



Efectos de la Temperatura en la Germinación de Diferentes Especies  
de Briófitos Epífitos y su Ecología.

Seminario de Título presentado a la  
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas  
Para optar al título de Bióloga

**María Ignacia Órdenes Cuadra**

Concepción, Agosto de 2024

Tesis para optar al título de Bióloga: “Efectos de la Temperatura en la Germinación de Diferentes Especies de Briófitos Epífitos y su Ecología”, desarrollado en el Departamento de Botánica, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción.

Profesor guía

---

Dr. Alfredo Saldaña

Comisión evaluadora

---

Dr. Patricio López

---

Dra. Glenda Fuentes

---

Dr. Víctor Hernández (Vicedecano)

---

Dra. Margarita Marchant (Decana)

“En los mapas del cielo el sol siempre es amarillo  
y la lluvia o las nubes no pueden velar tanto brillo  
ni los árboles nunca podrán ocultar el camino  
de su luz hacia el bosque profundo de nuestro destino

Esa hierba tan verde se ve como un manto lejano  
que no puede escapar  
que se puede alcanzar solo con volar

Siete mares he surcado  
siete mares color azul  
yo soy nave voy navegando  
Y mi vela eres tú

Bajo el agua veo peces de colores  
van donde quieren no los mandas tú

De una América a otra tan solo es cuestión de un segundo  
basta con desearlo y podrás recorrer todo el mundo

Un muchacho que trepa, que trepa a lo alto de un muro  
si se siente seguro verá su futuro con claridad

Y el futuro es una nave que por el tiempo volará  
a Saturno, después de Marte  
nadie sabe dónde llegará

Si le ves venir  
si te trae amores, no te los roben sin apurar

Aprovecha los mejores momentos que después no volverán

La esperanza jamás se pierde,  
los malos tiempos pasarán...

Piensa que el futuro es una acuarela y tu vida un lienzo que colorear,  
tú lo pintarás...”

Acuarela, Toquinho.  
Canción que mi papá nos dedicó a mi hermano y a mí.

## Agradecimientos

Es difícil llegar hasta aquí y mirar hacia atrás sin sentir una mezcla de nostalgia, felicidad y orgullo. Cada paso que he dado ha sido un recorrido acompañado por el amor y el apoyo de muchos. Es difícil no poder mencionar a cada persona que ha contribuido a que hoy esté aquí, inclusive a mis mascotas, mis bebés, que con su amor incondicional y alegría cada vez al verme, me recargaban de energía...

Quisiera comenzar dedicando este logro a las personas más importantes en mi vida: mis papás Carolina y Ricardo, junto a mi hermano Jorge. Mis pilares fundamentales, mis más grandes amores, no sé qué sería de mí sin ustedes. Los amo con todo mi corazón y les agradezco infinitamente. Cada esfuerzo valió la pena, gracias por nunca dejarme sola y estar incondicionalmente con su amor y comprensión. Gracias por inculcarme el amor a la naturaleza desde pequeña y el ser scout, gracias a ello descubrí que mi vocación era estudiar la vida natural.

A mi tía Paty, mi abuelita María, mi tata Roberto y mi abuelito Heriberto, quienes partieron de este mundo en diferentes momentos de mi vida, y a mi hermano Ricardito, que siempre estará en mi corazón. Sé que han estado conmigo, acompañándome, y que deben estar felices por este logro. Gracias por tanto amor que me brindaron en vida; siempre estarán presentes en mí.

Mención especial a mi mamá Rebeca, mi tía Kena, mi prima Coni, mi padrino Enrique, mi tía Pili, mi tía Ilia y Álvaro, junto a toda mi gran familia. Gracias por sus consejos, su aliento y por todo el cariño y apoyo.

A mis amigos de carrera: Benji, Nacha, Morita, Vasti, Dama, Nane, Kari, Clau y Paulito. Aportaron mucho a mi experiencia universitaria, gracias por todo lo vivido, por estar a mi lado cuando los necesité y por su apoyo en cada logro. Los quiero mucho; cada uno ocupa un lugar especial en mi corazón. También agradezco a mis amigos de colegio, universidad, scout y de vida, que han estado presentes en diversas etapas e instancias, ya sea en situaciones difíciles, como en momentos bonitos.

Durante mi práctica profesional en la Reserva Nacional Río los Cipreses, no solo conocí a guardaparques profesionales apasionados por la naturaleza, sino que también hice muy buenos amigos. Mi amiga Yari, Huguito, Jacque y Koke, gracias por cada enseñanza, por compartir sus conocimientos, tantas risas y por todo el cariño recibido en esa linda etapa.

A mi profesor guía, desde mi proyecto de unidad de investigación a mi seminario de título en el área de la ecología. Alfredo Saldaña, quien además de ser mi tutor, fue un apoyo esencial y figura familiar para mí, en mi camino hacia la profesionalización. Gracias profesor por sus consejos y sus retos cuando fueron necesarios. Por siempre creer en mí y guiarme con paciencia y dedicación, es algo que valoro profundamente.

A mis compañeras del laboratorio Ecolfun en la facultad, Cami y Perla, gracias por los momentos de distracción y risas entre tanto trabajo y estudio, por sus consejos, apoyo académico y emocional; sin duda, fueron fundamentales para culminar esta etapa.

A mi jefe de carrera, Patricio López y vicedecano Víctor Hernández, quienes creyeron en mí y mis capacidades, brindándome su apoyo y guía para crecer profesionalmente, durante la carrera y en mi pasantía en el extranjero. gracias por sus consejos y su innegable cariño.

A quienes hicieron posible el desarrollo metodológico de esta tesis, durante mi pasantía en el laboratorio de briología de la Universidad de Valencia, España, haciendo especial mención a mi tutora de laboratorio Belén Albertos, así como Ricardo Garilleti y Daniel Ballesteros, por darme esta valiosa y bonita oportunidad, por permitirme aprender de ustedes, de su amor por el mundo de la briología, compartir sus espacios y brindarme su confianza. A mis compañeros del laboratorio Ana, Lidia y Niko, quienes hicieron de mi estancia más amena y acogedora.

A mis amigos que hice en la experiencia de la pasantía en el extranjero, Monse, Consu y Fercho, fueron mi familia, mi hogar en Valencia y siempre estaré agradecida de ustedes.

Quiero expresar mi gratitud a todas las personas que, de alguna manera, me acompañaron en este extenso recorrido. Aunque por diversas razones ya no estén en mi vida, su presencia ha dejado una importante huella que siempre llevaré en mi corazón...

## ÍNDICE GENERAL

RESUMEN.....	10
ABSTRACT.....	12
INTRODUCCIÓN.....	14
METODOLOGÍA.....	19
Especies y sitio de muestreo.....	19
Preparación del material.....	22
Cultivo.....	22
Análisis de datos .....	25
Obtención de fotografías de espora.....	26
RESULTADOS.....	27
1. Análisis de tasa de germinación en el tiempo de estudio:	
Especies y temperaturas .....	27
2. Análisis de velocidad de germinación: Especies y temperaturas.....	35
3. Fotografías de esporas.....	38
DISCUSIÓN.....	41
CONCLUSIONES.....	45
LITERATURA CITADA.....	47

## ÍNDICE DE TABLAS

<b>Tabla 1.</b> METODOLOGÍA: Datos de muestreo.....	21
<b>Tabla 2.</b> METODOLOGÍA: Datos para la siembra.....	24
<b>Tabla 3.</b> RESULTADOS: Análisis de varianza ANOVA, especies, temperatura y tiempo.....	34
<b>Tabla 4.</b> RESULTADOS: Análisis de varianza ANOVA, especies, temperatura y velocidad de germinación.....	38

## ÍNDICE DE FIGURAS

<b>Figura 1</b> Ciclo reproductivo de los musgos. Fuente: La Reproducción de las Plantas. Tema 6.2, 2023.....	15
<b>Figura 2</b> Puntos de muestreo. Mapa de Chile. Región de Coquimbo, provincia de Limarí, comuna de Ovalle. Muestreos de <i>Orthotrichum megalurus</i> (30°45'21" S 71°40'00"W) y <i>Lewinskya johnstonii</i> (30°50'00" S 71°37'26" W) "C" y "B" respectivamente, realizado el 23 de Septiembre de 2023. Región de Los Lagos, provincia de Chiloé, comuna de Castro. "A" Muestreo de <i>Bryum capillare</i> (42°27'35" S 73°47'49" W) realizado el 26 de Febrero de 2023. Fuente: Elaboración propia mediante Google Earth.....	19
<b>Figura 3</b> Estructura del bosque. (A) Estrato arbóreo, ejemplar de <i>Populus sp.</i> (B) Estrato arbustivo, ejemplar de <i>Baccharis sp.</i> (C) Estrato herbáceo, ejemplar de <i>Adesmia sp.</i> Fuente: Elaboración propia (imágenes de referencia).....	20
<b>Figura 4</b> Estructura completa de un musgo. Fuente: Daniela A. Polanco. Catálogo ilustrado de los musgos de Mucubají. Mérida, Venezuela, 2015.....	22
<b>Figura 5</b> Gráficos de dispersión para la especie (A) <i>Bryum capillare</i> , variables tasa de germinación en % y tiempo en días (por cada temperatura).....	28
<b>Figura 6</b> Gráficos de dispersión para la especie (B) <i>Lewinskya johnstonii</i> , variables tasa de germinación en % y tiempo en días (por cada temperatura).....	29
<b>Figura 7</b> Gráficos de dispersión para la especie (C) <i>Orthotrichum megalurus</i> , variables tasa de germinación en % y tiempo en días (por cada temperatura).....	31
<b>Figura 8</b> Gráfico lineal, comportamiento por cada especie de la germinación en las diferentes temperaturas en el tiempo determinado.....	32
<b>Figura 9</b> Plot de cajas, en donde en el eje X están en (A) temperatura y (B) velocidad de germinación, en el eje Y, los valores correspondientes.....	36

**Figura 10** Gráficos de dispersión, en donde se muestran los diferentes comportamientos de velocidad de germinación de las tres especies en cuanto a las diferentes temperaturas.....36

**Figura 11** Gráficos de dispersión para las especies: (A) *Bryum capillare*, (B) *Lewinskya johnstonii*, (C ) *Orthotrichum megalurus*, variables temperatura en °C y velocidad (germinación/días desde la siembra).....37

**Figura 12** Imágenes capturadas de esporas de *Bryum capillare*. (A) Sin fluorescencia y (B) con fluorescencia. Fuente: Elaboración propia, obtenidas mediante software i.e. cellSens, Olympus Corporation.....39

**Figura 13** Imágenes capturadas de esporas de *Lewinskya johnstonii*. (A) Sin fluorescencia y (B) con fluorescencia. Fuente: Elaboración propia, obtenidas mediante software i.e. cellSens, Olympus Corporation.....39

**Figura 14** Imágenes capturadas de esporas de *Orthotrichum megalurus*. (A) Sin fluorescencia y (B) con fluorescencia. Fuente: Elaboración propia, obtenidas mediante software i.e. cellSens, Olympus Corporation.....40

## Resumen

Las briofitas epífitas desempeñan un papel crucial en los ecosistemas, ya que median en procesos abióticos e interactúan con las especies hospedadoras. Estas plantas contribuyen a la estructura del dosel y mejoran la recolección de luz en las comunidades vegetales, estableciendo interacciones significativas con sus hospedantes, donde el microclima es un factor determinante. Su capacidad para adaptarse a las condiciones del sustrato al que se adhieren resalta su notable capacidad de dispersión y adaptación a diversas condiciones ecológicas. Además, la diversidad de las briofitas está influenciada por la variedad de especies arbóreas y arbustivas con las que cohabitan, así como por la disponibilidad de microhábitats favorables.

La germinación es una etapa crítica para los musgos epífitos, ya que las condiciones microclimáticas que ofrece el hospedador pueden determinar su respuesta a las variaciones térmicas. Este estudio comparativo se centra en las siguientes preguntas de investigación: ¿Cómo influyen las condiciones microclimáticas y la ecología de los hospedantes en la germinación de las especies epífitas? En particular, se investiga si existe una relación entre la altura de los musgos epífitos en su hospedador y su capacidad germinativa en un rango de temperatura específico. Se plantea la hipótesis de que diferentes especies de musgos epífitos mostrarán respuestas germinativas distintas según las temperaturas ambientales y la altura de sus hospedantes, considerando esta última como un factor ecológico clave.

Con el objetivo de alcanzar este propósito, se propone evaluar las respuestas germinativas de las especies de musgos epífitos en relación con diferentes alturas de sus hospedantes (tronco, ramas y base) y en base a esto, de diferentes estratos vegetales: *Bryum capillare* y *Populus sp*, *Lewinskya johnstonii* y *Baccharis sp*, así como *Orthotrichum megalurus* y *Adesmia sp*, lo que está estrechamente relacionado con la ecología de la especie epífita y su hospedero. Se midieron la tasa de germinación y la velocidad de germinación para determinar el rango de temperatura óptima de cada especie. Asimismo, se evaluó la resistencia y longevidad de la germinabilidad de las esporas frente a diferentes temperaturas a lo largo del tiempo, con el fin de establecer su viabilidad. También se compararon características específicas de germinabilidad de estas especies mediante fotografías de

esporas obtenidas con fluorescencia, identificando así posibles diferencias funcionales en su reproducción al visualizar la clorofila.

El diseño experimental se basó en recuentos aleatorios desde la siembra hasta el término de la actividad germinativa en un intervalo de tiempo determinado de 32 días. Se utilizaron análisis de varianza ANOVA de dos vías, cuyos resultados revelaron que el porcentaje y la velocidad de germinación variaron significativamente entre las especies y las temperaturas. La interacción entre especie y temperatura sugiere que la respuesta de cada especie a las condiciones térmicas no es uniforme, lo que implica que cada especie posee un rango óptimo específico para su germinación, así como para cada relación epífita-hospedante. Las tres especies coinciden en que su mayor valor de velocidad y actividad germinativa se encuentra en un intervalo de temperaturas entre los 15°C y 20°C. Sin embargo, las tres especies mostraron un rango óptimo de temperaturas de germinación diferente, siendo 5°C a 25°C para *B. capillare*. de estrato arbóreo, 10°C a 20°C para *L. johnstonii*. de estrato arbustivo y 10°C a 25°C para *O. megalurus* de estrato herbáceo. En las imágenes obtenidas se observaron diferencias de las esporas clorofilas, donde podría explicar la velocidad germinativa en la especie *Bryum capillare*, siendo una especie cosmopolita de rápida actividad germinativa, aunque no muestra diferencias claras en las otras dos especies.

A partir de los resultados obtenidos se acepta la hipótesis considerando como factor ecológico la altura del musgo epífita en su hospedero sus diferentes respuestas germinativas. No obstante, se sugieren estudios a través de redes ecológicas, las cuales podrían profundizar en las interacciones entre epífitas y hospederos de climas y zonas geográficas similares, como también estudios comparativos de una sola especie de briofita epífita en diferentes hospederos. Aunque la especificidad de las epífitas no es común, existen excepciones que destacan la diversidad de adaptaciones.

## Abstract

Epiphytic bryophytes play a crucial role in ecosystems, as they mediate abiotic processes and interact with host species. These plants contribute to canopy structure and improve light harvesting in plant communities, establishing significant interactions with their hosts, where microclimate is a determining factor. Their ability to adapt to the conditions of the substrate to which they adhere highlights their remarkable capacity for dispersal and adaptation to diverse ecological conditions. In addition, the diversity of bryophytes is influenced by the variety of tree and shrub species with which they cohabit, as well as by the availability of favorable microhabitats.

