



UNIVERSIDAD DE CONCEPCIÓN
Dirección de Postgrado
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas
Programa de Magíster en Ciencias mención Botánica

Relación entre la amplitud ecológica de epífitas vasculares y sus respuestas
ecofisiológicas a la disponibilidad de luz y humedad, en el Bosque Esclerófilo
Mediterráneo Costero

Tesis para optar al grado de Magíster en Ciencias mención en Botánica

ROCÍO DE LOS ANGELES FERNÁNDEZ VARAS

CONCEPCION-CHILE

2015

Profesor Guía: Alfredo Saldaña Mendoza
Departamento de Botánica, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas
Universidad de Concepción



© 2015, Fernández R.

Ninguna parte de esta tesis puede reproducirse o transmitirse bajo ninguna forma o por ningún medio o procedimiento, sin permiso por escrito del autor.

Relación entre la amplitud ecológica de epífitas vasculares y sus respuestas ecofisiológicas a la disponibilidad de luz y humedad, en el Bosque Esclerófilo Mediterráneo Costero
Rocío Fernández Varas

UNIVERSIDAD DE CONCEPCIÓN
Dirección de Postgrado
Programa de Magíster en Ciencias mención Botánica

Esta tesis ha sido realizada en el Departamento de Botánica de la Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas.

Ha sido Aprobada por la siguiente comisión evaluadora:

Profesor Guía

Dr. Alfredo Saldaña

Evaluador Interno

Dra. Ángela Sierra

Evaluador Externo

Dr. Alex Fajardo

Directora de Programa

Dra. Fabiola Cruces

Directora Escuela de Graduados

Dra. Ximena García



Agradecimientos

Al terminar esta tesis, deseo expresar mis agradecimientos a todos quienes participaron en esta etapa, especialmente:

A mi tutor, Dr. Alfredo Saldaña por su paciencia, amistad y orientación en el desarrollo de la tesis.

A mis compañeros y amigos del Laboratorio de Ecología Funcional, Daniela, Rafaella, María, Letizzia, Nataly, Fernando, Tomás, David, Bartolo, Iván y Nicole, que me ayudaron con los muestreos en terreno, procesamiento de muestras y comentarios en cada etapa del desarrollo de la tesis.

A Don Ricardo por su disposición y gran ayuda durante el muestreo en terreno.

A Fernanda, Francisca y Lino, por su cariño, paciencia y aliento.

A mi familia por su amor, comprensión y apoyo.

A la Comisión Nacional de Ciencia y Tecnología (CONICYT), a la Dirección de Postgrado de la Universidad de Concepción, a los proyectos FONDECYT 1140455 y 1120171, por financiar esta tesis y mis estudios.



Tabla de Contenidos

Resumen	8
Abstract	10
1. Introducción	12
1.1 Ecología del hábito epífita	12
1.2 Variación microambiental y composición del ensamble de epífitas	12
1.3 Amplitud ecológica y respuesta	13
1.4 Rasgos funcionales	14
1.5 Representación de epífitas en diferentes taxa	15
1.6 Epífitas en Chile	16
1.7 Caso de estudio	17
1.8 Preguntas, objetivos e hipótesis	18
2. Metodología	20
2.1 Sitio de estudio y especies	20
2.2 Caracterización microambiental del hábito epífita	21
2.3 Medición rasgos funcionales	22
2.4 Índice de Levins	24
2.5 Análisis estadísticos	24
3. Resultados	26
3.1 Factores ambientales que influyen en la distribución de epífitas	26
3.2 Amplitud ecológica y variación funcional	31
3.3 Variación de la composición del ensamble de epífitas	34
4. Discusión	35
4.1 Descripción de factores determinantes de la distribución de epífitas	35
4.2 Amplitud ecológica y variación funcional	36
4.3 Comparación entre taxa	38
4.4 Variación de la composición del ensamble de epífitas	39
4.5 Conclusiones y limitaciones	39
5. Referencias	41

Índice de Tablas

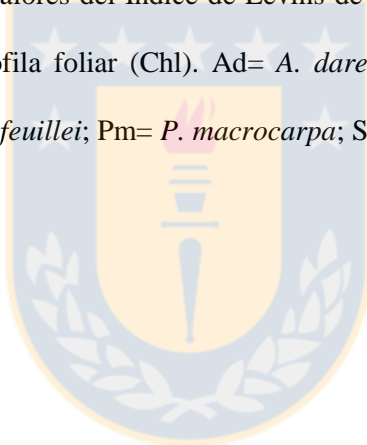
- Tabla 1.** Listado de especies de Pteridófitas y Angiospermas epífitas presentes en el Parque Botánico Hualpén. 21
- Tabla 2.** Valores promedio (\pm error estándar) de GSF y HS (%) en las cinco especies de árboles hospederos. Distintas letras representan diferencias significativas <0.0001 Wilcoxon / Kruskal-Wallis Tests (Rank Sums). 26
- Tabla 3.** Valores promedio (\pm error estándar) de GSF y HS (%) en tres niveles de altura en los árboles hospederos. Distintas letras representan diferencias significativa Wilcoxon / Kruskal-Wallis Tests (Rank Sums). 27
- Tabla 4.** Abundancia relativa de especies epífitas encontradas en este estudio. Distintas letras representan diferencias significativa Wilcoxon / Kruskal-Wallis Tests (Rank Sums). 28
- Tabla 5.** ANOVAS de dos vías de la abundancia total de especies de epífitas en distintos rangos de HS (22, 44, 66, 88 %), GSF (0.8, 0.18, 0.28, 0.38) y DAP (0.32, 0.64, 0.96, 1.28 m). 29
- Tabla 6.** Valores de Índices de Levins (Bi) de la disponibilidad de luz (GSF) y humedad del sustrato (HS) de las especies epífitas. El índice genera valores entre 0 y 1. 32
- Tabla 7.** Correlación lineal entre índices de Levins (Bi) y coeficientes de variación (CV) de los rasgos funcionales (LMA, CRA y Chl) de *A. dareoides*, *A. trilobum*, *H. plicatum*, *L. radicans*, *P. feuillei*, *P. macrocarpa* y *S. scandens*. Resultados no significativos representados por n.s. 33
- Tabla 8.** Valores promedio (\pm error estándar) de índices de Levins (Bi) de la disponibilidad de luz (GSF) y humedad del sustrato (HS), y coeficientes de variación (CV) de los rasgos funcionales (LMA, CRA y Chl). No presenta diferencias significativas. Wilcoxon / Kruskal-Wallis Tests (Rank Sums). 34
- Tabla 9.** Correlación entre los valores de los componentes de la ordenación (análisis de correspondencia sin tendencia) y los parámetros ambientales, disponibilidad de luz (GSF) y humedad del sustrato (HS). Axis 1: eigenvalue= 0.35; Axis 2: eigenvalue= 0.26. Relación no significativa representada por n.s. 34

Índice de Figuras

Figura 1. Promedio de abundancia de epífitas (ponderado por la especie de árbol hospedero) en cuatro rangos de DAP de los árboles hospederos. Distintas letras representan diferencias significativas. 30

Figura 2. Promedio de la abundancia de epífitas en cada especie de árbol hospedero (ponderado por la especie de hospedero). Distintas letras representan diferencias significativas. Wilcoxon / Kruskal-Wallis Tests (Rank Sums). 31

Figura 3. Correlación entre los valores del Índice de Levins de la humedad del sustrato (HS) y el coeficiente de variación de clorofila foliar (ChI). Ad= *A. dareoides*; At= *A. trilobum*; Hpli= *H. plicatum*; Lr= *L. radicans*; Pf= *P. feuillei*; Pm= *P. macrocarpa*; Ss= *S. scandens*. 33



Resumen

La distribución de las epífitas vasculares a escala local se ha relacionado con la variación ambiental a la cual se exponen. Sin embargo esto ha sido estudiado sólo en unas pocas comunidades de Bosque Templado en el Hemisferio Sur. Debido a que las epífitas experimentan una amplia variedad de condiciones de crecimiento, éstas pueden mostrar una gran variedad de respuestas morfológicas, fisiológicas y fenológicas a las restricciones ambientales. Además, a pesar que las epífitas están expuestas a una variación microambiental considerable, no existen muchos estudios que hayan evaluado de manera cuantitativa la amplitud ecológica (rango de hábitats o microhábitats a lo largo de un gradiente ambiental en los que una especie es capaz de establecerse) y su relación con el grado de variación en las respuestas funcionales que especies de este grupo de plantas pueden llegar a presentar a nivel local. En Chile, todavía hay poca información sobre la ecología funcional de epífitas vasculares. La mayor parte de los estudios se centran en un taxón particular (Hymenophyllaceae), o se han concentrado mayormente al Bosque Templado Lluvioso. Por lo que existen vacíos de información respecto a la ecología funcional de las epífitas vasculares en el Bosque Esclerófilo con influencia Mediterránea. En este estudio buscamos evaluar si diferencias en la variación de rasgos funcionales, que responden a la variación en la luz y humedad del sustrato, son el mecanismo que subyace a las diferencias interespecíficas en la amplitud ecológica de un ensamble de especies de epífitas vasculares de un Bosque Esclerófilo Mediterráneo Costero. Los objetivos del estudio fueron a) evaluar si existen diferencias en los rangos de distribución de un ensamble de epífitas a lo largo de los gradientes de luz y de humedad del sustrato, b) evaluar si las diferencias interespecíficas en el rango de distribución a lo largo de los gradientes mencionados, se relacionan con diferencias en el grado de variación de rasgos funcionales vinculados a la disponibilidad de luz y humedad del sustrato, c) evaluar si existen diferencias entre epífitas Angiospermas y Pteridófitas, en cuanto a su amplitud ecológica y variación de rasgos funcionales en relación al gradiente de luz y humedad

del sustrato, d) evaluar si la composición del ensamble de epífitas varía a lo largo del gradiente de luz y de humedad del sustrato. Este estudio se desarrolló en el Bosque Esclerófilo Mediterráneo Costero del Parque Botánico Hualpén, donde se encuentran 10 especies de epífitas (3 Angiospermas y 7 Pteridófitas). Se implementó un muestreo abarcando la variación horizontal y vertical en la disponibilidad de luz y humedad de sustrato, asociada a la estructura del bosque. Se cuantificó la disponibilidad de luz y la humedad del sustrato, se estimó la abundancia de cada especie epífita y se midieron los rasgos funcionales: contenido relativo de agua foliar (CRA), contenido de clorofila foliar (Chl) y masa foliar específica (LMA) en cada punto de muestreo a lo largo de los gradientes ambientales. Para evaluar la variación de los rasgos funcionales en cada especie, se calculó el coeficiente de variación de cada rasgo. Y se estimó la amplitud ecológica de cada especie a lo largo de los dos gradientes, utilizando el índice de Levins. La amplitud ecológica en los dos gradientes ambientales, fue variable entre las especies epífitas, las especies más abundantes en el sitio de estudio. *Sarmienta scandens*, *Asplenium trilobum* y *Pleopeltis macrocarpa*. También fueron las especies que presentaron mayor amplitud ecológica en ambos gradientes ambientales. Para estas especies, el ajuste del contenido de clorofila foliar parece ser un importante mecanismo de aclimatación a la disponibilidad de humedad del sustrato. Entre de las especies de mayor amplitud ecológica se encontraron tanto Angiospermas como helechos, ambos grupos presentaron semejante amplitud ecológica y variación de los rasgos funcionales evaluados. Al igual que en otros tipos forestales, la disponibilidad de luz es un factor determinante de la variación en la composición del ensamble de epífitas, explicando en un 26% la variación de la composición del ensamble.

Palabras claves: Epífitas vasculares, rasgos funcionales, amplitud ecológica, disponibilidad de luz, humedad del sustrato.

