

UQA-TE  
DOC-EBE  
S 165  
C. 1

**DIFERENCIACIÓN DE NICHOS ECOLÓGICOS DE TRES  
ESPECIES DE GESNERIÁCEAS EPÍFITAS DEL BOSQUE  
TEMPLADO DEL SUR DE CHILE**

Tesis

Entregada a la

Universidad de Chile

En Cumplimiento Parcial de los requisitos

Para optar al grado de

Doctor en Ciencias con Mención en Ecología y Biología Evolutiva

Facultad de Ciencias

por

María Fernanda Salinas Urzúa

Junio, 2008



Director de Tesis: Dr. Juan J. Armesto

Co-Director de Tesis: Dra. Mary K. Arroyo

FACULTAD DE CIENCIAS

UNIVERSIDAD DE CHILE

INFORME DE APROBACIÓN

TESIS DE DOCTORADO

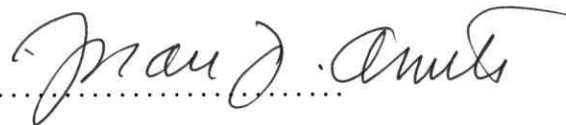
Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Doctorado presentada por la candidata

María Fernanda Salinas Urzúa

Ha sido aprobada por la comisión de Evaluación de la tesis como requisito para optar al grado de Doctor en Ciencias con mención en Ecología y Biología Evolutiva, en el examen de Defensa de Tesis rendido el día 21 de Abril del año 2008.

**Director de Tesis:**

Dr. Juan J. Armesto

  
.....

**Co-Director de Tesis:**

Dra. Mary K. Arroyo

  
.....

**Comisión de Evaluación de la Tesis:**

Dr. Javier Simonetti

  
.....

Dr. Ramiro Bustamante

  
.....

Dr. Javier Figueroa

  
.....





M. Fernanda Salinas nació el 8 de Julio de 1978 en Santiago. El año 1997 ingresó a la carrera de Licenciatura en Ciencias Ambientales con mención Biología en la Facultad de Ciencias. Inspirada por la Dra. Carolina Villagrán y por el profesor Luis Faúndez se interesó por conocer las plantas y las comunidades vegetales nativas de Chile. Durante la carrera se aproximó a la Biología Evolutiva con cursos y discusiones con el profesor Carlos Medina y el Dr. Jorge Mpodozis, y el año 2001 formó el Grupo Decenio de Discusión en Biología con estudiantes de la Facultad. Con el Dr. Juan Armesto estudió las epífitas del bosque de Chiloé, y el año 2002 ingresó al programa de Doctorado en Ciencias con mención en Ecología y Biología Evolutiva. Recientemente se incorporó al Laboratorio del Dr. Pablo Marquet en la P. Universidad Católica de Chile, donde está investigando la evolución del hábito epiarénico de las especies del género *Tillandsia* del Desierto de Atacama y del Perú utilizando herramientas moleculares y anatomía comparada.

A mis queridos Tomás y Maximiliano  
A quienes han gatillado transformaciones en mi entendimiento



“Todos los viajeros que sin prevenciones han visto los bosques del Sur,  
principalmente en la costa, les atribuyeron, por sus árboles con grandes hojas, sus  
lianas y sus plantas epifíticas, un aspecto tropical” Karl Reiche. 1938. Geografía  
Botánica de Chile, Tomo II.

## AGRADECIMIENTOS



Agradezco a mi tutor, Dr. Juan J. Armesto, quien confió en mis ideas, me apoyó y permitió inspirarme cuanto fue necesario para llevar a cabo esta tesis. A mi co-tutora, Dra. Mary K. Arroyo, por sus consejos y apoyo. A los miembros de la comisión evaluadora, Dr. Ramiro Bustamante, Dr. Javier Figueroa y Dr. Javier Simonetti por invaluable comentarios, críticas y consejos que ayudaron a mejorar considerablemente esta tesis.

Agradezco el apoyo financiero durante mi permanencia en el programa de Doctorado: Beca de Doctorado CONICYT, Beca de Término de Tesis Instituto Milenio en Ecología y Biodiversidad (IEB), apoyo parcial al desarrollo de la tesis del Centro de Estudios Avanzados en Ecología y Biodiversidad (CASEB FONDAP-FONDECYT) e Instituto Milenio en Ecología y Biodiversidad (IEB), Beca de apoyo parcial al desarrollo de Tesis CONICYT AT-4050069, Beca de Término de Tesis Departamento de Postgrado y Postítulo, Universidad de Chile, y la beca para estancias cortas en el extranjero Universidad de Chile, programa MECESUP. A la Fundación Senda Darwin, que brindó las facilidades e infraestructura para desarrollar los trabajos de campo en los predios y el vehículo para acceder a otras localidades.

Agradezco a Juan Vidal, Dolores Zegers, M. Angélica Vukasovic y Maurice Peña, por su ayuda en terreno. A Wladimir Silva, por la evaluación en laboratorio de las trampas de semillas. A mis amigos del laboratorio, Rocío Jaña y Juan Luis Celis, que me acompañaron durante el desarrollo de la tesis, a Aurora Gaxiola, Fernanda Pérez y Wara Marcelo, por sugerencias y ayuda en los análisis estadísticos, a mis compañeros del grupo de Botánica y asistentes a las tertulias, que colaboraron con

comentarios a los avances de esta tesis, al laboratorio del Dr. Pablo Marquet por acompañarme durante la etapa final del Doctorado. A mis amigos del grupo de Discusión en Biología Evolutiva Decenio, por enriquecer mi vida y nutrir mi pasión por la biología. A Carolina Villagrán, Luis Faúndez, Carlos Medina y Jorge Mpodozis, quienes durante mi formación universitaria fueron fuente de inspiración.

Finalmente, agradezco especialmente a Tomás, por su apoyo y cariño incondicional, y a mis padres, mis primeros educadores y fuentes de amor, que me enseñaron el respeto y el cariño por el planeta y los seres vivos.