Germination is a critical stage for epiphytic mosses, as the microclimatic conditions provided by the host may determine their response to thermal variations. This comparative study focuses on the following research questions: How do microclimatic conditions and host ecology influence the germination of epiphytic species? In particular, it is investigated whether there is a relationship between the height of epiphytic mosses on their host and their germination capacity in a specific temperature range. It is hypothesized that different species of epiphytic mosses will show different germination responses according to environmental temperatures and host height, considering the latter as a key ecological factor.

In order to achieve this purpose, we propose to evaluate the germination responses of epiphytic moss species in relation to different heights of their hosts (trunk, branches and base) and based on this, of different plant strata: *Bryum capillare* and *Populus sp*, *Lewinskya johnstonii* and *Baccharis sp*, as well as *Orthotrichum megalurus* and *Adesmia sp*, which is closely related to the ecology of the epiphytic species and its host. Germination rate and germination speed were measured to determine the optimum temperature range for each species. Likewise, the resistance and longevity of spore germination at different temperatures over time were evaluated to establish their viability. Specific germinability characteristics of these species were also compared using fluorescence photographs of spores, thus identifying possible functional differences in their reproduction by visualizing chlorophyll.

The experimental design was based on random counts from sowing to the end of germination activity at a given time interval of 32 days. Two-way ANOVA analyses of variance were used, the results of which revealed that germination percentage and speed of germination varied significantly among species and temperatures. The interaction between species and temperature suggests that the response of each species to thermal conditions is not uniform, implying that each species has a specific optimum range for germination, as well as for each epiphyte-host relationship. The three species coincide in that their highest germination speed and activity values are found in a temperature range between 15°C and 20°C. However, the three species showed a different optimum range of germination temperatures, being 5°C to 25°C for *B. capillare*. of arboreal stratum, 10°C to 20°C for *L. johnstonii*. of shrub stratum and 10°C to 25°C for *O. megalurus* of herbaceous stratum. In the images obtained, differences in the chlorophyll spores were observed, which could explain the germination speed in the species *Bryum capillare*, being a cosmopolitan species of fast germination activity, although it does not show clear differences in the other two species.

From the results obtained, the hypothesis is accepted considering as an ecological factor the height of the epiphytic moss in its host its different germination responses. However, studies through ecological networks are suggested, which could deepen the interactions between epiphytes and hosts of similar climates and geographic zones, as well as comparative studies of a single species of epiphytic bryophyte in different hosts. Although the specificity of epiphytes is not common, there are exceptions that highlight the diversity of adaptations.

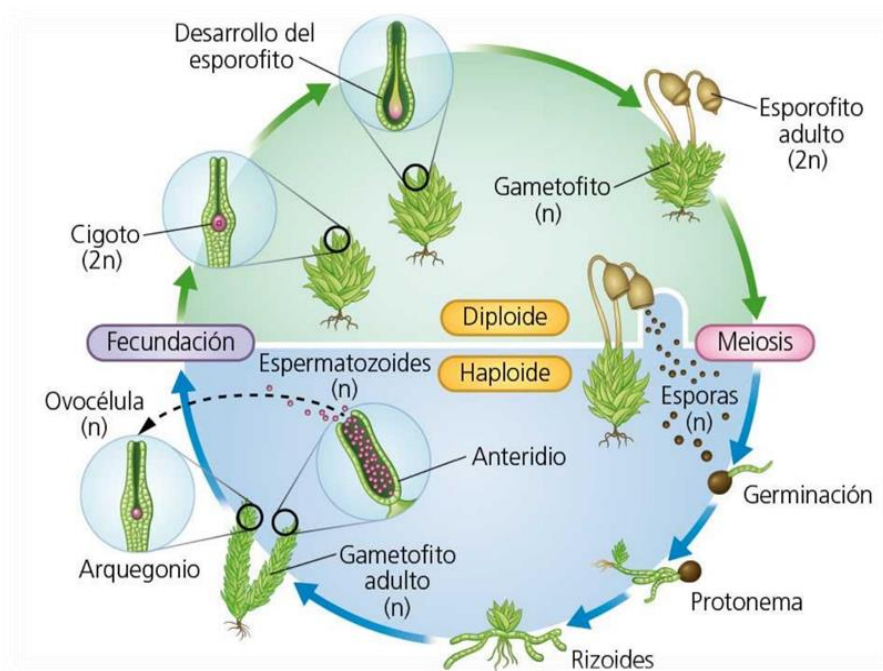
## Introducción

La división Briófitas agrupa tres clases: Musgos, Hepáticas y Antocerotes. Sin embargo, los musgos son el representante más conocido de esta (Ardiles et al. 2008). Destaca su gran diversidad de especies, más que cualquier otro grupo de plantas, exceptuando a las angiospermas (Raven et al. 1991; Contreras-Medina et al. 2003). La principal característica que diferencia a los musgos de las plantas vasculares es que carecen de tejidos conductores, es decir xilema y floema (Ardiles et al. 2008).

Los musgos, con su complejidad, pero a la vez simpleza en cuanto a su morfología, las convierten en organismos fascinantes que, además de su relevancia en estudios sobre germinación y ciclo reproductivo, también actúan como bioindicadores de la calidad del aire (Leblanc & Rao, 1975; Ireland, 2004; Davies et al. 2007; Silva et al. 2014). Su etapa de vida gametofito, que es haploide, les permite mostrar síntomas visibles ante cambios en el entorno (Cosić et al. 2019). Debido a su estructura simple, los briófitos absorben minerales, nutrientes y agua a través de toda su superficie, utilizando principalmente la deposición atmosférica, lo que les ayuda a reducir el impacto de metales pesados en el sustrato (Stanković et al. 2018; Toledo et al. 2017). Estas características son importantes para su función como biomonitores, ya que algunas especies pueden adaptarse a variaciones en el pH del ambiente según el tamaño de sus esporas (Löbel & Rydin, 2010), y su capacidad para acumular contaminantes ha sido esencial para comprender la emisión de metales pesados y otros contaminantes atmosféricos (Stanković et al. 2018; Clymo, 1963; Rao, 1982; Cornelissen & Steege, 1989; Gilbert, 1968; Sporn et al. 2010).

Asimismo, son organismos resilientes, ya que se consideran especies pioneras y recolonizadoras de suelo (Baumann et al. 2022; Duncan & Dalton, 1982), teniendo la capacidad de generar suelo entre los sedimentos de las rocas para las siguientes especies, luego de algún desastre natural como erupciones volcánicas (Delgadillo & Cárdenas, 2009). Por lo que son un grupo de plantas muy interesantes de estudiar.

Ahora bien, los briófitos son un tipo de plantas terrestres que se caracterizan por tener un esporofito simple, sin ramificaciones y monoesporangiado, unido al gametofito, siendo este último la etapa dominante en su ciclo de vida (Estébanez et al. 2011) ilustrada en la Figura 1. El gametofito puede tener una estructura más compleja y se origina a partir de una fase juvenil llamada protonema. Los protonemas son filamentos de células poco diferenciadas que se forman a partir de la germinación de la espora, estos pueden tener diferentes formas y su estudio es importante tanto desde un punto de vista de interés taxonómico como morfogénico (Lobachevska et al. 2022). Los briófitos son capaces de producir grandes cantidades de esporas microscópicas, lo que les permite dispersarse ampliamente (Frahm, 2008).



**Figura 1.** Ciclo reproductivo de los musgos. Fuente: La Reproducción de las Plantas. Tema 6.2, 2023.

En efecto, muchos musgos pueden resistir durante años en condiciones de sequedad y reactivarse al ser expuestos a humedad (Raven et al. 1991), esto debido a que tienen una estrategia llamada "poiquilohidria", lo cual significa que dependen de la disponibilidad de agua en su entorno para mantenerse hidratados (Estébanez et al. 2011). Aun cuando no tienen mecanismos avanzados para regular los niveles internos de agua ni sistemas de impermeabilización, igualmente, pueden entrar en un estado de deshidratación latente en el

que sus funciones metabólicas se detienen, hasta el momento de hidratarse otra vez (Bates & Bakken, 2018; Bramley-Alves et al. 2014). Aunque esta característica particular de los musgos, al igual que de otras especies, como ciertos helechos (Saldaña et al. 2013), los hace organismos altamente adaptables ante adversidades ambientales en cuanto a resistencia. Son, además, organismos manipulables al momento de estudiarlos, tanto para su traslado como de conservación en períodos prolongados (Tiloca et al. 2022).

La adaptabilidad de los musgos epífitos es fundamental, ya que son capaces de modificar ciertas características morfológicas en función del tipo de sustrato al que se adhieren, como la adaptación de sus rizoides a su entorno específico (Egunyomi, 1978; Shu et al., 2023). Poseen una gran capacidad de dispersarse y adaptarse eficientemente a diversas condiciones ecológicas (Vanderpoorten & Engels, 2002). Esta capacidad les permite desempeñar un papel crucial en el funcionamiento de los ecosistemas, mediando procesos abióticos e interactuando con las especies hospederas (Rogers & Clarkson, 2023). Además, contribuyen a la arquitectura del dosel, mejorando la recolección de luz de las comunidades vegetales (Benzing, 1998), y estableciendo interacciones significativas con sus hospedantes o forofitos, donde el microclima actúa como un factor determinante (Hietz, 1999).

La distribución de las comunidades de plantas está influenciada por factores ambientales y ecológicos (Savoretti, 2019). Los musgos epífitos son componentes esenciales de la biota forestal, y su diversidad y patrones de composición dependen de factores a diferentes escalas (Barkman, 1958). La estructura de estas comunidades y las características funcionales de las especies están significativamente correlacionadas con gradientes de luz, humedad del aire y temperatura (Bates, 1998; Plášek et al., 2022; Dilks & Proctor, 1975; Guerra et al., 2020; Hirata et al., 2008; Hosokawa & Odani, 1957; Saldaña et al., 2013), así como con el tamaño, la edad y la riqueza de las especies hospedantes (Fritz et al., 2008; Aude & Poulsen, 2000; Király et al, 2010), además de factores como la fragmentación (Pantoja et al., 2015) y la variación climática (Savoretti, 2019).

Numerosos estudios destacan la temperatura como el principal factor determinante en la germinación de esporas de diversas especies vegetales, incluidos los briofitos (Vargas, 1991; Funes et al. 2009; Maggi, 2016; Faccini & Puricelli, 2006; Alzugaray et al., 2007;

Caroca et al., 2016; García et al., 2016; Furness & Grime, 1982). Sin embargo, no se ha evaluado la relación de estos factores ecológicos en la interacción epífita-hospedante que podría influir en la germinación junto con la variación térmica. En este sentido, es crucial señalar que la germinación es una etapa crítica en el desarrollo de los musgos epífitos, donde las condiciones microclimáticas del hospedador pueden actuar como variables determinantes frente a las variaciones térmicas que afectan este proceso (Saldaña et al., 2013). La germinación es un momento clave en el que los musgos establecen las bases para su crecimiento y desarrollo como gametofitos, respondiendo al entorno y definiendo su hábitat y nicho ecológico (Steed-Mundin et al., 2019).

Si bien conocemos algunas respuestas ecofisiológicas citadas anteriormente de germinación y temperatura. Las respuestas germinativas pueden ser diferentes, en cuanto a las variaciones térmicas de los hábitats donde crecen las briófitas epífitas sobre su hospedero. Esta puede variar según la ubicación geográfica y las condiciones climáticas propias de estas, o por los cambios estacionales (Furness & Grime, 1982), su ecología o por la altura de su hospedero (Saldaña et al. 2013). Refiriéndose a los microclimas que pueden proporcionar cada uno de los hospederos (de diferentes alturas, clasificando a su vez, en diferentes estratos vegetales), a los musgos epífitos.

En base a estos antecedentes, se considera la temperatura como principal variable determinante para el desarrollo de estas especies epífitas. El presente estudio comparativo se centra en las siguientes preguntas de investigación: ¿Cómo influyen las condiciones microclimáticas y la ecología de los hospedantes en la germinación de las especies epífitas? En particular, se investiga si existe una relación entre la altura de los musgos epífitos en su hospedador y su capacidad germinativa en un rango de temperatura específico.

Para lo cual, se plantea la siguiente hipótesis:

Debido a las diferencias en la preferencia de hábitat y en las temperaturas ambientales, se anticipa que las especies de musgos epífitos mostrarán respuestas germinativas diferentes en diversos rangos de temperatura.

Finalmente, para lograr este propósito, se propone como objetivo general:

Establecer una relación significativa entre la germinación de los musgos epífitos y la altura en su hospedero, considerando esta última como un factor ecológico clave.

Objetivos específicos:

Evaluar las respuestas germinativas de las especies de musgo epífito en las diferentes alturas de sus hospedantes (tronco, ramas y base), y estratos vegetales (arbórea, arbustiva y herbácea): *Bryum capillare* y *Populus sp*, *Lewinskya johnstonii* y *Baccharis sp*, y *Orthotrichum megalurus* y *Adesmia sp*, investigando cómo las condiciones proporcionadas por el hospedante afectan la germinación de las epífitas.