Abstract

The distribution of vascular epiphytes at local level has been linked to environmental variation to which they are exposed. However this has been studied only in a few communities of Temperate Forest in the southern hemisphere. Because epiphytes experience a wide variety of growing conditions, they can display a variety of morphological, physiological and phenological responses to environmental restrictions. Although epiphytes are exposed to considerable microenvironmental variation, there are few studies that have evaluated quantitatively ecological breadth of these species might present locally. In Chile, there is still insufficient information on the functional ecology of vascular epiphytes, most of the studies focus on a particular taxa (Hymenophyllaceae), or are based on data mostly from the temperate rainforest, so there are gaps in the information about functional ecology of vascular epiphytes in the Sclerophyllous Forest with mediterranean influence. In this study, we assess whether differences in the variation of functional traits that respond to changes in light and soil moisture are the mechanism underlying interspecific differences in ecological breadth of an assemblage of species of epiphytes in a Sclerophyllous Coastal Mediterranean Forest. The objectives of the study were a) to assess whether there are differences in the distribution ranges of an assembly of epiphytes along the gradient of light and substrate moisture; b) to assess whether interspecific differences in the distribution range along the aforementioned gradients are related to differences in the degree of variation of functional traits linked to the availability of light and substrate moisture; c) to assess whether there are differences between epiphytic Angiosperms and Pteridophytes, in relation to their ecological breadth and variation of functional traits related to the gradient of light and substrate moisture d) to assess whether the composition of the epiphytes assembly varies along the gradient light and substrate moisture. This study was conducted in the Sclerophyllous Coastal Mediterranean Forest at the Hualpén Botanic Park, where there are 10 species of epiphytes (3 angiosperms and 7 pteridophytes). A sampling covering the horizontal and vertical variation in the availability of light and moisture associated with forest structure was

implemented. Availability of light and substrate moisture were quantified, the abundance of each species of epiphyte was estimated and functional traits were measured; leaf relative water content (RWC), leaf chlorophyll content (Chl) and specific leaf mass (LMA) along environmental gradients. The ecological breadth in both environmental gradients, varied among epiphytic species, the most abundant species in the study site, *S. scandens*, *A.trilobum* and *P. macrocarpa* were the species that showed higher ecological breadth in both environmental gradients. For these species, the adjustment of Chl seems to be an important mechanism for acclimatization to the availability of substrate moisture. Among the species of greatest ecological breadth were found both Angiosperms and ferns, both groups had similar ecological breadth and variation of the functional traits evaluated. As in other forest types light availability is a key factor of the variation in the composition of the assembly epiphytes, explaining 26% variation in the composition of the assembly.

Key words: Vascular epiphytes, functional traits, ecological breadth, light availability, substrate moisture.



1. Introducción

1.1 Ecología del hábito epífita

El epifitismo se define como una interacción de comensalismo (Smith & Smith 2001) entre el forófito u hospedero y una planta epífita. En el bosque, los hospederos pueden ser árboles, arbustos y enredaderas leñosas, las cuales benefician con el soporte mecánico a las especies epífitas sin exponerse a un daño fisiológico, ya que a diferencia de los parásitos, las epífitas son plenamente autótrofas (Benzing 1998). Una planta epífita, al fijarse en la corteza de un fuste, logra una posición más elevada, con mejor alcance de luz y precipitación fustal (Donoso 1981). Debido a que las epífitas vasculares no poseen raíces en el suelo, la restricción abiótica más relevante para su crecimiento y rendimiento es la escasez de agua, seguida por la disponibilidad de nutrientes y la irradianza (Zotz & Hietz 2001). Las epífitas utilizan el agua y nutrientes que se acumulan en los tallos y hojas del hospedero y el agua de lluvia que escurre por el fuste (Marticorena et al. 2010). La disponibilidad de agua en el ambiente epífita está influenciada por varios factores, tales como la precipitación local, la niebla interceptada por el follaje, la lluvia que escurre hacia las ramas y el tronco, y la morfología del árbol (Zotz & Andrade 2002). A su vez, la humedad del sustrato influye en la disponibilidad de nutrientes, ya que un sustrato poco hidratado limita la tasa de descomposición (Hietz et al. 1999) y la disolución de iones que la planta absorbe (Chapin 1980).

1.2 Variación micro-ambiental y composición del ensamble de epifitas

Las condiciones micro-ambientales que el árbol hospedero ofrece a las epífitas pueden cambiar temporal y especialmente. Factores como la temperatura, la disponibilidad de luz y la velocidad del viento, aumentan con la altura del árbol, mientras que la humedad y la disponibilidad de nutrientes disminuyen con la altura del árbol (Johansson 1974, Meinzer & Goldstein 1996). Por su parte, la dinámica del bosque puede alterar muchas características ambientales del

sotobosque, lo que también influye en las condiciones micro-ambientales del dosel (Minckler et al. 1973, Vitousek & Denslow 1986, Rabelo et al 2013). Por ejemplo, la formación de un claro provoca un aumento de la irradiación y temperatura y una disminución de los niveles de humedad (Denslow 1987, Brown 1993). Así mismo, el tamaño de los claros también genera una variación en las condiciones micro-ambientales en el bosque, relacionándose positivamente con la radiación y negativamente con la humedad (Barik et al. 1992). Por lo tanto, las epífitas están expuestas a una variación micro-ambiental considerable. La composición y abundancia de especies epífitas en un bosque se relacionan con las variaciones micro-ambientales en el árbol hospedero, tales como la disponibilidad de agua y luz, que regulan su desarrollo, combinadas con las otras variables, como la identidad del árbol hospedero y la característica del sustrato (Dickinson et al. 1993, Hietz & Briones 1998, Saldaña et al. 2014). A escala local, las diferencias en la composición de especies de epífitas vasculares y el desempeño de éstas pueden ser explicadas, en parte, por sus características fisiológicas (Hietz-Seifert et al. 1996, Parra et al. 2009). Debido a que las epífitas experimentan una amplia variedad de condiciones de crecimiento, pueden mostrar una gran diversidad funcional (Benzing 1995, Benzing 2004), que se refleja en la variedad de respuestas morfológicas, fisiológicas y fenológicas a las restricciones ambientales (Zotz & Hietz 2001, Zotz & Andrade 2002).

1.3 Amplitud ecológica

La amplitud ecológica se define como el rango de hábitats o micro-hábitats a lo largo de un gradiente ambiental en los que una especie es capaz de establecerse (Futuyma & Moreno 1988, van Tienderen 1997). Se considera que las especies que se establecen en un rango amplio de ambientes deberían ser capaces de producir hojas morfológica y fisiológicamente adecuadas a la amplia gama de ambientes a la que se exponen (Björkman 1981, Walters & Field 1987). Desde una perspectiva ecofisiológica, mantener un balance positivo de carbono en una variedad de entornos, es una característica clave de la amplitud ecológica de una especie vegetal (Chazdon

1992, Spencer & Teeri 1994, Sultan et al. 1998). En este contexto, algunos rasgos funcionales de la hoja, como la masa foliar específica (LMA), el contenido de clorofila foliar (Chl) y el contenido relativo de agua (CRA), afectan significativamente la ganancia neta de carbono y las relaciones de pérdida de agua, y por lo tanto, la preferencia de hábitat de las especies (Chazdon 1992, Lambers et al. 2008, Ackerly et al. 2000).

1.4 Rasgos funcionales

La LMA mide la inversión en masa foliar seca por unidad de área desplegada para interceptar luz. Las especies con alta LMA tienen una lámina foliar más gruesa y/o tejido más denso (Niinemets 1999, Shipley 1995, Wilson et al. 1999). Las hojas con gran LMA se caracterizan por tener mayor longevidad foliar y menores tasas fotosintéticas (Reich et al. 1997). Una mayor longevidad foliar promueve la retención de nutrientes, mejorando a largo plazo la eficiencia en el uso de nitrógeno (Field 1988, Chapin et al. 1993). Estos rasgos se vinculan a una estrategia de crecimiento lento, alta retención de nutrientes y biomasa y tolerancia al estrés (Wright et al. 2004). Las hojas de especies de crecimiento lento tienen más lignina y componentes de la pared celular, por unidad de masa o área foliar (Van Arendonk & Poorter 1994). La acumulación de componentes de la pared celular, el tamaño celular y el grosor de las paredes también alterará el contenido de agua de los diferentes órganos de la plantas, por lo cual, las hojas de especies de crecimiento lento presentan un menor CRA (Garnier & Laurent 1994). Características foliares relacionadas con una alta LMA se han interpretado como adaptaciones que permiten la continua función de la hoja en condiciones de baja disponibilidad de agua (Wright et al. 2004), reduciendo la pérdida de agua y la susceptibilidad a la desecación. Por lo tanto, se esperaría que al disminuir la humedad y/o aumentar la luz, la LMA aumente (Givnish 1978, 1988, Ackerly et al. 2002). Por otro lado, entre los ajustes comunes de la bioquímica foliar a la disponibilidad de luz, se encuentra la variación del Chl (Björkman et al. 1972, Boardman 1977, Lichtenthaler et al. 1981). La cantidad de irradiación solar absorbida por una hoja es, en gran medida, una

función de la concentración foliar de pigmentos fotosintéticos (Givnish 1988) lo que a su vez, determina la eficiencia fotosintética, y en consecuencia, la ganancia de carbono de una planta (Lambers et al. 2008). Así, el Chl y su variación dentro de las especies a lo largo de un gradiente de luz, puede reflejar el desempeño ecológico de las especies de epífitas en diferentes ambientes lumínicos. Por otra parte, el Chl es un buen indicador de la disponibilidad de nitrógeno en el ambiente, ya que tiene una relación positiva con la concentración de nitrógeno foliar (Chang & Robison 2003, Chapman & Barreto 1997), por lo que el Chl puede reflejar el estado nutricional de la planta con respecto a este nutriente (Catillo & Ligarreto 2010).

1.5 Representación de epífitas en diferentes taxa

Las epífitas representan alrededor del 10% del total mundial de flora vascular (Kress 1989, Benzing 1990), siendo Orchidaceae, Bromeliaceae y Pteridophyta los tres mayores taxa (Zotz & Andrade 2002, Zotz 2013). El epifitismo es frecuente entre las Pteridófitas y Angiospermas: cerca de dos tercios de los helechos son epífitos y más de 80 familias de Angiospermas contienen al menos una especie epífita (Benzing 2004). A diferencia de las Angiospermas, los helechos epífitos se encuentran más restringidos a ambientes sombríos y húmedos (Hietz 2010), probablemente debido a las características anatómicas, morfológicas y fisiológicas que distinguen a los helechos de las plantas con semillas (Hietz 2010). Poseyendo, hojas con menor capacidad para adecuarse a condiciones fluctuantes del ambiente, un sistema de transporte de agua menos eficiente, mal control de la pérdida de agua y un gametofito independiente que necesita un ambiente más húmedo para sobrevivir (Page 2002). Kast & Lechiwicz (2006), compararon la relación de rasgos foliares entre helechos y plantas con semillas, y encontraron que los helechos presentan menores valores de tasas fotosintéticas, contenido de nitrógeno y LMA, que los reportados para plantas con semillas. En base a las diferencias funcionales entre estos dos grupos y la mayor restricción a ambientes húmedos de las especies epífitas Pteridófitas y, se podría esperar que las especies epífitas Angiospermas presenten una mayor

variación en las respuestas funcionales a la variación ambiental a la que se exponen, y por lo tanto una mayor amplitud ecológica.

