	4	3	10	11	9	2	5	7	5	6	5	4	9	10	3	2	4	8	7	7		

7. Matriz cuantitativa de trepadoras ordenada por área.

Especie	936	156	133	86	67	55	50	42	40	33	22*	16	11	9.4	7.1	5.5	3.9	3.4	3	1.9	1.8	1	0,8*	0.7	0.15	0.14	0.13	0.12	0.07	0,05*	Total
<i>Luzuriaga radicans</i>	1.65	2.90	4.26	5.33	0.32	3.74	1.94	0.16	3.61	1.08	0.57	0.03	0.23	0.90	4.83	0.11	0.76	1.84	0.03	0.14	0.74	0.72	0.00	0.59	0.00	0.15	0.00	0.11	0.00	0.00	36.8
<i>Cissus striata*</i>	0.09	0.30	0.00	12.28	0.00	0.33	0.30	1.56	2.39	0.29	0.00	0.32	0.65	0.05	1.75	1.36	0.21	0.42	0.46	0.43	0.41	2.22	0.06	0.05	0.33	0.77	0.05	0.33	0.21	1.25	28.9
<i>Mitraria coccinea</i>	0.44	0.85	1.35	0.44	0.00	0.63	0.60	0.12	0.09	0.75	0.05	0.00	0.04	0.00	0.42	0.33	0.03	0.00	2.54	1.00	0.21	0.50	0.00	0.00	0.00	0.00	0.05	0.00	0.00	1.38	11.8
<i>Boquila trifoliolata</i>	0.20	0.22	0.35	0.28	0.26	0.15	0.02	1.77	0.45	0.25	0.05	0.00	0.00	0.10	0.08	0.83	0.21	0.03	0.11	0.29	0.03	0.72	0.00	0.59	0.25	0.31	0.05	0.04	0.21	0.06	7.9
<i>Luzuriaga polyphylla</i>	0.76	0.19	0.21	0.56	0.79	0.04	0.80	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.33	0.04	0.22	0.00	0.00	0.23	0.71	0.00	0.06	0.00	0.00	0.00	0.00	0.09	0.00	0.00	0.00	5.0
<i>Lapageria rosea</i>	0.05	0.04	0.03	1.06	0.05	0.02	0.04	0.01	0.06	0.17	0.00	0.00	0.00	0.00	0.08	0.03	0.00	0.00	0.03	0.14	0.03	0.06	0.00	0.00	0.00	0.00	0.14	0.04	0.00	0.00	2.1
<i>Nertera granadensis</i>	0.01	0.01	0.62	0.06	0.05	0.02	0.04	0.00	0.03	0.04	0.00	0.00	0.00	0.05	0.04	0.03	0.03	0.00	0.03	0.00	0.03	0.00	0.00	0.05	0.00	0.08	0.05	0.00	0.00	0.00	1.3
<i>Campsidium valdivianum</i>	0.00	0.00	0.00	0.06	0.05	0.00	0.16	0.01	0.03	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.06	0.00	0.00	0.00	0.00	0.09	0.00	0.00	0.00	0.6
<i>Pseudopanax valdiviensis</i>	0.00	0.01	0.03	0.06	0.00	0.07	0.06	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.03	0.00	0.00	0.22	0.00	0.00	0.00	0.08	0.00	0.00	0.00	0.00	0.6
<i>Muehlenbeckia hastulata</i>	0.01	0.01	0.00	0.06	0.00	0.00	0.02	0.01	0.00	0.04	0.00	0.00	0.00	0.05	0.00	0.03	0.00	0.00	0.00	0.00	0.03	0.00	0.06	0.00	0.00	0.00	0.00	0.04	0.00	0.06	0.4
<i>Hydrangea serattifolia</i>	0.00	0.00	0.03	0.22	0.00	0.04	0.00	0.00	0.03	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.3
<i>Ercilla spp.*</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.05	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.06	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.1
<i>Griselinia racemosa</i>	0.00	0.04	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.05	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.1
<i>Dioscorea auriculata</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.06	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.1
<i>Galium hypocarpium</i>	0.00	0.00	0.03	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0
Total	3.2	4.6	6.9	20.4	1.5	5.0	4.0	3.6	6.7	2.6	0.7	0.4	0.9	1.5	7.3	3.1	1.2	2.3	3.5	2.7	1.5	4.6	0.2	1.3	0.6	1.4	0.5	0.6	0.4	2.8	