## Metodología

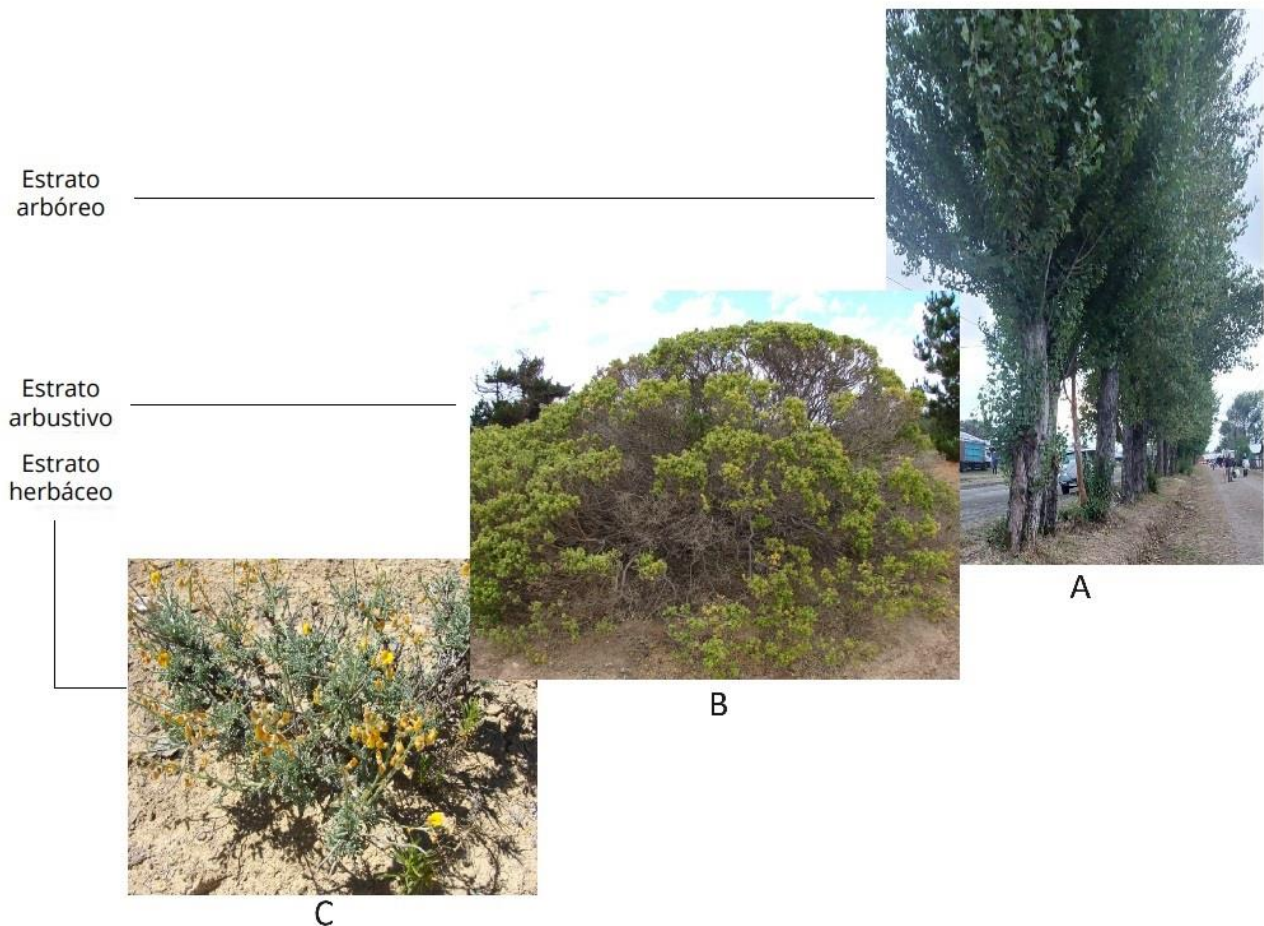
### *Especies y Sitios de muestreo*

Para la recolección de especies, se utilizó el método de campo tradicional en donde se cortaron partes de hospedero con el musgo con tijeras de podar y otras mediante raspado con espátula. Cabe destacar que los individuos no fueron erradicados en su totalidad, si no que fueron extraídos de distintas comunidades. Estas, fueron guardadas en sobres de papel con los datos de localidad, coordenadas y altitud, además registrando datos relevantes como estratos, piso vegetal en el que se encontraba, para luego ser guardadas secas refrigeradas en una nevera convencional a unos 5°C aprox, gracias a la tolerancia de los musgos a la desecación y conservación de herbario (Tiloca et al. 2022), para su conservación hasta la fecha de procedimiento en laboratorio. En este estudio se trabajó con tres especies epífitas diferentes: Se escogieron individuos, dos de la zona norte de Chile, Región de Coquimbo, Provincia de Limarí, Comuna de Ovalle, Parque Nacional Bosque Fray Jorge – Cerro Talinay, alrededores de la cumbre. Una del sur del país. Ubicación en Castro, Chiloé. Región de los Lagos, cercanía al Parque Municipal de Castro. Las cuales también habitan sobre hospederos diferentes, considerando, además, diferentes alturas y posiciones de crecimiento, en este caso, epífitos de especies leñosas en base, tronco y ramas.



**Figura 2.** Puntos de muestreo. Mapa de Chile. Región de Coquimbo, provincia de Limarí, comuna de Ovalle. Muestréos de *Orthotrichum megalurus* (30°45'21" S 71°40'00" W) y *Lewinskya johnstonii* (30°50'00" S 71°37'26" W) "C" y "B" respectivamente, realizado el 23 de septiembre de 2023. Región de Los Lagos, provincia de Chiloé, comuna de Castro. "A" Muestreo de *Bryum capillare* (42°27'35" S 73°47'49" W) realizado el 26 de febrero de 2023. Fuente: Elaboración propia mediante Google Earth.

Además, los hospederos se clasificaron según estrato vegetal (Fig. 3) Aunque *Adesmia sp* es un arbusto leñoso, se consideró en el estrato herbáceo por su tamaño en las zonas de muestreo.



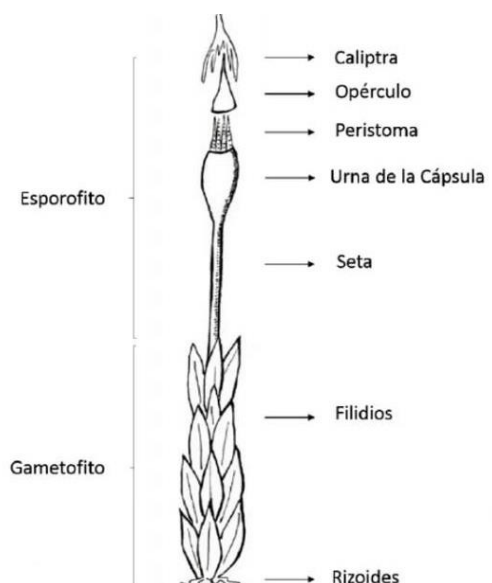
**Figura 3.** Estructura del bosque. (A) Estrato arbóreo, ejemplar de *Populus sp.* (B) Estrato arbustivo, ejemplar de *Baccharis sp.* (C) Estrato herbáceo, ejemplar de *Adesmia sp.* Fuente: Elaboración propia (imágenes de referencia).

Especie	Familia	Ecología	Sustrato	Lugar de Muestreo
<i>Bryum capillare</i>	<i>Bryaceae</i>	Epífito	Tronco <i>Populus sp</i>	CHILE. Región de Los Lagos, Provincia de Chiloé, Comuna de Castro -Cercanía a Parque Municipal de Castro, entre <i>Luma apiculata</i> , <i>Fuchsia magellanica</i> y <i>Aristotelia chilensis</i> . 42°27'35''S; Longitud W 73°47'49''. 182 msnm. 26 feb.2023.
<i>Lewinskya Johnstonii</i>	<i>Orthotrichaceae</i>	Epífito	Rama <i>Baccharis</i>	CHILE: REGIÓN DE COQUIMBO, Provincia de Limarí, Comuna de Ovalle – Cerro Talinay, 30°50'00''S 71°37'26''W, 618 m. Matorral de <i>Baccharis</i> con <i>Fuchsia lycioides</i> . 23 sep. 2023
<i>Orthotrichum megalurus</i>	<i>Orthotrichaceae</i>	Epífito	Parte baja <i>Adesmia sp</i>	CHILE: REGIÓN DE COQUIMBO, Provincia de Limarí, Comuna de Ovalle – Cerro entre los cerros Talinay y Fray Jorge, 30°45'21''S 71°40'00''W, 501 m. Matorral de <i>Bahia</i> , <i>Gochnatia</i> , <i>Fuchsia</i> , <i>Trichocereus</i> y <i>Puya</i> . 23 sep. 2023

**Tabla 1.** Tabla de datos de muestreo según especie colectada, familia, ecología, sustrato hospedero y lugar de muestreo.

## Preparación de Material

Para selección del material, se consideraron cápsulas según características físicas de madurez, con su opérculo bien cerrado e idealmente con caliptra, para evitar pérdidas de esporas, a su vez, dejando de lado las cápsulas observadas bajo lupa, que pudiesen estar contaminadas. Para esto, se limpiaron/despejaron las cápsulas quitando restos de filoides y un poco del pie para su mejor manipulación al momento de la extracción de las esporas, una vez seleccionadas se guardan en frascos a 5°C en refrigerador convencional para mejor conservación.



**Figura 4.** Estructura completa de un musgo. Fuente: Daniela A. Polanco. Catálogo ilustrado de los musgos de Mucubají. Mérida, Venezuela, 2015.

## Cultivo

### I. Preparación

Se preparó un medio KNOP para briófitos en placas petri, siguiendo la receta de Reski y Abel (1985). Para el cual se utilizaron las siguientes disoluciones stock:  $\text{KH}_2\text{PO}_4$  (25 g L<sup>-1</sup>),  $\text{KCl}$  (25 g L<sup>-1</sup>),  $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$  (25 g L<sup>-1</sup>),  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$  (100 g L<sup>-1</sup>),  $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$  (12,5 mg L<sup>-1</sup>). Para la preparación de 1 L de medio de cultivo, se tomaron 10 ml de cada una de las soluciones anteriores y agua destilada para enrasar en una probeta de 1L. Posteriormente, se mide el pH de la solución con ayuda de un pH-metro y se ajusta a 5,8,

para ello se empleó HCl para acidificar. Luego, para solidificar el medio de cultivo, se añade agar al 1, 2% (p/v) (13 g/l). Vertiendo en un matraz para luego esterilizar en autoclave a una temperatura de 120°C y 1 atm 30 min, más el tiempo de espera 1h aprox. más para poder destapar, para finalmente distribuir 10 ml del medio por placa petri de 6 cm de diámetro para su solidificación en frío y conservar en refrigerador convencional a 5°C.

## **II. Esterilización de cápsulas**

Debido a que en una siembra preliminar de *Bryum capillare*, se observó que todos los cultivos resultaron contaminados, pese a una minuciosa selección de cápsulas, se decidió tratar todas las cápsulas en estudio con el mismo procedimiento (Sabovljevic et al. 2002), en la prueba anterior se utilizó esta especie por su gran cantidad de cápsulas y esporas. Para la esterilización de cápsulas, se realizó un tratamiento, el cual fue probado con anterioridad y con gran éxito de germinación y sin cambios en la estructura de las esporas, en relación a un grupo control infectado, sin tratamiento.

Este, fue realizado utilizando lejía (hipoclorito 1,5%) + tween 20 (tensioactivo para favorecer la hidratación (1 gota)

Procedimiento:

Se seleccionan cápsulas operculadas para evitar la pérdida de esporas durante el procedimiento, utilizando dos cápsulas por cada tubo Eppendorf, con un total de tres. A continuación se aplica lejía, dejándola reposar durante 2 minutos, seguido de un vortéo a velocidad 8 durante 30 segundos en tres ciclos. Luego, se vierte el contenido y se permite que las cápsulas se asienten en el fondo. Posteriormente, se realiza un lavado con agua destilada estéril en cuatro ocasiones. Las cápsulas se retiran con pinzas y se dejan secar en la campana de flujo laminar durante 20 minutos. Para la siembra preliminar, se calcula la necesidad de 500 µL por placa de la disolución de esporas en agua destilada. Las esporas se hidratan en un tubo Falcon durante al menos 15 minutos antes de llevar a cabo el proceso normal de siembra. Después de la hidratación, se recomienda homogeneizar las esporas, lo cual se realiza utilizando un vortex a velocidad 8, durante tres veces, cada dos minutos por 20 segundos, y finalmente, se resuspenden con pipeta al sembrar en las placas.

### III.Siembra

En la etapa de siembra, se realizó en una cabina de flujo laminar con el fin de evitar cualquier tipo de contaminación. Para lo cual, se requiere de romper las cápsulas ya esterilizadas en un tubo eppendorf, se aplastan con ayuda de unas pinzas estériles hasta que pueda liberar sus esporas, cuyo proceso fue verificado en la lupa, posteriormente se dejaron hidratar por 15 min con agua destilada en un tubo falcon por cada especie. Para cada placa petri se cargaron con pipeta 0,5 ml de la solución de esporas con agua destilada. Estas se dejaron secar en el medio y fueron selladas con parafilm, rotuladas con el nombre de la especie, número de réplica y fecha correspondiente de siembra. Por último fueron distribuidas en las cámaras de germinación en las ocho temperaturas elegidas, con humedad e iluminación controladas, esta última fue programada por 12h de luz por 12h de oscuridad. Además, se realizó un constante control con termómetros de mercurio en el interior de cada cámara para verificar la temperatura. Los detalles referentes al medio de cultivo y sembrado de las esporas están detallados en Tiloca et al. (2022).

Especies	Réplicas	Temperaturas	Total Placas
3	3	8	72
<i>(Bryum capillare, Lewinskya johnstonii, Ortotrichum megalurus).</i>		<i>(5°,10°,15°,20°,25,30°, 33°).</i>	

**Tabla 2.** Tabla de datos para siembra.

#### IV. Recuentos

El seguimiento de la germinación en las placas fue realizado mediante recuentos aleatorios periódicos de un total de 200 esporas, recogiendo el número de esporas germinadas y no germinadas, hasta que la germinación se estabilice o germinen todas las esporas. Para así, obtener los parámetros de porcentaje final de germinación y velocidad de germinación, medido como el tiempo (en días) necesario para que germinen hasta su 100% o bien al terminar su actividad germinativa.

Para calcular el porcentaje de germinación, se consideró como espora germinada al primer brote de protonema donde su longitud equivaliera al 50% de la espora misma. Se promediaron las tres réplicas por cada especie en cada temperatura de cada día contado, luego de tener la media de estas, se calculó la tasa de germinación (TG) en porcentaje, utilizando la siguiente fórmula:

$$\text{TG} = \frac{(\text{N}^\circ \text{ esporas germinadas})}{(\text{Total esporas contadas } 200)} \times 100$$

El índice de velocidad de germinación (VG), fue determinado por el porcentaje de esporas germinadas ( $n_i$ ) entre el intervalo de tiempo inicial hasta el último recuento de la experimentación ( $t_i$  y  $\sum t_i$ ) (Ranal y Santana, 2006):

$$\text{VG} = \frac{\sum [n_i / (\sum t_i)]}{\sum t_i}$$

#### *Análisis de datos*

Para el análisis de datos se realiza un análisis de varianza de dos vías, también conocido como ANOVA de dos vías, técnica estadística utilizada para estudiar simultáneamente los efectos de dos fuentes de variación en una variable de interés, mediante el software JMP. Este se realizó tanto para la velocidad de germinación, utilizando como factores especies y temperaturas, como para el tiempo (días de siembra), utilizando como

factores especies y temperaturas. Además, de un "LS" , que muestra las medias de los mínimos cuadrados para diferentes niveles de una variable categórica en el análisis estadístico. Posteriormente se ploteó la información en gráficos de dispersión y cajas para ciertos datos mediante software PAST y Excel.

#### *Obtención de fotografías de esporas*

La coloración, como carácter, es a priori, un factor relevante en la viabilidad, ya que, tanto en esporas de helechos, como en gametofitos de briófitos, la presencia de cloroplastos activos está relacionada con la viabilidad de los propágulos (Lloyd & Klekowski, 1970; Proctor, 2003; Ballesteros & Walter 2007). A diferencia de las esporas de helechos, tradicionalmente separadas en verdes y no verdes, en briófitos las coloraciones de las esporas descritas en la bibliografía son muy variadas, desde verde a café, pasando por diversas tonalidades difíciles de interpretar. Por esta razón, se utilizó la fluorescencia como herramienta de visualización de la presencia de clorofila (Marschall & Proctor, 1999; Proctor, 2003; Tiloca et al. 2022) utilizando un microscopio de fluorescencia con cámara fotográfica, además de la captura de imágenes con filtro azul y radiación UV para la mejor visualización de los cloroplastos. Una submuestra de las esporas de cada especie empleada se montó con una gota de glicerogelatina y se capturaron las imágenes para su procesado con el software adecuado (i.e. cellSens, Olympus Corporation).

