



Universidad Austral de Chile  
Facultad de Ciencias Forestales  
y Recursos Naturales

**Informe Final**  
**Proyecto Fondo Bosque Nativo**  
**Corporación Nacional Forestal**

# **Epífitas vasculares en el dosel de bosques manejados: un componente importante pero poco conocido de la biodiversidad de los bosques nativos**

Investigador Principal: Iván A. Díaz Romero

Instituto de Silvicultura, Facultad de Ciencias Forestales y Recursos  
Naturales, Universidad Austral de Chile

Co-investigadores: Wara Marcelo & Mauricio Peña-Foxon

Facultad de Ciencias, Universidad Austral de Chile

## Asistentes de Investigación

Sr. Ricardo Moreno, Ing. Forestal UACH

Srta. Daniela Mellado, Estudiante tesista Ing. Cons. Rec. Nat. UACH

Sr. Gabriel Ortega, Med. Veterinario, Estudiante de doctorado UACH

Sr. Nicolás Vergara Estudiante tesista, Ing. Cons. Rec. Nat. UACH

Noviembre 2012

## Resumen

Las epífitas son las plantas que usan árboles y otras plantas sólo como sustrato, sin obtener nutrientes desde el floema del hospedero. Las epífitas vasculares constituyen entre un 8% y 10% de todas las plantas vasculares conocidas en el mundo, y en algunos bosques tropicales llegan a representar hasta un 50% de su biodiversidad. En los bosques chilenos, las epífitas son un componente muy importante: algunos árboles albergan hasta el 50% de las especies de algunas familias de helechos, y acumulan 144 kg (peso seco) de material sobre los árboles hospederos. Los factores que influyen la riqueza y abundancia de epífitas incluyen la luminosidad, la temperatura, la humedad, y la edad del árbol. Sin embargo, y a pesar de su gran abundancia, poco se conoce de la diversidad de epífitas, de los factores que afectan su presencia, y de como el uso del bosque provoca cambios en la riqueza y abundancia de epífitas. Este conocimiento tiene gran aplicación para planes de manejo forestal que consideren la conservación de la biodiversidad.

En este trabajo, estudiamos los cambios en riqueza y abundancia de epífitas vasculares en árboles de distinto tamaño y edad, y relacionamos la presencia de epífitas vasculares con la temperatura, humedad, inclinación y orientación del tronco o las ramas donde estas se encuentran. Medimos la riqueza y abundancia de epífitas en árboles en un rango de diámetros desde 30 cm a 250 cm, en 12 individuos de *Nothofagus obliqua* en Valdivia, 14 individuos de *Eucryphia cordifolia* en el Parque Oncol, Valdivia, y 20 individuos de *E. cordifolia* en Guabún, Chiloé. En estos individuos se estimó la cobertura de especies epífitas y su abundancia en cuadrantes distribuidos en todo el perfil vertical. En dos individuos emergentes de *N. obliqua* se midió la riqueza y cobertura de epífitas en cada rama, la superficie de cada rama, y se instalaron sensores de temperatura y humedad en el tronco y copa de los árboles.

Los resultados muestran una gran riqueza de epífitas. El número de especies aumenta en árboles más grandes, y se distribuyen en todo el perfil vertical, particularmente en la copa del árbol. Las condiciones de la copa son de temperaturas mas variables, mas altas pero a su vez de mayor humedad ambiental, lo que podría favorecer a las epífitas. Asimismo la acumulación de materia orgánica en el dosel retiene humedad lo cual también podría favorecer las epífitas. En bosques secundarios, la riqueza de especies es similar a la de bosques antiguos, pero en menor abundancia. Algunas algunas especies como *Fascicularia bicolor* estaban solamente en los bosques antiguos. En bosques que fueron manejados, la riqueza de epífitas es menor que en bosques sin manejo, pero aún es alta y estos árboles conservan gran parte de la biodiversidad del bosque. Para conservar las epífitas en bosques manejados, se propone conservar árboles antiguos, y conservar parches de vegetación donde el dosel sea continuo y con la densidad original. Nuestros antecedentes entregan nueva información sobre las características microclimáticas del dosel, y son los primeros antecedentes de riqueza de especies de epífitas en el perfil vertical completo de varios árboles del bosque chileno.

## INTRODUCCION

El dosel de los bosques se define como el perfil vertical, desde dos o tres metros sobre el nivel del suelo hasta la punta de las copas. Este estrato es uno de los ambientes de frontera en el conocimiento de la biodiversidad, ya que ha sido explorado a nivel global en los últimos 30 años pero ha mostrado albergar una enorme biodiversidad (Wilson 1992). El dosel es fundamental en los ecosistemas forestales, pues en él ocurre el intercambio gaseoso, la fotosíntesis, la captura y liberación de nutrientes, y es el hábitat de muchas especies, tanto de plantas epífitas (plantas que viven sobre otras plantas) como de especies animales (Ozanne et al. 2003, Lowman and Rinker 2004, Shaeffer et al. 2008). El conocimiento de la composición de la biodiversidad en la copa de los árboles ha estado limitado por la accesibilidad a este estrato (Mitchell et al. 2002). Este ambiente ha empezado a ser conocido recién desde la década de los 70', con el desarrollo de técnicas de escalada de árboles y posteriormente técnicas de mayor envergadura, como plataformas, pasarelas, hasta torres de construcción instaladas en los bosques (conocidas como "canopy cranes", Mitchell et al. 2002). Sin embargo, para muchos ecosistemas forestales, no existen ni siquiera listas descriptivas de las especies presentes en el dosel (Zotz 2005).

Uno de los organismos característicos del dosel son las plantas epífitas, plantas que usan el árbol únicamente como sustrato sin dañarlo. Las plantas epífitas son un importante componente de la diversidad vegetal de los bosques en el mundo, representando entre un 8% y un 10% de todas las plantas vasculares conocidas (Benzing 1995, 2004). Las epífitas pueden ser muy abundantes en términos de biomasa. Por ejemplo, en bosques de neblina de Costa Rica la biomasa epífita alcanza hasta 33 t/ha, mientras que en bosques de neblina de Colombia alcanzan hasta 44 t/ha. La importancia de estas especies no sólo radica en su diversidad, sino también en funciones ambientales como fijación de nitrógeno, carbono, aporte de nutrientes al ecosistema forestal (Ozanne et al. 2003, Fonte and Schowalter 2004, Shaeffer et al. 2008). Las epífitas también representan recursos y hábitat para vertebrados (Sillett 1994, Cruz-Angón et al. 2005) e invertebrados (Nadkarni & Longino 1990, Ellwood & Foster 2004, Díaz et al. 2012). Los árboles pueden ser favorecidos por las epífitas, ya que muchos desarrollan raíces adventicias que absorben nutrientes desde la capa de epífitas que los recubren (Nadkarni et al. 1980).

La riqueza y abundancia de epífitas depende de las condiciones de temperatura, humedad y luminosidad presentes en el árbol hospedero (Benzing 2004). Varias especies han desarrollado adaptaciones a las condiciones de mayor estrés hídrico presentes en el dosel, como hojas esclerófilas y metabolismo CAM en el caso de las Bromeliaceae, o tolerancia a la deshidratación como en el caso de los helechos película de la familia Hymenophyllaceae (Benzing 1990, 2004). Estas estrategias explicarían la presencia de epífitas en diferentes estratos del dosel (Johansson 1974). Sin embargo, la riqueza y abundancia de especies también cambia con la edad del hospedero, donde árboles mas viejos presentan mayor riqueza y abundancia que árboles mas jóvenes (Muñoz et al. 2003, McCune 1993, Johansson et al. 2007, Díaz et al. 2010). Es posible que la interacción entre variables físicas como la temperatura y la humedad interactúe con variables biológicas, como la probabilidad de llegada de propágulos y cambios en el microhábitat de las epífitas. La presencia de algunas epífitas puede favorecer a otras a través de un efecto nodriza, al crear y formar una gruesa capa de suelo epífita que retiene gran cantidad de humedad en el dosel del bosque. Así, los patrones de distribución de las epífitas cambian con la edad del árbol, donde las epífitas que colonizan árboles jóvenes serían muy afectadas por las condiciones de temperatura y humedad (eg. Parra et al. 2009), mientras que la gruesa capa de suelo epífita que se desarrolla en árboles mas viejos podría tener posibles efectos nodriza que contribuyan con la presencia de mas epífitas (Díaz et al. 2009).

En los bosques templados de Chile, las epífitas también son un componente muy importante de la flora (Riveros & Ramírez 1978, Armesto et al. 1996). Las epífitas de los bosques chilenos se caracterizan por su alto grado de endemismo y dominancia de especies vasculares, a diferencia de los bosques templados del hemisferio norte, los cuales son dominados por especies no vasculares (Armesto et al. 1996, Zotz 2005, Díaz et al. 2010). El primer estudio publicado que accede al dosel de los bosques chilenos es de Clement et al. (2001), quienes describen 18 especies de flora vascular y 16 no vascular en grandes individuos de Alerce (*Fitzroya cupressoides*). Esta flora representa el 60% de las especies de plantas presentes en el bosque de estudio. Otro estudio de Pérez et al. (2005) muestra que en los bosques de Chiloé la abundancia en términos de biomasa epífita alcanzaría las 8 toneladas/ha. Finalmente, en bosques costeros de Chiloé la riqueza de epífitas alcanzan a 22 especies de flora vascular, la que representan el 33% de la flora epífita de toda la ecoregión valdiviana (Díaz et al. 2010). Para algunos grupos la representatividad es mayor. Por ejemplo, tres árboles presentaron el 50% de todas las especies de helechos película (familia Hymenophyllaceae) descritos para Chile (Díaz et al. 2010). La biomasa seca de epífitas alcanzó entre 134 y 144 kg por árbol, lo cual está inclusive por sobre la biomasa presente en bosques tropicales de neblina (115 kg/ árbol, Hofstede et al. 1993, Díaz et al. 2010). A pesar que estos estudios muestran que el componente epífita es muy importante en términos de biodiversidad, poco es conocido sobre la riqueza de epífitas en la mayor parte de los árboles del bosque templado, se sabe aún menos sobre cómo esta riqueza cambia en árboles en distinto estado de desarrollo y en bosques con diferentes tipos de uso y manejo. Muñoz et al. (2003) documentan la riqueza de epífitas en los primeros metros del tronco de varias especies de árboles del bosque templado de Chiloé, concluyendo que la riqueza aumenta con el tamaño del árbol. Estos resultados coinciden con antecedentes de McCune (1993) y Johansson et al. (2007) para bosques templados del hemisferio norte. Además, la biomasa de las epífitas aumenta en forma no-lineal en función del tamaño de los árboles, es decir árboles más viejos tienen una cantidad mucho mayor de material epífita que los árboles más jóvenes en bosques de Chiloé (Díaz et al. 2010). Estudios de Nadkarni et al. (2004) muestran que la biomasa epífita disminuye de 33 toneladas/ ha en bosques maduros antiguos a sólo 0,2 toneladas/ha en bosques secundarios en Costa Rica.

En Chile aún existen algunos bosques antiguos con mínima perturbación humana, los cuales representan puntos de referencia para evaluar los efectos del uso y manejo de bosques sobre la biodiversidad y funciones ambientales. En cambio, lo que domina el paisaje del sur de Chile son grandes extensiones de bosques secundarios (CONAF-CONAMA-BIRF 1999). Estos bosques han sido sujetos a distintos usos, grados de degradación y tipos de manejo; desde el reemplazo completo del bosque, a corta y desarrollo de bosques secundarios coetáneos, bosques secundarios multietáneos derivados de corta selectiva, bosques coetáneos producto de la ordenación forestal, y bosques con menor cobertura arbórea producto de raleos que remueven cierto porcentaje de la cobertura arbórea. Muchos de estos tipos de uso y manejo resultan en bosques estructuralmente simples, dominados con árboles coetáneos de similar fisionomía. Estos extensos bosques secundarios presentan un gran potencial de uso forestal, y también representan una gran oportunidad para compatibilizar la extracción de madera con la conservación de la biodiversidad. En el caso de las epífitas vasculares, recientes estudios han comenzado a documentar las variables que determinan su presencia y su abundancia en los bosques nativos. Recientes trabajos en bosques secundarios muestran el importante efecto de la humedad relativa para el desarrollo de epífitas, por sobre la luminosidad (eg. Parra et al. 2009, Carrasco & Gianoli 2009). Sin embargo, la riqueza, abundancia y distribución de las epífitas en los bosques tanto secundarios como antiguos son aspectos desconocidos. Conocer cómo variables ambientales (eg. Parra et al. 2009) y

biológicas determinan la presencia de epífitas es muy importante para planificar estrategias de manejo que incorporen la conservación de la biodiversidad. Asimismo, documentar cuales han sido los cambios en riqueza y abundancia de epífitas en bosques antropogenizados dará luces sobre que tipo de uso resulta en mas o menos diversidad de epífitas. Finalmente, integrar las variables físicas con los efectos del uso de los bosques en un modelo conceptual permitirá proponer y evaluar pautas para el manejo de bosques amigable con la diversidad de epífitas.

En este trabajo documentamos cuales serían las principales variables que determinan la riqueza y abundancia de epífitas vasculares en los bosques nativos, cuáles son las especies presentes en bosques con distinto tipo de uso, y proponemos medidas para compatibilizar el manejo de bosques con la conservación de la diversidad de epífitas vasculares. El énfasis está en relacionar la riqueza y abundancia de epífitas con variables físicas como luminosidad, temperatura y humedad, dado que estas variables determinan la riqueza y abundancia de epífitas en muchos bosques secundarios (Parra et al. 2009), e integrar los efectos de las variables físicas con variables biológicas, como el posible efecto nodriza del suelo arbóreo en mantener a riqueza y abundancia de epífitas en árboles viejos.

## **Objetivos**

- ii) Caracterizar el hábitat de las epífitas vasculares en función de la temperatura, humedad, luminosidad, altura sobre el árbol y edad del árbol
- iii) Documentar la riqueza y abundancia de epífitas vasculares en árboles de distinta edad del bosque templado
- iv) Documentar los cambios en riqueza y abundancia de epífitas en árboles en bosques antiguos y bosques nativos secundarios.