## INDICE DE MATERIAS

LISTA DE TABLAS .....	viii
LISTA DE FIGURAS.....	ix
RESUMEN.....	xi
ABSTRACT .....	xv
INTRODUCCIÓN.....	1
Desarrollo histórico del concepto de nicho .....	2
Nichos de regeneración .....	5
Nichos ecológicos para plantas epífitas .....	7
Objetivo general.....	19
MÉTODOS.....	27
Especies de estudio .....	27
Sitios de estudio.....	29
Muestreo de epífitas.....	30
Patrones de distribución vertical y en el dosel .....	34
Nichos de regeneración .....	40
RESULTADOS .....	53
Formas de crecimiento epífito en Gesneriaceae .....	53
Patrones de distribución en bosques de Chiloé .....	54

Caracteres foliares y del tallo .....	57
Nicho de regeneración .....	60
DISCUSIÓN.....	88
Formas de crecimiento epífita en Gesneriaceae .....	88
Patrones de distribución en bosques de Chiloé .....	89
Caracteres foliares y del tallo .....	99
Nicho de regeneración .....	106
Sobre la evolución del hábito epífita en las Gesneriáceas .....	116
CONCLUSIONES.....	130
BIBLIOGRAFÍA.....	134
APÉNDICE .....	149
Manuscrito aceptado en Annals of the Missouri Botanical Garden.....	149





## LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Componentes del nicho ecológico para plantas.....	23
Tabla 2. Diferenciación en componentes del nicho ecológico para epífitas.....	24
Tabla 3. Referencias a Gesneriaceae en la literatura.....	25
Tabla 4. Estructura y composición de los bosques.....	51
Tabla 5. Elementos incluidos en el GLM. ....	52
Tabla 6. GLM distribución de epífitas.....	67
Tabla 7. Anatomía y estructura de hojas y tallos .....	68
Tabla 8. Presencia de semillas de Gesneriáceas en fecas de frugívoros.....	69
Tabla 9. Germinación de semillas. ....	70
Tabla 10. Supervivencia de plántulas .....	71
Tabla 11. Descripción de los géneros de la tribu Coronanthereae .....	125

## LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Zonas de los árboles.....	26
Figura 2. Especies epífitas de la familia Gesneriaceae.....	49
Figura 3. Ubicación geográfica de los sitios de estudio. ....	50
Figura 4. Epífitas en suelo y árboles.....	72
Figura 5. Epífitas en dos tipos de bosque .....	73
Figura 6. Árboles con más de una especie epífita Gesneriácea .....	74
Figura 7. Distribución de Gesneriáceas en distintos DAP.....	75
Figura 8. Patrón de distribución vertical de las epífitas.....	76
Figura 9. Distribución de las epífitas en zonas de los árboles. ....	77
Figura 10. Epífitas sobre especies arbóreas. ....	78
Figura 11. Anatomía de hojas .....	80
Figura 12. Anatomía de tallos .....	81
Figura 13. Patrón de fructificación. ....	82
Figura 14. Restos de frutos consumidos. ....	83
Figura 15. Lluvia de semillas. ....	84
Figura 16. Dinámica de germinación.....	85
Figura 17. Curvas de sobrevivencia de plántulas .....	86
Figura 18. Registros climáticos .....	87

Figura 19. Filogenia de la tribu Coronanthereae.....	126
Figura 20. <i>Coronanthera</i> .....	127
Figura 21. <i>Fieldia australis</i> y <i>Mitraria coccinea</i> .....	128
Figura 22. Hipótesis evolutiva del hábito epífita .....	129

## RESUMEN

De acuerdo a la teoría de nicho ecológico, se podría esperar diferenciación en el uso del hábitat entre especies simpátricas relacionadas filogenéticamente. En el caso de plantas epífitas simpátricas pertenecientes a un mismo linaje, estas diferencias podrían presentarse en cuatro componentes de su nicho ecológico (*sensu* Grubb, 1977): las formas de crecimiento epífito, los microhábitats utilizados en el bosque, la anatomía y morfología funcional y los nichos de regeneración, siendo el tercer componente propuesto e incorporado en esta tesis. Como los sitios de germinación y enraizamiento de las distintas formas de crecimiento epífito difieren a lo largo del perfil vertical del bosque, se puede postular que la diferenciación de nicho entre formas de crecimiento epífito podría verse reflejada en los microhábitats utilizados por las especies. Diferencias en la morfología y anatomía relacionada con el uso del agua en relación con la variación en las condiciones microclimáticas a lo largo del perfil vertical de los bosques lluviosos también podrían esperarse. Finalmente, diferencias en la identidad y conducta de los vectores bióticos dispersantes de semillas y condiciones de sustrato y luz requeridas para la germinación de semillas y establecimiento de plántulas también pueden esperarse. En el bosque templado

lluvioso de Sudamérica austral, coexisten tres especies, pertenecientes a géneros monotípicos y endémicos de la familia Gesneriaceae (tribu Coronanthereae). En esta tesis, se analizan las diferencias en la forma de crecimiento epífita, distribución vertical y microhábitats utilizados por las tres especies de Gesneriáceas en bosques Valdivianos y Nord Patagónicos de la isla de Chiloé. Además, se analiza la correspondencia en la diferenciación en microhábitats entre especies y la morfología y anatomía foliar y del tallo, la identidad de los vectores dispersantes de semillas y requerimientos de luz y sustrato para la germinación y establecimiento de semillas y plántulas. El análisis en ocho parcelas de 50×20 m en dos tipos de bosque en la isla de Chiloé, Chile, indica que las tres especies difirieron en sus formas de crecimiento epífita. Independientemente del tipo de bosque, dos especies, *Asteranthera ovata* (Cav.) Hanst. y *Mitraria coccinea* (Cav.), fueron clasificadas como hemiepífitas secundarias (trepadoras) y una, *Sarmienta repens* (Ruiz & Pav.), fue clasificada como holoepífita. *Asteranthera ovata* sólo se encontró en los bosques Nord Patagónicos, mientras que *Sarmienta repens* fue más frecuente en los bosques Valdivianos. Las dos especies trepadoras fueron más frecuentes en el suelo del bosque, en la parte baja del dosel (bajo 1.5 m de altura) y sobre la base de los troncos de los árboles de tamaño superior a 40 cm de diámetro a la altura del pecho (DAP). La holoepífita, *Sarmienta repens*, en cambio, no se encontró en el suelo del bosque, fue más frecuente en la región superior del dosel (sobre 3 m de altura) y sobre troncos y ramas de los árboles de DAP mayor a 40 cm. A diferencia de las dos especies trepadoras, *Sarmienta* presentó un conjunto de rasgos xeromórficos asociados a ambientes más expuestos a la desecación y la luz en el dosel, ausentes en las especies trepadoras, como hojas gruesas, suculentas, células de la epidermis de