## Resultados

### Análisis 1. Tasa de Germinación

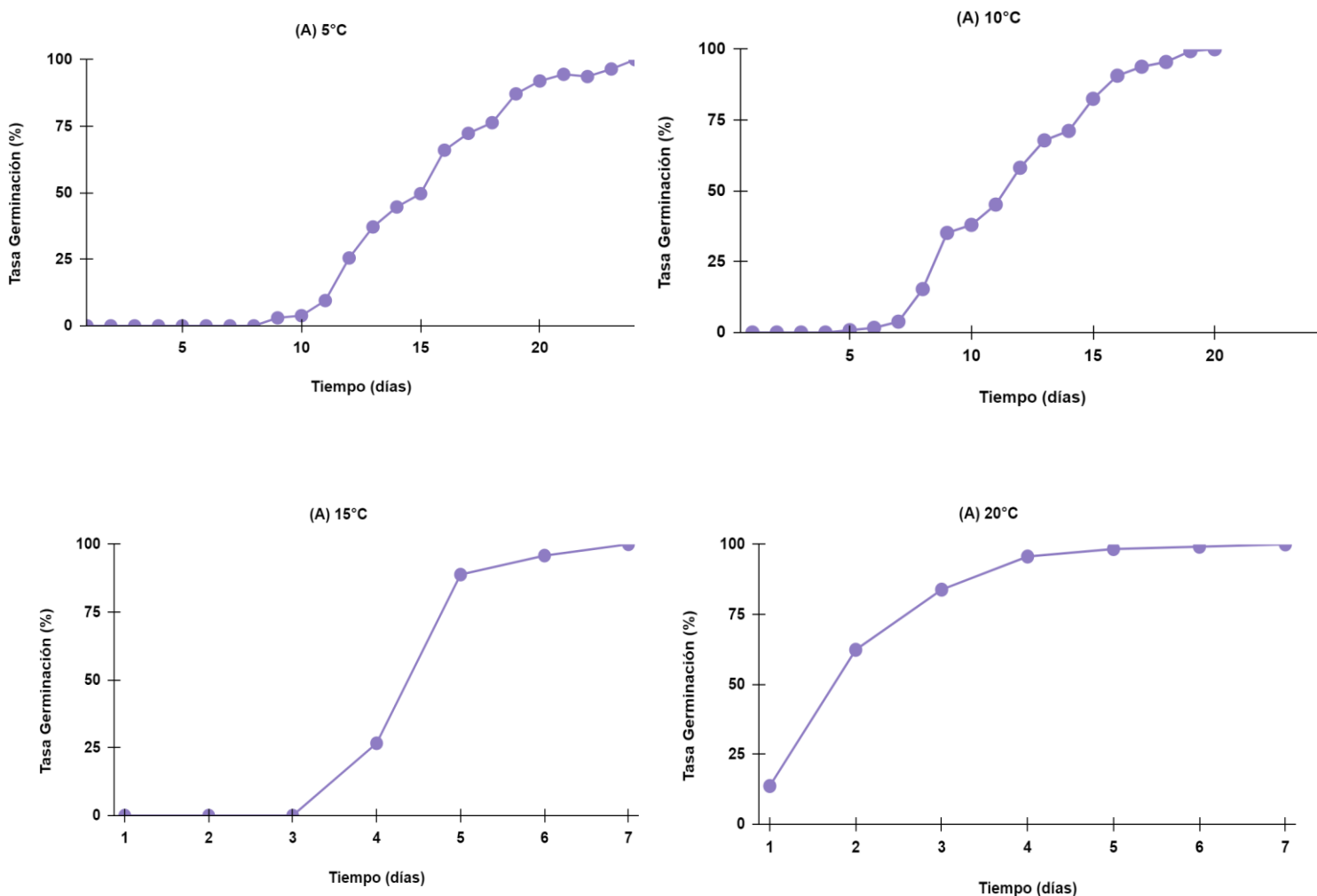
De acuerdo con los recuentos diarios realizados desde la siembra de esporas, se calculó el porcentaje de germinación total por placa de manera diaria, hasta alcanzar el 100% o hasta que se completara la actividad germinativa en un período estimativo de 32 días. Estos cálculos se llevaron a cabo para las ocho temperaturas correspondientes a cada una de las tres especies, y los resultados fueron graficados por especie, en función de la tasa de germinación (%) y su comportamiento a lo largo del tiempo. Con esto, podemos observar las respuestas germinativas que tiene cada especie, siendo (Figura 5) (A) *Bryum capillare*, epífita de estrato arbóreo (Figura 6) (B) *Lewinskya johnstonii*, epífita de estrato arbustivo y (Figura 7) (C) *Orthotrichum megalurus*, epífita de estrato herbáceo. En promedio, la especie “A” alcanzó el máximo de su germinación en un total de 24 días, considerando hasta la última temperatura en que germinó. En cambio, las especies “B” y “C”, mostraron dificultades para alcanzar el peak germinativo, superando incluso, el tiempo máximo estimado para los recuentos. Sin embargo, las fluctuaciones que se puedan observar en las gráficas también se debe a la aleatoriedad de los recuentos, los cuales fueron realizados en campos visuales diferentes dentro de cada placa. A partir de gráficas más detalladas, es posible agrupar (Figura 5,6,7) y disgregar (Figura 8) el comportamiento de cada especie en estudio en función de las diferentes temperaturas. En estas representaciones gráficas, se puede observar la tendencia de cada especie dentro de un intervalo de temperatura óptimo para su desarrollo, así como las temperaturas que no resultaron favorables.

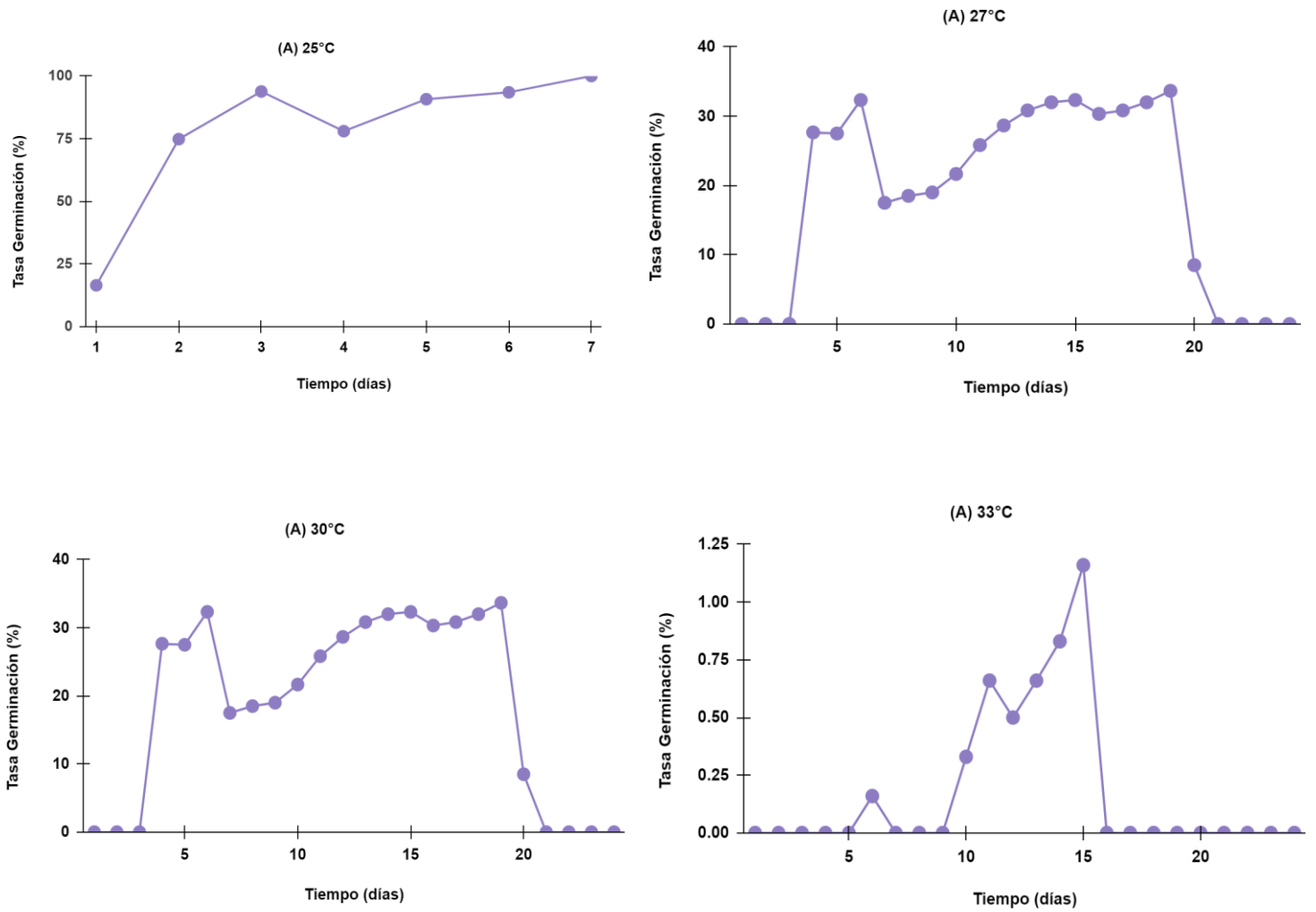
Se evaluó el efecto del tiempo (días de la siembra) en función de las especies y la temperatura, el cual indicó que existen diferencias estadísticamente significativas en la tasa de germinación entre las diversas especies de briofitos estudiadas (Tabla 3), lo que demuestra que la especie tiene un impacto considerable en su capacidad de germinación. Además se ha observado que las diferentes temperaturas influyen significativamente en la germinación de las esporas, subrayando que la temperatura es un factor crítico en este proceso.

Es importante destacar que la respuesta de cada especie a las distintas temperaturas no es uniforme, lo que sugiere que cada una tiene un rango óptimo de temperatura para su

germinación. Como se puede observar en los gráficos de la Figura 8, la especie *Bryum capillare* (A), presenta un rango de temperatura óptimo, (donde fue su mayor actividad germinativa) entre 5°C a 25°, siendo el más amplio de las tres especies estudiadas. Sin embargo, su respuesta germinativa en las temperaturas de 5°C y 10°C fue más lenta, aunque logró el 100% de germinación. En contraste, no se observó éxito en las temperaturas de 30°C y 33°C. Por su parte, la especie *Lewinskya johnstonii* (B), exhibió un rango óptimo más limitado, de 10°C a 20°C, ya que, en las demás temperaturas, su tasa de germinación no superó el 15%. Por último, la especie *Orthotrichum megalurus* (C), mostró un rango de germinación óptimo de 10°C a 25°C, presentando un comportamiento similar a la especie (B), donde la germinación en las otras temperaturas fue prácticamente mínima a nula.

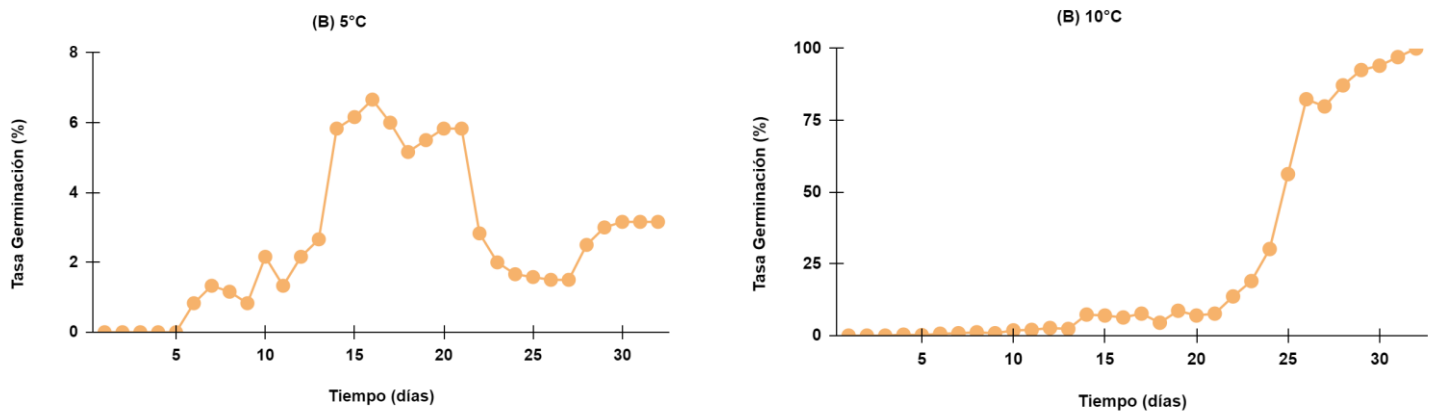
### *Bryum capillare*

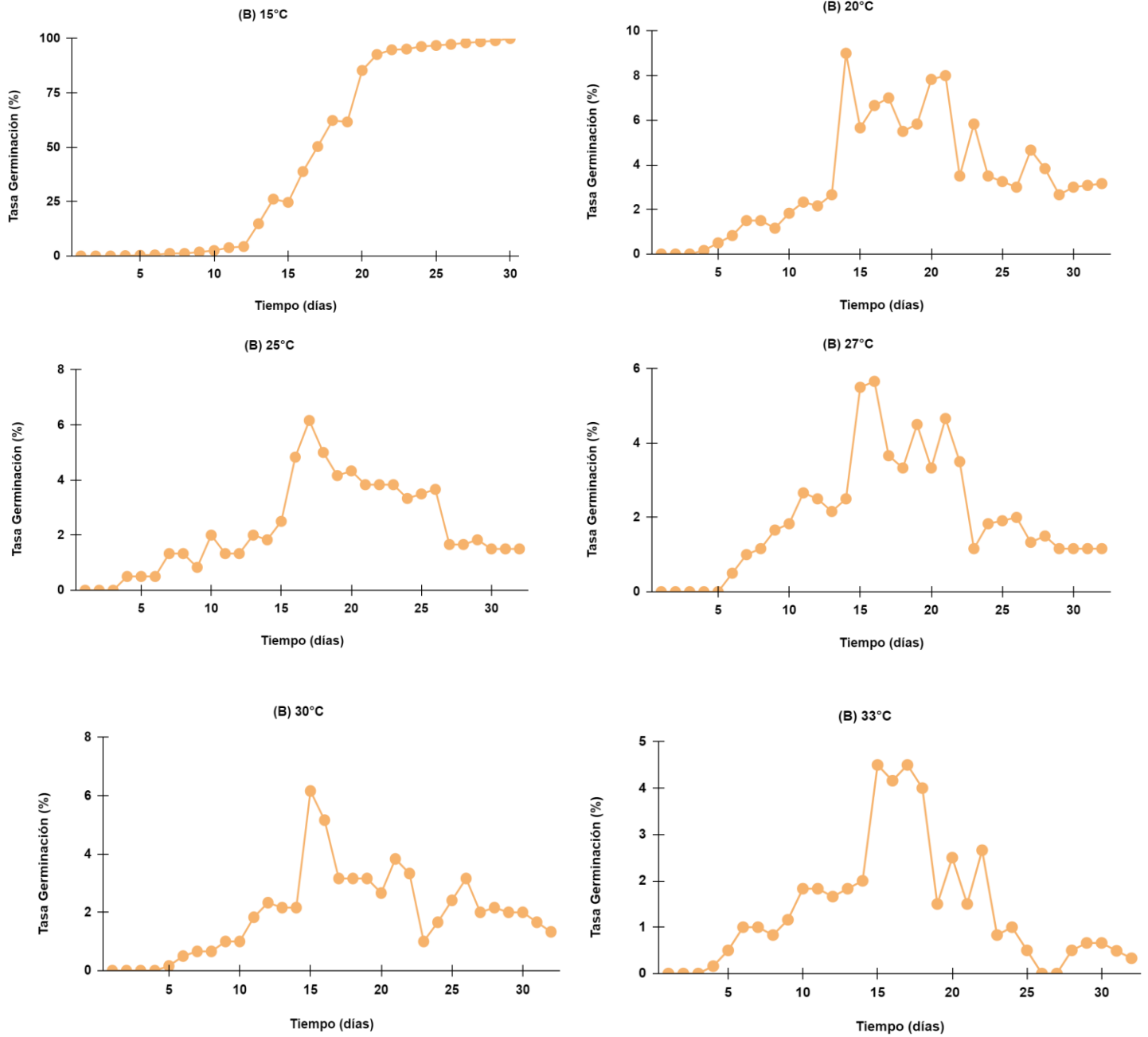




**Figura 5.** Gráficos de dispersión para la especie (A) *Bryum capillare*, variables tasa de germinación en % y tiempo en días (por cada temperatura).