## **Hipótesis**

### **I. Hábitat de las epífitas**

Hipótesis 1. *La riqueza y abundancia de las epífitas en el árbol depende de la combinación de factores de luz, temperatura y humedad a lo largo de su perfil vertical.*

Hipótesis 2. *La gruesa capa de suelo arbóreo presente en árboles mas viejos retendría la humedad en el dosel, favoreciendo la presencia de epífitas.*

### **II. Árboles de distinta edad y Epífitas**

Hipótesis 3. *Árboles más viejos tendrán más riqueza y abundancia de epífitas que árboles más jóvenes.*

### III. Uso de bosques y Epífitas

Hipótesis 4. *Bosques antiguos presentan mayor riqueza y abundancia de epífitas que bosques secundarios, donde la riqueza de especies es un subconjunto de la riqueza en bosques antiguos.*

Hipótesis 5. *Árboles jóvenes en bosques secundarios presentan menor riqueza de epífitas que árboles jóvenes en bosques antiguos*

Hipótesis 6. *Árboles jóvenes en bosques manejados presentan menos epífitas que árboles jóvenes en bosques sin manejo.*

Hipótesis 7. *Árboles adultos en bosques manejados presentan similar riqueza de epífitas que árboles adultos en bosques sin manejar.*

### MATERIALES Y METODOS

#### *Sitios de estudio:*

Este estudio fue conducido en tres áreas con bosques templados del tipo valdiviano: el Fundo Teja Norte y Parque Urbano El Bosque en la ciudad de Valdivia, en el Parque Oncol ubicado a 15 km de Valdivia, y en los bosques de Guabún, al nor-oeste de la Isla de Chiloé. El Fundo Teja Norte corresponde a un fragmento de bosque nativo de más de 120 ha ubicado en la Isla Teja, propiedad de la Universidad Austral de Chile. Está cubierto por bosque nativo del tipo forestal “Siempreverde con intolerantes emergentes”, las cuales corresponden a Roble (*Nothofagus obliqua*) (Huber 1995) con individuos de todas las clases etáreas, algunos densamente cubiertos por epífitas. El Parque Urbano El Bosque corresponde a un fragmento de 14 ha de bosques similares a los del Fundo Teja Norte, localizados en el Barrio El Bosque de Valdivia. Por su parte, el Parque Oncol corresponde a un área protegida privada de la empresa Arauco S.A., cubriendo unas 762 ha en la Cordillera de la Costa de Valdivia. Este parque está dominado por bosques nativos del tipo forestal siempreverde, con sectores que fueron explotados en las zonas más planas y sectores con mínima intervención en quebradas más profundas. Finalmente, el último sitio de estudio está ubicado en la localidad de Guabún, al norte de la Isla Grande de Chiloé (41° S), Chile, donde existe un área de aproximadamente 200 ha cubiertas de bosques primarios zonas bajas (200 msnm), y sin rastros de mayores perturbaciones en los últimos 450 años (Gutiérrez et al. 2008). Estos bosques son del tipo forestal Siempreverde, dominados por Ulmo (*Eucryphia cordifolia*) y Olivillo (*Aextoxicon punctatum*), se caracterizan por presentar un dosel multi-estratificado con frecuentes árboles emergentes densamente cubiertos de epífitas, que albergan alrededor de 140 kg/árbol (peso seco). Estos bosques están rodeados de una matriz de renovales y bosques floreados, con distintos grados de uso.

#### *Acceso al dosel del bosque*

Todos los muestreos se realizaron escalando los árboles seleccionados, usando equipo especializado de escalada de árboles siguiendo las técnicas usadas por Tree-Climbers Internacional ([www.treeclimbing.com](http://www.treeclimbing.com)). Durante el transcurso de este proyecto, se han entrenado a cinco personas en técnicas de escalada y en el trabajo en el dosel, y hay otros cuatro estudiantes que están recibiendo instrucción, por lo cual se ha ido formando capital humano y conformando un equipo permanente de trabajo.

### *Evaluación de los objetivos propuestos*

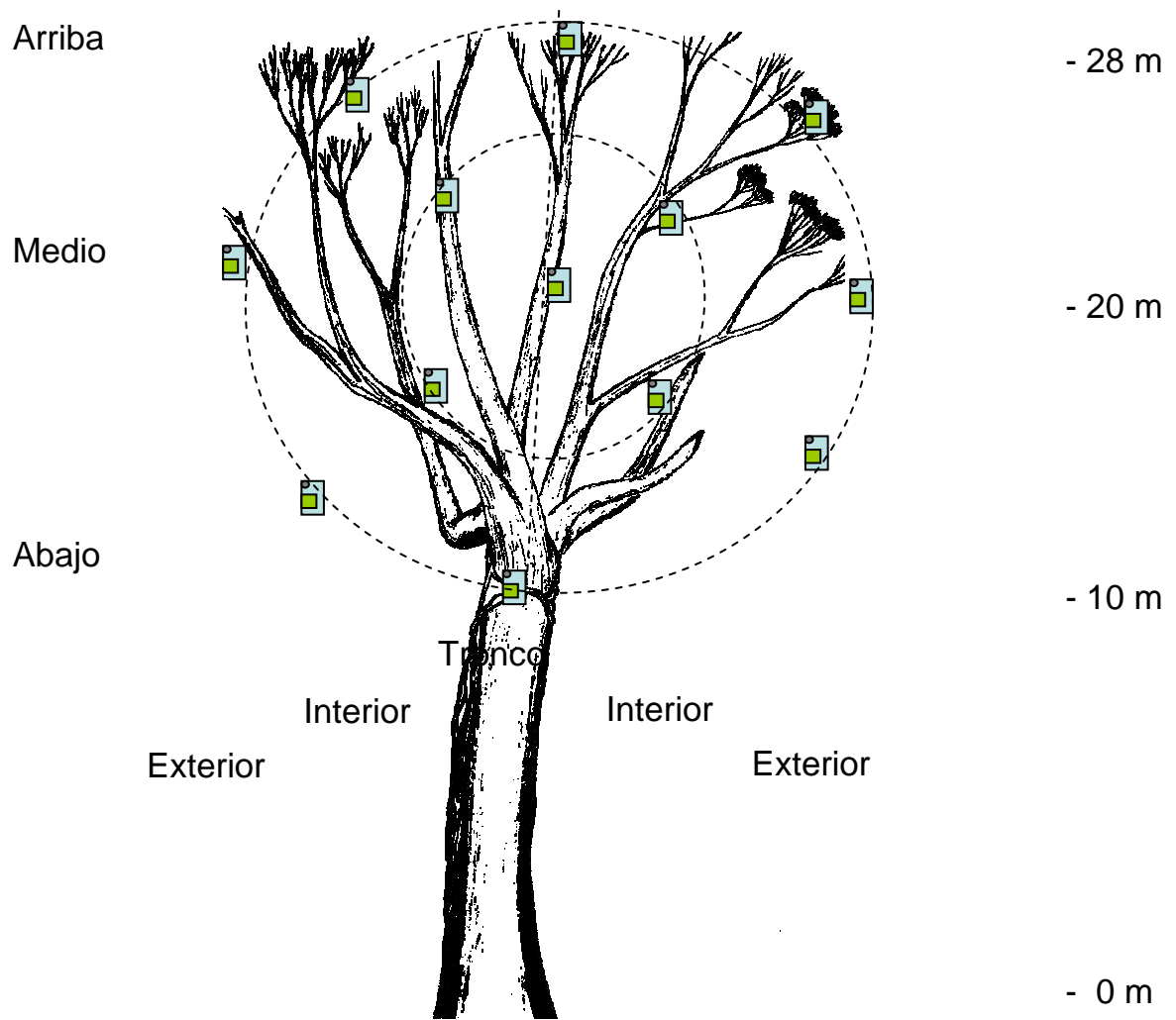
El primer objetivo fue evaluado a partir de las hipótesis 1 y 2. En el Parque Urbano El Bosque se muestrearon dos individuos emergentes de *Nothofagus obliqua*, caracterizando la forma, dimensión y superficie de cada una de las ramas y del tronco de estos árboles, siguiendo el protocolo propuesto por Van Pelt et al. (2004). Junto con esta evaluación, se estimó el porcentaje de cobertura de cada especie de epífita vascular en cada una de las ramas. Finalmente, se instalaron 23 sensores de temperatura y humedad del tipo LogTag distribuidos en la copa de los árboles, en los 4 puntos cardinales. Los sensores se ubicaron a alturas de 10, 14, 18, 24 y 28 m. Con estos sensores se caracterizaron las condiciones microclimáticas de temperatura y humedad en el exterior de la copa, el interior de la copa y a lo largo del tronco (Fig. 1). La temperatura y humedad relativa fue medida por períodos de más de dos meses por cada estación del año. Inicialmente los muestreos serían continuos, pero se decidió hacer ensayos de medidas durante Mayo, Junio, Agosto y Septiembre de 2011 para tener plena seguridad que los sensores no fallarían. Así, se descubrió que la radiación solar directa afectaba las medidas de los sensores, y que no fue conveniente dejarlos instalados en forma continua ya que si alguno fallaba, se perdería el registro completo de un año. Por ello, los sensores fueron protegidos con un techo de tetrapack contra la radiación directa, permitiendo la libre circulación del aire. Los registros de temperatura y humedad se realizaron entre diciembre 2011 y marzo de 2012, es decir en el verano 2011-2012, y en el otoño, invierno y primavera de 2012. Los resultados expuestos corresponden sólo al período de verano pues es el que muestra los mayores contrastes. En los bosques de Guabún, durante el muestreo, realizado entre Marzo y Abril de 2012 se colocaron cinco líneas cada 20 m, cada línea con 5 sensores separados por cinco metros, registrando durante tres semanas las temperatura y humedad al metro 0, 5, 10, 15, 20 y en algunos casos 25 m de altura, según la altura del árbol. En estos mismos bosques usando un Luxómetro, se estimó la luminosidad en tres árboles a varias alturas, para caracterizar el ambiente lumínico del perfil vertical del bosque. Los muestreos de epífitas en el Fundo Teja Norte y el Parque Urbano El Bosque fueron desarrollados en Valdivia durante todo el período de duración de este proyecto, acumulando más de 60 días de trabajo de terreno.

En segundo lugar, se analizó la importancia del suelo epífita sobre la hidratación de los helechos película de la familia Hymenophyllaceae mediante un experimento de laboratorio. Primero se recolectaron muestras de material epífita y de helechos película de la familia Hymenophyllaceae de árboles caídos, las cuales fueron analizadas en laboratorio. Se montaron 60 bandejas con dos especies, *H. plicatum* y *H. caudiculatum*. En 15 bandejas se colocaron muestras con mucho suelo epífita, 15 bandejas con cantidad media de suelo epífita, 15 bandejas con poco suelo epífita, y 15 bandejas con su cantidad original mantenidas como control. Todas estas bandejas fueron llenadas de agua a saturación, y luego fueron dejadas en condiciones ambientales. Solo las bandejas control fueron humedecidas permanentemente. En ellas se monitoreó diariamente la desecación de las frondas de helechos, como un porcentaje de frondas deshidratadas sobre el total de frondas. Además, se pesó cada una de las muestras para tener una medida de la pérdida de agua de cada bandeja.

Los resultados de temperatura y humedad fueron analizados comparando las medias, las máximas, las mínimas y las anomalías para cada ubicación, en cada estrato y a cada altura. Estos resultados fueron relacionados con la composición y abundancia de epífitas, y con el diámetro, orientación e inclinación de cada rama usando Análisis de Regresión Múltiple, previa verificación de la normalidad de los datos. Estos resultados nos dicen si hay alguna relación entre las características del tronco o la copa y la presencia de alguna epífita en particular. Los resultados de los experimentos de desecación fueron analizados con ANOVA sobre los resultados finales, y se comparó la pendiente de la curva de decrecimiento sobre estos datos.

El segundo objetivo fue evaluado en todos los sitios de muestreo. En el Fundo Teja Norte y en el Parque Urbano El Bosque se escogieron 12 individuos de *N. obliqua*, con diámetros a la altura del pecho de entre 45 cm y 224 cm. En Guabún, se escogieron 20 árboles de la especie *Eucryphia cordifolia* con rangos de tamaños de entre 60 y 430 cm de diámetro a la altura del pecho. Finalmente, en el Parque Oncol se analizó la riqueza de especies en *E. cordifolia* en 14 árboles entre 40 y 120 cm de diámetro a la altura del pecho. En cada uno de esos árboles, se midieron todas las epífitas presentes en el perfil vertical cada 1,5 m de altura, en una parcela circular de 50 cm de diámetro, desde la base del árbol hasta la máxima altura alcanzable. Además, en cada altitud se registraron todas las especies de epífitas vasculares presentes fuera de la parcela. Los resultados fueron analizados usando Análisis de regresión múltiple y Análisis de Rarefacción.

Finalmente, el tercer objetivo fue analizado a partir de los datos obtenidos en los bosques de Guabún y en los bosques del Parque Oncol. En el bosque de Guabún, se muestrearon 20 árboles durante un período mayor a 25 días de trabajo. De los 20 árboles muestreados, 10 árboles fueron muestreados en el bosque adulto y otros 10 árboles en un bosque secundario. El bosque adulto se caracterizaba por un dosel multi-estratificado, con árboles emergentes de *E. cordifolia* de 1,2 m de diámetro a la altura del pecho, mientras que el renoval se caracterizaba por un dosel mas bien coetáneo, con árboles jóvenes de unos 40-60 cm de diámetro. La información proveniente de esos árboles nos permite comparar la riqueza de epífitas entre bosque antiguo y renoval en Guabún (Hip. 4), comparar la riqueza de especies de epífitas entre árboles de similar tamaño pero en bosques diferente (Hip. 5). El Parque Oncol presenta un bosque de similares características al bosque de Guabún, aunque con árboles que no superan los 140 cm de diámetro. Este parque presenta una zona de bosques mejor conservados, y una zona de explotación donde se removieron muchos árboles, dejando otros aislados dispersos en el paisaje. En estos bosques en un período de prácticamente 3 semanas se muestrearon 7 árboles de *E. cordifolia* en el bosque mejor conservado, y 7 árboles de *E. cordifolia* en el bosque sujeto a manejo forestal pasado. Estos antecedentes permiten comparar la riqueza de especies de epífitas vasculares entre un bosque sujeto a corta y otro sin corta, y entre árboles de similar tamaño en albos sitios después de un largo tiempo (Hip. 6 y 7), pues las cortas ocurrieron hace más de 20 años. Finalmente, en el bosque de Guabún se estimó la abundancia de helechos de la familia Hymenophyllaceae en el suelo. Estos helechos son frecuentes en troncos y ramas caídas desde el dosel. Tanto en el bosque adulto como en el renoval se colocaron 5 parcelas de 5x5 m (total de 10 parcelas), y en cada parcela se estimó la cobertura de troncos caídos en cinco cuadrantes de 1x1 m localizados en los extremos y en el centro. En cada cuadrante se estimó visualmente la cobertura de troncos, se definió el estado de descomposición de cada tronco en cinco categorías, desde la categoría 1 como troncos frescos, con corteza y sólidos, hasta la categoría 5, que corresponden a troncos muy podridos, que al pisarlos se hunden inmediatamente. En cada tronco y en el suelo se estimó la riqueza y abundancia de helechos de la familia Hymenophyllaceae.