mayor altura, parénquima en empalizada con células de gran tamaño con escaso contenido de cloroplastos, tejido especializado para la fotosíntesis, tejido especializado para el almacenamiento de agua, menor densidad estomática en el envés foliar y vasos conductores de menor diámetro en los tallos. El marsupial arbóreo, *Dromiciops gliroides*, fue identificado mediante colección de fecas, ensayos de cafetería y evidencias indirectas como el principal dispersante de semillas de las tres especies. Experimentos de campo revelaron que los patrones de germinación de las especies trepadoras, *Asteranthera* y *Mitraria*, no fueron afectados por las características del sustrato y luz de los micrositos. La germinación de la holopífita *Sarmienta*, en cambio, se aceleró e incrementó en condiciones de luz y sustrato semejantes a las presentes en el dosel: alta exposición a la luz y corteza. Ensayos de sobrevivencia de plántulas en terreno revelaron que una de las especies trepadoras, *Mitraria coccinea*, se comporta como sombra-tolerante, con mayor sobrevivencia en el suelo bajo el dosel cerrado y baja tolerancia a la desecación en estado de plántula, mientras que la holopífita, *Sarmienta*, puede ser caracterizada como una especie sombra-intolerante, con mayor sobrevivencia en corteza que en suelo y mayor tolerancia a la desecación en estado de plántula que *Mitraria*. Esta investigación demuestra que diferencias en el uso de microhábitats en los árboles y en el perfil vertical del bosque por parte de las tres especies epífitas están determinadas inicialmente por diferencias en los requerimientos de luz y sustrato para la germinación de semillas y sobrevivencia de plántulas, y que pueden mantenerse en cuanto las especies presentan atributos morfológicos y anatómicos funcionales que les permiten lidiar con las condiciones microclimáticas y de sustrato particulares del microsito. Esta tesis destaca el aporte teórico de incorporar el nicho de regeneración

y el componente de anatomía y morfología funcional para explicar las diferencias en los patrones de distribución de las especies de una comunidad y revela que la diferenciación ecológica y evolutiva de especies de un mismo linaje puede manifestarse en las primeras etapas del desarrollo. Además, en esta tesis se propone un proceso para explicar la evolución del hábito epífita en la tribu Coronanthereae que puede ser evaluado en otros linajes con plantas epífitas.

## ABSTRACT

Based on ecological niche theory, differentiation in microhabitat use can be expected between phylogenetically-related, sympatric species. For epiphytic plants belonging to the same lineage, these differences could be found in all four components of a plant's ecological niche (*sensu* Grubb, 1977): Epiphytic growth form, microhabitat use in the vertical profile and tree sizes in the forest, functional anatomy and morphology of leaves and stems, and regeneration niche, being the third component proposed and incorporated in this thesis. As seed germination and main rooted substratum of epiphytes differ along the vertical profile of the forest between epiphytic growth forms, niche differentiation could be reflected in their microhabitat use. Differences in plant anatomy and morphology related to water use would be related to variation in microclimatic conditions along the vertical profile of the rainforest. Finally, the identity and behaviour of biotic seed vectors and light levels and substratum required for seed germination and seedling survival should differ among epiphyte species. In the temperate rainforest of southern South America, there are three species, belonging to endemic monotypic genera of the Gesneriaceae family (Coronanthereae tribe). In this thesis, epiphytic growth forms, vertical distribution



and microhabitats used were examined in Valdivian and North Patagonian forests of Chiloé Island, Chile. In addition, leaf and stem anatomy and morphology was compared among the three species, seed dispersal vectors were identified and light and substratum requirements for seed germination and seedling establishment were recognized. Our analysis of eight 50×20 m plots in two forest types indicated that, independent of the forest type, two species, *Asteranthera ovata* (Cav.) Hanst. and *Mitraria coccinea* (Cav.) are secondary hemiepiphytes (climbers) and one species, *Sarmienta repens* (Ruiz & Pav.) is a holoepiphyte. Both climber species were more often found on the forest floor, on the lower canopy and on the base of the trunks of trees with more than 40 cm diameter at breast height (DBH). The holoepiphyte *Sarmienta repens*, instead, was absent from the forest floor, was more often found on the upper canopy, over 3 m height, and on trunks and branches of trees with more than 40 cm DBH. In contrast to the climber species, only the holoepiphyte *Sarmienta* showed xeromorphic characters related to canopy microhabitats exposed to light, high temperature and desiccation, such as thicker succulent leaves, taller epidermic cells, larger palisade cells with scarce content of chloroplasts, specialized photosynthetic tissue separated from specialized water storage tissue, lower stomata density on the lower surface of the leaf and smaller vessel element diameter. The arboreal marsupial, *Dromiciops gliroides*, was identified as the main seed disperser for all the three species on the base of droppings collection, cafeteria assays and indirect evidence. Field experiments revealed that germination patterns of both climber species, *Asteranthera* and *Mitraria*, were unaffected by light levels and substratum. Seed germination patterns of the holoepiphyte *Sarmienta*, instead, were increased and accelerated under similar high light and on bark substratum,

resembling canopy conditions. Seedling survival in field experiments revealed that the climber species, *Mitraria*, as a shade-tolerant species, with higher survival on shaded soils. Seedlings of the holoepiphyte, *Sarmienta*, can be characterized as a shade-intolerant species, with higher survival on bark than on soil and higher desiccation tolerance than *Mitraria* seedlings. This study revealed that differences in microhabitat use in the vertical profile and on trees of the forest between these three epiphytic species are determined initially by variation in seed germination and seedling survival requirements between species, and that those patterns can be maintained as functional morphological and anatomical attributes of the species allow them to face microsite conditions. This thesis emphasizes the theoretical contribution of the inclusion of the regeneration niche and the functional morphological and anatomical component to the ecological niche to explain differences in distribution patterns of species within a community and reveals that ecological and evolutionary divergence from the same lineage can be expressed at early developmental stages. In this thesis, a mechanism to explain the evolution of the epiphytic habit in Coronanthereae tribe is also proposed, which could be evaluated in other lineages with epiphytic plants.

## INTRODUCCIÓN

En esta tesis se caracteriza y diferencia el nicho ecológico (*sensu* Grubb, 1977) de tres especies epífitas simpátricas de la familia Gesneriaceae, endémicas al bosque templado lluvioso austral de Sudamérica. La aplicación del concepto de nicho ecológico para entender las diferencias en los patrones de distribución vertical de las especies epífitas a través de la identificación de diferencias en los mecanismos de regeneración no ha sido intentada anteriormente. Además, en esta tesis se propone y aplica la incorporación de un componente del nicho ecológico para plantas que refleja la fisiología de la planta adulta: El componente de anatomía y morfología funcional relacionada con el uso de recursos, que permite explicar fisiológicamente las diferencias en los microhábitats utilizados por las plantas adultas en la naturaleza.

A continuación se presenta una revisión general del concepto de nicho ecológico hasta la proposición de Grubb (1977), que define el concepto de nicho ecológico para plantas, donde reconoce el nicho de regeneración como un componente del nicho ecológico, entre otros. Posteriormente, se aplica el concepto de nicho ecológico para analizar la diferenciación que podría existir en los distintos componentes del nicho entre las distintas formas de crecimiento epífita. Finalmente,

se presenta el problema de estudio de esta investigación, la diferenciación de nicho ecológico de las tres especies epífitas de la familia Gesneriaceae en el bosque templado de Sudamérica austral.