1.6 Epífitas en Chile

Las epífitas vasculares, presentan un gradiente latitudinal de diversidad con un máximo en los trópicos (Ricklefs & Schluter 1993, Richards 1996, Schimper 1903, Webb 1959). Las comunidades de epífitas vasculares de bosques templados, especialmente del Hemisferio Sur (Chile y Nueva Zelanda), también presentan una alta biomasa y diversidad (Zotz 2005). En Chile podemos encontrar 31 especies de epífitas vasculares, que están conformada por dos familias de Angiospermas (Bromeliaceae y Gneriaceae) y cuatro familias de Pteridófitas (Polypodiaceae, Hymenophyllaceae, Asplenaceae y Grammitidaceae) (Marticorena et al. 2010). Además, hay un gran número de taxa endémicos, probablemente como consecuencia del aislamiento de larga duración y la presencia de refugios cerca de la costa o hacia el norte durante la época de la glaciación que afectó el sur del continente (Arroyo et al. 1995). En el caso particular de los Bosques Siempreverdes de la Cordillera de la Costa de Chile, que forman un ecosistema único en el mundo por su especial composición florística (Armesto et al. 1997, Villagrán & Hinojosa 1997), el régimen pluviométrico de la zona y el importante aporte de agua por intercepción de neblina, hacen posible que estos bosques presenten una densa vegetación de epífitas (Woda et al. 2006).

1.7 Caso de estudio:

Varios estudios han indicado que la distribución y las respuestas funcionales de las epífitas están ligadas principalmente a la humedad y en segundo lugar a la disponibilidad de luz (Dickinson et al. 1993, Andrade & Nobel 1997, Muñoz et al. 2003, Parra et al. 2009). Sin embargo, todavía hay poca información sobre la ecología funcional de epífitas vasculares de los

bosques del Hemisferio Sur (Muñoz et al. 2003, Zotz 2005, Parra et al. 2009, Díaz et al. 2010, Saldaña et al. 2014). En Chile la mayor diversidad de epífitas vasculares se encuentra en la zona de Bosque Templado Lluvioso (Arroyo et al. 1995, Armesto et al. 1997), concentrando la mayor parte de los estudios de este grupo (Parra et al. 2009, Díaz et al. 2010, Saldaña et al. 2014, Salinas & Armesto 2012, Muñoz et al. 2003), por lo que existen vacíos de información respecto a la ecología de las epífitas vasculares en la zona mediterránea, donde se encuentra el Bosque Esclerófilo (32°-30' a los 38°30'). En algunas comunidades de bosque templado lluvioso del sur de Chile, ya se ha estudiado la composición, abundancia y distribución vertical de grupos de epífitas y su relación con rasgos funcionales vinculados a la disponibilidad de luz y humedad (Parra et al. 2009, Díaz et al. 2010, Saldaña et al. 2014). Sin embargo, esto no se ha evaluado en la zona de transición entre el Bosque Templado y el Bosque Esclerófilo, donde se presenta un régimen distinto de precipitación, temperatura y estacionalidad que en los bosques de más al sur (Luebert & Pliscoff 2006, Arroyo et al. 1988), además de diferencias en la composición y estructura del bosque. A escala local, estas diferencias podrían generar distintos patrones de distribución y abundancia de las plantas epífitas, de los observados en el Bosque Templado Lluvioso. Por otro lado, no existen muchos estudios que hayan evaluado de manera cuantitativa la amplitud ecológica, y su relación con el grado de variación en las respuestas funcionales que especies de este grupo de plantas pueden llegar a presentar a escala local.

En este estudio se evaluaron las diferencias en amplitud ecológica en un gradiente de luz y humedad del sustrato que presenta un ensamble de epífitas vasculares, en un bosque esclerófilo mediterráneo costero, se consideraron que diferencias en la variación en rasgos funcionales relacionados con la variación en dichos recursos, son el mecanismo que subyace a estas diferencias en amplitud ecológica. Este estudio se desarrolló en el Parque Botánico Hualpén (36°47'S y 73°10'O), el cual se encuentra en la Península de Hualpén, próximo a la desembocadura del río Bio-Bío. El sitio, corresponde a un Bosque Esclerófilo Mediterráneo

Costero, en el cual podemos encontrar 10 especies de epífitas (tres Angiospermas y siete Pteridófitas). Dado que las especies de epífitas pertenecen a grupos taxonómicos para los cuales se han descrito diferencias en respuestas funcionales a la disponibilidad de recursos, también se realizaron comparaciones en la amplitud ecológica y rasgos funcionales entre Angiospermas y Pteridófitas.

1.8 Preguntas, objetivos e hipótesis

Preguntas de investigación

Pregunta 1. ¿Cuál es la amplitud ecológica a lo largo del gradiente de luz y de humedad de sustrato que presentan las especies de epífitas vasculares de un Bosque Esclerófilo Mediterráneo Costero?

Pregunta 2. ¿Las diferencias en amplitud ecológica se ven reflejadas en diferencias en la variación de los valores de los rasgos funcionales (LMA, CRA y Chl)?

Pregunta 3. ¿Existen diferencias en amplitud ecológica y variación de rasgos funcionales de epífitas Angiospermas y Pteridófitas?

Pregunta 4. ¿La composición de epífitas varía a lo largo del gradiente de luz y humedad del sustrato?

Objetivo General

Evaluar si las diferencias en la variación de rasgos funcionales en respuesta a la variación del micro-hábitat, refleja las diferencias en la amplitud ecológica dentro de un ensamble de epífitas vasculares. Además, determinar si existe relación entre la disponibilidad de luz y humedad de sustrato y la composición del ensamble de epifitas.

Objetivos Específicos

1. Evaluar las diferencias interespecíficas en la amplitud ecológica de las especies del ensamble de epífitas vasculares de un Bosque Esclerófilo Mediterráneo Costero, a lo largo del gradiente de luz y humedad del sustrato.
2. Evaluar si las especies con mayor amplitud ecológica en los gradientes de disponibilidad de luz y humedad de sustrato, presentan mayor variación de rasgos funcionales vinculados a la disponibilidad de luz y humedad (LMA, CRA y Chl).
3. Evaluar si existen diferencias entre epífitas Angiospermas y Pteridófitas, en relación a su amplitud ecológica y variación de rasgos funcionales en relación a la gradiente de luz y humedad del sustrato.
4. Evaluar si la composición del ensamble de epífitas varía a lo largo del gradiente de luz y de humedad del sustrato.



Hipótesis

Hipótesis 1. Las especies que presenten mayor amplitud ecológica a lo largo del gradiente de luz y humedad del sustrato, expresaran mayor variación de los rasgos funcionales vinculados a la disponibilidad de luz y agua (LMA, CRA y Chl).

Hipótesis 2. Debido a que las especies epífitas Angiospermas presentan una menor restricción a ambientes húmedos, presentarán mayor amplitud ecológica y variación de sus rasgos funcionales a lo largo del gradiente de luz y de humedad del sustrato que las epífitas Pteridófitas.

Hipótesis 3. Debido a que la composición y abundancia de epífitas se relaciona con las variaciones micro-ambientales, se espera que la composición del ensamble de epífitas varíe a lo largo del gradiente de luz y de humedad del sustrato.

2. Metodología

2.1 Sitio de estudio y especies

Este estudio se desarrolló en el Parque Botánico Hualpén (36°47'S y 73°10'O), el cual se encuentra en la Península de Hualpén, próximo a la desembocadura del río Bio-Bío, en la Provincia de Concepción, Región del Bio-Bío. Comprende una superficie de 73 hectáreas cedidas en comodato por la Gobernación de Talcahuano al Departamento de Botánica de la Universidad de Concepción desde 1970. Presenta un clima templado sub-mediterráneo con influencia oceánica. La precipitación media anual es de alrededor de 1100 mm (Di Castri & Hajek 1976), con una estación húmeda de 7 a 8 meses de duración y una corta estación seca en verano (Santibáñez & Uribe 1993). La temperatura media anual es de 15,5°C, con una media máxima de 18,5° y una media mínima de 6,1°C. La humedad relativa media anual es de un 82% (Santibáñez & Uribe 1993). Este lugar es de gran importancia desde un punto de vista biológico, debido a que está en una zona de transición entre los bosques y matorrales esclerófilos de la zona mediterránea de Chile central y los bosques siempreverdes latifoliados de clima templado (Gajardo 1994, Polyméris 1995, Pisano 1956). Corresponde a un Bosque Esclerófilo Mediterráneo Costero de *Lithrea caustica* (Mol.) Hook & Arn y *Azara integrifolia* R. et P. (Luebert & Pliscoff 2006) de carácter relictual, el cual se caracteriza por presentar manchones de bosque nativo, de naturaleza fragmentaria, donde el estrato arbóreo se ubica alrededor de los 20 metros de altura y en él predomina *Cryptocarya alba* (Mol.) Looser (Peumo) perteneciente a la familia Lauraceae, las especies subdominantes son *Aextoxicon punctatum* R. et P. (Olivillo) de la familia Aextoxicaceae, *Peumus boldus* Mol. (Boldo) de la familia Monimiaceae, *Lithrea caustica* (Mol.) Hook & Arn. (Litre) de la familia Monimiaceae y *Citronella mucronata* (R. et P.) D.Don de la familia Cardiopteridaceae (Polyméris 1995). Asimismo presenta una cantidad considerable de especies de plantas trepadoras y epífitas, las especies epífitas presentes en el sitio de estudio se enlistan en la Tabla 1.

Tabla 1. Especies de Pteridófitas y Angiospermas epífitas presentes en el Parque Botánico Hualpén.

División	Familia	Especie
Pteridophyta	Hymenophyllaceae	<i>Hymenophyllum caudiculatum</i> var. <i>productum</i> C. Chr.
	Hymenophyllaceae	<i>H. peltatum</i> var. <i>patagonium</i> . Diem & J.S. Licht.
	Hymenophyllaceae	<i>H. plicatum</i> Kaulf.
	Aspleniaceae	<i>Asplenium dareoides</i> Cav.
	Aspleniaceae	<i>A. trilobum</i> Cav.
	Polypodiaceae	<i>Pleopeltis macrocarpa</i> (Bory ex Willd.) Kaulf.
Angiosperma	Polypodiaceae	<i>Polypodium feuillei</i> Bertero
	Bromeliaceae	<i>Fascicularia bicolor</i> (Ruiz & Pav.) Schult. & Schult.f.
	Alstroemeriaceae	<i>Luzuriaga radicans</i> Ruiz & Pav.
	Gesneriaceae	<i>Sarmienta scandens</i> Pers.

2.2 Caracterización microambiental del hábito epífita

Se caracterizó la variación horizontal de la disponibilidad de luz y humedad del sustrato. Para ello, se realizó un muestreo dirigido, atravesando el sotobosque y claros de distinto tamaño, que dan cuenta de la variación estructural del bosque. El muestreo de epífitas se realizó en 200 árboles hospederos (> 25 cm de diámetro a la altura del pecho, DAP) de las especies arbóreas dominantes. Se registró la especie y DAP de cada árbol hospedero. Para abarcar la variación vertical de la humedad y luz, en el muestreo utilizaron tres rangos de altura (0-0.8 m, 1.6-2.4 m y 3.2-4 m) en los árboles hospederos, para capturar la mayor parte de la variabilidad de micro-sitios en los cuales las

especies epífitas se distribuyen. El muestreo se realizó hasta los 4 metros de altura de los árboles hospederos, ya que se ha encontrado que en bosques secundarios la mayor biomasa de epífitas se encuentra bajo los cuatro metros de altura de los árboles hospederos. En cada rango de nivel de altura de cada árbol muestreado, se estimó la abundancia de cada especie epífita a partir de la frecuencia relativa (al total de árboles muestreados) y las condiciones de luz o humedad del sustrato.