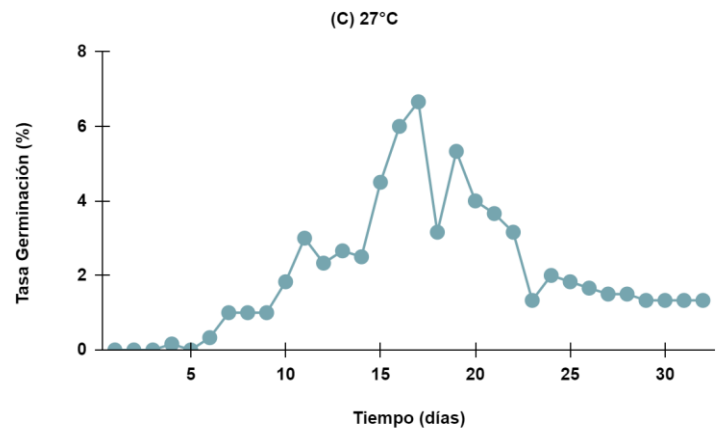
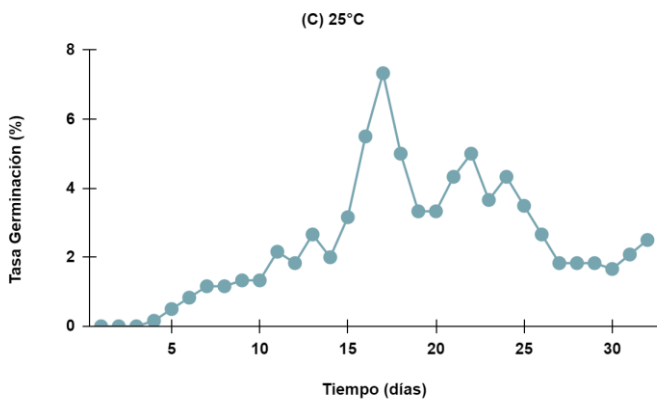
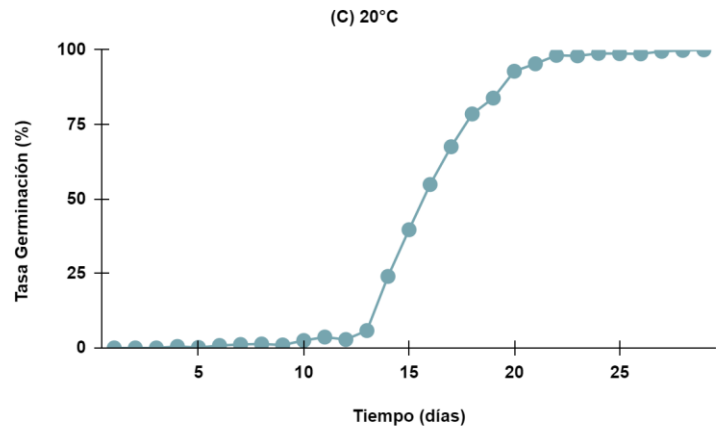
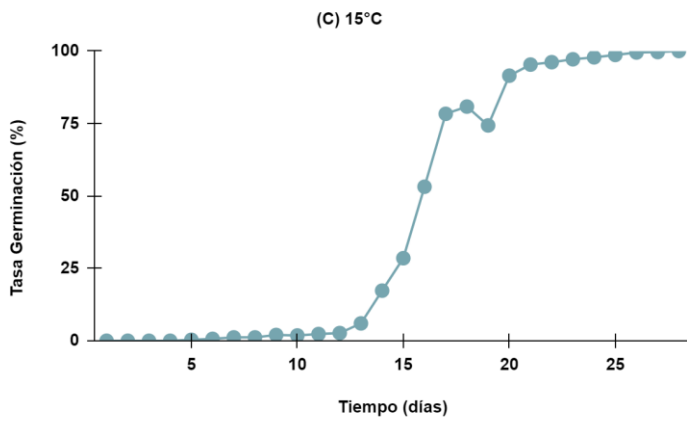
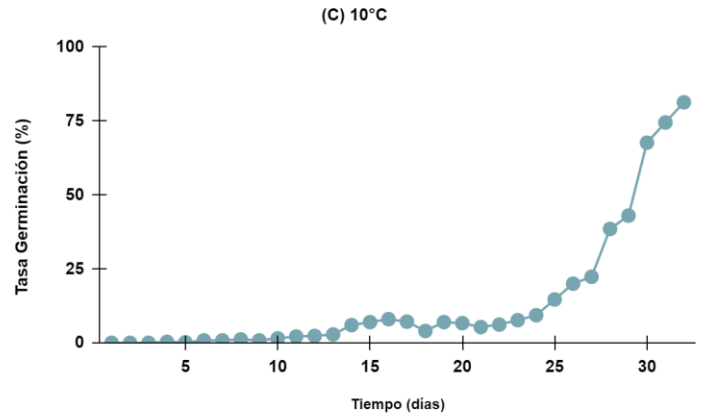
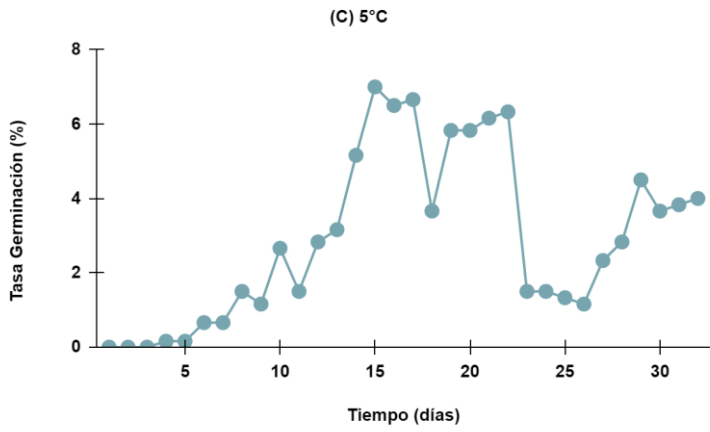
*Lewinskya johnstonii*

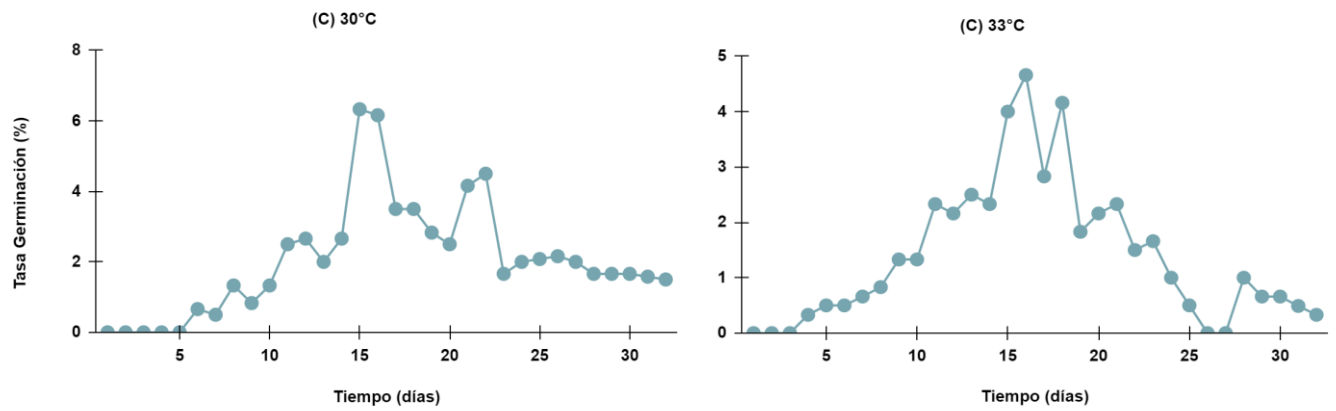




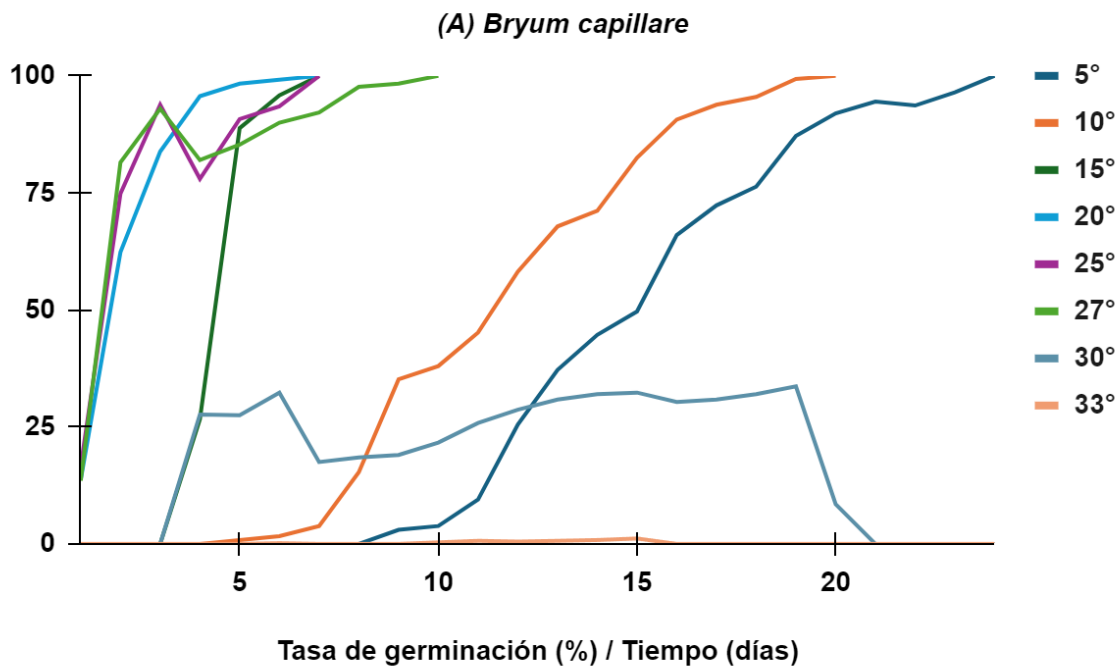
**Figura 6.** Gráficos de dispersión para la especie (B) *Lewinskya johnstonii*, variables tasa de germinación en % y tiempo en días (por cada temperatura).

*Orthotrichum megalurus*

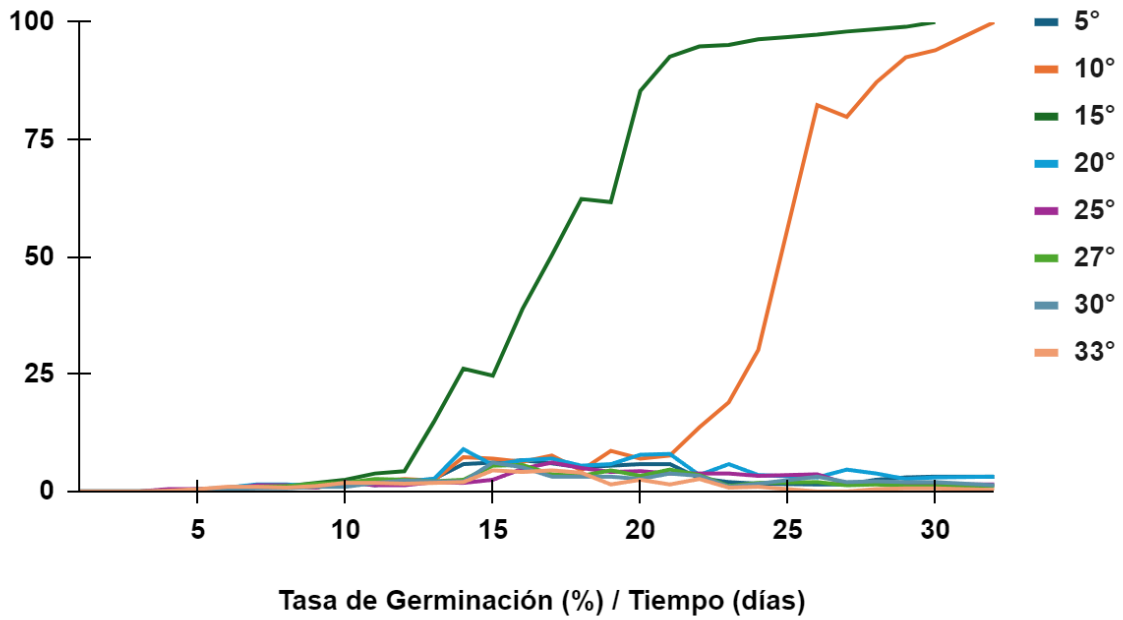




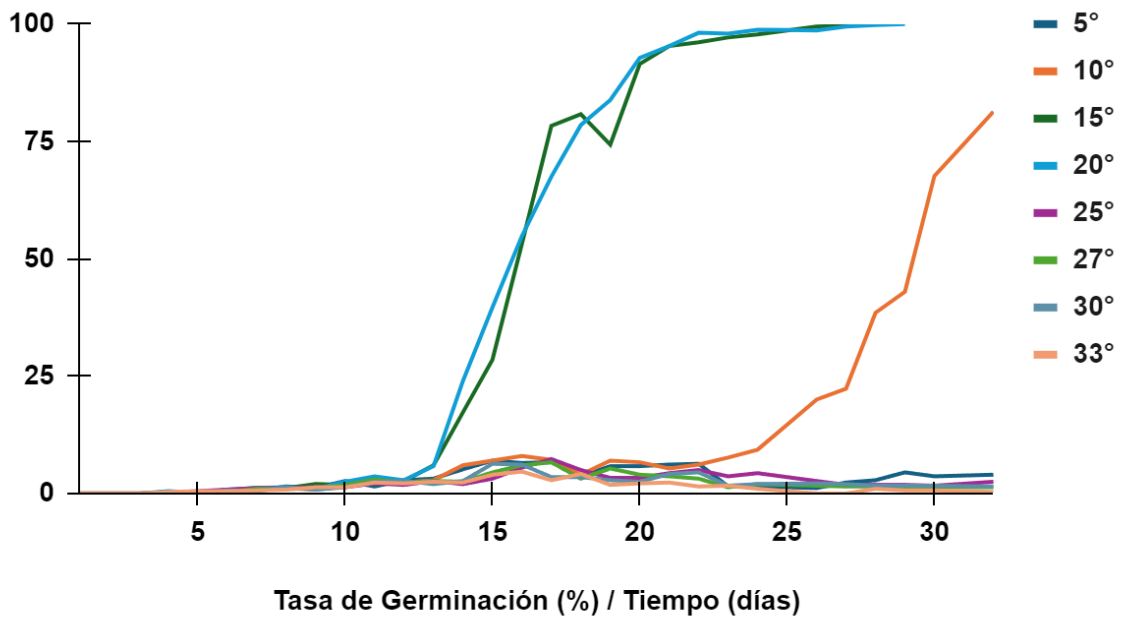
**Figura 7.** Gráficos de dispersión para la especie (C) *Orthotrichum megalurus*, variables tasa de germinación en % y tiempo en días (por cada temperatura).