### **Desarrollo histórico del concepto de nicho**

El concepto de nicho, aplicado a las relaciones entre el organismo y su ambiente, es reconocido como un concepto fundamental en la ecología. Esta idea ofrece un eje central implícito que conecta los distintos niveles de organización ecológica, aunque la mayoría de las veces el concepto no es utilizado explícitamente (Cherret, 1989; Real y Brown, 1991). Sin embargo, el nicho ecológico tiene casi tantas definiciones como ecólogos (Emlen, 1973 en Alley, 1985). La definición del concepto de nicho ha permanecido poco clara en la literatura científica (Real y Levin, 1991; Leibold, 1995), a pesar de los intentos de algunos ecólogos por generar unificación en el concepto (e.g., Vandermeer, 1972; Whittaker y col., 1975). El término nicho ha sido usado en el sentido de hábitat (Savage, 1958; Udvardy, 1959; Whittaker y col., 1973) y de ambiente (Ricklefs, 1973). A pesar de su valor de síntesis y crucial importancia en el desarrollo de la teoría de comunidades, la ambigüedad y variabilidad en el uso del término nicho ha llevado a algunos autores a proponer incluso desechar por completo el concepto (e.g., Emlen, 1973; Alley, 1985).

Aunque con antecedentes históricos previos (e.g., Von Humboldt, 1807; de Candolle, 1813; Darwin, 1859), el término fue utilizado por primera vez en un sentido ecológico en 1910 por Roswell H. Johnson (1910, ver Gaffney, 1973) en un trabajo sobre coleópteros coccinélidos. En ese trabajo, Johnson indicó que uno espera que diferentes especies en una región ocupen diferentes nichos en el ambiente

(Gaffney, 1973) y que las diferencias temporales y espaciales en la abundancia de coccinélidos no podían ser atribuidas exclusivamente a diferencias en la disponibilidad de alimento. Johnson, en su trabajo, consideró el nicho como una unidad de distribución determinada principalmente por la disponibilidad de alimento, pero además por otros factores ambientales, como la variabilidad interanual y la variación espacial en la actividad de áfidos infecciosos (Gaffney, 1973).

El ornitólogo Joseph Grinnell, a quien generalmente se le atribuye el primer uso de la palabra nicho en un sentido ecológico, usó el término en sus publicaciones de 1913 en adelante (Cox, 1980). En 1917, Grinnell sostuvo que el nicho del tordo californiano (*Toxostoma redivivum*) era uno de los más pequeños del chaparral, y que podía detectarse reconociendo la dependencia y la adaptación estructural y conductual del ave hacia la estructura de la vegetación. En el concepto de nicho de Grinnell (1917) se reconocía una noción dual organismo-ambiente, donde se hace referencia tanto a atributos del ambiente en el que se encuentra el organismo (en este caso, a variables vegetacionales) como a las características estructurales y conductuales del organismo que se relacionan con el ambiente en el que se encuentra. Además, ese autor reconoce la existencia de especies con nichos amplios y otras con nichos más restringidos, refiriéndose con esto a distintos grados de especialización entre las especies.

En 1927 Charles Elton definió y usó el término nicho para describir el rol representado por un animal en su comunidad, su lugar en el ambiente biótico y las relaciones con el alimento y los enemigos, comenzando por su nivel trófico (Elton, 1927). Elton destacó el concepto de nicho sobre la base de diferencias de tamaño y de los hábitos alimenticios de las especies, haciendo notar que los nichos son

importantes porque nos muestran cómo diferentes comunidades de animales pueden parecerse entre sí en su organización básica (ver Leibold, 1995).

G. Evelyn Hutchinson (1959, 1975, 1978) definió el nicho ecológico cuantitativamente como un hipervolumen en un espacio multidimensional definido por ejes que representan la variación de los factores bióticos y abióticos dentro del cual es posible la existencia de un organismo. En la práctica, no es necesario ni posible identificar todos esos ejes para realizar especificaciones de los nichos de las especies. Un número limitado de ejes puede permitir análisis comparativos de la estructura de la comunidad y la diferenciación ecológica de dos taxa cohabitantes (ver MacArthur, 1968; Wuenscher, 1969; Botkin, 1975; Colwell y Fuentes, 1975; Hutchinson, 1978). En algunos casos, la medición de variables físicas o químicas simples (como la temperatura) puede permitir una aproximación útil a variables más complejas que determinan la ocurrencia potencial un organismo. En otros casos, o simultáneamente, la medición de indicadores biológicos, permiten una descripción de los recursos disponibles para el organismo de interés (Hilden, 1965; Ricklefs, 1973; Hutchinson, 1978). Por ejemplo, la medición de la altura en el dosel para describir los patrones de distribución vertical de las especies epífitas permite incluir en una sola variable factores ambientales que covarían de manera compleja, como la humedad del aire, la intensidad de la luz del sol, la velocidad del viento, la temperatura y la amplitud en el rango de variación de la temperatura y la humedad (Antoine y McCune, 2004). Esta aproximación además evita la trabajosa medición de la variación espacial y temporal de estas variables a escalas significativas para las especies epífitas (Antoine y McCune, 2004). El modelo de nicho propuesto por Hutchinson ha sido el más influyente en la teoría ecológica del siglo XX (Pianka,

1983). Hutchinson distinguió entre el nicho fundamental y el nicho realizado. El nicho realizado es el hiperespacio real que ocupa una especie, mientras que el nicho fundamental es el hiperespacio en el que la especie podría existir potencialmente, en ausencia de competidores o depredadores (Hutchinson, 1965, 1978). La mayor influencia de Hutchinson a la teoría de nicho fue la aplicación de este concepto multidimensional de nicho al análisis de la riqueza y la coexistencia de las especies en las comunidades (Whittaker y col., 1975).

### **Nicho de regeneración**

Para muchos botánicos era difícil entender cómo todas las especies de una comunidad vegetal con alta riqueza de especies podían ocupar nichos diferentes, dado que todas las especies presentan los mismos requerimientos: agua, luz, dióxido de carbono y nutrientes (Grubb, 1977). Peter Grubb, en 1977, propuso una extensión del concepto de nicho, aplicable a las plantas, en una publicación con un alto impacto en ecología, que ha sido citada a la fecha cerca de 1500 veces de acuerdo al *Science Citation Index*. En ella, Grubb considera el nicho ecológico de una planta a todas las relaciones de la planta con su ambiente. Grubb señaló que en el nicho ecológico de una especie de planta debían reconocerse los siguientes componentes: forma de vida, hábitat y regeneración (Tabla 1). En la forma de vida, Grubb consideró el hábito de la especie, el tamaño, la forma y la productividad anual, aludiendo a la complementariedad entre las distintas formas de crecimiento de las especies que constituyen una comunidad. Para analizar este componente podría considerarse, por ejemplo, el sistema de clasificación de formas de vida de las plantas creado por Christen C. Raunkiaer en 1934 (Tabla 1), o más simplemente, la clasificación de las

plantas como árbol, arbusto, herbácea, etc. En el eje hábitat del nicho, Grubb consideró los límites físicos y químicos tolerados por las plantas adultas en la naturaleza y los factores que favorecen el desarrollo vegetativo (Tabla 1), en el sentido de nicho ecológico propuesto por Hutchinson (1978), representando los requerimientos de la planta adulta en la naturaleza. En el componente de regeneración del nicho, Grubb incluyó la variación interanual y los requerimientos y restricciones para la producción, dispersión y germinación de semillas, y el establecimiento y crecimiento posterior de las plántulas (Tabla 1). En la producción de semillas incluye la floración, la polinización y la producción de semillas, y en la dispersión de semillas considera el espacio y el tiempo. En el componente del nicho de regeneración, las variables físicas son especialmente relevantes por su efecto sobre la producción de semillas, y las características del sustrato, la humedad y la presencia de patógenos y herbívoros en el micrositio son especialmente relevantes para la germinación y el establecimiento posterior de las plántulas.