**Figura 1.** Localización de los sensores de medición de temperatura y humedad en la copa del árbol a distintas alturas. El dibujo incluye solo un plano, pero se colocaron sensores en dos planes, el Norte Sur y el Este Oeste.

## RESULTADOS

Los resultados muestran un total de 31 especies de plantas epífitas vasculares (Tabla 1). Los sitios donde se registraron más especies son Guabún (23 especies) y Oncol (24 especies), y con menor número de especies los sitios del Parque Urbano El Bosque (6 especies) y Fundo Teja Norte (10 especies). Las especies presentes son diferentes entre sitios. En Guabún y Oncol la flora estaba dominada por miembros de la familia Hymenophyllaceae y por *Fascicularia bicolor*. Estas especies presentan los mayores porcentajes de cobertura acumulada (Tabla 1) lo cual significa que están en alta cobertura en un mayor número de árboles. Especies abundantes en el Parque Urbano y en el Fundo Teja Norte son helechos como *Polypodium feullei*, *Asplenium daeroides* y la enredadera *Cissus striata* (Tabla 1), las cuales se encuentran escasamente (*A. daeroides*) o simplemente son ausentes de los sitios Oncol y Guabún (*P. feullei* y *C. striata*, Tabla 1). Una especie exótica, aparentemente invasiva se encontró en los sitios Parque Urbano y Fundo Teja Norte. Esta especie es la enredadera *Hedera helix*, que en algunos árboles fue abundante (Tabla 1). Una sola especie de epífita fue relativamente común en todos los sitios, la enredadera *Sarmienta repens* (Tabla 1).

### *Objetivo 1*

#### *Relación entre variables físicas y la riqueza y abundancia de epífitas*

La cobertura de epífitas es mayor en la copa de los árboles, especialmente en la parte media y superior (Fig. 2 A). Esto coincide con la mayor superficie de corteza disponible en la copa de los árboles, calculada a partir de las mediciones de largo y ancho de cada una de las ramas de dos *N. obliqua* en el Parque Urbano El Bosque (Fig. 2B). La superficie de corteza donde se inicia la copa, es decir sobre los 10 m es considerablemente mayor que bajo los 10 m, donde se ubica el tronco principal (Fig. 2B). La superficie de corteza presente los 10 y los 20 m es entre 2,5 y 3,8 veces mayor que la corteza disponible entre los 0 y los 10 m. Justamente entre los 10 y los 20 m se concentra la cobertura de epífitas, indistintamente de la orientación o inclinación del árbol (Fig. 2B). Al multiplicar la cobertura de epífitas en cada altura por la superficie disponible a esa misma altura obtenemos un indicador de la cobertura total de epífitas (Fig. 2C). Esta nos muestra la alta cobertura total en la parte media y superior de la copa, comparada con el tronco del árbol (Fig. 2C).

Los resultados de la caracterización microclimática de la copa durante el verano muestran que la parte más alta (>25 m) y más baja de la copa (10 m) presentan las mayores oscilaciones de temperatura (Fig. 3A). Estas oscilaciones ocurren entre los 15° y los 35° C, alrededor de un promedio similar de temperatura. Los gráficos de las anomalías reflejan este mismo patrón evidenciando la amplitud de la diferencia respecto del promedio. Por ello mantienen la misma forma de la variación de temperatura, pero permiten diferenciar mejor cual temperatura oscila entre valores más extremos respecto de su promedio. Estos gráficos también muestran que la temperatura a los 25 m y a los 10 m (Fig. 3B). Ambos gráficos muestran además que en el verano hay un período muy cálido entre las dos últimas semanas de diciembre y la primera semana de enero, y luego la temperatura disminuye drásticamente y además es menos variable (Fig. 3A y 3B). Este fue el período más cálido registrado por los sensores durante todo el muestreo. Respecto de la ubicación en la copa, las temperaturas muestran que la bóveda intermedia, es decir la parte interna de la copa y el tronco y es la parte con temperatura más constante y menos oscilante de la copa (Fig. 4A). Las anomalías de temperatura coincidentemente muestran que la variación es menor en esta zona, manteniendo una temperatura más estable (Fig. 4B). En el período más cálido, la temperatura exterior llega

a estar 15° C sobre el promedio del período, mientras que la de la zona del tronco esta a 10° C sobre el promedio (Fig. 4B).

Los promedios de las máximas diarias no arrojan un patrón tan claro, pero aún es reconocible que las temperaturas en la parte interior de la copa presentan menos oscilaciones (Fig. 5A). Similarmente, las anomalías muestran mayor variación con respecto al promedio en el centro del tronco y en el exterior, mientras que la parte intermedia de la copa se mantiene relativamente estable (Fig. 5B). En cambio, la humedad relativa muestra un patrón muy claro (Fig. 6). La zona más húmeda corresponde a la parte intermedia de la copa, mientras que el exterior y el tronco son considerablemente más secos. Esta parte intermedia de la copa oscila entre el 65% y el 85% de humedad relativa, en cambio los otros sectores oscilan entre 42% y el 70% de humedad relativa. Comparando la humedad a diferentes alturas del árbol, se observa que la parte más húmeda es la parte alta (Fig. 7A), sin embargo la humedad es más variable a esa altura. El gráfico de anomalías muestra que la parte alta es la más variable, con mayores oscilaciones de humedad. En cambio al medio la humedad es más estable, aunque en promedio es menor (Fig. 7B). Los resultados combinados indican que la humedad por lo tanto se concentra en la bóveda de la copa de los árboles, no en las partes más bajas (Figs. 6 y 7).

Al comparar la asociación entre la ubicación en la copa (tronco, interior, exterior) y la altura (arriba, medio, abajo) con la humedad relativa, encontramos una relación significativa en la interacción altura \* ubicación (ANOVA  $F= 558$ ,  $P= 0,046$ ). Esto significa que en altura intermedia y dentro de la bóveda de la copa la humedad es significativamente mayor que en los otros estratos. En la copa, en su parte intermedia y superior se combinan factores de temperatura y humedad, justo donde se encuentra la mayor abundancia de epífitas. Otros factores como el diámetro de la rama donde se encontraban las distintas especies de epífitas, la orientación o la inclinación no presentaron clara relación con la riqueza y abundancia de epífitas (Análisis de Regresión  $R < 0.1$ ,  $P > 0,05$ ).

#### *Características microclimáticas del dosel de bosques adultos de Guabún*

En los bosques de Guabún, las medidas de temperatura y humedad muestran una clara estratificación en el perfil vertical. Las temperaturas son mayores en la parte más alta del dosel y menores más cerca del suelo (Fig. 8A). Además, el gráfico de anomalías muestra que las temperaturas son más oscilantes en la parte más alta del dosel, y menores y más constantes en la parte más baja del dosel (Fig. 8B). La humedad relativa es mayor en la parte más alta del dosel y en el piso del bosque, con valores cercanos al 80% en las alturas intermedias (Fig. 9A). Las anomalías en la humedad relativa son mayores en la parte más alta del dosel, lo que indica una mayor variabilidad (Fig. 9B). Esto muestra que las copas, particularmente las partes altas mantienen alta humedad y altas temperaturas (Figs. 8 y 9). Finalmente, la luminosidad muestra tres zonas en el perfil vertical del bosque de Guabún, una zona de alta luminosidad (entre 25 y 100 Klux/cm<sup>2</sup>) sobre los 17 m de altura, una de luminosidad intermedia (entre 1 y 10 Klux/cm<sup>2</sup>) en la zona intermedia entre los 10 y los 17 m, y una zona de baja luminosidad (entre 0,01 y 1 Klux/cm<sup>2</sup>) bajo los 10 m (Fig. 10)

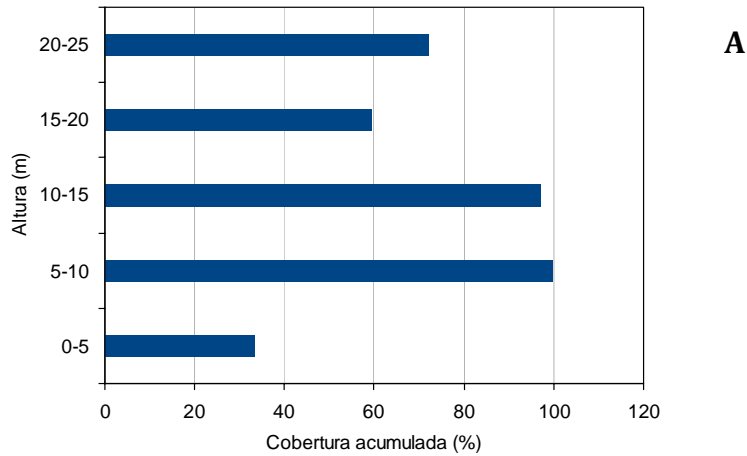
#### *Espesor del suelo epífita y la presencia de Hymenophyllaceae*

Los resultados muestran claramente que las Hymenophyllaceae con más espesor de suelo epífita se mantienen hidratadas por más tiempo (Fig. 11). El patrón es bastante claro, y la desecación de las plantas disminuye en función de la cantidad de suelo epífita. Específicamente, las frondas con poco suelo se secan primero, mientras que las frondas con cantidad intermedia de suelo persisten un poco más, al igual que las frondas con más suelo (ANOVA  $F_{3,59} = 28,19$ ,  $P < 0,001$ , Fig. 11). Este patrón no cambia en función de la hora del día, o en función de si se analiza el porcentaje de desecación o el porcentaje de hidratación.

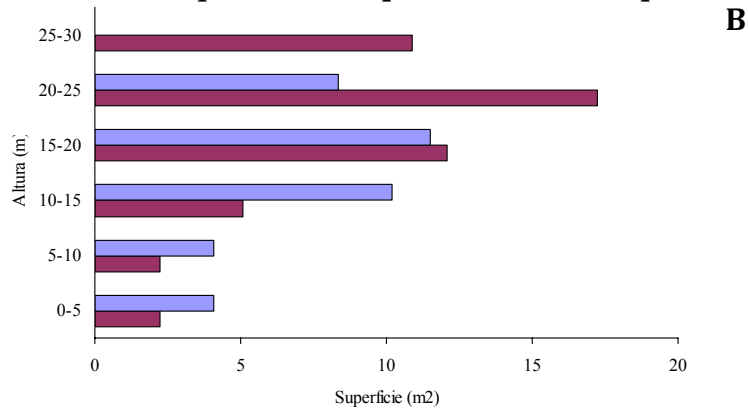
**Tabla 1.** Riqueza y abundancia (porcentaje acumulado) de epífitas vasculares en los sitios de estudio.

Especies	Teja Norte	P.U. El Bosque	Guabún	Oncol
<i>Asplenium dareoides</i>	636	13	20.1	669.1
<i>Asplenium trilobum</i>	0	0	10.1	0
<i>Cissus striata</i>	46	227	0	0
<i>Fascicularia bicolor</i>	0	0	695.4	10.1
<i>Gaultheria insana</i>	0	0	0	273
<i>Grammitis magellanica</i>	0	0	10.2	695.4
<i>Greigia sp.</i>	0	0	1	0
<i>Griselinia racemosa</i>	0	0	75	10.2
<i>Hedera helix</i>	76	55	0	0
<i>Hydrangea serratifolia</i>	0	0	0	1
<i>Hymenoglossum cruentum</i>	0	0	314.1	75
<i>Hymenophyllum caudiculatum</i>	0	0	1534.1	131
<i>Hymenophyllum cuneatum</i>	0	0	1896.3	314.1
<i>Hymenophyllum dentatum</i>	262	0	108.2	1534.1
<i>Hymenophyllum dicranotrichum</i>	0	0	3851	1896.3
<i>Hymenophyllum ferrugineum</i>	0	0	80	0
<i>Hymenophyllum krauseannum</i>	0	0	12	370.2
<i>Hymenophyllum pectinatum</i>	0	0	60.1	3851
<i>Hymenophyllum peltatum</i>	0	0	31	80
<i>Hymenophyllum plicatum</i>	113	0	858.1	12
<i>Hymenophyllum sp.</i>	0	75	0	60.1
<i>Hymenophyllum secundum</i>	0	0	22	0
<i>Hymenophyllum tortuosum</i>	5	0	96	31
<i>Luzuriaga poliphylla</i>	0	0	750.1	971.1
<i>Luzuriaga radicans</i>	10	0	160	10
<i>Mitraria coccinea</i>	0	0	83	65
<i>Muehlenbeckia hastulata</i>	30	0	0	0
<i>Notanthera sp.</i>	0	0	0	22
<i>Antidaphne sp.</i>	0	0	0	101
<i>Polypodium feullei</i>	72	6	0	0
<i>Sarmienta repens</i>	771.1	526	1233.5	170
<i>Serpilopsis caespitosa</i>	0	0	11.1	83
Total cobertura (% acumulado)	2021.1	902	11912.4	11435.7
Total especies	10	6	23	24