(B) *Lewinskya johnstonii*



(C) *Orthotrichum megalurus*



**Figura 8.** Gráfico lineal, comportamiento por cada especie de la germinación en las diferentes temperaturas en el tiempo determinado, donde A es *Bryum capillare*, B es *Lewinskya johnstonii* y C es *Orthotrichum megalurus*.

Análisis estadístico ANOVA 2 vías: Tiempo (días desde la siembra)

**Factores: Especies y Temperatura**

**Effect Tests**

Source	Nparm	DF	Sum of Squares	F Ratio	Prob > F
<b>Especie</b>	2	2	14607.209	104.2723	<.0001
<b>Temperatura</b>	7	7	2142.797	4.3703	<.0001
<b>Especie x temperatura</b>	14	14	2396.031	2.4434	0.0021

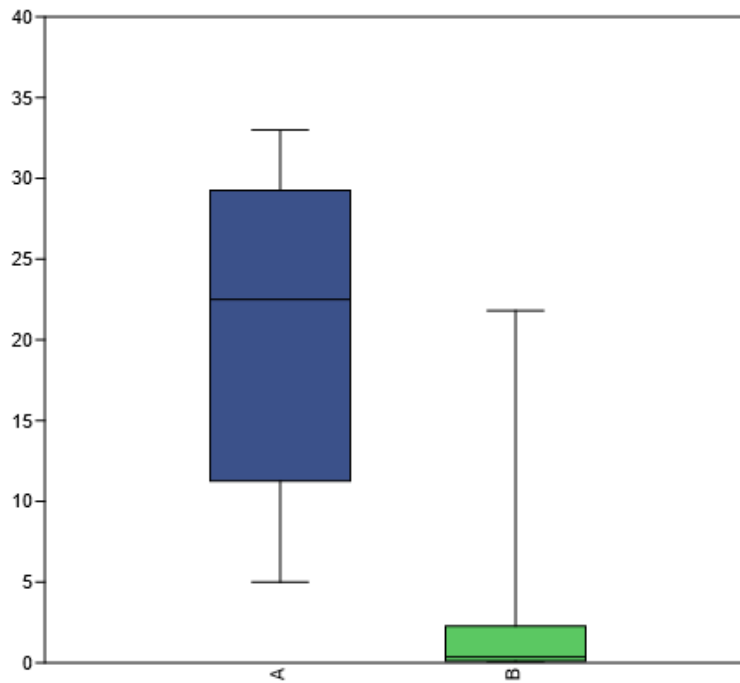
**Tabla 3.** Análisis de varianza ANOVA, especies, temperatura y su comportamiento con el tiempo en días desde la siembra.

## **Análisis 2. Velocidad Germinativa**

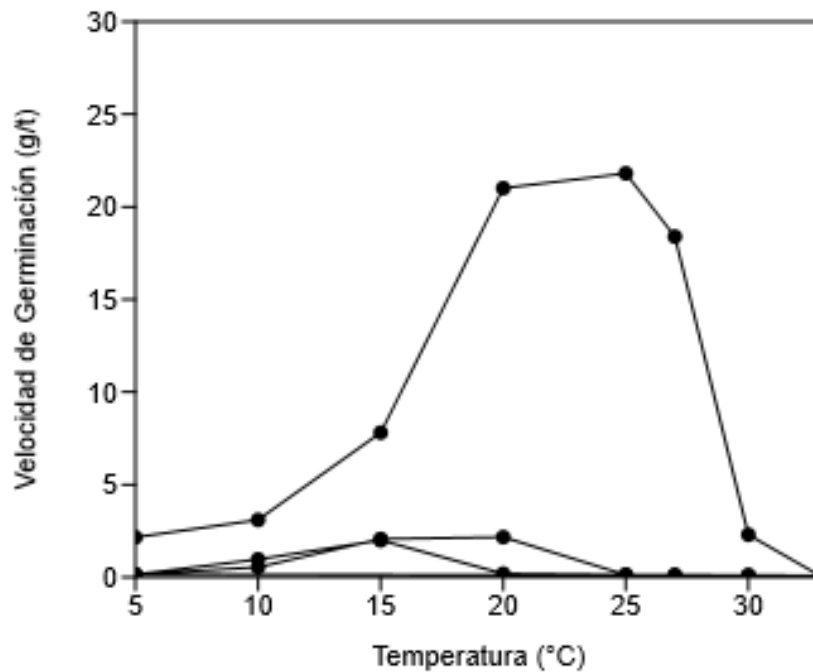
Al igual que en el procedimiento anterior, se calculó la velocidad en función de los recuentos diarios y el tiempo total. Se consideró la tasa de germinación en días desde la siembra para cada especie de las distintas temperaturas. En la Figura 9 se grafican los rangos valores de las temperaturas y de la velocidad, lo que permite representar gráficamente los resultados obtenidos en las figuras 10 y 11. En estas figuras, se muestran las variables temperatura y velocidad, tanto en conjunto como de forma individual respectivamente.

Los resultados indican que la especie (Figura 11) “A” *Bryum capillare*, epífita de estrato arbóreo, presenta la mayor velocidad germinativa, al igual que su tasa de germinación. Le sigue (C) *Orthotrichum megalurus*, epífita de estrato herbáceo y en último lugar, aunque con valores muy similares, se encuentra (B) *Lewinskya johnstonii*, epífita de estrato arbustivo. Sin embargo las tres especies coinciden en que su mayor valor de velocidad se encuentra en un intervalo de temperaturas entre los 15°C y 20°C.

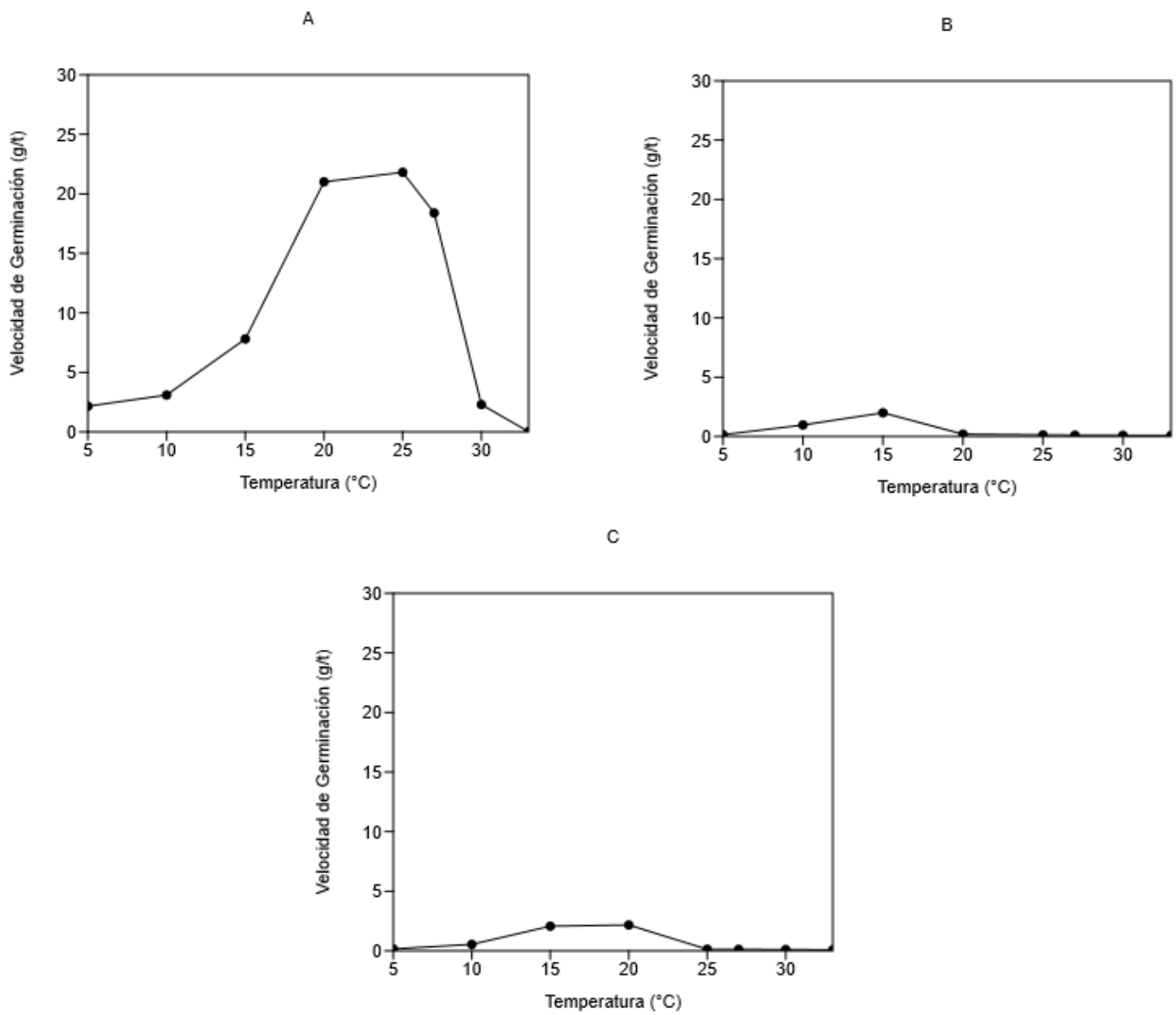
Se realizó un segundo análisis ANOVA de dos vías (Tabla 4), esta vez, sobre la velocidad de germinación de esporas de briófitos a diferentes temperaturas, revelando diferencias estadísticamente significativas, tanto entre las especies como en relación con las temperaturas utilizadas. En primer lugar, nos indica que la especie tiene un impacto muy fuerte en la velocidad de la germinación. Asimismo, el factor “temperatura” también resultó significativo, lo que sugiere que las condiciones térmicas son cruciales para el proceso de germinación. Además, la interacción entre especie y temperatura al ser significativa, implica que la respuesta de cada especie a las diferentes temperaturas no es uniforme.



**Figura 9.** Plot de cajas, en donde en el eje X están en (A) temperatura y (B) velocidad de germinación, en el eje Y, calculada por la tasa de germinación en los intervalos de tiempo del estudio.



**Figura 10.** Gráficos de dispersión, en donde se muestran los diferentes comportamientos de velocidad de germinación de las tres especies en cuanto a las diferentes temperaturas (Las cuales se disgregan en la Figura 11 para mejor comprensión).



**Figura 11.** Gráficos de dispersión para las especies: (A) *Bryum capillare*, (B) *Lewinskya johnstonii*, (C) *Orthotrichum megalurus*, variables temperatura en °C y velocidad (germinación/días desde la siembra).

## Análisis estadístico ANOVA 2 vías: Velocidad de Germinación

### Factores: Especies y Temperatura

#### Effect Tests

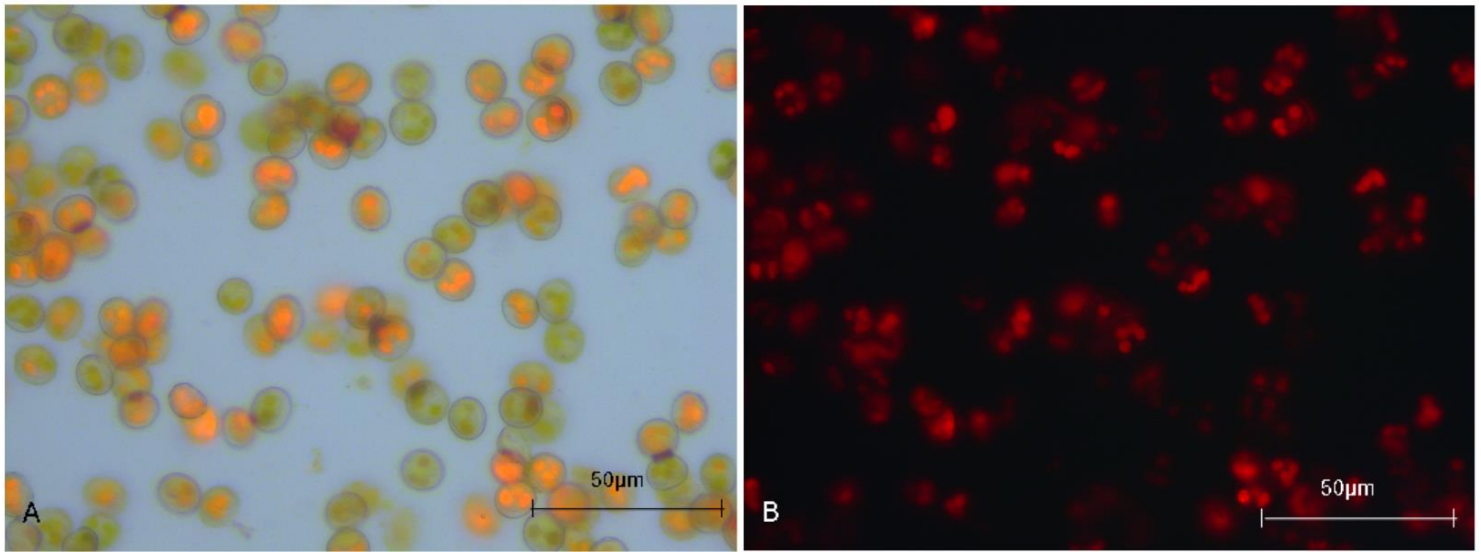
Source	Nparm	DF	Sum of Squares	F Ratio	Prob > F
Especie	2	2	16441.049	1347.066	0.0000
Temperatura	7	7	10606.969	248.3034	<.0001
Especie x temperatura	14	14	14067.713	164.6588	<.0001

**Tabla 4.** Análisis de varianza ANOVA, especies x temperatura y su comportamiento de velocidad de germinación.

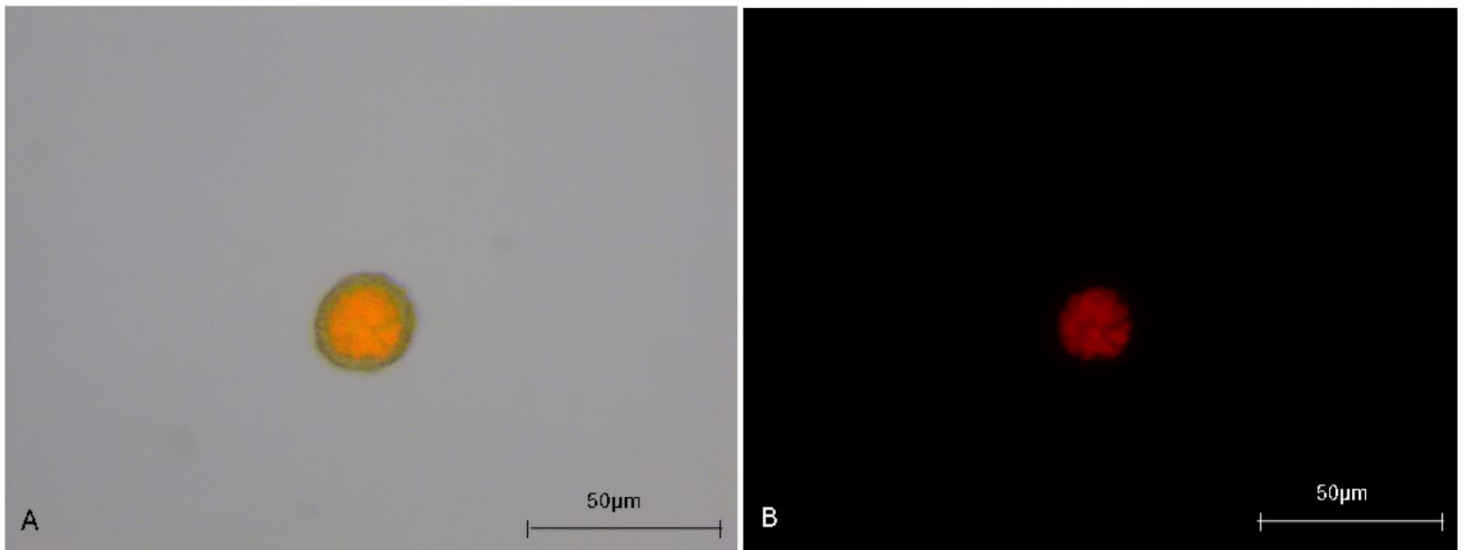
### Análisis 3. Imágenes obtenidas con fluorescencia

Las esporas de briófitos presentan un aspecto distintivo cuando se observan bajo fluorescencia. Generalmente, estas esporas son pequeñas y pueden variar en forma y color. Sin embargo, bajo luz ultravioleta, emiten un brillo que resalta sus características morfológicas, facilitando así su identificación. Nuestro objetivo principal con estas fotografías de microscopio es observar los cloroplastos y determinar el grado de clorofila de estas especies, ya que esto puede influir en su capacidad de germinación.