Esta definición de nicho ecológico tiene ventajas con respecto a las demás definiciones revisadas previamente para su aplicación al estudio de la diferenciación de nicho de las plantas, pues considera explícitamente las consecuencias que puede tener la variación en las características estructurales a nivel de organismo, pero también considera la variación en las estructuras y requerimientos en fases relevantes del ciclo de vida que dan cuenta de la reproducción sexual de las plantas. Además, Grubb indica que a través del estudio de diferencias en el nicho de regeneración entre especies cercanas filogenéticamente puede abordarse el problema de la divergencia evolutiva, dado que la especiación y las diferencias entre géneros y familias están relacionadas con modificaciones de las características reproductivas (ver Grant,



1949; Stebbins, 1951; Baker, 1959; van der Pijl, 1960, 1961; Baker, 1963, 1970; Stebbins, 1970, 1971). En este sentido, Grubb (1977) señala que la divergencia evolutiva en todos los niveles taxonómicos puede involucrar algún aspecto del nicho.

El concepto de nicho ecológico de Grubb constituye una aproximación holística al estudio de las plantas, en cuanto considera las variaciones en los requerimientos de la planta a lo largo de su ciclo de vida. Sin embargo, esta aproximación podría ser, a mi juicio, enriquecida, si se formalizara la incorporación de un componente referido al modo en que la planta adulta se relaciona con su ambiente, en particular, con los recursos. Una forma de aproximarse a la comprensión de esta relación de la planta con su ambiente es a través del estudio de su anatomía y morfología, aludiendo a la coherencia funcional entre el organismo y su ambiente, en el sentido de nicho ecológico de Grinnell (1917). La morfología y la fisiología son complementarias y dependientes mutuamente (Hagemann, 1992). En particular, uno de los rasgos fisiológicos que más se ve reflejado en la morfología de las plantas es el uso del agua (Givnish, 1984). Este componente de la morfología y anatomía funcional de la planta aportaría a la comprensión de la dependencia estructural y funcional de la planta adulta con su ambiente, a la identificación de los mecanismos funcionales que dan cuenta de la diferenciación de los nichos ecológicos entre especies y de las limitaciones y atributos biológicos que permiten la existencia de las plantas adultas en diferentes microhábitats.

#### **Nicho ecológico para plantas epífitas**

Entre las plantas vasculares, las epífitas, i.e. plantas no parásitas que usan otra planta (forófito) únicamente como soporte estructural (Zotz, 2007), ofrecen un contexto

novedoso e interesante para estudiar la diferenciación de nicho ecológico entre especies, aplicando el concepto propuesto por Grubb. De acuerdo a los sustratos de germinación y enraizamiento durante el desarrollo, las epífitas pueden presentar diferentes formas de crecimiento epífita, que se dividen en dos grandes categorías que podrían ser consideradas como el componente de forma de vida del nicho ecológico: (1) Holoepífitas, plantas que desarrollan su ciclo de vida completamente sobre el forófito (Barkman, 1958, Tabla 2), como por ejemplo la mayoría de las especies epífitas de la familia Bromeliaceae; y (2) Hemiepífitas, plantas epífitas que enraízan en el suelo durante alguna fase de su ciclo de vida (Oliver, 1930). Este último grupo puede ser dividido a su vez en dos subcategorías: (a) Hemiepífitas primarias, plantas que germinan sobre el tronco o las ramas de un forófito y posteriormente emiten raíces que llegan al suelo (Tabla 2), como algunas especies del género *Ficus* (Moraceae) en bosques tropicales (Holbrook y Putz, 1996), miembros de las familias Araceae y Clusiaceae (Sandra y col., 1999), y *Pseudopanax laetevirens* (Araliaceae) en los bosques del sur de Chile; y (b) Hemiepífitas secundarias, plantas que germinan en el suelo y posteriormente suben por el tronco del forófito (Ray, 1992; Lopez-Portillo y col., 2000, Tabla 2) a través de raíces adventicias, zarcillos, tallos volubles, etc., usando el tronco y en algunos casos las ramas del forófito como soporte, como *Lapageria rosea* (Philesiaceae) en el centro-sur de Chile. Algunas hemiepífitas secundarias pueden crecer en el suelo sin alcanzar elevarse demasiado en el perfil vertical (Moffett, 2000) y otras pueden perder su conexión inicial con el suelo y volverse dependientes de raíces adventicias una vez que han crecido sobre el forófito, y la base del tallo y la raíz mueren (Lüttge, 1989;

Lopez-Portillo y col., 2000), como ocurre en muchas monocotiledóneas epífitas del Neotrópico (Benzing, 1987; Benzing y Clements, 1991).

Hace más de un siglo atrás ya se documentó que las especies epífitas presentan diferentes patrones de distribución vertical sobre los árboles (e.g., Schimper, 1888). Considerando las diferentes formas de crecimiento que pueden presentar las especies epífitas, es posible esperar diferencias en los microhábitats utilizados: Las especies hemiepífitas secundarias, por germinar en el suelo y ascender por los troncos de los forófitos a los estratos superiores del dosel del bosque, se distribuirían principalmente en las regiones inferiores del dosel, en tanto que las hemiepífitas primarias, al germinar sobre el forófito y enraizar en el suelo, se distribuirían más homogéneamente a lo largo del perfil vertical del bosque. Las especies holoepífitas, en cambio, al germinar sobre el forófito y no enraizar en el suelo del bosque, serían más abundantes en las regiones superiores del dosel (Tabla 2).