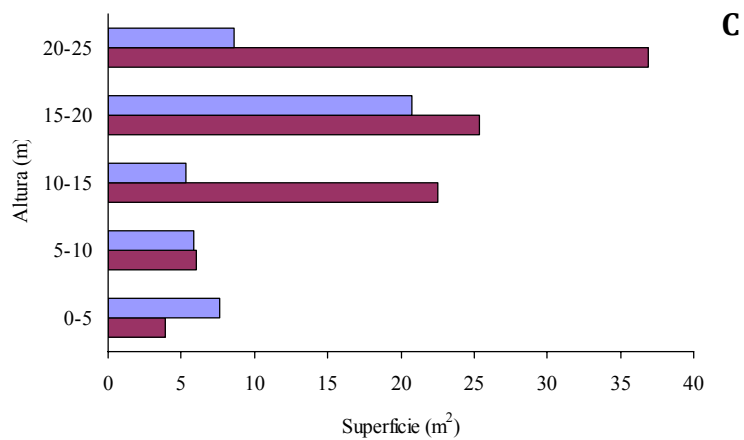
### Cobertura de epífitas a distintas alturas en el Parque Urbano El Bosque



### Superficie de troncos y ramas a distintas alturas en dos *N. obliqua* en el Parque Urbano El Bosque

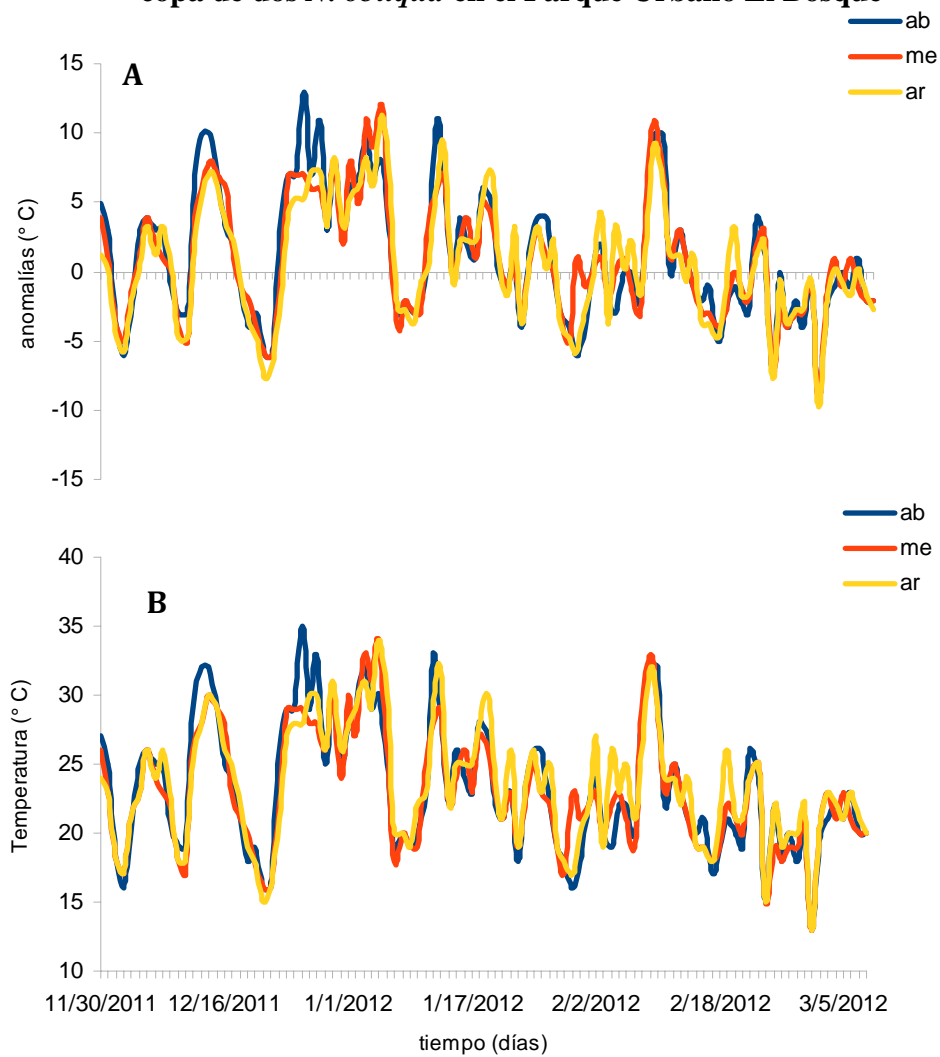


### Superficie de troncos y ramas cubiertas por epífitas en dos *N. obliqua* en el Parque Urbano El Bosque



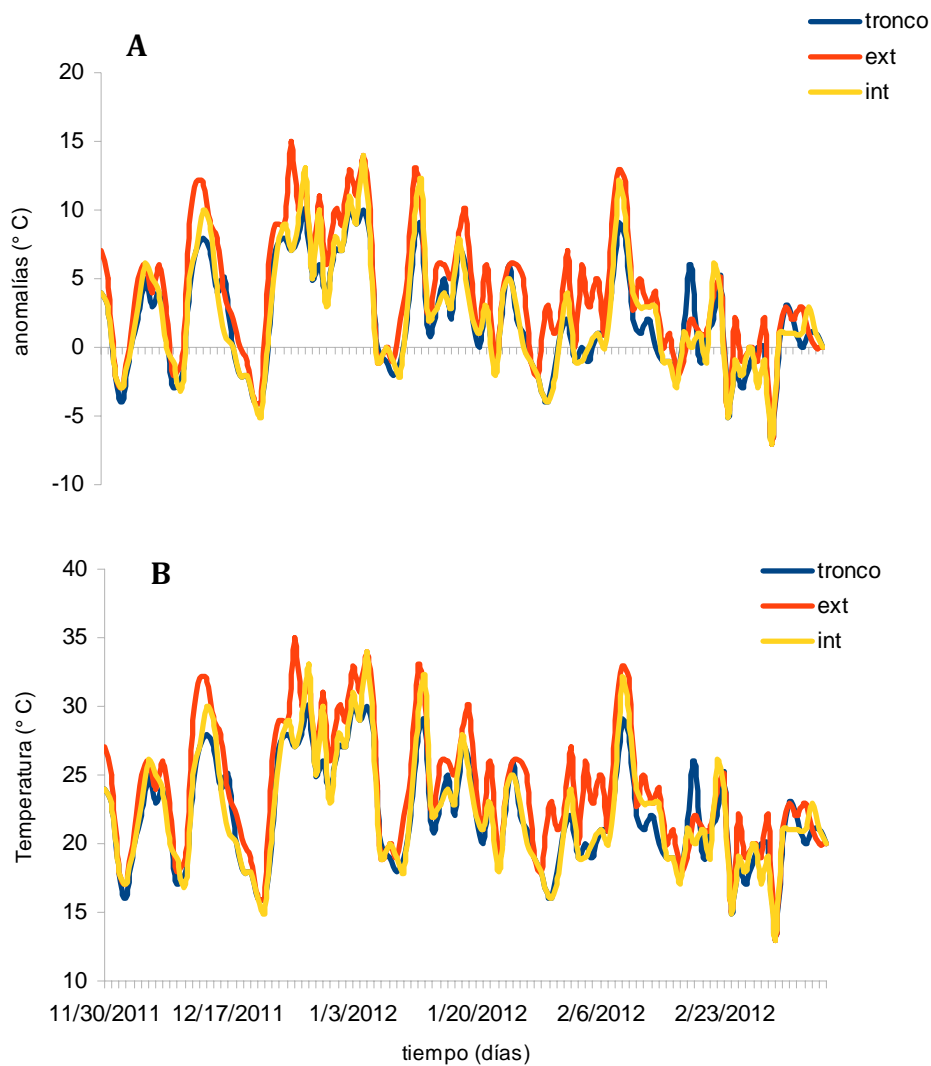
**Figura 2.** (A) Porcentaje de cobertura de epífitas a distintas alturas, (B) superficie de los troncos y ramas (m<sup>2</sup>) a distintas alturas, y (C) área total cubierta por epífitas en dos individuos de *N. obliqua* en el Parque Urbano El Bosque. Cada color en B y C representa un árbol individual.

### Variación de temperaturas y de anomalías según altura en la copa de dos *N. obliqua* en el Parque Urbano El Bosque



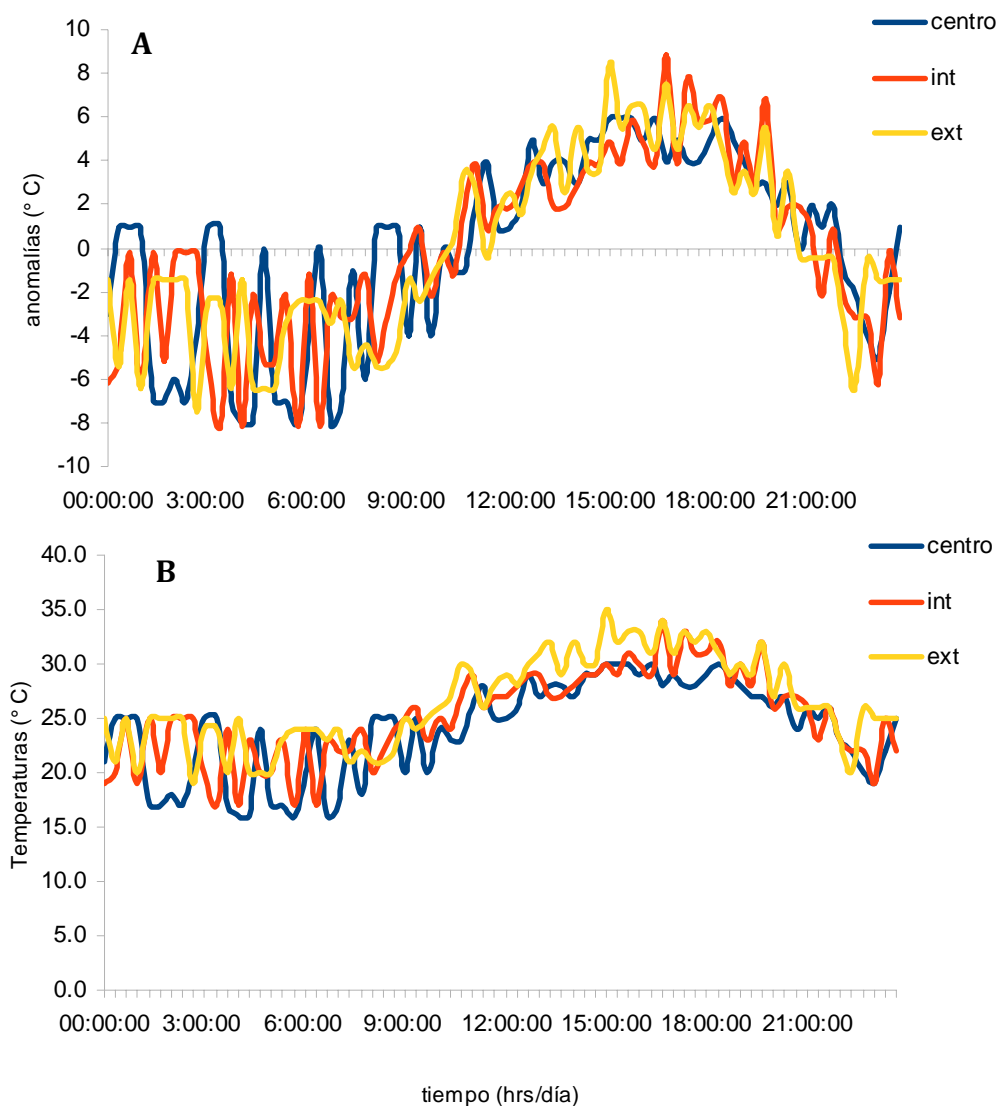
**Figura 3.** Temperaturas máximas diarias (B) y anomalías de las temperaturas (definidas como la desviación de cada temperatura de su promedio, A) registradas en sensores de temperatura y humedad localizados en la copa de dos individuos de *N. obliqua* en Valdivia, durante el verano de 2011-2012. Ab: sector bajo del árbol (10 m), med: sector medio del árbol (20 m), ar: sector mas alto del árbol (>25 m). Estos datos muestran que el sector medio del árbol presenta las temperaturas más estables.

### Variación de temperaturas y de anomalías según ubicación en la copa de dos *N. obliqua* en el Parque Urbano El Bosque



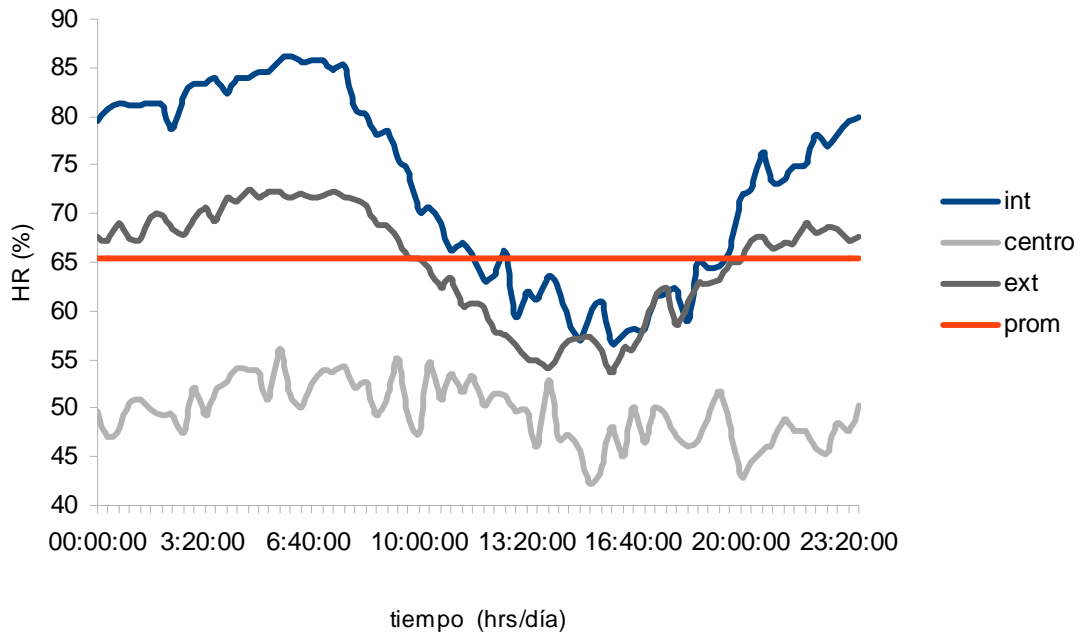
**Figura 4.** Temperaturas máximas diarias (B) y anomalías de las temperaturas (A) registradas en sensores de temperatura y humedad localizados en la copa de dos individuos de *N. obliqua* en Valdivia, durante el verano de 2011-2012. tronco: sector central de la copa, en el tronco principal. Ext: sector más externo del follaje, int: sector intermedio del follaje, entre el tronco central y la parte más externa. Estos datos muestran que el sector intermedio del árbol presenta las temperaturas más estables.