Las condiciones lumínicas se cuantificaron mediante fotografías hemisféricas de dosel en los tres rangos de altura en los árboles hospedadores, ubicados a lo largo de los transectos, en el gradiente horizontal. Las fotografías se tomaron con una cámara digital (Nikon Coolpix 4500), dispuesta horizontalmente sobre un trípode, a la que se le acoplo un objetivo ojo de pez, de 180° de ángulo de visión (Nikon FC-8). Todas las fotografías se tomaron bajo condiciones homogéneas de luminosidad (cielo nublado). Las fotografías fueron procesadas con el programa HemiView 2.1 (Delta-T Devices, Cambridge, U.K.) para calcular el promedio de radiación global (GSF, Global Site Factor), que es la fracción de la radiación total esperada para cada punto.

Se realizaron mediciones de la humedad del sustrato (HS) en el cual están arraigados los individuos. Para esto se sustrajo una muestra del sustrato de cada nivel de altura en el árbol hospedero. Las muestras frescas fueron pesadas en una balanza analítica (Kern & Sohn GmbH, modelo ABS 120-4), luego secadas en un horno de secado eléctrico (MEMMERT 100-800. Beschickung–Loading model) por 48 horas a 103°C, y finalmente pesadas nuevamente. Se calculó la proporción de humedad del sustrato con la siguiente fórmula: $HS = \frac{[MF-MS]}{[MF]} \times 100$, donde MF y MS corresponden a la masa fresca y masa seca respectivamente. Se sustrajo un total de 600 muestras de sustrato de los 200 árboles hospederos evaluados, durante los meses de noviembre y diciembre del año 2014.

2.3 Medición de rasgos funcionales

Los rasgos funcionales se midieron en un individuo de cada especie, en cada nivel de altura, de cada árbol hospedero, en total se evaluaron en 1056 individuos. Para medir la masa foliar específica (LMA), se extrajo una hoja o fronda completamente expandida de un individuo de cada especie. Con el fin de determinar el área foliar, se tomó una foto digital de la hoja fresca y luego se estimó el área en el programa ImageJ (<http://imagej.nih.gov/ij/>). Para determinar la masa seca foliar, se secó cada hoja por 48 hrs a 70° C en una estufa de secado eléctrica (MEMMERT 100-800. Beschickung–Loading model) y se pesó cada hoja en una balanza analítica (Kern & sohn GmbH, modelo ABS 120-4). Luego, para calcular LMA, se dividió la masa foliar de cada hoja, por su área foliar (LMA= masa foliar seca/ área foliar).

Para determinar el contenido relativo de agua foliar (CRA), se extrajo una hoja completamente expandida de un individuo de cada especie, en cada nivel de altura, en cada árbol hospedero. Las hojas frescas se pesaron en una pesa analítica, luego se secaron por 48 hrs a 70° C y se volvieron a pesar secas. Se calculó el CRA con la siguiente fórmula: $CRA = ([PF - PS] / [PF]) \times 100$, donde PF es el peso fresco y PS es el peso seco (Godoy & Gianoli 2013). Finalmente, el contenido de clorofila foliar se midió para cada individuo en cada nivel de altura, en una hoja fresca, sana y completamente expandida, con un medidor de clorofila manual (CCM-200, OPTI-SCIENCES, USA) realizando tres lecturas por hoja. El CCM-200 calcula un índice en “unidades CCI”, basado en la transmitancia de la luz roja e infrarroja de dos diodos que emiten luz a 650 y 940 nm. Esta metodología no invasiva permite generar estimaciones confiables del contenido de clorofila de la hoja (Richardson et al. 2002). Posteriormente, mediante las ecuaciones propuestas por Richardson et al. (2002), se estimó el contenido de clorofila foliar (Chl). El grado de variación en los rasgos funcionales se midió a través del coeficiente de variación ($CV = \text{desviación estándar} / \text{media}$), esto se evaluó en cada rasgo, en cada especie de epífita.

2.4 Índice de Levins

Se definió la amplitud ecológica en el gradiente de luz y humedad, para cada especie, mediante el índice de Levins (Colwell & Futuyma 1971). Éste se calculó a partir de la siguiente fórmula:

$$B_i = - \sum_j p_{ij} \log p_{ij}$$

Donde $p_{ij} = N_{ij}/Y_i$ es la proporción de individuos de la especie i asociada al estado del recurso j ; N_{ij} es el número de individuos de la especie i que se encuentra asociada al estado del recurso j , e Y_i es el número de individuos de la especie i (Colwell & Futuyma 1971). Este índice se estimó a partir de los datos de abundancia de las especies a lo largo del gradiente de luz y humedad del sustrato, tomando como estados del recurso intervalos de disponibilidad de luz (GSF) y de humedad del sustrato (HS), se definieron 10 y 11 intervalos de estados de recursos, de acuerdo a la distribución de abundancia de las epifitas a lo largo de los gradiente ambientales. El índice genera valores entre 0 y 1, donde los valores cercanos a 0 indican una distribución estrecha y los valores cercanos a 1 indican una amplia distribución.

2.5 Análisis Estadísticos

Para evaluar diferencias en las variables micro-ambientales (GSF y HS) entre las especies de hospedadores y con la altura de los árboles hospederos, se realizaron análisis no paramétricos Wilcoxon / Kruskal-Wallis Tests. Se utilizaron ANOVAS de dos vías para ver el efecto GSF, HS y DAP sobre la abundancia de las distintas especies de epífitas, donde los factores fueron las especies epífitas y rangos de GSF, HS y DAP. Para determinar si hay diferencias en la abundancia de las epífitas entre las distintas especies de forófitos, se realizó un análisis no paramétrico Wilcoxon / Kruskal-Wallis Tests. Los resultados significativos de los ANOVA y Wilcoxon / Kruskal-Wallis Tests fueron seguidos por un test de Tukey para determinar dónde se encuentran las diferencias. Con el fin de considerar la disponibilidad relativa de los diferentes ambientes de luz, humedad de sustrato, especie y DAP del árbol hospedero, se ponderó la abundancia de epífitas por la cantidad de

sitios en cada rango de disponibilidad de luz, humedad de sustrato, especie y DAP del árbol hospedero. Para determinar si las especies epífitas presentan diferencias en su amplitud ecológica, se compararon los índices de Levins de cada especie. Para establecer si las diferencias interespecíficas en la amplitud ecológica, a lo largo de los gradientes de luz y humedad del sustrato, se relacionan con diferencias en el rango de variación de los rasgos funcionales (LMA, CRA y Chl), se realizó una correlación, en donde el coeficiente de variación de los rasgos representa la variable explicativa, y la amplitud ecológica (Índice de Levins) corresponde a la variable respuesta. Finalmente, para evaluar diferencias entre epífitas Angiospermas y Pteridófitas, en la amplitud ecológica y la variación de rasgos funcionales, se agruparon las especies de cada taxa y se utilizaron los valores de los índices de Levins y los coeficientes de variación de los rasgos funcionales de especie como réplicas, y se realizaron análisis no paramétrico Wilcoxon / Kruskal-Wallis Tests. Estos análisis se realizaron utilizando el programa JMP 4.0.

Con los datos de riqueza y abundancia de epífitas se realizó un análisis multivariado de ordenación, con el fin de interpretar diferencias entre rangos de recursos en función de la composición de epífitas presentes en cada uno de ellos. Esto se desarrolló mediante la técnica de ordenación DCA (análisis de correspondencia sin tendencias). Este método, ubica las muestras en un espacio de ordenación de menor dimensionalidad, definido por los atributos comunitarios y ambientales de éstas, de modo que las muestras más parecidas aparezcan más próximas entre sí y las más diferentes más alejadas (Farrel et al. 1995). Los ejes de ordenación, llamados variables latentes o gradientes, pueden ser combinaciones de varias variables ambientales que expliquen el ordenamiento de las muestras (Farrel et al. 1995). Al obtener la ordenación y los ejes que extrajeron los patrones dominantes de la variación en la composición, los valores latentes se relacionaron indirectamente a las variables ambientales, disponibilidad de luz y humedad del sustrato. Para realizar este análisis, se utilizó el programa MVSP 3.1.

3. Resultados

3.1 Factores ambientales que influyen en la distribución de epífitas

Las especies de árboles hospederos presentaron diferencias significativas en la disponibilidad de luz bajo su dosel. Los individuos de *Cryptocarya alba* mostraron micrositos con mayor luz que los individuos de *Peumus boldus* y *Aextoxicon punctatum* (Tabla 2) (Tukey test $P < 0.05$). En cuanto a la humedad del sustrato, los individuos de *Cryptocarya alba* y *Citronella mucronata* son los hospederos con mayor humedad del sustrato, sin embargo, no se observaron diferencias significativas entre las distintas especies de árboles hospederos (Tabla 2). Los rangos de la altura de los árboles no presentaron diferencias en la disponibilidad de luz ni humedad del sustrato (Tabla 3).

Tabla 2. Valores promedio (\pm error estándar) de la disponibilidad de luz (GSF) y humedad del sustrato HS (%) en las cinco especies de árboles hospederos. Distintas letras representan diferencias significativa $P < 0.0001$ entre especies (Wilcoxon / Kruskal-Wallis Tests).

Especie	GSF	HS (%)
<i>Peumus boldus</i>	0.04 \pm 0.005a	17.75 \pm 0.68a
<i>Citronella mucronata</i>	0.04 \pm 0.011ab	24.61 \pm 4.98a
<i>Lithraea caustica</i>	0.06 \pm 0.012ab	16.70 \pm 0.79a
<i>Aextoxicon punctatum</i>	0.03 \pm 0.003a	22.06 \pm 1.55a
<i>Cryptocarya alba</i>	0.08 \pm 0.003b	23.63 \pm 0.63a

Tabla 3. Valores promedio (\pm error estándar) de GSF y HS (%) en tres niveles de altura en los árboles hospederos. Distintas letras representan diferencias significativas entre alturas (Wilcoxon / Kruskal-Wallis Tests).

Altura (m)	GSF	HS (%)
0-0.8	0.06 \pm 0.004a	22.74 \pm 0.97a
1.6-2.4	0.08 \pm 0.004a	21.87 \pm 0.93a
3.6-4	0.08 \pm 0.004a	24.41 \pm 0.92a

En un total de 200 árboles hospederos evaluados, encontré siete especies epífitas, siendo *Sarmienta scandens*, *Asplenium trilobum* y *Pleopeltis macrocarpa* las más abundantes (Tabla 4). No se encontraron diferencias significativas en la abundancia de epífitas al variar la disponibilidad de luz ni la humedad del sustrato (Tabla 5). La abundancia de epífitas en general cambió significativamente con el DAP de los hospederos. Los árboles hospederos con un DAP entre 0.32-0.64 m, presentaron mayor abundancia de epífitas (Tukey test $P < 0.05$), y no hubo una interacción entre la abundancia de las distintas especies de epífitas y el DAP de los árboles hospederos (Tabla 5, Figura 1). Las epífitas no mostraron diferencias en su abundancia en relación a las distintas especies de árboles hospederos (Figura 2).

Tabla 4. Abundancia relativa del total de especies epífitas encontradas en este estudio. Distintas letras representan diferencias significativa (Wilcoxon / Kruskal-Wallis Tests).