**8. Matriz cuantitativa de trepadoras ordenada por distancia.**

Especie	936	9.4	0,8*	40	133*	67	33	22*	5.5	7.1	0.2	3.4	156	86	1	0.1	0.12	0.13	3.9	1.9	0.14	0.05	55	50	11	16	0.7	3	1.8	42	Total
<i>Luzuriaga radicans</i>	1.65	0.90	0.00	3.61	4.26	0.32	1.08	0.57	0.11	4.83	0.00	1.84	2.90	5.3	0.72	0.00	0.11	0.00	0.76	0.14	0.15	0.00	3.74	1.94	0.23	0.03	0.59	0.03	0.74	0.16	36.8
<i>Cissus striata*</i>	0.09	0.05	0.06	2.39	0.00	0.00	0.29	0.00	1.36	1.75	0.33	0.42	0.30	12.3	2.22	0.21	0.33	0.05	0.21	0.43	0.77	1.25	0.33	0.30	0.65	0.32	0.05	0.46	0.41	1.56	28.9
<i>Mitraria coccinea</i>	0.44	0.00	0.00	0.09	1.35	0.00	0.75	0.05	0.33	0.42	0.00	0.00	0.85	0.44	0.50	0.00	0.00	0.05	0.03	1.00	0.00	1.38	0.63	0.60	0.04	0.00	0.00	2.54	0.21	0.12	11.8
<i>Boquila trifoliolata</i>	0.20	0.10	0.00	0.45	0.35	0.26	0.25	0.05	0.83	0.08	0.25	0.03	0.22	0.28	0.72	0.21	0.04	0.05	0.21	0.29	0.31	0.06	0.15	0.02	0.00	0.00	0.59	0.11	0.03	1.77	7.9
<i>Luzuriaga polyphylla</i>	0.76	0.33	0.00	0.00	0.21	0.79	0.00	0.00	0.22	0.04	0.00	0.00	0.19	0.56	0.06	0.00	0.00	0.09	0.00	0.71	0.00	0.00	0.04	0.80	0.00	0.00	0.00	0.23	0.00	0.00	5.0
<i>Lapageria rosea</i>	0.05	0.00	0.00	0.06	0.03	0.05	0.17	0.00	0.03	0.08	0.00	0.00	0.04	1.06	0.06	0.00	0.04	0.14	0.00	0.14	0.00	0.00	0.02	0.04	0.00	0.00	0.00	0.03	0.03	0.01	2.1
<i>Nertera granadensis</i>	0.01	0.05	0.00	0.03	0.62	0.05	0.04	0.00	0.03	0.04	0.00	0.00	0.01	0.06	0.00	0.00	0.00	0.05	0.03	0.00	0.08	0.00	0.02	0.04	0.00	0.00	0.05	0.03	0.03	0.00	1.3
<i>Campsidium valdivianum</i>	0.00	0.00	0.00	0.03	0.00	0.05	0.00	0.00	0.17	0.00	0.00	0.00	0.00	0.06	0.06	0.00	0.00	0.09	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.16	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.6
<i>Pseudopanax valdiviensis</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.03	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.06	0.22	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.08	0.00	0.07	0.06	0.00	0.00	0.00	0.03	0.00	0.00	0.6
<i>Muehlenbeckia hastulata</i>	0.01	0.05	0.06	0.00	0.00	0.00	0.04	0.00	0.03	0.00	0.00	0.00	0.01	0.06	0.00	0.00	0.04	0.00	0.00	0.00	0.00	0.06	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.03	0.01	0.4
<i>Hydrangea serattifolia</i>	0.00	0.00	0.00	0.03	0.03	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.22	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.04	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.3
<i>Ercilla spp.</i>	0.00	0.05	0.06	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.1
<i>Griselinia racemosa</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.05	0.00	0.00	0.00	0.00	0.04	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.1
<i>Dioscorea auriculata</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.06	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.1
<i>Galium hypocarpium</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.03	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.0
Total	3.2	1.5	0.2	6.7	6.9	1.5	2.6	0.7	3.1	7.3	0.6	2.3	4.6	20.4	4.6	0.4	0.6	0.5	1.2	2.7	1.4	2.8	5.0	4.0	0.9	0.4	1.3	3.5	1.5	3.6	