Dado que el dosel de los bosques siempreverdes lluviosos tropicales y templados mitiga las variaciones diarias y estacionales del clima exterior (Pittendrigh, 1948), la radiación solar, la temperatura, la velocidad del viento y las fluctuaciones en la temperatura y humedad disminuyen desde el dosel del bosque al suelo (Yoda, 1974; Bazzaz y Pickett, 1980; Lüttge, 1989; Ter Steege y Cornelissen, 1989; Koop y Sterck, 1994; Parker, 1995; Freiberg, 1997), mientras que la humedad del aire sigue la tendencia opuesta, incrementando desde las regiones superiores del dosel hacia el suelo del bosque (Richards, 1964; Freiberg, 1997). Los marcados gradientes microclimáticos verticales que se encuentran en el dosel de los bosques lluviosos proveen de un amplio espectro de microsítios disponibles para la diferenciación de nicho ecológico entre especies epífitas (Hietz y Briones, 1998), y como

consecuencia, es posible observar una zonación vertical pronunciada en la distribución de estas especies (Benzing, 1990; Kernan y Fowler, 1995; Nieder y col., 2000; Zotz y Vollrath, 2003). Los patrones de distribución vertical que presentarían las distintas formas de crecimiento epífita y los gradientes microclimáticos presentes en los bosques lluviosos, sugieren que las hemiepífitas secundarias, al ser más frecuentes en las regiones inferiores del dosel, estarían expuestas a condiciones menos iluminadas y con menores variaciones en la disponibilidad de humedad. En cambio, las holoepífitas y las hemiepífitas primarias, que serían más frecuentes en las regiones superiores del dosel, se encontrarían en condiciones más iluminadas y estarían sujetas con mayor frecuencia e intensidad a la desecación (Tabla 2). Además, es posible que holoepífitas y las etapas tempranas de desarrollo de hemiepífitas primarias, al encontrarse sobre los troncos de los árboles, puedan tolerar condiciones de sustrato con menor concentración y mayor irregularidad en la disponibilidad de nutrientes que las hemiepífitas secundarias, que se encuentran enraizadas en el suelo del bosque, presumiblemente con mayor concentración y regularidad en la disponibilidad de nutrientes que el dosel de los árboles (Tabla 2).

Johansson (1974) propuso un esquema frecuentemente utilizado para describir los patrones de distribución de las especies epífitas en los árboles de mayor tamaño del bosque, que a diferencia del esquema anterior, donde se considera la altura absoluta a la que se encuentran las epífitas en el dosel del bosque, considera la distribución de las epífitas en los árboles individuales con mayor tamaño. Este esquema consiste en subdividir en distintas zonas a los árboles del bosque con mayores tamaños con el objetivo de registrar y analizar la variación vertical en la distribución de las epífitas sobre los árboles, aunque en trabajos recientes se han

aplicado leves modificaciones (e.g., Longman y Jenik, 1987; Ter Steege y Cornelissen, 1989; Hietz y Hietzseifert, 1995). El esquema fue desarrollado para árboles emergentes del bosque lluvioso de África Occidental, y se basa en las estructuras principales del árbol que están expuestas a diferentes condiciones microclimáticas (Fig. 1). Las zonas con mayores diferencias microclimáticas son: Base del árbol, protegida de la exposición al viento y al sol, fuertemente sombreada y húmeda; tronco, más expuesto que la base, menos húmedo que la base y sin luz directa permanente; un conjunto heterogéneo de ramas de la parte superior del tronco y la base de las ramas, más expuesto al viento que el tronco pero más sombreado por la copa del árbol; y la región externa de la copa, más expuesta a periodos prolongados de déficit hídrico y variaciones de temperatura, con altos niveles de perturbación por el viento y caída de ramas y epífitas (Hietz y Briones, 2001; Gravendeel y col., 2004). Este esquema es de fácil aplicación, permite la comparación entre diferentes tipos de bosques al no estar basado en la altura absoluta del dosel (Zotz, 2007), y facilita la caracterización y diferenciación del componente hábitat del nicho de las especies epífitas. Sin embargo, debido a su foco principal en la arquitectura de los árboles de mayor tamaño en el bosque, el esquema de Johansson tiene el inconveniente de ignorar los taxa epífitos que podrían encontrarse más frecuentemente sobre los árboles más pequeños en el sotobosque (Zotz, 2007). En el esquema de Johansson, las especies hemiepífitas secundarias serían más frecuentes en la base y en los troncos de los forófitos porque comienzan ascendiendo por los troncos desde la base, las hemiepífitas primarias estarían presentes en las ramas, con raíces que descienden por el tronco hasta la base del árbol, mientras que

las especies holoepífitas podrían ser más abundantes sobre los troncos y las ramas de los árboles que en la base de los árboles (Tabla 2).

Dada la estructura vertical compleja de los bosques lluviosos (Richards, 1964), que incluye numerosos árboles pequeños en el sotobosque, estratos intermedios, y árboles emergentes, parece conveniente utilizar tanto la altura absoluta sobre el suelo para describir la distribución vertical de la distribución de las especies epífitas en el dosel del bosque que considere los árboles de todos los tamaños (Zotz, 2007), y la aproximación de Johansson (1974), para describir los patrones de distribución de las especies en las distintas zonas de los árboles individuales de mayor tamaño. Además de la variación vertical en los patrones de distribución de las especies epífitas, muchos estudios han registrado una relación entre la composición y riqueza de la comunidad de epífitas y el diámetro del forófito (e.g., Brown, 1948; Quarterman, 1949; Phillips, 1951; Slack, 1976; Smith, 1982; Studlar, 1982; Catling y Lefkovitch, 1989; Burns y Dawson, 2005; Flores-Palacios y García-Franco, 2006), lo que indicaría que existe una sucesión temporal de las comunidades de epífitas sobre los árboles a medida que estos crecen y envejecen. En este contexto, las especies holoepífitas y las hemiepífitas primarias, por germinar sobre los árboles, tendrían más posibilidades de encontrarse sobre árboles grandes, mientras que las hemiepífitas secundarias, al germinar en el suelo y ascender por los troncos de los árboles, podrían verse menos afectadas por el tamaño del árbol, dado que la calidad de la superficie podría tener menos influencia para el crecimiento ascendente de la hemiepífitas secundaria que sobre la germinación de holoepífitas y hemiepífitas primarias (Tabla 2). Además, se ha demostrado que el crecimiento de las plántulas de una especie hemiepífitas secundaria se dirige específicamente hacia el tronco de un

árbol cercano a través del skototropismo (crecimiento hacia la oscuridad, ver Strong y Ray, 1975) que podría ser un árbol de un rango de tamaño intermedio, que produce una baja intensidad de sombra.