Especie	Abundancia relativa (%)
<i>Asplenium dareoides</i>	1.89 a
<i>Asplenium trilobum</i>	28.88b
<i>Hymenophyllum plicatum</i>	2.46 a
<i>Luzuriaga radicans</i>	2.18 a
<i>Polypodium feuillei</i>	6.34 ac
<i>Pleopeltis macrocarpa</i>	14.11bc
<i>Sarmienta scandens</i>	44.13b

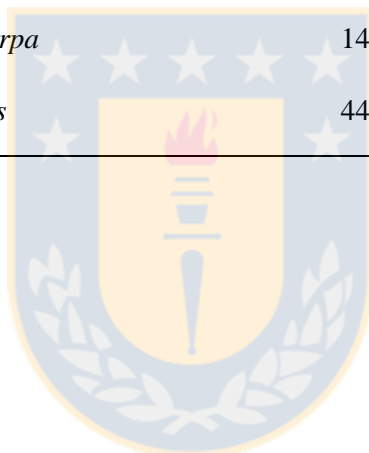


Tabla 5. ANOVAS de dos vías de la abundancia de especies de epífitas en distintos rangos de HS (22, 44, 66, 88 %), GSF (0.8, 0.18, 0.28, 0.38) y DAP (0.32, 0.64, 0.96, 1.28 m).

	df	SS	F	P
Especie epífita	6	6.39	48.83	<.0001
HS	1	0.09	4.25	0.063
Especie epífita x HS	6	0.33	2.57	0.0831
Especie epífita	6	7.830	13.5	0.0005
GSF	1	0.003	0.03	0.85
Especie epífita x GSF	6	0.674	1.16	0.40
Especie epífita	6	58308.8	2.93	0.04
DAP	1	155943	6.58	0.022
Especie epífita x DAP	6	0.880	0.69	0.655

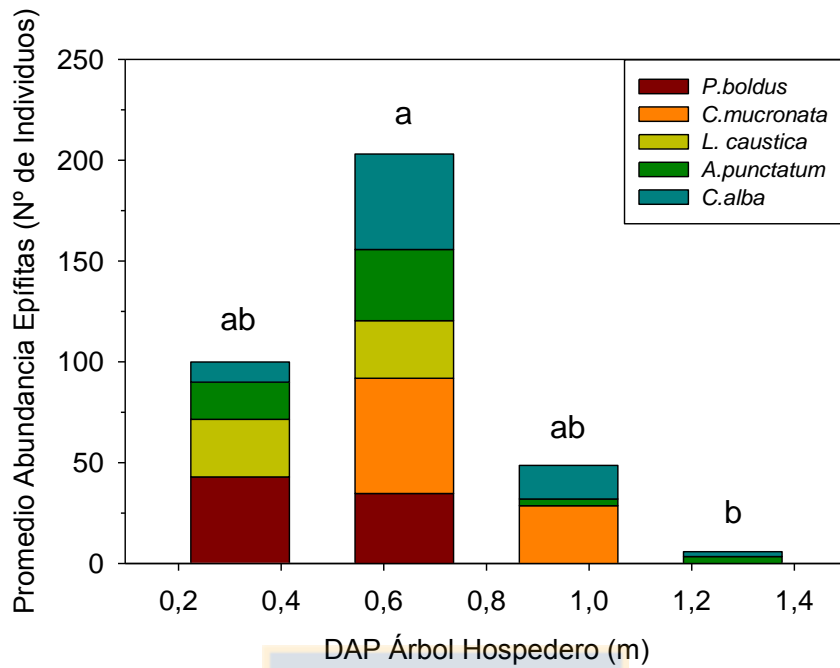


Figura 1. Promedio de abundancia de epifitas (ponderado por la especie de árbol hospedero) en cuatro rangos de DAP de los árboles hospederos. Distintas letras representan diferencias significativas entre clases diamétricas, ANOVA, F: 6.58; P: 0.022.

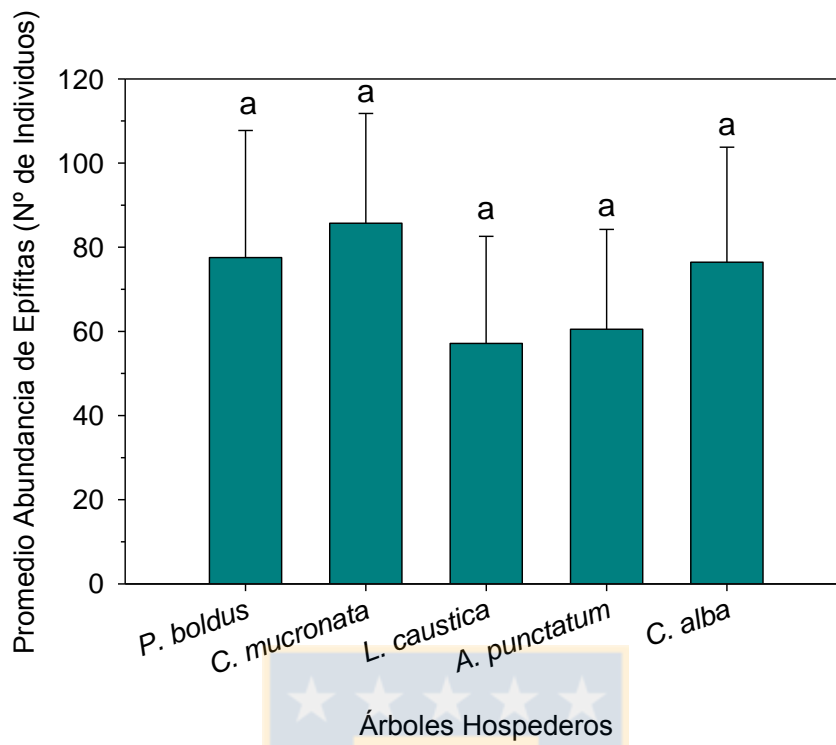


Figura 2. Promedio de la abundancia de epífitas en cada especie de árbol hospedero (ponderado por el número de árboles de cada especie de hospedero). Distintas letras representan diferencias significativas entre especies (Wilcoxon / Kruskal-Wallis Tests).

3.2 Amplitud ecológica y variación funcional

Las especies con mayor amplitud ecológica, tanto en relación a la luz disponible como a la disponibilidad de agua del sustrato de los sitios donde se establecieron, son *Asplenium trilobum*, *Pleopeltis macrocarpa* y *Sarmienta scandens*. En cambio *Hymenophyllum plicatum* es la especie con menor amplitud ecológica para ambos factores ambientales (Tabla 6). A su vez, la amplitud ecológica en relación a la humedad del sustrato se relacionó positivamente con la variación del contenido de clorofila foliar (Figura 4, Tabla 7), sin embargo no presentó relación con la variación del CRA y LMA (Tabla 7). No se encontró una relación entre la amplitud ecológica de la disponibilidad de luz y la variación de los rasgos funcionales (LMA, CRA y Chl) (Tabla 7). Las

epífitas Angiospermas y Pteridófitas no presentaron diferencias significativas en su amplitud ecológica y variación de rasgos funcionales (Tabla 8).

Tabla 6. Valores de Índices de Levins de la disponibilidad de luz (Bi GSF) y humedad del sustrato (Bi HS) de las especies epífitas Angiospermas. Valores del índice cercanos a 0 indican una amplitud ecológica estrecha y los valores cercanos a 1 indican una gran amplitud ecológica.

Especie	Bi GSF	Bi HS
<i>Asplenium dareoides</i>	0.668	0.521
<i>Asplenium trilobum</i>	0.726	0.707
<i>Hymeniphyllum plicatum</i>	0.359	0.573
<i>Luzuriaga radicans</i>	0.443	0.515
<i>Polypodium feuiliei</i>	0.691	0.610
<i>Pleopeltis macrocarpa</i>	0.825	0.711
<i>Sarmienta scandens</i>	0.712	0.647

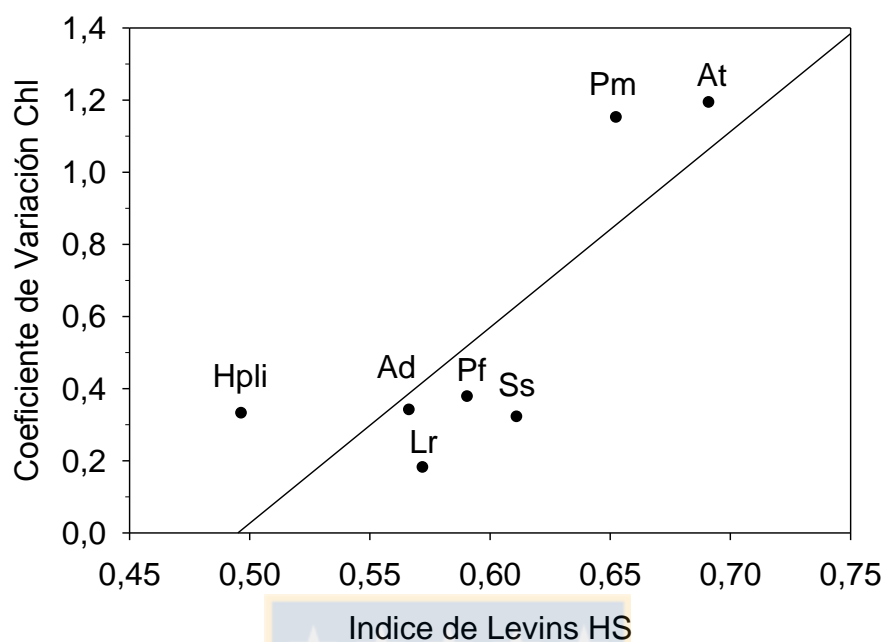


Figura 3. Correlación entre los valores del Índice de Levins de la humedad del sustrato (HS) y el coeficiente de variación de clorofila foliar (Chl). Ad= *A. dareoides*; At= *A. trilobum*; Hpli= *H. plicatum*; Lr= *L. radicans*; Pf= *P. feuillei*; Pm= *P. macrocarpa*; Ss= *S. scandens*.

Tabla 7. Correlación lineal entre índices de Levins de la disponibilidad de luz (Bi GSF) y humedad de sustrato (Bi HS) y coeficientes de variación (CV) de los rasgos funcionales (LMA, CRA y Chl) de *A. dareoides*, *A. trilobum*, *H. plicatum*, *L. radicans*, *P. feuillei*, *P. macrocarpa* y *S. scandens*. Resultados no significativos representados por n.s.

	Bi GSF	Bi HS
CV Chl	n.s	$R^2=0.583$; $F= 6.996$; $P=0.045$
CV CRA	n.s	n.s
CV LMA	n.s	n.s

Tabla 8. Valores promedio (\pm error estándar) de índices de Levins (Bi) de la disponibilidad de luz (GSF) y humedad del sustrato (HS), y coeficientes de variación (CV) de los rasgos funcionales (LMA, CRA y Chl) para Angiospermas y Pteridófitas. No presentan diferencias significativas. (Wilcoxon / Kruskal-Wallis Tests).

	Bi HS	Bi GSF	CV CRA	CV Chl	CV LMA
Angiospermas	0.524 \pm 0.03	0.577 \pm 0.13	0.32 \pm 0.10	0.25 \pm 0.07	0.51 \pm 0.28
Pteridófitas	0.453 \pm 0.04	0.654 \pm 0.08	0.45 \pm 0.07	0.67 \pm 0.20	0.39 \pm 0.06

3.3 Variación de la composición del ensamble de epífitas

La ordenación de las especies de epífitas mostró que los dos ejes explican un 61 % de la variación en la distribución de las epífitas. Se encontró una correlación entre los eigenvalues del eje 2 y la disponibilidad de luz (GSF), lo que indica que la distribución de las especies de epífitas se explica en un 26% por el gradiente de luz (Tabla 9).

Tabla 9. Correlación entre los valores de los componentes de la ordenación (análisis de correspondencia sin tendencia) y los parámetros ambientales, disponibilidad de luz (GSF) y humedad del sustrato (HS). Axis 1: eigenvalue= 0.35; Axis 2: eigenvalue= 0.26. Relación no significativa representada por n.s.