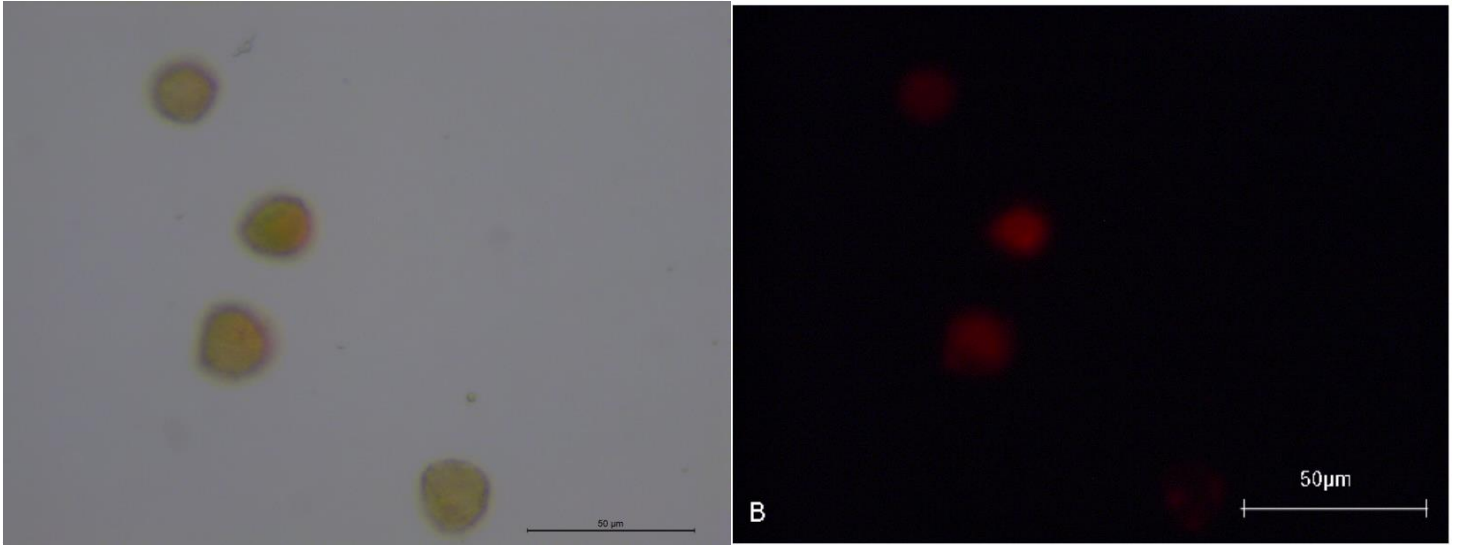
Como se muestra en la Figura 12, la especie *Bryum capillare* (A) presenta varias esporas, la mayoría de las cuales son clorofilas. En la Figura 13, *Lewinskya johnstonii* (B) también exhibe esporas clorofilas. Por otro lado, en la Figura 14, *Orthotrichum megalurus* muestra esporas clorofilas con cloroplastos más débiles.



**Figura 12.** Imágenes capturadas de esporas de *Bryum capillare*. (A) Sin fluorescencia y (B) con fluorescencia. Fuente: Elaboración propia, obtenidas mediante software i.e. cellSens, Olympus Corporation.



**Figura 13.** Imágenes capturadas de esporas de *Lewinskya johnstonii*. (A) Sin fluorescencia y (B) con fluorescencia. Fuente: Elaboración propia, obtenidas mediante software i.e. cellSens, Olympus Corporation.



**Figura 14.** Imágenes capturadas de esporas de *Orthotrichum megalurus*. (A) Sin fluorescencia y (B) con fluorescencia. Fuente: Elaboración propia, obtenidas mediante software i.e. cellSens, Olympus Corporation.

## Discusión

El análisis final de la germinación de esporas de las tres especies de briofitos (*Bryum capillare*, *Lewinskya johnstonii* y *Orthotrichum megalurus*) mostró que el porcentaje de germinación varió significativamente entre las especies y temperaturas. La especie *Bryum capillare*, epífita de *Populus sp.*, alcanzó el 100% de germinación mucho antes que las otras especies, en 24 días ya había completado todas las germinaciones en todas las temperaturas. Por otra parte, las especies *Lewinskya johnstonii* epífita de *Baccharis sp.* y *Orthotrichum megalurus* epífita de *Adesmia sp.*, enfrentaron dificultades, superando el tiempo estimado para alcanzar el máximo de germinación en todas las temperaturas. Las gráficas detalladas permitieron observar que cada especie tiene un rango óptimo para su desarrollo, siendo *Bryum capillare* la más adaptable, con un rango óptimo entre 5°C y 27°C. En contraste, *Lewinskya johnstonii* y *Orthotrichum megalurus* mostraron rangos más limitados, con tasas de germinación muy bajas en temperaturas extremas.

Los datos analizados indicaron diferencias estadísticamente significativas en la tasa de germinación entre las especies en relación con las temperaturas, lo que resalta la importancia de la temperatura como un factor crítico en el proceso de germinación. La interacción entre especie y temperatura sugiere que la respuesta de cada especie a las condiciones térmicas no es uniforme, lo que implica que cada especie tiene un rango óptimo específico para su germinación y por ende cada relación especie epífita-hospedante. Además, se observó que la velocidad de germinación también varió entre las especies, siendo *Bryum capillare*, la más de mayor actividad germinativa, seguida de *Orthotrichum megalurus* y *Lewinskya johnstonii*. Este patrón se mantuvo en un intervalo de temperaturas entre 15°C y 20°C, donde todas las especies mostraron su mayor actividad germinativa.

Al observar las esporas bajo un microscopio óptico con fluorescencia nos permite identificar a los cloroplastos y determinar la cantidad de clorofila, con el objetivo de añadir consistencia al análisis y evaluar si la cantidad visualizada podría influir en la capacidad germinativa de cada especie. Se ha señalado que las esporas con clorofila presentan diferentes tasas de viabilidad; se considera que germinan rápidamente, pero tienen una viabilidad menor. En contraste, aquellas que contienen menos clorofila requieren más tiempo para germinar y

poseen una viabilidad más prolongada (Lloyd & Klekowski, 1970). Con esta información, también podemos cuestionar que la viabilidad podría depender de otros factores, como el estado de las esporas tras un período de secado y almacenamiento, lo que sugiere que los resultados no son 100% confiables para responder a la hipótesis. Estos hallazgos, en general, resaltan la necesidad de considerar tanto la especie como la temperatura al estudiar la germinación de esporas de briofitos epífitos.

Ahora bien, los géneros de las especies estudiadas presentan en común la característica de crecer en forma de cojines y poseer una amplia distribución con diferencias climáticas. Por su lado, los hospedantes o forofitos pertenecientes a los estratos arbóreo, arbustivo y herbáceo son de tipo leñosas, este último se consideró en estrato herbáceo debido a su tamaño en las zonas de muestreo. Asimismo, los ejemplares muestreados habitaban espacios abiertos con gran exposición de radiación solar y estaban ubicados en diferentes zonas de su hospedante (tronco, ramas y base). La respuesta obtenida para las relaciones epífita-hospedante, muestra que la tasa de germinación aumenta linealmente con la temperatura hasta cierto límite. Se mostró que la temperatura óptima de germinación estuvo entre el rango de 10 y 25°C para las tres especies. Un antiguo estudio obtuvo resultados similares (Furness & Grime, 1982), donde se evaluaron las mismas variables y las temperaturas óptimas fueron de 15 a 25°C y a más de 30° perdieron viabilidad.

La dificultad para establecer una relación entre los rangos óptimos de temperatura de los forofitos puede atribuirse a varios factores. En primer lugar, el microclima específico que habita cada hospedante y las condiciones climáticas de la región son determinantes, especialmente en el caso de las dos zonas del norte de Chile y una del sur.

La distribución de estas especies podría estar vinculada a la diversidad de especies arbóreas con las que cohabitan, ya que la variedad de árboles proporciona una gama más amplia de sustratos y condiciones ambientales, favoreciendo la colonización de briofitas especializadas en ciertos microhábitats (Hale, 1955; Gosselin et al. 2017). La disponibilidad de microhábitats favorables, como áreas con humedad elevada, cortezas con pH específico o exposición variable a la luz, constituye un factor determinante para su establecimiento y crecimiento (Fritz & Heilmann-Clausen, 2010). Por otro lado, las adaptaciones xerofíticas de las briofitas interactúan con las características generales del hábitat, incluyendo la

proximidad y estructura de las formaciones boscosas adyacentes. En este contexto, la cobertura de dosel, que puede influir en variables ambientales, resulta ser un factor crucial en la dinámica de estas especies (Watson, 1914). Estas interacciones complejas subrayan la importancia de considerar tanto las características microambientales como las relaciones con la vegetación circundante al analizar la distribución de las briofitas.

Es fundamental considerar los efectos independientes que pueden influir en la supervivencia y el crecimiento de estas especies, como su capacidad adaptativa ante bajas temperaturas. Dado que las briófitas responden a la temperatura de diversas maneras en función de su grado de hidratación, las interacciones entre temperatura, crecimiento y supervivencia en su hábitat natural están, en gran medida, influenciadas por el suministro de humedad.

El comportamiento térmico de los hábitats donde crecen las briófitas presenta variaciones significativas. Además de las condiciones ambientales, estas variaciones se reflejan en el rango de temperaturas estacionales y en el grado de fluctuación térmica. En función de su capacidad adaptativa, algunas especies prefieren germinar únicamente en condiciones de temperatura moderada, lo que sugiere una inclinación hacia estaciones templadas en lugar de frías o extremas. Igualmente, las especies epífitas suelen ubicarse estratégicamente en sus hospederos, eligiendo aquellos que cumplen con sus requisitos óptimos según el hábitat y el ecosistema. Esto se relaciona con la clasificación de las especies epífitas en especialistas o generalistas, determinando su elección de hospedero y su distribución en condiciones específicas, lo que puede dar lugar a distribuciones más restringidas o cosmopolitas según su categoría.

Aun cuando, especies de hábitats más estables térmicamente, muestran curvas de respuesta más estrechas y una menor tolerancia a altas temperaturas, hay especies más generalistas que crecen en un rango limitado de temperatura (Furness & Grime, 1982). El grado en que una especie epífita se considera generalista o especialista se determina generalmente por el número de conexiones o interacciones que establece con su hospedero (Burns, 2007). Otros estudios (Hosowaka et al. 1964) indican que el gradiente de especies criptogámicas y sus formas de crecimiento está relacionado con la luz y humedad atmosférica. En cuanto a algunas especies epífitas, bajo condiciones de luz solar directa, las

tasas de fotosíntesis aumentan al incrementar la intensidad lumínica y baja humedad (Ódor et al. 2013). Las altas temperaturas podrían no ser del todo perjudiciales para las criptógamas en su entorno natural, pero la exposición directa a la radiación solar sí podría ser dañina para su desarrollo (Barkman, 1958).

El área de superficie del huésped y las características del sustrato son elementos esenciales en la configuración de las comunidades epífitas, las cuales dependen de condiciones microclimáticas específicas y presentan una relación compleja con su entorno (Werner & Gradstein, 2009). Las variaciones en factores macroambientales, como el clima y el tipo de suelo, pueden contrarrestar los efectos de los microambientes generados por las especies hospedantes en la composición y diversidad de las briófitas epífitas (Shu et al. 2023). Sin embargo, dado que las características del sustrato de los hospedantes pueden cambiar a lo largo de su ciclo de vida, las epífitas son capaces de establecerse nuevamente en otros individuos (Snäll et al. 2005).

## Conclusiones

El presente estudio evidencia que tanto la relación de las epífitas con sus hospedantes, como factores ecológicos como la temperatura y la altura en el hospedante, son factores clave para la germinación de esporas de briófitos, validando la hipótesis planteada. Las diferencias observadas en la capacidad y velocidad de germinación entre distintas especies evidencian la importancia de considerar estas variables al realizar nuevos cultivos o investigaciones relacionadas con musgos.

Además, los factores microclimáticos, como la luz, la humedad y la temperatura, junto con variables que alteran estas condiciones, como la apertura del dosel, juegan un papel esencial en la composición y distribución de las especies epífitas. Los hallazgos también sugieren que el cambio climático, particularmente el aumento de temperaturas podría afectar negativamente la reproducción de ciertas especies epífitas debido a su limitada tolerancia a condiciones extremas. No obstante, muchas briófitas poseen una notable capacidad de adaptarse a ambientes adversos, gracias a su habilidad de deshidratarse y reactivarse al recuperar la humedad. Sin embargo, este proceso podría influir en su reproducción y, en consecuencia, en la diversidad de estos ecosistemas.

Por otro lado, la actividad humana también tiene un impacto en los hábitats de estas especies y sus hospedantes. En algunos casos, la alteración del entorno parece favorecer a ciertas briófitas, especialmente aquellas que prosperan en condiciones de mayor exposición al sol en bosques alterados. Por ello, es crucial realizar estudios más detallados sobre la diversidad y las interacciones ecológicas entre briófitas epífitas y sus hospedantes, pues estas interacciones son fundamentales para la conservación de la biodiversidad y deben ser incluidas en estrategias de manejo de ecosistemas.