Se han propuesto también mecanismos para explicar la variación en la abundancia de epífitas entre distintas especies arbóreas. Especies arbóreas con cortezas lisas, delgadas y caedizas se caracterizarían por la ausencia relativa de epífitas, mientras que especies arbóreas con cortezas gruesas, corchosas y fisuradas presentarían una alta riqueza y abundancia de epífitas (Billings y Drew, 1938; Cain y Sharp, 1938; Culberson, 1955; Barkman, 1958; Johansson, 1974; Slack, 1976; Studlar, 1982; Putz, 1984; Palmer, 1986; Todzia, 1986; Hegarty, 1989; Ter Steege y Cornelissen, 1989; Schmitt y Slack, 1990; Benzing y Clements, 1991; Campbell y Newbery, 1993; Talley y col., 1996; Baars y col., 1998; Nieder y col., 2001; Burns y Dawson, 2005). Dentro del marco teórico del nicho de regeneración, estas variables del forófito afectarían la potencialidad de las distintas especies arbóreas de ser colonizadas por semillas de las holoepífitas y hemiepífitas primarias, que serían más frecuentes en especies con cortezas gruesas, rugosas o fisuradas, con mayor capacidad de retención de agua y detritus orgánico. En cambio, las hemiepífitas secundarias al sólo ascender por los árboles y no germinar sobre ellos, podrían verse menos afectadas por el tipo de corteza que las otras dos formas de crecimiento epífito dependientes del tipo de sustrato sobre el árbol para la germinación y establecimiento (Tabla 2).

Un mecanismo para explicar la variación en los patrones de distribución vertical entre especies epífitas son las diferencias en la morfología y fisiología de las especies. Varios estudios han descrito correlaciones entre la distribución vertical de

epífitas en el dosel y la morfología y la fisiología de las especies (e.g., Oliver, 1930; Pittendrigh, 1948; Givnish, 1987; Pearcy, 1987; Hietz y Briones, 2001). En esos estudios se considera el componente de anatomía y morfología funcional propuesto en esta tesis para ser incorporado en la definición de nicho ecológico de las plantas para explicar los patrones de distribución vertical de las especies, pero no se consideran las distintas formas de crecimiento epífita en la comparación. Entre las relaciones funcionales, el uso del agua es el parámetro más importante, vinculado directamente con características morfológicas, anatómicas y ecofisiológicas en las plantas (Galmés y col., 2007). En bosques tropicales y templados se ha documentado que las hojas de las plantas epífitas que crecen en el dosel superior expuesto al sol pueden presentar características foliares asociadas con menor disponibilidad de agua y mayor radiación, como mayor grosor foliar, mayor succulencia, menor densidad de estomas, hojas anfiestomáticas y células epidérmicas de gran tamaño (Putz y Holbrook, 1986; Givnish, 1987; Hietz y Briones, 1998; Hietz y Briones, 2001). Muchas epífitas pueden presentar, además, cutícula gruesa y tejidos de almacenamiento de agua (Oliver, 1930), y en algunos casos presentar la fisiología CAM de conservación de agua (Osmond y col., 1982; Benzing, 1990). Este mecanismo de fijación de carbono se caracteriza por la apertura nocturna de estomas para la absorción de  $\text{CO}_2$  y el almacenamiento del  $\text{CO}_2$  en la vacuola en forma de ácidos orgánicos (Osmond, 1978). Los ácidos orgánicos son asimilados con los estomas cerrados durante el día (Osmond, 1978), evitando la pérdida de vapor de agua por evaporación. Frecuentemente, las plantas con fisiología CAM presentan hojas gruesas con células y vacuolas grandes (Nelson y col., 2005). Por otra parte, las plantas sombra-tolerantes bajo el dosel de los bosques lluviosos suelen presentar una



cutícula deficiente, poca diferenciación en el mesófilo, hojas delgadas e hipoestomáticas, ausencia de tejido de almacenamiento de agua, metabolismo  $C_3$  para la fijación del carbono y falta de control de la pérdida de agua (Oliver, 1930; Givnish, 1987; Hietz y Briones, 1998). Entre las distintas formas de crecimiento epífita, las hemiepífitas secundarias, por germinar en las condiciones más protegidas del suelo del bosque y, en muchos casos, mantener la conexión con la humedad disponible en el suelo, presentarían rasgos foliares de menor eficiencia en el uso del agua que las especies holoepífitas, que germinan en las condiciones de mayor exposición del dosel y no tienen disponible la humedad del suelo. Además, se ha reportado que las hemiepífitas secundarias presentan vasos conductores de diámetros grandes, que son considerados como adaptaciones a las necesidades osmóticas de una gran biomasa foliar con un área transversal de tallo limitada (Carlquist, 1975, 1985, 2001). Las hemiepífitas primarias podrían presentar, como las holoepífitas, mayor eficiencia en el uso del agua en las primeras etapas del ciclo de vida dado que no enraízan en el suelo, y esta eficiencia podría disminuir una vez que logran enraizar en el suelo (Tabla 2).

Como hemos revisado, los nichos de regeneración de las holoepífitas y las hemiepífitas primarias podrían diferir significativamente de las plantas terrestres de bosques lluviosos y de las hemiepífitas secundarias, dado que las primeras, para establecerse como epífitas, requieren de un forófito para la germinación de las semillas y el establecimiento de las plántulas (Tabla 2). Por lo tanto, mecanismos de dispersión de semillas que permitan acceder a troncos y ramas del dosel serían básicos para este tipo de epífitas (Hughes y col., 1994) y las respuestas y requerimientos ambientales durante las etapas tempranas del desarrollo, como la

germinación de las semillas y el establecimiento y crecimiento de las plántulas podrían diferir también en cuanto a su tolerancia a la sombra y a la desecación de hemiepífitas secundarias y plantas terrestres de bosques lluviosos. Se esperarían, por lo tanto, diferencias entre holoepífitas y hemiepífitas primarias de las hemiepífitas secundarias en la germinación, así como también en etapas posteriores del desarrollo. Las holoepífitas y hemiepífitas primarias requerirían del sustrato y las condiciones de radiación y humedad presentes sobre el forófito, como la corteza cubierta por briófitas y mayores niveles de radiación tanto para germinar como para la sobrevivencia y establecimiento de las plántulas. En contraste, las hemiepífitas secundarias requerirían del suelo del bosque como sustrato y de bajas condiciones de radiación para germinar y establecerse (Tabla 2). Sin embargo, se ha documentado que especies hemiepífitas secundarias requieren posteriormente de las condiciones de mayor radiación para entrar en la etapa reproductiva, condiciones que generalmente están presentes en los estratos superiores del dosel o en claros del dosel (Strong y Ray, 1975).