	Axis 1	Axis 2
GSF	n.s	R ² = 0.038;F=7.785; P=0.006
HS	n.s	n.s

4. Discusión

4.1 Descripción de factores determinantes de la distribución de epífitas

Nuestros resultados indican que en este tipo de bosque no hay diferencias en la disponibilidad de luz y la humedad del sustrato en los primeros cuatro metros del gradiente vertical de los árboles hospederos. Esto difiere con lo que se ha observado en el Bosque Templado Lluvioso, donde se han encontrado diferencias tanto en la disponibilidad de luz como la humedad del aire, a lo largo de los primeros metros del fuste (Parra et al. 2009, Saldaña et al. 2014). Por otro lado, otros autores han indicado que las condiciones micro-ambientales en la parte inferior y media del fuste son relativamente constantes (Johansson 1974). Estos resultados contrastantes podrían estar relacionados con diferencias en la composición y estructura entre estos tipos de bosques. Esto, porque la estructura del bosque es una variable que interactúa con la dinámica de humedad y luz al interior del bosque, lo cual podría determinar los cambios en la diversidad de las plantas epífitas, particularmente a escala local (Barthlott et al. 2001, Parra et al. 2009, Reyes et al. 2010).

En nuestro estudio, la variación de las condiciones micro-ambientales, humedad de sustrato y disponibilidad de luz bajo el dosel, no afectaron la abundancia de epífitas. Si bien entre los hospederos se observaron diferencias en la disponibilidad de luz bajo su dosel, la identidad del árbol hospedero no afectó la abundancia de epífitas. La importancia de la identidad del árbol hospedero para la estructura y dinámica de ensamblajes de epífitas vasculares es un tema en debate (Wagner et al. 2015). En literatura se ha visto que las especies epífitas muestran cierto grado de preferencia de especie de hospedero (ter Stege & Cornelissen 1989, Laube & Zotz 2006, Martínez-Meléndez et al. 2008). En el bosque valdiviano se han encontrado diversos patrones: algunos autores han documentado la preferencia de ensamblajes de epífitas por algunas especies de árboles hospederos (Parra et al. 2009). Sin embargo, también se ha indicado la falta de especificidad de hospedero (Saldaña et al. 2014, San Martín et al. 2008). Por otro lado, se ha señalado que más importante que

la especie de hospedero, es el área del sustrato y la edad de los árboles (Wagner et al 2015). Existe una correlación entre la abundancia de epífitas y el tamaño del árbol; un árbol de mayor tamaño interceptará mayor cantidad de diásporas ya que posee una mayor superficie expuesta a la lluvia de diásporas (Benzing 1990). A la vez, los árboles de mayor edad presentan un mayor tiempo de exposición a la lluvia de diásporas, y una mayor acumulación de epífitas (Zotz & Vollrath 2003). Esto podría explicar la mayor abundancia de epífitas en hospederos con un DAP entre 0.32 y 0.64, y por otro lado, la baja abundancia de epífitas en árboles de un DAP entre 0.97-1.28, se puede deber a la escasez de hospederos de ese tamaño en el sitio de estudio, por lo tanto el número de hospederos muestreados en ese rango de tamaño, podría ser insuficiente para representar realmente la abundancia de epífitas dentro de ese rango de tamaño.

4.2 Amplitud ecológica y variación funcional

Las especies más abundantes en el sitio de estudio son *Asplenium trilobum*, *Pleopeltis macrocarpa* y *Sarmienta scandens*. En concordancia, estas especies también fueron las que presentaron la mayor amplitud ecológica tanto a lo largo del gradiente de luz, así como en relación a la humedad del sustrato. La mayor amplitud ecológica de estas especies, podría favorecer su establecimiento en mayor cantidad de microsítios, y en consecuencia su abundancia, debido a que serían más capaces de tolerar una variada gama de microsítios con los recursos y condiciones ambientales necesarias para su supervivencia. Por el contrario, *Hymenophyllum plicatum*, la única especie perteneciente a la familia Hymenophyllaceae que encontramos en el sitio de estudio, es la especie que presentó menor amplitud ecológica, tanto en relación a la luz, como a la humedad del sustrato. Los integrantes de esta familia dependen, en gran medida, de la humedad del medio ambiente, ya que no tienen mecanismos para evitar la pérdida de agua de sus tejidos (Krömer & Kessler 2006). En el sitio de estudio, esta especie se encontró mayormente en la parte baja de los fustes y en sitios del bosque cercanos a fuentes de agua. En zonas de mayor humedad, como en el Bosque Valdiviano, *Hymenophyllum plicatum* se puede encontrar en microhábitat más expuestos, llegando hasta los 4,5

metros de altura del fuste, lo que se podría explicar por su mayor tolerancia a la desecación, en comparación a los congéneres distribuidos en microhábitat más protegidos (Saldaña et al. 2014).

En cuanto a la relación entre la amplitud ecológica en los gradientes estudiados y la variación de los rasgos funcionales, nuestros resultados arrojan que las especies que presentaron una distribución más amplia en relación a la humedad del sustrato, presentaron a su vez mayor variación en el contenido de clorofila foliar. Aquellas especies que presentan una amplia distribución en relación a la humedad del sustrato (e.g. *Asplenium trilobum*) poseen mayor capacidad de ajuste a la variación de la humedad ambiental mediante la variación del contenido de clorofila foliar. El contenido de clorofila foliar es un buen indicador de la actividad fotosintética de la planta (Coste et al. 2010, Gitelson et al. 2003) ya que la cantidad de radiación solar absorbida por una hoja es una función de la concentración foliar de pigmentos fotosintéticos (Givnish 1988). Lo que a su vez, determina la eficiencia fotosintética en un determinado ambiente, y en consecuencia, la ganancia de carbono de una planta en ese ambiente (Lambers et al. 2008). Su variación a lo largo de un gradiente ambiental, puede reflejar el desempeño de las especies de epífitas en diferentes ambientes. La cantidad de clorofila en la hoja está estrechamente relacionada con la concentración de nitrógeno, ya que el nitrógeno, al formar parte de la este pigmento, es necesario para su síntesis (Salisbury & Ross 1992). En consecuencia la clorofila foliar puede reflejar el estado nutricional de la planta con respecto a este nutriente (Catillo & Ligarreto 2010) y le permite ser un buen indicador de las deficiencias de nitrógeno en el ambiente (Chang & Robison 2003, Chapman & Barreto 1997). Se ha propuesto que la humedad del sitio donde se establecen las epífitas, afecta la disponibilidad del nitrógeno, pues a mayor humedad, las plantas tienen mayor contenido de nitrógeno (Hietz et al. 1999). Este patrón puede estar relacionado con la mayor productividad en zonas húmedas, y la limitación de la tasa de descomposición debido a la humedad del sustrato, lo que reduce el nitrógeno disponible en sitios más secos (Hietz et al. 1999). De esta manera, cuando la captación de agua es menor, la posibilidad de la absorción de nutrientes también se reduce (Schmidt 2000). Así,

las especies que presentan mayor amplitud ecológica, serían capaces de adecuar su contenido de clorofila foliar mejorando su desempeño, acorde a las condiciones que se exponen: al establecerse en microambientes menos favorables (de baja humedad, y una posible menor disponibilidad de nutrientes), disminuye su contenido de clorofila foliar, mientras que, al mejorar las condiciones micro-ambientales de humedad, estas especies aumentarían el contenido de clorofila foliar.

Por otro lado, no se encontró una relación entre la amplitud de la distribución de las epífitas en relación a la luz con la variación de Chl, LMA y CRA. Esto podría indicar que estas especies responden a la variación de la disponibilidad de luz mediante el ajuste de otros rasgos ligados a la disponibilidad de luz, como por ejemplo razón clorofila a/b y tasa fotosintética (Lambers et al. 2008). Además podría significar que a escala poblacional la variación de la disponibilidad de luz presenta un rol secundario, por lo que las respuestas funcionales podrían presentar una relación más estrecha a la disponibilidad de otros recursos, que estarían limitando en mayor medida la supervivencia y el crecimiento de las epífitas, como la humedad relativa del aire (Parra et al. 2009)

4.3 Comparación entre taxa

De las siete especies de epífitas encontradas en el sitio de estudio dos corresponden a Angiospermas (*Sarmienta scandens* y *Luzuriaga radicans*) y cinco a Pteridófitas (*Asplenium dareoides*, *Asplenium trilobum*, *Hymenophyllum plicatum*, *Polypodium feuillei* y *Pleopeltis macrocarpa*). Se esperaba que los helechos epífitos presentaran menor variación de los rasgos funcionales y menor amplitud ecológica, restringiéndose a microambientes de mayor humedad y de menor intensidad lumínica. Sin embargo, no se encontraron diferencias en la amplitud ecológica entre especies, es decir, los helechos no mostraron menor amplitud ecológica ni menor variación de rasgos funcionales que las Angiospermas. Por el contrario, dentro de las especies con mayor amplitud ecológica, tanto para la disponibilidad de luz como humedad del sustrato, están los helechos *Asplenium trilobum* y *Pleopeltis macrocarpa*. A pesar de las limitaciones de los helechos a los ambientes húmedos (Page 2002), debido al mal control de la conducción y pérdida de agua del follaje y la dependencia del

gametofito a un ambiente húmedo (Woodhouse & Nobel, 1982, Robinson 1994, Brodribb & Holbrook 2004), se ha visto que algunas especies de helechos de hábito terrestre son capaces de reclutar incluso en sitios de alta radiación, por lo que presentan una gran amplitud ecológica, lo que se relaciona con la mayor variación de rasgos funcionales que presentan estas especies (Saldaña et al. 2005, 2007).

4.4 Variación de la composición del ensamble de epífitas

Nuestros resultados indican que en este Bosque Esclerófilo Mediterráneo Costero, la composición del ensamble de epífitas está ligada a la disponibilidad de luz, explicando en un 26% la variación de la composición del ensamble. Esto coincide con lo descrito por otros autores, donde se señala que la composición de especies epífitas esta fuertemente relacionada con las variaciones micro-ambientales en el árbol hospedero, como la disponibilidad luz, humedad ambiental y las características del sustrato (Dickinson et al. 1993, Hietz & Briones 1998, Saldaña et al. 2014). En el Bosque Valdiviano, se ha visto que la variación de la composición de un ensamble de helechos película epífitos, dependería principalmente del gradiente de humedad relativa y en segundo término de la intensidad de la luz (Parra et al. 2009). Para una mejor comprensión de los factores determinantes de la composición de este ensamble de epífitas, se requeriría de la medición de otras variables micro-ambientales que podrían influir en la composición del ensamble, como la humedad del aire, la textura y calidad nutricional de la corteza del árbol hospedero (Wagner et al. 2015, Nadkarni 1984, Lange & Medina 1979, Martin & Siedow 1981).

4.5 Conclusiones y limitaciones del estudio

La alta abundancia observada bajo distintas condiciones de disponibilidad de luz y humedad de sustrato refleja una alta amplitud ecológica en especies como *Sarmient. scandens*, *Asplenium trilobum* y *Pleopeltis macrocarpa*. Para estas especies, el ajuste de contenido de clorofila foliar parece ser un importante mecanismo de aclimatación a la disponibilidad de recursos asociados con

la productividad primaria, en este caso particular con la humedad del sustrato. Por una parte, la capacidad de establecerse en microambientes de baja humedad, y concomitantemente menor potencial de absorción de agua y nutrientes, se refleja en el menor contenido de clorofila foliar y probablemente en adoptar una estrategia de menor crecimiento de las epífitas en este tipo de microhábitats. Por otro lado, al ser las condiciones micro-ambientales más favorables para el crecimiento, estas especies, aumentarían el contenido de clorofila foliar y su desempeño. Por otra parte, en el sitio de estudio y a escala comunitaria, la disponibilidad de luz es un factor abiótico determinante de la composición del ensamble de epífitas. Esto concuerda con lo descrito para las epífitas, para el cual los factores ambientales más relevantes para su crecimiento son la humedad ambiental y en segundo lugar disponibilidad de luz.