### Variación diaria de temperaturas y de anomalías en la copa de dos *N. obliqua* en el Parque Urbano El Bosque



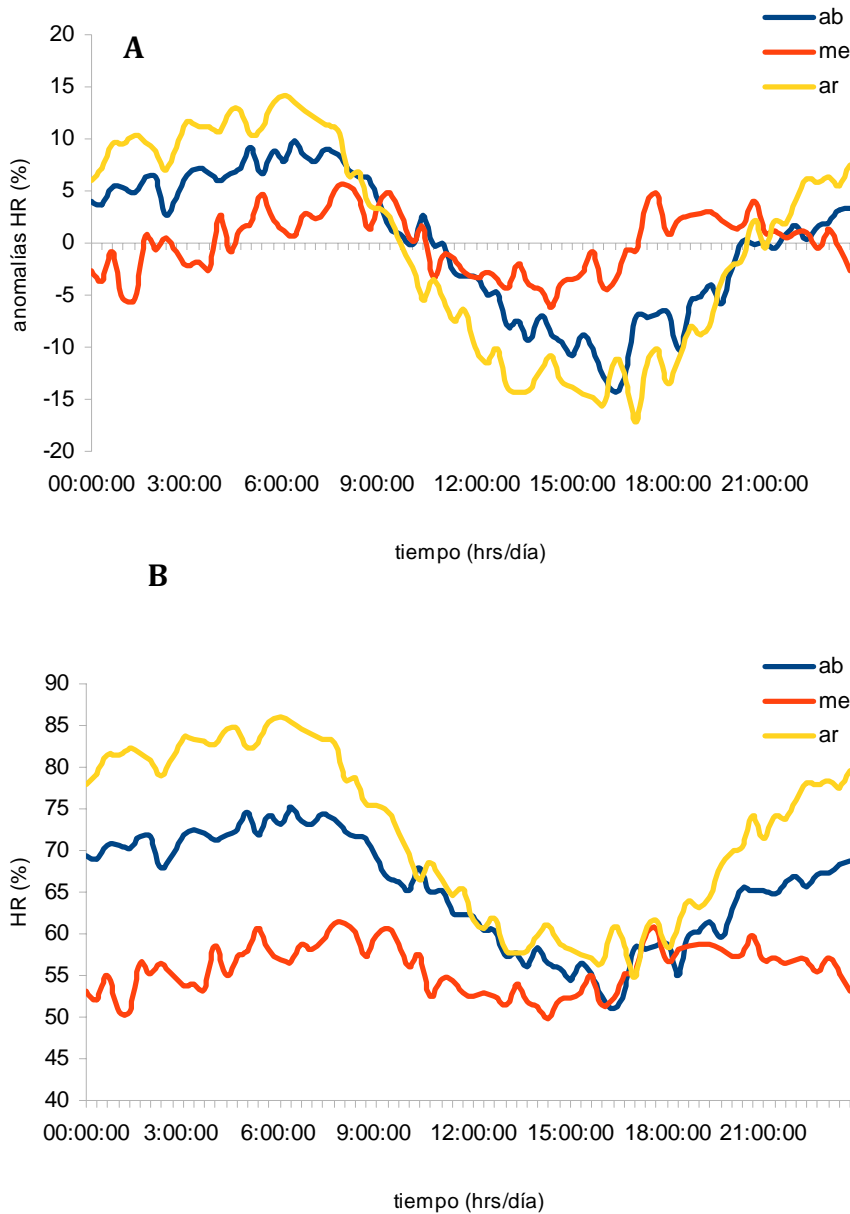
**Figura 5.** Promedio diario de las temperaturas máximas (B) y anomalías de las temperaturas (A) registradas en sensores de temperatura y humedad localizados en la copa de dos individuos de *N. obliqua* en Valdivia, durante el verano de 2011-2012. Centro: sector central de la copa, en el tronco principal. Ext: sector más externo del follaje, int: sector intermedio del follaje, entre el tronco central y la parte más externa. Estos datos muestran que el sector intermedio del árbol presenta las temperaturas más estables.

### Variación diaria de humedad relativa según ubicación en la copa de dos *N. obliqua* en el Parque Urbano El Bosque



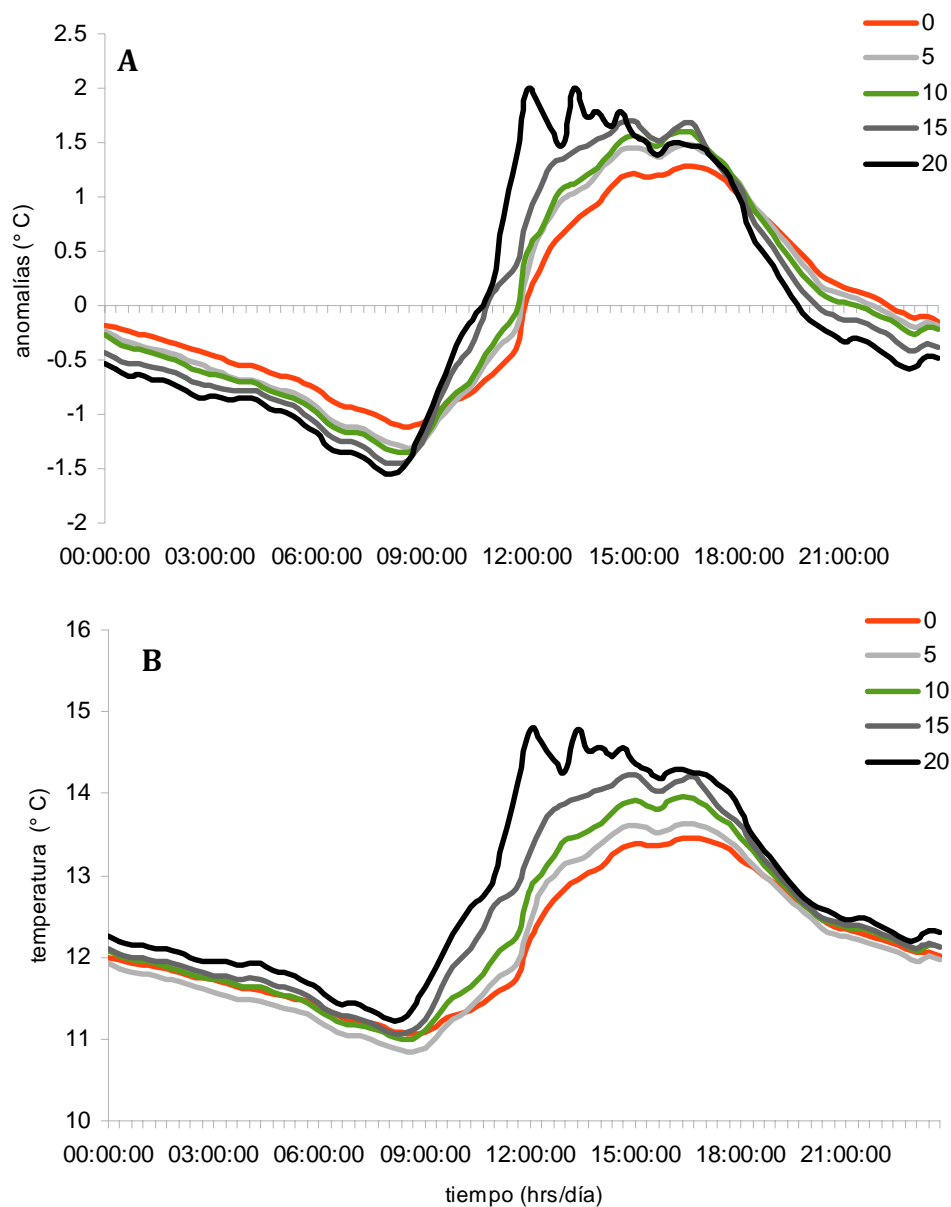
**Figura 6.** Humedad promedio diarias registradas en sensores de temperatura y humedad localizados en la copa de dos individuos de *N. obliqua* en Valdivia, durante el verano de 2011-2012. int: parte intermedia de la copa, entre el follaje exterior y el tronco principal. centro: tronco central del árbol, ext: follaje exterior de la copa. Estos datos muestran que el sector intermedio de la copa del árbol presenta la mayor humedad relativa.

### Variación de humedad relativa y de anomalías en la copa de dos *N. obliqua* en el Parque Urbano El Bosque



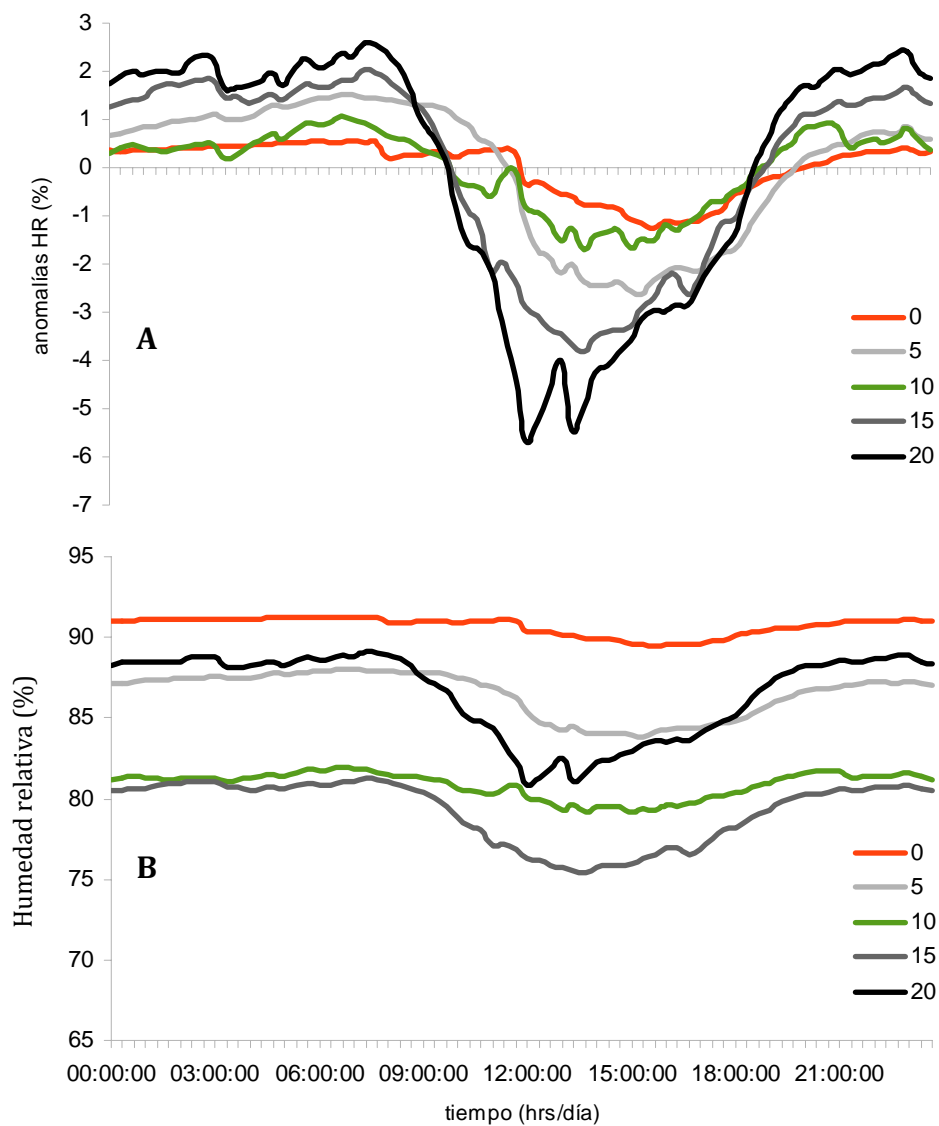
**Figura 7.** Humedad promedio diarias (B) y anomalías de las humedad (A: definidas como la desviación de cada valor de su promedio, arriba) registradas en sensores de temperatura y humedad localizados en la copa de dos individuos de *N. obliqua* en Valdivia, durante el verano de 2011-2012. Ab: sector bajo del árbol (10 m), med: sector medio del árbol (20 m), ar: sector más alto del árbol (>25 m). Estos datos muestran que el sector superior del árbol presenta la mayor humedad relativa, mientras que la humedad en el medio de la copa es más estable.