Se sugiere, adicionalmente, realizar investigaciones mediante redes ecológicas que profundicen en las relaciones entre epífitas y hospedantes en climas y regiones similares, así como estudios comparativos enfocados en una sola especie de briófita epífita en diferentes hospedantes. Aunque la especificidad de las epífitas hacia ciertos hospedantes es poco común, existen casos excepcionales que ilustran su capacidad de adaptación a diversos hábitats, incluidos aquellos alterados por la acción humana. Este trabajo contribuye al

entendimiento de estos organismos esenciales y su interacción con el entorno, promoviendo futuras investigaciones que exploren en mayor profundidad las dinámicas ecológicas de estas especies y su importancia para el equilibrio ambiental.

## Literatura citada

Alzugaray, C., Carnevale, N. J., Salinas, A. R., & Pioli, R. (2007). Factores bióticos y abióticos que afectan la calidad de las semillas de *Schinopsis balansae* Engl. y *Aspidosperma quebracho-blanco* Schltdl. *Revista Iberoamericana de Micología*, 24(2), 142–147.

Ardiles, V., Cuvertino, J., & Osorio, F. (2008). *Guía de Campo Briófitas de los Bosques Templados Australes de Chile. Una introducción al mundo de los Musgos, Hepáticas y Antocerotes que habitan los Bosques de Chile*. Ed. Corporación Chilena de la Madera.

Aude, E., & Poulsen, R. S. (2000). Influence of management on the species composition of epiphytic cryptogams in Danish *Fagus* forests. *Applied Vegetation Science*, 3(1), 81–88.

Ballesteros, D., & Walters, C. (2007). Water properties in fern spores: sorption characteristics relating to water affinity, glassy states, and storage stability. *Journal of Experimental Botany*, 58, 1185-1196.

Barkman, J. J. (1958). *Phytosociology and Ecology of Cryptogamic Epiphytes*. Van Gorcum.

Bates, J. (1998). Is 'life-form' a useful concept in bryophyte ecology? *Oikos*, 223-237.

Bates, J. W., & Bakken, S. (2018). Nutrient retention, desiccation and redistribution in mosses. In *Bryology for the Twenty-first Century* (pp. 293-304).

Baumann, M., Dittrich, S., & Von Oheimb, G. (2022). Recolonization of epiphytic bryophytes after decades of air pollution in forest ecosystems in the Erzgebirge (Ore Mountains) shows the importance of deciduous trees for the diversity of this species group. *Forest Ecology and Management*, 509, 120082.

Benzing, D. H. (1998). Vulnerabilities of tropical forests to climate change: the significance of resident epiphytes. *Climatic change*, 39(2), 519-540.

Bramley-Alves, J., King, D. H., Robinson, S. A., & Miller, R. E. (2014). Dominating the Antarctic Environment: Bryophytes in a Time of Change. In D. Hanson & S. Rice (Eds.), *Photosynthesis in Bryophytes and Early Land Plants* (Vol. 37, pp. 17-34). Springer.

Burns, K. (2007). Network properties of an epiphyte metacommunity. *Journal of Ecology*, 95, 1142–1151.

Caroca, R., Zapata, N., & Vargas, M. (2016). Efecto de la temperatura sobre la germinación de cuatro genotipos de maní (*Arachis hypogaea* L.). *Chilean Journal of Agricultural & Animal Sciences*, 32(2), 94-101.

Clymo, R. S. (1963). Ion exchange in Sphagnum and its relation to bog ecology. *Annals of Botany*, 27(2), 309–324.

Contreras-Medina, R., Morrone, J., & Luna, I. (2003). Uso de herramientas biogeográficas para el reconocimiento de “hotspots”: un ejemplo de aplicación con briofitas y gimnospermas. En *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía* (pp. 155-158). Facultad de Ciencias, UNAM.

Cornelissen, J. H. C., & Steege, H. T. (1989). Distribution and ecology of epiphytic bryophytes and lichens in dry evergreen forest of Guyana. *Journal of Tropical Ecology*, 5(2), 131–150.

Ćosić, M., Vujičić, M., Sabovljević, M., & Sabovljević, A. (2019). What do we know about salt stress in bryophytes? *Plant Biosystems - An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology*, 153(3), 478-489.

Davies, L., Bates, J., Bell, J., James, P., & Purvis, O. (2007). Diversity and sensitivity of epiphytes to oxides of nitrogen in London. *Environmental Pollution*, 146(2), 299-310.

Delgadillo, C., & Cárdenas, A. (2009). Musgos y otras briofitas de importancia en la sucesión primaria. En *Biodiversidad del ecosistema del Pedregal de San Ángel* (pp. 101-105).

- Dilks, T. J. K., & Proctor, M. C. F. (1975). Comparative experiments on temperature responses of bryophytes: assimilation, respiration and freezing damage. *Journal of Bryology*, 8(3), 317-336.
- Duncan, D., & Dalton, P. L. (1982). Recolonisation by bryophytes following fire. *Journal of Bryology*, 12(1), 53-63.
- Egunyomi, A. (1978). Comparative culture studies on the spores and gemmae of *Octoblepharum albidum* Hedw. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory*, 44, 25-30.
- Estébanez Pérez, B., Draper y Días de Aauri, I., & Medina Bijalance, R. (2011). Bryophytes: An approximation to the simples and plants. *Memorias - Real Sociedad Española de Historia Natural*, 2, 19-73.
- Faccini, D., & Puricelli, E. (2006). Efecto de la temperatura y de la luz sobre la germinación de *Nicotiana longiflora* Cavanilles y *Oenothera indecora* Camb. *Agriscientia*, 23(1), 15-21.
- Frahm, J.-P. (2008). Diversity, dispersal and biogeography of bryophytes (mosses). *Biodiversity and Conservation*, 17, 277-284.
- Fritz, Ö., & Heilmann-Clausen, J. (2010). Rot holes create key microhabitats for epiphytic lichens and bryophytes on beech (*Fagus sylvatica*). *Biological Conservation*, 143(4), 1008-1016.
- Fritz, Ö., Gustafsson, L., & Larsson, K. (2008). Does forest continuity matter in conservation? A study of epiphytic lichens and bryophytes in beech forests of southern Sweden. *Biological Conservation*, 141(3), 655-668.
- Funes, G., Díaz, S., & Venier, P. (2009). La temperatura como principal determinante de la germinación en especies del Chaco seco de Argentina. *Ecología Austral*, 19(2), 129-138.
- Furness, S. B., & Grime, J. P. (1982). Growth rate and temperature responses in bryophytes: II. A comparative study of species of contrasted ecology. *Journal of Ecology*, 70(2), 525-536.

- García, E. L., Rosenstiel, T. N., Graves, C., Shortlidge, E. E., & Eppley, S. M. (2016). Distribution drivers and physiological responses in geothermal bryophyte communities. *American Journal of Botany*, 103(4), 625-634.
- Gilbert, O. L. (1968). Bryophytes as indicators of air pollution in the Tyne Valley. *New Phytologist*, 67, 15-30.
- Gosselin, M., Fourcin, D., Dumas, Y., Gosselin, F., Korboulewsky, N., Toigo, M., & Vallet, P. (2017). Influence of forest tree species composition on bryophytic diversity in mixed and pure pine (*Pinus sylvestris* L.) and oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) stands. *Forest Ecology and Management*, 406, 318-329.
- Guerra, G., Arrocha, C., Rodríguez, G., Déleg, J., & Benítez, A. (2020). Briófitos en los troncos de árboles como indicadores de la alteración en bosques montanos de Panamá. *Revista de Biología Tropical*, 68(2), 492-502.
- Hale, M. E. (1955). Phytosociology of corticolous cryptogams in the upland forests of southern Wisconsin. *Ecology*, 36(1), 45-63.
- Hietz, P. (1999). Diversity and conservation of epiphytes in a changing environment. *Pure and Applied Chemistry*, 70(11), 1–11.
- Hirata, M., Islam, M. A., Harada, E., Furuya, M., & Sakou, A. (2008). Sward structure and herbage quality, production and utilisation of adjacent monocultures of centipede grass and bahia grass grazed by cattle. *Tropical Grasslands*, 42, 202–213.
- Hosokawa, T., & Odani, N. (1957). The daily compensation period and vertical ranges of epiphytes in a beech forest. *Journal of Ecology*, 45(3), 901-915.
- Hosokawa, T., Odani, N., & Tagawa, H. (1964). Causality of the distribution of corticolous species in forests with special reference to the physio-ecological approach. *Bryologist*, 67, 396-411.
- Ireland, R. R. (2004). *Grimmias of the World* (pp. 274-276).

- Király, I., & Ódor, P. (2010). The effect of stand structure and tree species composition on epiphytic bryophytes in mixed deciduous–coniferous forests. *Functional Ecology*, 24(4), 887-897.
- LeBlanc, F., & Rao, D. N. (1975). Effects of air pollutants on lichen bryophytes. In J. B. Mudd & T. T. Kozlowski (Eds.), *Response of air pollution*. Academic Press. 237–272.
- Lloyd, R., & Klekowski, E. J. Jr. (1970). Spore germination and viability in Pteridophyta: Evolutionary significance of chlorophyllous spores. *Biotropica*, 2, 129-137.
- Lobachevska, O. V., Kyiak, N. Y., Kordyum, E. L., Khorkavtsiv, Y. D., & Kern, V. D. (2022). Gravi-sensitivity of mosses and their gravity-dependent ontogenetic adaptations. *Life*, 12(11), 1782.
- Löbel, S., & Rydin, H. (2010). Trade-offs and habitat constraints in the establishment of epiphytic bryophytes. *Functional Ecology*, 24(4), 887-897.
- Maggi, F. J. (2016). Factores ambientales que afectan la germinación de *Dipsacus fullonum* L; evaluación de temperatura, estrés salino y osmótico. Trabajo Final de Ingeniería en Producción Agropecuaria. Facultad de Ciencias Agrarias. Universidad Católica Argentina.
- Marschall, M., & Proctor, M. (1999). Desiccation tolerance and recovery of the leafy liverwort *Porella platyphylla* (L.) Pfeiff.: Chlorophyll-fluorescence measurements. *Journal of Bryology*, 21, 261-267.
- Ódor, P., Király, I., Tinya, F., Bortignon, F., & Nascimbene, J. (2013). Patterns and drivers of species composition of epiphytic bryophytes and lichens in managed temperate forests. *Forest Ecology and Management*, 306, 256–265.
- Pantoja, A., Ilkiu-Borges, A., Tavares-Martins, A., & Garcia, E. (2015). Bryophytes in fragments of Terra Firme Forest on the great curve of the Xingu River, Pará state, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 75(3 suppl 1), 238–249.

- Plášek, V., Číhal, L., Müller, F., Smoczyk, M., Marková, I., & Fialová, L. (2022). Quo Vadis, *Orthotrichum pulchellum*? A journey of epiphytic moss across the European continent. *Plants*, 11(20), 2669.
- Proctor, M. (2003). Experiments on the effect of different intensities of desiccation on bryophyte survival, using chlorophyll fluorescence as an index of recovery. *Journal of Bryology*, 25, 215-224.
- Rao, D. N. (1982). Respuestas de los briófitos a la contaminación atmosférica. En A. J. E. Smith (Ed.), *Ecología de briófitos* (pp. 280-299). Springer.
- Raven, P. H., Evert, R. F., & Eichhorn, S. E. (1991). *Biología de las plantas* (Tomo I). Editorial Reverte, S. A.
- Reski, R., & Abel, W. O. (1985). Induction of budding on chloronemata and caulonemata of the moss, *Physcomitrella patens*, using isopenentenyladenine. *Planta*, 165, 354-358.
- Rogers, H. C., & Clarkson, B. D. (2023). Epiphyte-host relationships of remnant and recombinant urban ecosystems in Hamilton, New Zealand: The importance of *Dicksonia squarrosa* (G. Forst.) Sw., whekī. *New Zealand Journal of Botany*, 1-10.
- Sabovljevic, M., Bijelović, A., & Dragičević, I. (2002). Effective and easy way of establishing in vitro culture of mosses, *Bryum argenteum* Hedw. and *Bryum capillare* Hedw. - Bryaceae. *Archives of Biological Sciences*, 54.
- Saldaña, A., Parra, M. J., Flores-Bavestrello, A., Corcuera, L. J., & Bravo, L. A. (2013). Effects of forest successional status on microenvironmental conditions, diversity, and distribution of filmy fern species in a temperate rainforest. *Plant Species Biology*, 29(3), 253–262.
- Savoretti, M. (2019). Estudio de las briofitas de turberas de Tierra del Fuego (Argentina) desde el último Máximo Glacial a la actualidad y su relación con las fluctuaciones climáticas y ambientales.

Shu, T., Wang, J., He, N., Zhao, Z., & Liu, Y. (2023). Biodiversity and ecological network of epiphytic bryophytes and their host trees in the forests of the southeastern Qinghai-Tibet Plateau. *Ecological Indicators*, 146, 109781.

Silva, M. P., Kamino, L., & Pôrto, K. (2014). Is the current network system of protected areas in the Atlantic Forest effective in conserving key species of bryophytes? *Tropical Conservation Science*, 7(1), 61-85.

Snäll, T., Pennanen, J., Kivistö, L., & Hanski, I. (2005). Modelling epiphyte metapopulation dynamics in a dynamic forest landscape. *Oikos*, 109(2), 209–222.

Sporn, S. G., Bos, M. M., Kessler, M., & Gradstein, S. R. (2010). Vertical distribution of epiphytic bryophytes in an Indonesian rainforest. *Biodiversity and Conservation*, 19, 745-760.

Stanković, J. D., Sabovljević, A. D., & Sabovljević, M. S. (2018). Bryophytes and heavy metals: a review. *Acta Botanica Croatica*, 77(2), 109-118.

Steed-Mundin, O. (2019). Unravelling the secrets of fern spore germination: What are their thermal thresholds and how will they cope with climate change (Master's dissertation). Royal Botanic Garden, Kew, London.

Tiloca, G., Brundu, G., & Ballesteros, D. (2022). Bryophyte spores tolerate high desiccation levels and exposure to cryogenic temperatures but contain storage lipids and chlorophyll: Understanding the essential traits needed for the creation of bryophyte spore banks. *Plants*, 11, 1262.

Toledo Bruzual, V., Hernández de Szczurek, D. M., Urbina de Navarro, C., & Creazzola de Oppeltz, F. (2017). Primeros datos de bioacumulación de metales pesados en briofitas. *Ingeniería y Región*, 18(2), 1–15.

Vanderpoorten, A., & Engels, P. (2002). The effects of environmental variation on bryophytes at a regional scale. *Ecography*, 25, 513-522.

Vargas, M. (1991). Factores que afectan la germinación de semillas. *BOLTEC*, 24(1), 26-31. Universidad de Costa Rica.

Vigalondo, B., Patiño, J., Draper, I., Mazimpaka, V., Shevock, J., Losada-Lima, A., González-Mancebo, J., Garilletei, R., & Lara, F. (2019). The long journey of *Orthotrichum shevockii* (Orthotrichaceae, Bryopsida): From California to Macaronesia. *PLoS ONE*, 14(1), e0211017.

Watson, W. (1914). Xerophytic adaptations of bryophytes in relation to habitat. *New Phytologist*, 13(4), 149-169.

Werner, F., & Gradstein, S. (2009). Diversity of dry forest epiphytes along a gradient of human disturbance in the tropical Andes. *Journal of Vegetation Science*, 20(1), 59–68.

Western Hungary. (2010). *Biological Conservation*, 143(9), 2063–2069.