Los taxa Angiosperma y Pteridófito no mostraron diferencias de amplitud ecológica y variación de rasgos funcionales evaluados, reflejando que en este ensamble de epífitas, ambas taxa podrían tener facultades semejantes para hacer frente a la heterogeneidad ambiental a la cual están expuestas. No obstante, estos grupos podrían presentar diferentes respuestas a otros factores ambientales (*e.g.* humedad ambiental) determinantes de la distribución y abundancia para el hábito epífita.

No se observaron diferencias en las condiciones micro-ambientales a lo largo de los primeros cuatro metros del fuste de los árboles hospederos en Bosque Esclerófilo Mediterráneo Costero evaluado, lo cual difiere de los patrones vistos en el Bosque Templado Lluvioso. Estas diferencias se podrían deber a que la composición florística y características estructurales de estos bosques son distintas, éstas influyen en gran medida en la variabilidad de las condiciones ambientales y por lo tanto en los patrones de distribución de las epífitas. También hay que considerar que al estimar la abundancia y distribución de las especies epífitas sólo en los primeros metros del fuste, podría subestimar estos parámetros, y de igual manera subestimar el rango de variación micro-ambiental en la el cual se distribuyen. Para una mejor comprensión de los patrones de distribución de las epífitas vasculares habría que realizar un inventario completo a lo largo de fuste.

En el sitio de estudio hay una clara dominancia de *C. alba*, por lo tanto fueron muestreados una mayor cantidad de árboles hospederos de esta especie, con lo que la precisión del muestreo varió entre las especies de árboles hospederos, que no están representados de igual manera. En el caso de la comparación entre los taxa Angiosperma y Pteridófitas, sucede algo similar, ya que en el sitio de estudio hay una mayor riqueza de especies Pteridófitas (cinco especies), en comparación con las dos especies de Angiospermas encontradas.

6. Referencias

- ACKERLY, D.D., S.A. DUDLEY, S.E. SULTAN, J. SCHMITT, J.S. COLEMAN, C.R. LINDER, D.R. SANDQUIST, M.A. GEBER, A.S. EVANS, T.E. DAWSON & M.J. LECHOWICZ. 2000. The evolution of plant ecophysiological traits: recent advances and future directions. *BioScience* 50:979–995.
- ACKERLY, D.D., C.A. KNIGHT, S.B. WEISS, K. BARTON & K.P. STARMER. 2002. Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral woody plants: contrasting patterns in species level and community level analyses. *Oecologia* 130: 449–457.
- ANDRADE, J. & NOBEL, P. 1997. Microhabitats and water relations of epiphytic cacti and ferns in a lowland neotropical forest. *Biotropica* 29: 261–270.
- ARMESTO J.J., P. LEÓN & M.K. ARROYO. 1997. Los bosques templados del sur de Chile y Argentina, una isla biogeográfica. En: *Ecología de los bosques de Chile*. J.J. Armesto, C. Villagran & M.K. Arroyo (eds). Editorial Universitaria. Santiago. Chile. 477pp
- ARROYO, M.K., L. CAVIERES, A. PEÑALOZA, M. RIVEROS & A.M. FAGGI. 1995. Relaciones fitogeográficas y patrones regionales de riqueza de especies en la flora del bosque lluvioso templado de sudamérica. In: J.J. Armesto, C. Villagrán & M.K. Arroyo (eds) *Ecología de los bosques nativos de Chile*: 71-99. Universidad de Chile, Santiago, Chile.

- ARROYO, M.T.K., F.A. SQUEO, J.J. ARMESTO & C. VILLAGRÁN. 1988. Effect of aridity on plant diversity in the northern Chilean andes: results of a natural experiment. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75: 55-78.
- BARIK, S. K., H. N. PANDEY, R. S. TRIPATHI & P. RAO. 1992. Microenvironmental variability and species diversity in treefall gaps in a sub-tropical broadleaved forest. *Vegetatio* 103: 31-40, 1992.
- BARTHLOTT, W., V. SCHIMTH-NEUERBURG, J. NIEDER & S. ENGWALD. 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.
- BENZING, D.H. 1990. *Vascular epiphytes. General biology and related biota.* Cambridge, Cambridge University Press.
- BENZING, D.H. 1995. *Vascular epiphytes.* In: Lowman M.D. & N.M. Nadkarni (eds) *Forest Canopies: 225-254.* Academic Press, San Diego, USA.
- BENZING, D.H. 1998. Vulnerabilities of tropical forests to climate change: the significance of resident epiphytes. *Climate Change* 39:519-540.
- BENZING, D.H. 2004. *Vascular epiphytes.* In: In: Lowman MD & NM Nadkarni (eds) *Forest Canopies: 175-211.* 2nd Edition. Academic Press, San Diego, USA.
- BJÖRKMAN, O., N.K. BOARDMAN, J.M. ANDERSON, S.W. THORNE, D.J. GOODCHILD, N.A. PYLIOTIS. 1972. Effect of light intensity during growth of *Atriplex patula* on the capacity of photosynthetic reactions, chloroplast components and structure. *Carnegie Institution Year Book* 71: 115-135.
- BJÖRKMAN, O. 1981. Responses to different quantum flux densities. In: Lange O, Nobel P, Osmond C, Ziegler H (eds) *Physiological plant ecology 1. Responses to the physical environment.* Springer, Berlin, Heidelberg, New York, pp 57–107.
- BOARDMAN, N.K. 1977. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Annual Review of Plant Physiology* 28: 355-377.

- BRODRIBB, T.J. & N.M. HOLBROOK. 2004. Stomatal protection against hydraulic failure: a comparison of coexisting ferns and angiosperms. *New Phytologist* 162:663–670
- BROWN, N. 1993. The Implications of climate and gap microclimate for seedling growth conditions in a Bornean lowland rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 9: 153:168.
- CHANG, S. & D. ROBISON. 2003. Nondestructive and rapid estimation of hardwood foliar nitrogen status using the SPAD-502 chlorophyll meter. *Forest Ecology and Management* 181: 331-338.
- CHAPIN, F. S.III. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11:233-260.
- CHAPIN, F.S. III, K. AUTUMN & F. PUGNAIRE. 1993. Evolution of suites of traits in response to environmental stress. *The American Naturalist* 142:S78-S92.
- Chapman, S. & H. Barreto. 1997. Using a Chlorophyll Meter to Estimate Specific Leaf Nitrogen of Tropical Maize during Vegetative Growth. *Agronomy Journal* 89:557-562.
- CHAZDON, R. 1992. Photosynthetic plasticity of two rainforest shrubs across natural gaps transects. *Oecologia* 92:586–595.
- COLWELL, R. & D. FUTUYMA. 1971. On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology* 52:567–576.
- COSTE, S., C. BARALOTO, C. LEROY, E. MARCON, A. RENAUD, A. D. RICHARDSON, J. C. ROGGY, H. SCHIMANN, J. UDDLING & B. HÉRAULT. 2010. Assessing foliar chlorophyll contents with the SPAD-502 chlorophyll meter: a calibration test with thirteen tree species of tropical rainforest in French Guiana. *Annual of Forest Science* 67: 607–11.
- DENSLOW, J.S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 431-451.
- DIAZ, I.A., K. E. SIEVING, M.E. PEÑA-FOXON, J. LARRAIN & J.J. ARMESTO. 2010. Epiphyte diversity and biomass loads of canopy emergent trees in Chilean temperate rain forests: A neglected functional component. *Forest Ecology & Management* 259:1490-1501.

- DICKINSON, K. J. M., A. F. MARK & B. DAWKINS. 1993. Ecology of lianoid/epiphytic communities in coastal podocarp rain forest, Haast Ecological District. *New Zealand Journal Biogeography* 20: 687–705.
- DI CASTRI, F. & E. HAJEK. 1976. *Bioclimatología de Chile*. Ediciones Pontificia Universidad Católica de Chile. Santiago, Chile. 128 pp.
- DONOSO, C. 1981. Tipos forestales de los bosques nativos de Chile. Documento de Trabajo N° 38. Investigación y Desarrollo Forestal. Corporación Nacional Forestal y la Organización de la Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación (CONAF, PNUD-FAO), Santiago, Chile. 73 pp.
- FARRELE, A. CRITCHLEY & L. CID. 1995. Análisis multivariado de comunidades de algas. En: Alveal, K., M Ferrario, E. Oliveira & E. Sar (eds). *Manual de métodos ficológicos*: 795-823. Ediciones Universidad de Concepción, Concepción, Chile
- FIELD, C.B. 1988. On the role of photosynthetic responses in constraining the habitat distribution of rainforest plants. *Australian Journal of Plant Physiology* 15:343–58.
- Flora del Parque Botánico Hualpén, Claves taxonómicas. 1979. Universidad de Concepción Instituto de Biología Departamento de Botánica.
- FUTUYMA, D.J. & G. MORENO. 1988. The evolution of ecological specialization. *Annual Review of Ecological Systems* 19: 207-233.
- GAJARDO, R. 1994. *La vegetación natural de Chile: clasificación y distribución geográfica*. Editorial Universitaria, Santiago, Chile. 156 pp.
- GARNIER, E. & G. LAURENT. 1994. Leaf anatomy, specific mass and wáter content in congeneric annual and perennial grass species. *New Phytologist*. 128: 725-736.
- GITELSON, A., A. GRITZ & M.N. MERZLYAK. 2003. Relationships between leaf chlorophyll content and spectral reflectance and algorithms for non-destructive chlorophyll assessment in higher plant leaves. *J Plant Physiol* 160:271–82.

- GIVNISH, T.J. 1978. Ecological aspects of plant morphology: leaf form in relation to environment. In: Sattler R, editor. Theoretical plant morphology. Leiden, The Netherlands: Leiden University Press. pp. 83–142.
- GIVNISH, T. J. 1988. Adaptation to sun vs. shade: a whole-plant perspective. *Australian Journal of Plant Physiology* 15: 63–92.
- GODOY, O. & E. GIANOLI. 2013. Functional variation of leaf succulence in a cold rainforest epiphyte. *Plant Ecology and Evolution* 147: 167-172.
- HIETZ P, & O. BRIONES. 1998. Correlation between water relations and within-canopy distribution of epiphytic ferns in a Mexican cloud forest. *Oecologia* 114: 305–316.
- HIETZ, P., W. WANEK, W. & POPP, M. 1999. Stable isotopic composition of carbón and nitrogen and nitrogen content in vascular epiphytes along an altitudinal transect. *Plant, Cell and Environment* 22: 1435-1443.
- HIETZ-SEIFERT, U., P. HIETZ & S. GUEVARA. 1996. Epiphyte vegetation and diversity on remnant trees after forest clearance in southern Veracruz, Mexico. *Biological Conservation* 75:103–111.
- HIETZ, P. 2010. Fern adaptations to xeric environments. . In: Mehltreter, K., Lawrence, R. & Joanne, M.(eds) *Fern Ecology*: 158-194. Cambridge University Press, New York, USA.
- JOHANSSON, D.R. 1974. Ecology of vascular epiphytes in West African rain forest. *Acta Phytogeographica Suecica* 59: 1-136.
- KARST, A.L. & M.J. LECHIWICZ. 2007. Are correlations among foliar traits in ferns consistent with those in the seed plants?. *New Phytologist* 173: 306 –312.
- KRESS, W.J.1989. The systematic occurrence of vascular epiphytes. In: Lüttge U (ed) *Vascular plants as epiphytes: evolution and ecophysiology*: 234-261. *Ecological Studies*. Springer Verlag. Heidelberg.
- KRÖMER, T. & M. KESSLER. 2006. Filmy Ferns (Hymenophyllaceae) as High- Canopy epiphytes. *Ecotropica* 12:57-63.