### Variación de promedios y de anomalías de temperaturas en el perfil vertical del bosque de Guabún, Chiloé



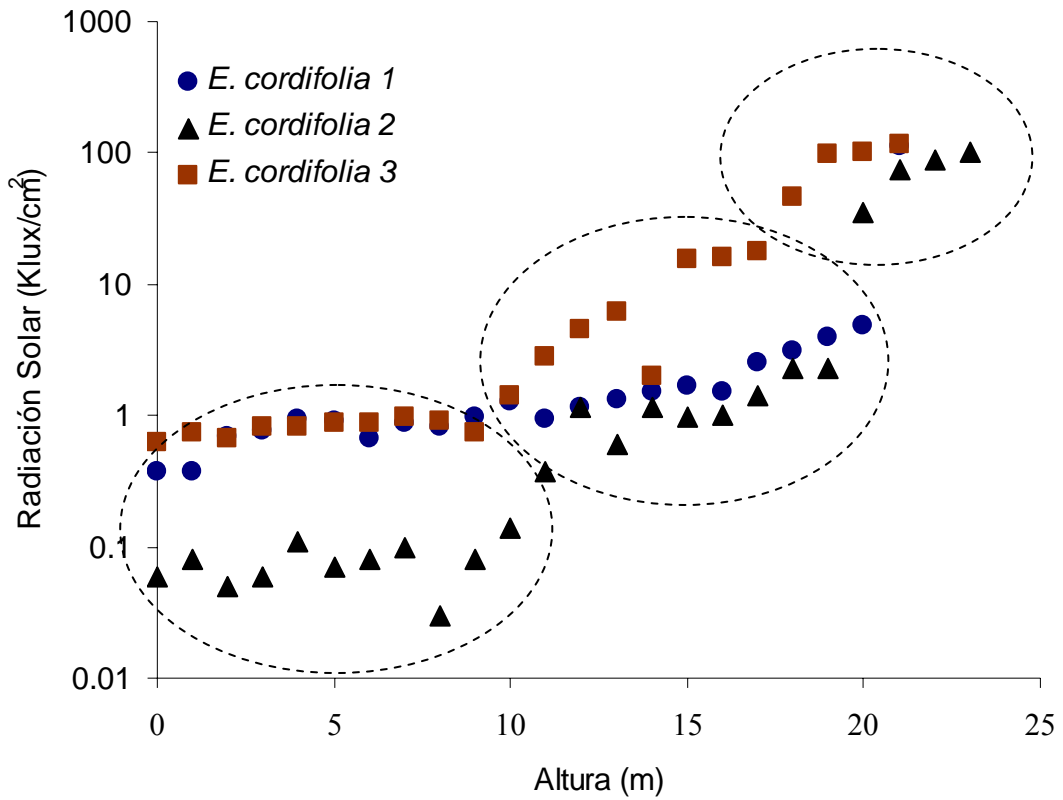
**Figura 8.** Promedio diario de las temperaturas máximas (abajo) y anomalías de las temperaturas (arriba) registradas en sensores de temperatura y humedad localizados en el perfil vertical de los bosques de Guabún, Chiloé. Las distintas líneas indican la altura (en metros) a la cual se encontraban los sensores. Nótese la clara estratificación vertical de las temperaturas.

### Variación de promedios y de anomalías de humedad relativa en el perfil vertical del bosque de Guabún, Chiloé



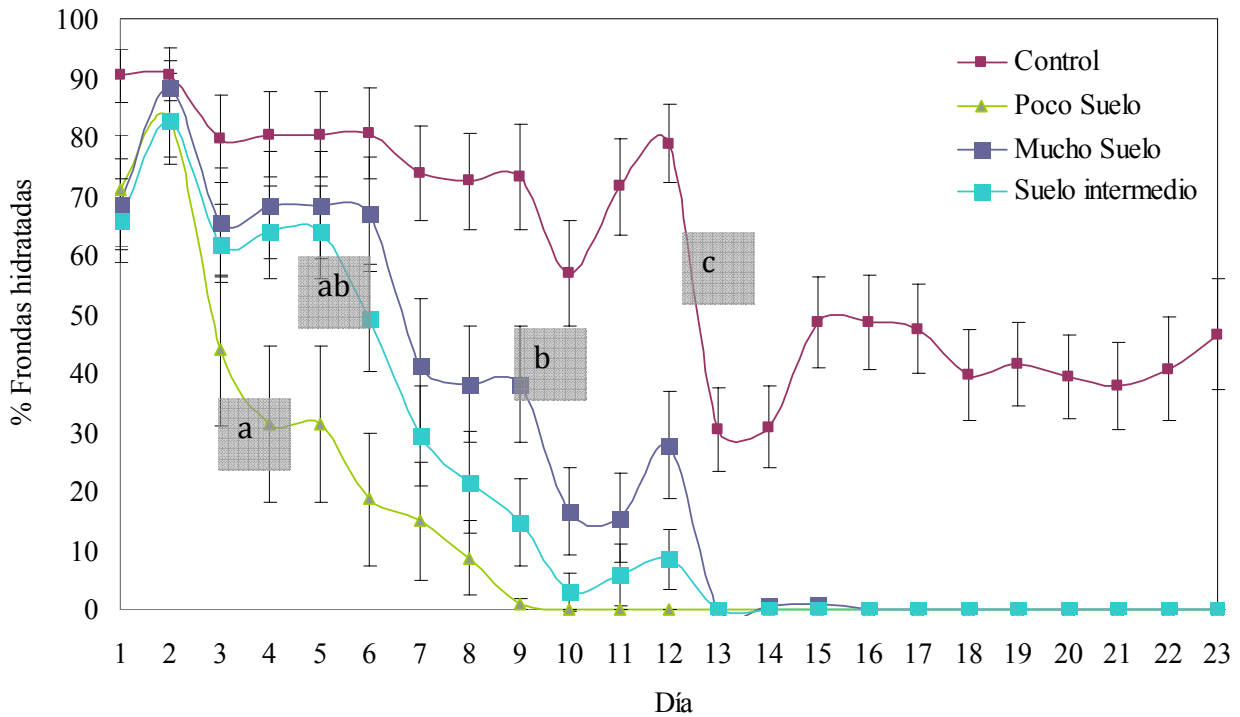
**Figura 9.** Promedio diario de las humedad relativa diaria (B) y anomalías de las humedad (A) registradas en sensores de temperatura y humedad localizados en el perfil vertical de los bosques de Guabún, Chiloé. Las distintas líneas indican la altura (en metros) a la cual se encontraban los sensores

Perfil lumínico en tres individuos de *E. cordifolia* en los bosques de Guabún, Chiloé



**Figura 10.** Radiación solar (Klux/cm<sup>2</sup>) en tres individuos de Ulmo (*E. cordifolia*) en bosques de Guabún, Chiloé. El círculo inferior representa una zona baja luminosidad (< 1 Klux/cm<sup>2</sup>), el círculo del medio muestra una luminosidad intermedia (1 - 25 Klux/cm<sup>2</sup>) y el círculo superior muestra una zona de alta luminosidad (alrededor de 100 Klux/cm<sup>2</sup>)

**Disminución del porcentaje de frondas hidratadas en función de la cantidad de suelo epífita disponible**



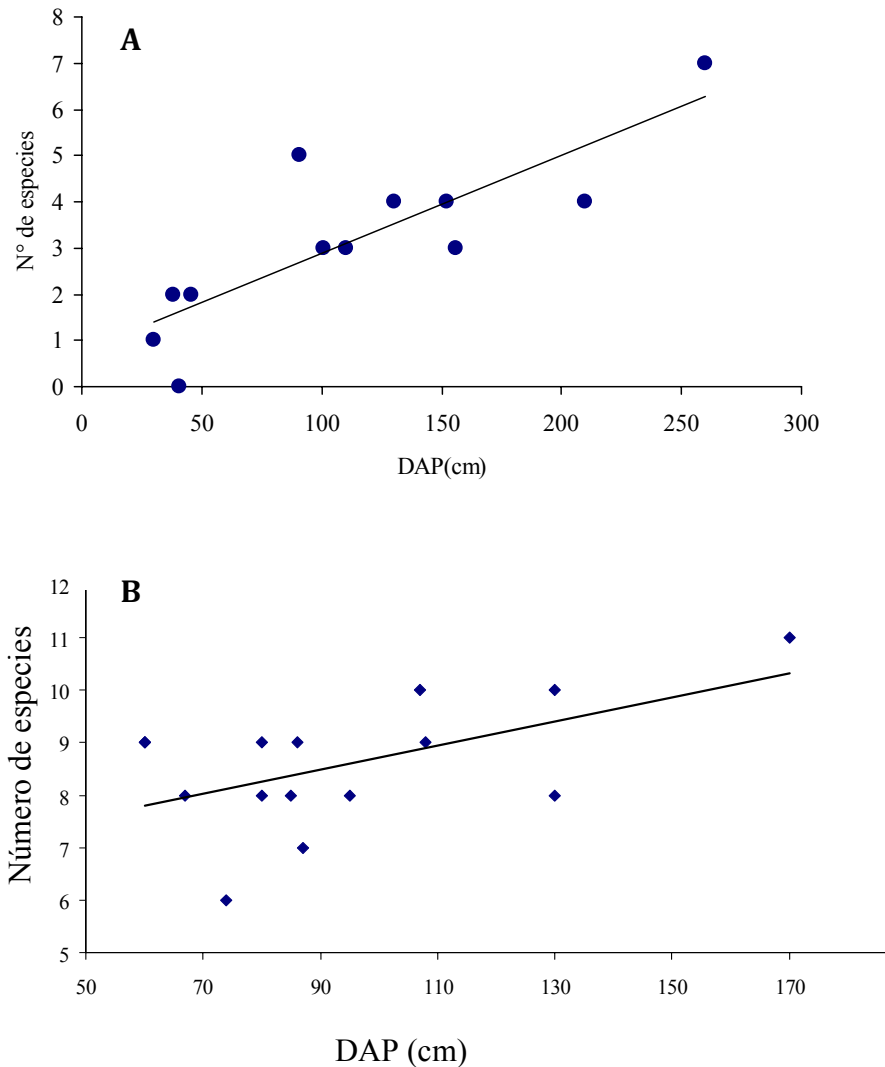
**Figura 11.** Porcentaje de frondas de *Hymenophyllum* spp. hidratadas en un experimento de desecación, entre frondas con tres cantidades variables de suelo epífita, y un control que mantuvo siempre su suelo hidratado. Se observa que las Hymenophyllaceae con más suelo se mantienen hidratadas por más tiempo (ANOVA  $F_{3,59}=28,19$ ,  $P < 0,001$ ). Las letras indican cuales curvas tienen pendiente similar y cuales tienen diferencias (Tukey post-hoc test  $P < 0,05$ ).

## Objetivo 2

### *Relación entre tamaño de los árboles y riqueza y abundancia de epífitas*

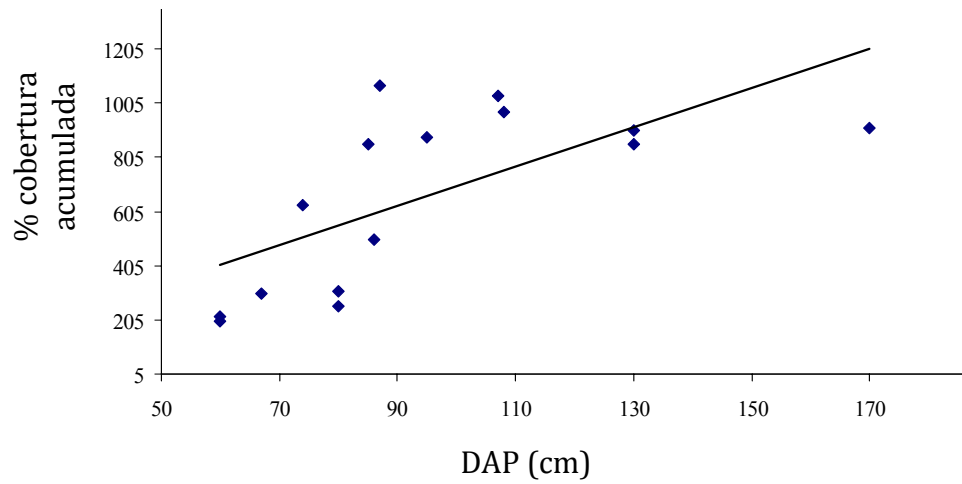
En este trabajo utilizamos el diámetro a la altura del pecho (DAP) como un indicador indirecto de la edad del árbol (ver métodos). Así, el DAP resume al árbol completo como una sola unidad, mas allá de las medidas particulares de sus ramas analizadas en la sección anterior. Los resultados muestran que la riqueza de plantas epífitas vasculares aumenta significativamente con el DAP de los árboles hospederos (Análisis de Regresión  $R= 0,82$ ,  $F_{1,11} > 21,9$ ,  $P < 0,001$ ). En el caso de *N. obliqua* en el Parque Urbano El Bosque y en el Fundo Teja Norte, esta riqueza claramente está relacionada el diámetro y por lo tanto la edad del árbol (Fig. 12A). En el caso de *E. cordifolia* de los bosques de Guabún, Chiloé, también existe una relación entre el diámetro y la riqueza de especies (Análisis de Regresión  $R= 0.55$ ,  $P= 0.03$ , Fig. 12B). En cambio, en los bosques de Oncol este patrón no fue significativo (Análisis de Regresión  $R > 0.44$ ,  $P < 0.12$ ). La abundancia de epífitas muestra un patrón similar. En Guabún, la cobertura de plantas epífitas aumenta con el diámetro del árbol (Análisis de Regresión  $R= 0.67$ ,  $P= 0.006$ , Fig. 13). La riqueza de especies de plantas epífitas parece no aumentar mas allá de un cierto diámetro, pero si la biomasa de epífitas. De estos análisis excluimos el árbol más grande de 433 cm de diámetro, por presentar un alto número de especies pero se encontraba en un extremo de la distribución de los datos.

**Relación entre el diámetro de los árboles y la riqueza de plantas epífitas vasculares presentes en el dosel**



**Figura 12.** Relación entre la riqueza de especies de epífitas vasculares y el tamaño de los árboles en (A) individuos de *N. obliqua* del Parque Urbano El Bosque y del Fundo Teja Norte, Valdivia y (B) individuos de *E. cordifolia* en Guabún, Chiloé (Análisis de Regresión  $R= 0,82$ ,  $F_{1,11} > 21,9$ ,  $P < 0,001$ ).

**Relación entre el diámetro de los árboles y la cobertura de plantas epífitas vasculares presentes en el dosel**



**Figura 13.** Relación entre la cobertura acumulada de epífitas (%) y el diámetro de los árboles en individuos de *E. cordifolia* en Guabún, Chiloé.

### *Objetivo 3*

#### *Riqueza y abundancia de epífitas en bosques adultos y bosques secundarios o manejados*

La riqueza de epífitas es similar entre bosques adultos y bosques secundarios de Guabún (Tabla 2). Algunas especies particulares están ausentes del renoval, como por ejemplo *Fascicularia bicolor*, la cual es abundante en los árboles antiguos pero ausente en el renoval (Tabla 2). La cobertura acumulada es mayor en los bosques antiguos de Guabún que en los renovales, asociada a una mayor acumulación de suelo epífita. En contraste, en los bosques fuertemente floreados de Oncol, la riqueza de especies disminuye en un 28%, mientras que la cobertura acumulada de epífitas es similar (Tabla 2). Los árboles en bosques adultos presentaban abundante suelo epífita, y mayor biomasa de epífitas que los árboles en bosques secundarios o en bosques manejados. Los bosques adultos presentan mayor cobertura de *F. bicolor*, de la liana *H. serratifolia*, *R. laetevirens* y numerosas especies de Hymenophyllaceae (Tabla 2).

La abundancia de epífitas no presenta un patrón claro al comparar árboles de similar tamaño ubicados en bosques manejados versus bosques sin manejar en el Parque Oncol (Fig. 14A). En cambio, la riqueza de especies es similar o mayor entre árboles de menor diámetro, pero es mayor en árboles de gran diámetro (Fig. 14B). Este patrón observado en Oncol no se repite en los bosques de Guabún, ya que los árboles presentes en los renovales eran de clases diamétricas mucho menores a los presentes en el bosque antiguo, por lo cual no fueron comparables.

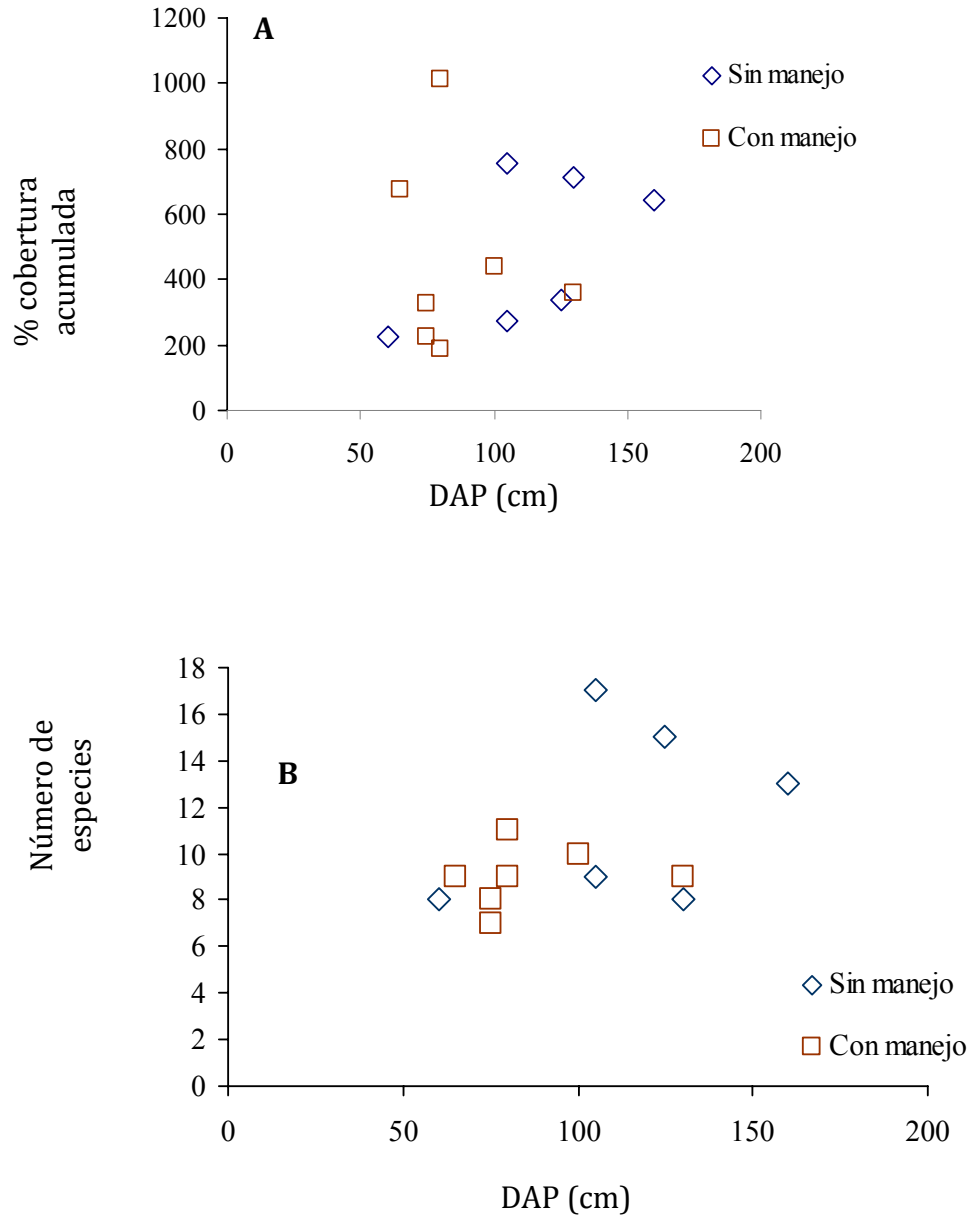
#### *Riqueza y abundancia de helechos epífitos en el suelo*

En los bosques de Guabún, la riqueza de helechos epífitos de la familia Hymenophyllaceae cambia entre bosques adultos y renovales. Estos helechos están asociados los abundantes troncos caídos en la zona de bosque adulto, dominada por los árboles grandes de estos bosques. La abundancia de troncos caídos en el bosque adulto es mayor, y en mayor grado de descomposición (Fig. 15) que en el renoval. Consecuentemente, la abundancia de la mayoría de las Hymenophyllaceae es mayor en los bosques adultos que en los renovales (Fig. 16).

**Tabla 2.** Cobertura acumulada (%) de epífitas vasculares en bosques con y sin intervención en Guabún, Chiloé, y en el Parque Oncol, Valdivia.

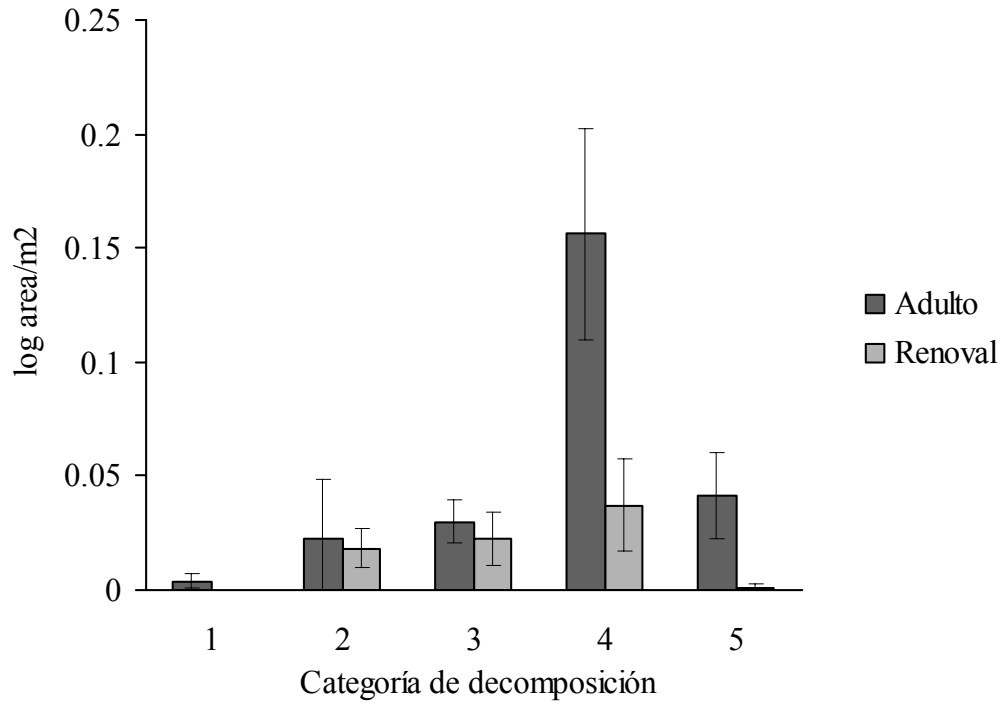
Especies	ONCOL		GUABUN	
	Adulto	Manejado	Adulto	Renoval
<i>Asplenium daeroides</i>	30.1	0	0	20.1
<i>Asplenium trilobum</i>	0	0	0	10.1
<i>Fascicularia bicolor</i>	475	275	680.4	15
<i>Gaultheria insana</i>	10	25	0	0
<i>Grammitis magellanica</i>	15.3	20.2	3	7.2
<i>Greigia sp.</i>	0	0	1	0
<i>Griselinia racemosa</i>	405.4	179	75	0
<i>Hydrangea serratifolia</i>	10	0	0	0
<i>Hymenoglossum cruentum</i>	3.1	771.2	307.1	7
<i>Hymenophyllum caudiculatum</i>	210	95.2	1168.1	366
<i>Hymenophyllum cuneatum</i>	215.8	213.6	1723.2	173.1
<i>Hymenophyllum dentatum</i>	240.3	280.3	75.1	33.1
<i>Hymenophyllum dicranotrichum</i>	280.2	409.7	2838	1013
<i>Hymenophyllum ferrugineum</i>	0	0	80	0
<i>Hymenophyllum krauseanum</i>	115.2	145	0	12
<i>Hymenophyllum pectinatum</i>	70.4	178	40	20.1
<i>Hymenophyllum peltatum</i>	0.3	0.3	0	31
<i>Hymenophyllum plicatum</i>	231.2	167	564	294.1
<i>Hymenophyllum secundum</i>	0	0	0	22
<i>Hymenophyllum sp.</i>	195	0.3	0	0
<i>Hymenophyllum tortuosum</i>	10.2	71.2	10	86
<i>Luzuriaga poliphylla</i>	225	170	659	91.1
<i>Luzuriaga radicans</i>	105	140	30	130
<i>Mitraria coccinea</i>	70	85.1	53	30
<i>Notanthera sp.</i>	20	0	0	0
<i>Antidaphne sp.</i>	0.1	0	0	0
<i>Raukahuia laetevirens</i>	5.1	0	0	0
<i>Sarmienta repens</i>	60.1	0	1116.4	117.1
<i>Serpilopsis caespitosa</i>	0.1	0	11.1	0
Cobertura acumulada	3002.9	3226.1	9434.4	2478.0
Numero de especies	25	18	18	19

**Relación entre el diámetro de los árboles y la cobertura de plantas epífitas vasculares entre árboles en sectores con y sin manejo del Parque Oncol, Valdivia**



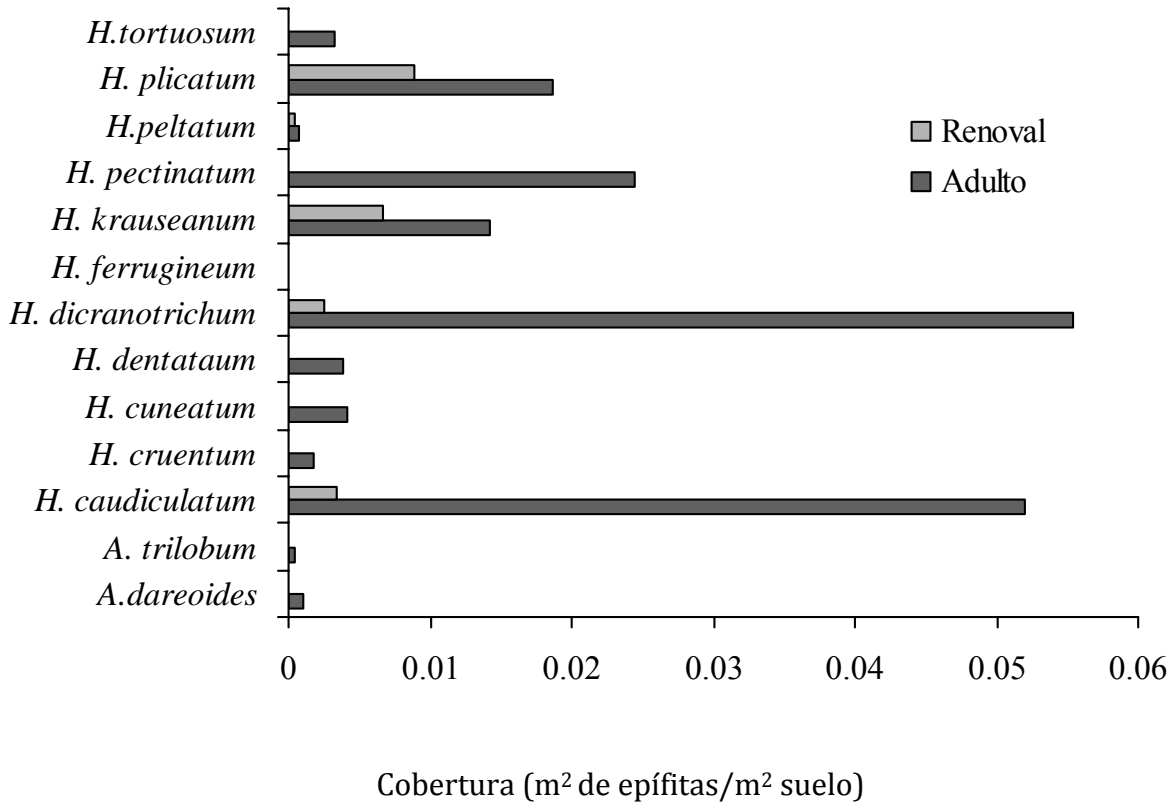
**Figura 14.** Cobertura acumulada de epífitas (a la izquierda) y riqueza de especies de epífitas vasculares (a la derecha) en función del diámetro de los árboles en los bosques del Parque Oncol, Valdivia.

**Cobertura de helechos *Hymenophyllum* en troncos caídos del bosque adulto y del renoval de Guabún, Chiloé**



**Figura 15.** Abundancia de material leñoso en cinco categorías de descomposición en el piso del bosque adulto y del renoval en los bosques de Guabún, Chiloé.

**Cobertura de distintas especies de helechos *Hymenophyllum* en troncos caídos del bosque adulto y del renoval de Guabún, Chiloé**



**Figura 16.** Abundancia de Hymenophyllaceae (m<sup>2</sup> de epífitas /m<sup>2</sup> suelo) en el piso del bosque adulto y del renoval en los bosques de Guabún, Chiloé.