- LAMBERS, H., F.S. CHAPIN III & T.L. PONS. 2008. *Plant physiological ecology*. New York, Springer.
- LANGE, O.L. & E. MEDINA. 1979. Stomata of the CAM plant *Tillandsia recurvata* respond directly to humidity. *Oecologia* 40:357–363.
- LAUBE, S & G. ZOTZ. 2006. Neither host-specific nor random: vascular epiphytes on three tree species in a Panamanian lowland forest. *Annals of Botany* 97: 1103–1114.
- LICHTENTHALER, H.K., C. BUSCHMANN, M. DÖLL, H.J. FIETZ, T. BACH, U. KOZEL, D. MEIER & U. RAHMSDORF. 1981. Photosynthetic activity, chloroplast ultrastructure, and leaf characteristics of high-light and low-light plants and of sun and shade leaves. *Photosynthesis Research* 2: 115-141.
- LUEBERT, F. & P. PLISCOFF. 2006. *Sinopsis bioclimática y vegetacional de Chile*. Ed Universitaria, Santiago de Chile, 316 pp.
- MARTICORENA, A., D. ALARCÓN, L. ABELLO & C. ATALA. 2010. *Plantas trepadoras, epífitas y parasitas nativas de Chile. Guía de Campo*. Ed. Corma, Concepción Chile. 291 pp.
- MARTIN, C.E. & J.N. SIEDOW. 1981. Crassulacean acid metabolism in the epiphyte *Tillandsia usneoides* (Spanish moss) L. Response of CO₂ exchange to controlled environmental conditions. *Plant Physiology* 68:335–339.
- MARTÍNEZ-MELÉNDEZ, N., M.A. PÉREZ-FARRERA & A. FLORES-PALACIOS. 2008. Vertical stratification and host preference by vascular epiphytes in a Chiapas, Mexico, cloud forest. *Revista de Biología Tropical* 56: 2069–2086.
- MEINZER, F.C. & G. GOLDSTEIN. 1996. Scaling up from leaves to whole plants and canopies for photosynthetic gas exchange. Pp. 114-138 in Mulkey, S.S., Chazdon, R.L., & A.P. Smith (eds.). *Tropical forest plant ecology*. Chapman & Hall, New York.
- MINCKLER, L.S., J.D. WOERHEIDE & R.C. SCHLESINGER. 1973. Light, soil moisture and tree reproduction in hardwood forest openings. U.S. For. Serv. Res. Pap. NC-89.

- MUÑOZ, A., P. CHACÓN, F. PÉREZ, E. BARRER & J. ARMESTO. 2003. Diversity and host tree preferences of vascular epiphytes and vines in a temperate rainforest in southern Chile. *Australian Journal of Botany* 51:381–391.
- NADKARNI, N. M. 1984. Biomass and nutrient capital of epiphytes in an *Acer macrophyllum* community of a temperate moist coniferous forest, Olympic Peninsula, Washington State. *Canadian Journal of Botany* 62: 2223–2228.
- NIINEMETS, U. 1999. Components of leaf dry mass per area thickness and density alter leaf photosynthetic capacity in reverse directions in woody plants. *New Phytologist*, 144: 35– 47.
- PAGE, C. N. 2002. Ecological strategies in fern evolution: a neopteridological overview. *Review of Palaeobotany and Palynology* 119: 1-33.
- PARRA M. J., K. ACUÑA, L.J. CORCUERA & A. SALDAÑA. 2009. Vertical distribution of Hymenophyllaceae species along host tree microhabitats in a temperate rainforest in Southern Chile. *Journal of Vegetation Science* 20: 588–595.
- PISANO, E. 1956. Esquema de clasificación de las comunidades vegetales de Chile. Universidad de Chile. *Agronomía* 2(1):30-33.
- POLYMÉRIS, C.M. 1995. Vegetación actual de la península de Halpén: Clasificación y dinámica. Tesis Magister, Depto.de Botánica, Universidad de Concepción, Chile. 190pp.
- REICH, P.B., M.B. WALTERS & D.S. ELLSWORTH. 1997 From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 94: 13730–13734.
- REYES, F., S. ZANETTI, A. ESPINOSA & M. ALVEAR. 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.
- RICHARDS P.W. 1996. *The tropical rain forest – an ecological study*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

- RICHARDSON, A.D., S.P. DUIGAN & G.P. BERLYN. 2002. An evaluation of noninvasive methods to estimate foliar chlorophyll content. *New Phytologist* 153: 185-194.
- RICKLEFS R.E. & D. SCHLUTER. 1993. Species diversity in ecological communities. Historical and geographical perspectives. University of Chicago Press, Chicago, USA.
- CASTILLO, A. & G. A. LIGARRETO. 2010. Relación entre nitrógeno foliar y el contenido de clorofila, en maíz asociado con pastos en el Piedemonte Llanero colombiano. *Revista Corpoica Ciencia y Tecnología Agropecuaria* 11:122-128.
- ROBINSON, J. 1994. Speculations on carbon dioxide starvation, Late Tertiary evolution of stomatal regulation and floristic modernization. *Plant Cell Environ* 17:345–354.
- SALINAS, F. & J. ARMESTO. 2012. Regeneration niche of three epiphytic species of Gesneriaceae from Chilean rainforests: implications for the evolution of growth habits in Coronanthereae. *Botanical Journal of the Linnean Society* 170: 79–92.
- SALDAÑA, A., E. GIANOLI & C.H. LUSK. 2005. Physiological and morphological responses to light availability in three *Blechnum* species (Pteridophyta, Blechnaceae) of different ecological breadth. *Oecologia* 145:252–257.
- SALDAÑA, A., C.H. LUSK, W.L. GONZÁLES & E. GIANOLI. 2007. Natural selection on ecophysiological traits of a fern species in a temperate rainforest. *Evolutionary Ecology*. 21:651–662.
- SALDAÑA, A., M. J. PARRA, A. FLORES-BAVESTRELLO, L. J. CORCUERA & L. A. BRAVO. 2014. Effects of forest successional status on microenvironmental conditions, diversity, and distribution of filmy fern species in a temperate rainforest. *Plant Species Biology* 23:253-262.
- SALISBURY, F.B. & C.W. ROSS. 1992. Fisiología vegetal. Ed. Iberoamérica S.A., México. pp. 319-338.
- SAN MARTÍN, J., ESPINOSA, A., ZANETTI, S., HAUENSTEIN, E., OJEDA, N. & C. ARRIAGADA. 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.

- SANTIBÁÑEZ, F. & J. URIB. 1993. Atlas Agroclimático de Chile, regiones sexta, séptima, octava y novena. Corporación de Fomento. Ministerio de Agricultura. FIA. Santiago, Chile, 99 p.
- SCHIMPER, A.F.W. 1903. Plant geography upon a physiological basis. Clarendon Press, Oxford, UK.
- SHULZE, E., E. BECK & K. MÜLLER-HOHENSTEIN. 2002. Plant Ecology. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, Germany. 692 pp.
- SHIPLEY, W. 1995. Structured intraspecific determinants of specific leaf area in 34 species of herbaceous angiosperms. *Functional Ecology* 9: 312–319.
- SPENCER, W. & J. TEERI. 1994. Acclimation of photosynthetic phenotype to environmental heterogeneity. *Ecology* 75:301-314.
- SMITH, R.L. & T.M. SMITH. 2001. *Ecología*. Cuarta Edición. Pearson Education S.A. Madrid. 664 pp
- SULTAN S., A WILCZEK, D. BELL & G. HAND. 1998. Physiological response to complex environments in annual *Polygonum* species of contrasting ecological breadth. *Oecologia* 115:564-578.
- TER STEEGE, H. & J.H.C. CORNELISSEN. 1989. Distribution and ecology of vascular epiphytes in lowland rain forest of Guyana. *Biotropica* 21: 331–339.
- VAN ARENDONK, J.J.C.M. & H. POORTER. 1994. The chemical composition and anatomical structure of leaves of grass species differing in relative growth rate. *Plant Cell Environ.* 17: 963-970.
- VAN TIENDEREN, P.H. 1997. Generalist, specialist, and the evolution of phenotypic plasticity in symmetric populations of distinct species. *Evolution* 51:1372–1380.
- VILLAGRÁN, C. & L. HINOJOSA. 1997. Historia de los bosques del sur de Sudamérica II: Análisis fitogeográfico. *Revista Chilena de Historia Natural.* 70: 241-267.
- VITOUSEK, P.M. & J.S. DENSLOW. 1986. Nitrogen and phosphorus availability in treefall gaps of a lowland tropical rainforest. *Journal of Ecology* 74: 1167-1178.

- WAGNER, K., G. MENDIETA-LEIVA & G. ZOTZ. 2015. Host specificity in vascular epiphytes: a review of methodology, empirical evidence and potential mechanisms. *AoB PLANTS* 7: plu092; doi:10.1093/aobpla/plu092
- WALTERS, M. & C. FIELD. 1987. Photosynthetic light acclimation in two rainforest *Piper* species with different ecological amplitudes. *Oecologia* 72:449–456.
- WEBB, L.J. 1959. A physiognomic classification of Australian rain forests. *Journal of Ecology* 47: 551–570.
- WILSON, P.J., K. Thompson & J.G. Hodgson. 1999. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist* 143: 155–162.
- WODA, C., A. HUBER & A. DOHRENBUSCH. 2006. Vegetación epífita y captación de neblina en bosques siempreverdes en la Cordillera Pelada, sur de Chile. *Bosque*. 27: 231-240.
- WOODHOUSE, R. & P. NOBEL. 1982. Stipe anatomy, water potentials and xylem conductances in seven species of ferns (Filicopsida). *Am J Bot* 69:135–142
- WRIGHT, I.J., P.B. REICH, M. WESTOBY, D.D. ACKERLY, Z. BARUCH, F. BONGERS, J. CAVENDER-BARES, F.S. CHAPIN, J.H.C. CORNELISSEN, M. DIEMER, J. FLEXAS, E. GARNIER, P.K. GROOM, J. GULIAS, K. HIKOSAKA, B.B. LAMONT, T. LEE, W. LEE, C. LUSK, J.J. MIDGLEY, M.L. NAVAS, Ü. NIINEMETS, J. OLEKSYN, N. OSADA, H. POORTER, P. POOT, L. PRIOR, V.I. PYANKOV, C. ROUMRT, S.C. THOMAAS, E.J. VENEKLAAS & R. VILLAR. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428: 821–827.
- ZOTZ, G. & P. HIETZ. 2001. The physiological ecology of vascular epiphytes: current knowledge, open questions. *Journal of Experimental Botany* 52:2067-2078.
- ZOTZ, G. & J.L. ANDRADE. 2002. La ecología y la fisiología de las epífitas y las hemiepífitas. In: Guariguata MR & Kattan GH (eds) *Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales*: 271-296. Libro Universitario Regional del Instituto Tecnológico de Costa Rica, San José, Costa Rica.
- ZOTZ, G. 2005. Vascular epiphytes in the temperate zones - a review. *Plant Ecology* 176:173-183.

ZOTZ, G. 2013. The systematic distribution of vascular epiphytes – a critical update. *Botanical Journal of the Linnean Society* 171: 453–481.

ZOTZ, G. & B. VOLLRATH. 2003. The epiphyte vegetation of the palm *Socratea exorrhiza*— correlations with tree size, tree age and bryophyte cover. *Journal of Tropical Ecology* 19:81–90.