## DISCUSION

### *Calidad de la copa del árbol como hábitat para las epífitas vasculares*

Los resultados muestran que la copa del árbol es un ambiente bastante heterogéneo. Los datos de los sensores de temperatura y humedad ubicados en dos *N. obliqua* muestran que temperaturas son mas oscilantes en los extremos y menos al interior de la copa, pero el principal resultado es que la humedad es mayor en la bóveda intermedia de la copa. En la copa es donde se concentra la riqueza de especies, la mayor disponibilidad de sustrato y la copa presenta niveles intermedios de luminosidad. Estos factores combinados contribuyen a la mayor presencia de epífitas. La alta humedad en la copa es un resultado contrario a lo esperado en base a estudios previos (eg. Didham and Lawton 1999, Parra et al. 2009). Nuestros resultados muestran que la copa aparece como un hábitat muy favorable para el desarrollo de estas plantas. Las temperaturas son mas altas en la copa que en el piso del bosque, la temperatura es mas estables dentro de la bóveda de la copa que en el exterior, la humedad es alta, y la luminosidad es intermedia. Además de las condiciones abióticas, la acumulación de suelo epífito también contribuiría a mantener la humedad en el dosel, favoreciendo el desarrollo de epífitas. Así, la copa de los árboles es particularmente húmeda, mas de lo pensado en estudios previos, y el efecto del suelo epífito (el cual es generado por las propias epífitas) contribuiría aún mas al desarrollo de las plantas epífitas.

La alta humedad de la copa también se observa en los bosques de Guabún. Esta humedad es mayor en el suelo (>90%), seguida por la parte mas alta del dosel (>86%), pero en la bóveda intermedia es también alta, alrededor del 80%, similar a lo registrado en los dos robles. En estos bosques, la mayor riqueza y abundancia de epífitas ocurre en la copa del árbol. Estas altas condiciones de humedad favorecen el desarrollo de epífitas. Es posible que la humedad esté dada por el follaje, por la protección del follaje contra la radiación directa y la evapotranspiración aumentaría la humedad relativa dentro de la copa. Así, el árbol en su copa desarrollaría condiciones favorables para las epífitas, contrariamente a lo pensado de un mayor estrés.

### *Relación entre la calidad de la copa y la edad de los árboles*

Nuestros resultados también muestran una relación positiva entre la riqueza de plantas epífitas vasculares y los árboles más viejos con mayor DAP. La edad del árbol va de la mano con el tiempo disponible para la acumulación de suelo epífito. A mas edad del árbol, mayor acumulación de suelo epífito, mayor superficie disponible en las ramas de los árboles, mayor frondosidad y desarrollo foliar del árbol, mayor tiempo de exposición a la llegada de propágulos, y por lo tanto mayores espacios y mejores condiciones para que las epífitas se desarrollen. Los resultados también muestran que las comunidades de epífitas se van acumulando a lo largo del tiempo. En el renoval de Guabún, la riqueza de epífitas es similar a la del bosque adulto, pero con menor cobertura. Esto puede ser explicado por la edad de los árboles, en el renoval son en general mas jóvenes, y no han acumulado mucho suelo epífito o gran tamaño de ramas. Resultados previos de Díaz et al. (2010) muestran que los árboles acumulan una gran biomasa epífitas, y una de las especies que mayor aporta a la biomasa epífitas es la bromelia *Fascicularia bicolor*, la cual sólo se encuentra en los bosques adultos (Ortega et al., en revisión).

Estos renovals, por sus características de dosel cerrado y proximidad al bosque adulto, no tienen limitantes en la llegada de propágulos. Posiblemente las características microclimáticas de las copas son similares a la de los bosques adultos, ya que mantienen un dosel cerrado y continuo, y permiten que las epífitas puedan rápidamente colonizar estos sustratos. La gran riqueza de Hymenophyllaceae encontrada en el suelo de los bosques adultos contrasta con la escasez de estas especies encontradas en el suelo de los bosques secundarios. Posiblemente la caída de ramas con epífitas desde las partes altas del bosque

vaya enriqueciendo el suelo con estas especies, aumentando la diversidad de plantas que se encuentran en el suelo. La ausencia de estos árboles dominantes en el bosque secundario puede explicar la escasez de estas especies en el suelo del bosque secundario, a pesar que puedan estar presentes en el dosel. Así, el dosel del bosque adulto estaría permanentemente aportando biodiversidad al suelo del bosque.

#### *Efecto del manejo sobre las epífitas*

En los bosques antiguos de Guabún, la riqueza total de especies no cambia fuertemente entre renoval y bosque antiguo, pero sí hay especies que están claramente asociadas a los árboles mas antiguos. Por ejemplo, la bromeliaceae *Fascicularia bicolor* sólo se encontraba en árboles de mas de 80 cm de DAP, y era muy abundante en árboles de mas de 120 cm de DAP. La hemi-epífita *Raukaua laetevirens* estaba asociada a árboles mayores a 1 m de DAP, y estaba ausente en el dosel del renoval. La acumulación de biomasa epífitas es también muy notable en los árboles antiguos, no así en el renoval. En cambio, en el parque Oncol el escenario fue diferente. En el bosque manejado, los árboles remanentes fueron similares en tamaño a los del bosque antiguo pero con menos especies. Estos árboles se encuentran muy separados, sin un dosel continuo entre ellos. Este factor probablemente haya hecho disminuir la humedad relativa dentro de la copa, favoreciendo a algunas especies pero eliminando otras. La presencia de suelo epífita puede haber contribuido a la mantención de la biodiversidad en estos bosques mas alterados, pero a pesar que presentan menor riqueza de especies que los bosques menos alterados, aun conservan muchas especies dentro de un ambiente mas perturbado. Por lo tanto, los árboles remanentes del bosque antiguo en bosques manejados podrían conservar una parte de la biodiversidad epífitas en sus ramas y copas.

#### *Implicancias para el manejo y conservación de los bosques nativos*

En base a los resultados aquí obtenidos, podemos proponer medidas para la conservación de la biodiversidad en bosques manejados, como la mantención de los árboles emergentes, y la mantención de zonas con el dosel continuo como refugios de biodiversidad. Algunas especies como *Fascicularia bicolor*, presente solo en los árboles mas grandes podrían representar especies indicadoras de la riqueza epífitas y del estado de conservación del bosque. En bosques secundarios, la riqueza de especies puede ser afectada por la distancia a alguna fuente de propágulos, sin embargo, si la fuente es cercana como es el caso de los bosques de Guabún, estos bosques presentarían especies en desarrollo en sus copas.

Finalmente, nuevas preguntas aparecen, como por ejemplo el cuantificar cuanto es el cambio en temperatura y humedad en doseles abiertos, y cuales son los umbrales en los cuales el suelo epífita podría favorecer la continuidad de las comunidades epifíticas. Si bien en este informe hemos entregado muchos antecedentes, aún es necesario continuar con el procesamiento de datos para poder expresar estos resultados de manera más sintética y explícita para el lector. En este trabajo aportamos con nuevos datos sobre elementos desconocidos de la biodiversidad, y nuevos antecedentes de la ecología de los árboles, como es la caracterización de la temperatura y humedad, y su relación con la biodiversidad en la copa de los árboles.

#### **Agradecimientos**

Agradecemos a la familia Velazquez-Martínez por el apoyo y las facilidades para usar el bosque de Guabún. También agradecemos al Parque Urbano El Bosque, al Parque Oncol y a la Universidad Austral de Chile por todas las facilidades en el uso de los predios para este

trabajo. Este estudio fue íntegramente financiado por el Fondo de Investigación del Bosque Nativo (proyecto 027/2010), Corporación Nacional Forestal CONAF.

## Literatura citada

- Armesto, J. J., P. León-Lobos, and M. T. K. Arroyo. 1996. Los bosques templados del sur de Chile y Argentina: Una isla biogeográfica. In: *Ecología de los bosques nativos de Chile* (eds. J.J. Armesto, C. Villagrán, and M. T. K. Arroyo). Editorial Universitaria, Santiago de Chile. Chapter 1, pp. 23-28.
- Benzing, D. H. 1995. Vascular epiphytes. In: *Forest canopies* (eds. M. D. Lowman, and N. M. Nadkarni). Academic Press, San Diego CA, USA. Chapter 11, pp. 225-254.
- Benzing, D. H. 2004. Vascular epiphytes. In: *Forest Canopies* (eds. M. D. Lowman, and H. B. Rinker). Elsevier Academic Press, MA, USA. Chapter 9, pp. 175-211.
- Carrasco-Urra, F. and E. Gianoli. 2009. Abundance of climbing plants in a southern temperate rain forest: host tree characteristics or light availability? *Journal of Vegetation Science* 20: 1155-1162.
- Clement, J. L., M. W. Moffett, D. C. Shaw, A. Lara, D. Alarcón, and O. L. Larraín. 2001. Crown structure and biodiversity in *Fitzroya cupressoides*, the giant conifers of Alerce Andino National Park, Chile. *Selbyana* 22: 76-88.
- CONAF-CONAMA-BIRF. 1999. Catastro y evaluación de recursos vegetacionales nativos de Chile. Informe Nacional con Variables Ambientales. Corporación Nacional Forestal (Chile). 90 pp.
- Díaz IA, KE Sieving, ME Peña-Foxon, & JJ Armesto (2012) A field experiment links forest structure and biodiversity: epiphytes enhance canopy invertebrates in Chilean forests. *Ecosphere* 3(1): 5 <http://dx.doi.org/10.1890/ES11-00168.1>.
- Díaz, I.A. 2009. Linking composition, structure and function of biodiversity: relationships among epiphytes, invertebrates and birds in the canopy of Chilean temperate rainforests. Ph.D. dissertation, University of Florida, USA.
- Díaz, I.A., K.E Sieving, M.E. Peña-Foxon, J. Larraín and J.J. Armesto. 2010. Epiphyte Diversity and biomass loads of canopy emergent trees in Chilean temperate rain forests: A neglected functional component. *Forest Ecology and Management* 259: 1490-1501.
- Didham RK, Lawton J. (1999) Edge structure determines the magnitude of changes in microclimate and vegetation structure in tropical forest patch. *Biotropica* 31, 17 -30.
- Ellwood M. D. F., and W. A. Foster. 2004. Doubling the estimate of invertebrate biomass in a rainforest canopy. *Nature* 429: 549-551.
- Gentry, A. H., and C. Dodson. 1987. Contribution to nontrees to species richness of a tropical rain forests. *Biotropica* 19: 149-156
- Gutiérrez, A. G., J. C. Aravena, N. V. Carrasco-Farías, D. A. Christie, M. Fuentes, and J. J. Armesto. 2008. Gap-phase dynamics and coexistence of a long-lived pioneer and shade-tolerant tree species in the canopy of an old-growth coastal temperate rain forest of Chiloé Island, Chile. *Journal of Biogeography* 35: 1674-1687.
- Hofstede, R. G. M., J. H. D. Wolf, and D. H. Benzing. 1993. Epiphytic biomass and nutrient status of a Colombian upper montane rain forest. *Selbyana* 14: 37-45.
- Johansson D. 1974. Ecology of vascular epiphytes in West African rain forest. *Acta Phytogeog. Suecica* 59, 136 pp.
- Johansson, P., K. Rydin, and G. Thor. 2007. Tree age relationships with epiphytic lichen diversity and lichen life history traits on ash in southern Sweden. *Ecoscience* 14: 81-91.

- Lowman, M. D., and H. B. Rinker. 2004. Forest canopies. Elsevier Academic Press, MA. 517 pp.
- McCune, B. 1993. Gradients in epiphyte biomass in three *Pseudotsuga-Tsuga* forests of different ages in western Oregon and Washington. *The Bryologist* 96: 405-411.
- Mitchell, A. W., K. Secoy, and T. Jackson. 2002. The global canopy handbook. Global Canopy Programme, UK. 248 pp.
- Muñoz, A. A., P. Chacón, F. Pérez, E. S. Barnet, and J. 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. 1981. Canopy roots: convergent evolution in rainforest nutrient cycles. *Science* 214: 1023-1024.
- Nadkarni, N. M., and J. T. Longino. 1990. Invertebrates in canopy and ground organic matter in a neotropical montane forest, Costa Rica. *Biotropica* 22: 286-289.
- Nadkarni, N. M., D. Schaefer, T. J. Matelson, and R. Solano. 2004. Biomass and nutrient pools of canopy and terrestrial components in a primary and a secondary montane cloud forest, Costa Rica. *Forest Ecology and Management* 198: 223-236.
- Ozanne, C. M. P., D. Anhof, S. L. Boulter, M. Keller, R. L. Kitching, C. Korner, F. C. Meinzer, A. W. Mitchell, T. Nakashizuka, P. L. Silva Dias, N. E. Stork, S. J. Wright, and M. Yoshimura. 2003. Biodiversity meets the atmosphere: A global view of forest canopies. *Science* 301: 183-186.
- Parra, M. J., K. Acuña, L. J. Corcuera and A. Saldaña. 2009. Vertical distribution of Hymenophyllaceae species among host tree microhabitats in a temperate rainforest in Southern Chile. *Journal of Vegetation Science* 20: 588-595.
- Pérez, C. A., R. Guevara, M. R. Carmona, and J. J. Armesto. 2005. Nitrogen mineralization in epiphytic soils of an old-growth *Fitzroya cupressoides* forest, southern Chile. *Ecoscience* 12: 210-215.
- Riveros, M., and C. Ramírez. 1978. Phytocenosis epiphytic vegetation in a woods farm (San-Martin, Valdivia - Chile) belonging to *Lapagerio-Aextoxiconetum* association. *Acta Científica Venezolana* 29: 163-169.
- Shaeffer, S. M., D. E. Anderson, S. P. Burns, R. K. Monson, J. Sun, and D. R. Bowling. 2008. Canopy structure and atmospheric flows in relation to the  $\delta^{13}C$  of respired CO<sub>2</sub> in a subalpine coniferous forest. *Agricultural and Forest Meteorology* 148: 592-605.
- Sillet, T. S. 1994. Foraging ecology of epiphyte searching insectivorous birds in Costa Rica. *Condor* 96: 863-877.
- Van Pelt, R., S. C. Sillet, and N. M. Nadkarni. 2004. Quantifying and visualizing canopy structure in tall forests: methods and a case study. In: *Forest canopies* (eds. M. D. Lowman, and H. B. Rinker). Elsevier Academic Press, MA, USA. Chapter 3, pp. 49-72.
- Wilson, E. O. 1992. *The diversity of life*. Harvard University Press, Cambridge, MA, USA.
- Zotz, G. 2005. Vascular epiphytes in the temperate zones - a review. *Plant Ecology* 176: 173-183.