#### **Epífitas de la familia Gesneriaceae en Chile**

Las epífitas vasculares constituyen un componente importante de la diversidad de los bosques tropicales. Uno de los pocos bosques templados que presentan una diversidad de epífitas vasculares comparable a la de los bosques tropicales es el bosque del sur de Sudamérica (Arroyo y col., 1996; Muñoz y col., 2003). Con más de 50 especies epífitas, en el bosque templado lluvioso del sur de Sudamérica están representadas todas las formas de crecimiento epífita descritas previamente, con especies leñosas y herbáceas y con diferentes tipos de propágulos y dispersión (ver

Arroyo y col., 1996). Como el resto de la flora vascular de estos bosques, las epífitas presentan altos niveles de endemismo como consecuencia de la larga historia de aislamiento geográfico de la biota del bosque templado austral (Armesto y col., 1996; Arroyo y col., 1996; Villagran y Hinojosa, 1997). Sin embargo, en contraste con las epífitas de bosques tropicales, el estudio de las epífitas de bosques templados lluviosos ha recibido menos atención por parte de la comunidad científica (Dawson, 1980; Muñoz y col., 2003; Zotz, 2005). Estudios en el bosque de tipo Nord Patagónico en la Estación Biológica Senda Darwin y en el bosque de tipo Valdiviano en el fundo San Martín en Valdivia, han descrito diferencias en la composición florística y riqueza de epífitas vasculares entre diferentes especies arbóreas (Riveros y Ramírez, 1978; Muñoz y col., 2003) y asociaciones de diferentes especies de helechos epífitos con árboles de distintos tamaños (Muñoz y col., 2003).

En la flora vascular epífita de los bosques templados de Sudamérica se encuentran tres géneros monotípicos endémicos de la familia Gesneriaceae. La familia Gesneriaceae presenta 120 a 141 géneros y entre 2500 y 3500 especies, principalmente de distribución tropical y subtropical (Heywood, 1978; Brummit, 1992; Wentsai y col., 1998). La mayoría de las especies en la familia son hierbas perennes, y los arbustos y árboles son raros (Cronquist, 1981; Weber, 2004). Cerca del 20% de las especies de la familia Gesneriaceae son epífitas (Gentry y Dodson, 1987), clasificando entre las diez familias de plantas vasculares con mayor número absoluto de especies epífitas (Benzing, 1995).

Las tres especies epífitas de la familia Gesneriaceae que se encuentran en los bosques templados del sur de Chile y en el sureste de Argentina adyacente a Chile son miembros de la tribu Coronanthereae (Smith y col., 1997; Wang y col., 2002;

Mayer y col., 2003). En la literatura científica reciente, las tres especies de Gesneriáceas chilenas son generalmente descritas como epífitas o arbustos trepadores, sin referirse específicamente a su forma de crecimiento epífita ni considerando diferencias en los sustratos de enraizamiento utilizados por las especies en el bosque (Tabla 3). Observaciones personales y las descripciones de Karl Reiche (1898) indican que existen diferencias en la forma de crecimiento epífita entre las Gesneriáceas chilenas, que de acuerdo a lo que se ha propuesto previamente, podrían implicar diferencias en el nicho ecológico entre las especies, tanto en los componentes de hábitat, de morfología y anatomía funcional relacionada con el uso del agua y en el nicho de regeneración (ver Tabla 2).

A la fecha no se conocen los patrones de distribución vertical de las tres especies en el bosque, ni se han realizado caracterizaciones de la anatomía foliar y/o del tallo ni experimentos ecofisiológicos. Las tres especies de Gesneriáceas chilenas presentan frutos carnosos con numerosas semillas muy pequeñas, de un tamaño máximo de 2 mm de largo y 0,8 mm de ancho (ver Muñoz, 1980). Aunque muchas especies de vertebrados, incluyendo aves, mamíferos y reptiles consumen frutos del bosque y dispersan las semillas (Armesto y col., 1987), a la fecha no existen evidencias sobre la identidad de los vectores de dispersión de semillas de estas especies epífitas. Numerosos estudios han registrado la presencia de semillas en fecas de vertebrados (e.g., Jiménez y Rageot, 1979; Armesto y col., 1987; Sabag, 1993; Armesto y col., 1996; Rozzi y col., 1996; Willson y col., 1996; Willson y col., 1996; Amico y Aizen, 2000), en los que no se ha registrado la presencia de semillas de alguna de las tres especies de Gesneriáceas. Aves frugívoras y el marsupial arbóreo *Dromiciops gliroides* podrían ser probables candidatos para dispersar las

semillas de las especies de Gesneriáceas epífitas, dado que tanto las aves como este marsupial arbóreo podrían trasladar las semillas desde las plantas parentales en el dosel del bosque hacia otros sitios apropiados para el establecimiento en el dosel arbóreo y al suelo del bosque. Como los micrositios de establecimiento difieren entre especies hemiepífitas secundarias y hemicpífitas primarias y holoepífitas, es razonable esperar una relación entre la forma de crecimiento epífito tanto con los hábitos de los vectores de dispersión de semillas como con los requerimientos de micrositio para la germinación y el establecimiento de las plántulas.

La pregunta general de esta investigación, dado que existen antecedentes que indican que las especies de Gesneriáceas epífitas difieren en su forma de crecimiento, es: ¿Cuáles son las diferencias en los componentes del nicho ecológico entre las tres especies de Gesneriáceas epífitas del bosque templado lluvioso de Sudamérica austral?

### **Objetivo general**

Caracterizar y diferenciar los nichos ecológicos, incluyendo el nicho de regeneración y el componente de anatomía y morfología funcional propuesto en esta tesis, de las tres especies epífitas simpátricas de la familia Gesneriaceae en los dos tipos de bosques templados siempreverdes más comunes del sur de Sudamérica.

### **Hipótesis**

Dado que las tres especies epífitas de la familia Gesneriaceae (tribu Coronanthereae) son simpátricas y frecuentes en el bosque templado lluvioso austral de Chile, y

antecedentes en la literatura y observaciones personales indican diferencias en su forma de crecimiento epífita, se esperaría diferenciación en los nichos ecológicos de las tres especies.

La diferenciación en los nichos ecológicos entre las especies podrían presentarse en:

- 1) Microhábitats utilizados en el bosque
- 2) Morfología y anatomía funcional relacionada con el uso del agua
- 3) Nicho de regeneración
  - a. Vectores de dispersión de semillas
  - b. Requerimientos para la germinación
  - c. Requerimientos para el establecimiento

### **Objetivos específicos**

Los objetivos específicos de la tesis están orientados a caracterizar los cuatro componentes del nicho ecológico de las tres especies de Gesneriáceas epífitas en los bosques de Chiloé.

1. Forma de crecimiento epífita
  - a. Verificar de manera cuantitativa las formas de crecimiento epífita de las tres especies epífitas de Gesneriáceas chilenas en dos tipos de bosques lluviosos templados siempreverdes.
2. Microhábitat
  - a. Caracterizar y comparar los patrones de distribución vertical de las especies en los bosques Valdivianos y Nord Patagónicos, los más

frecuentes en el sur de Chile y en el norte de la Isla Grande de Chiloé, y evaluar su relación con los distintos tamaños de los árboles.

- b. Comparar los patrones de distribución de las tres especies de epífitas en distintas zonas de los árboles grandes emergentes del dosel (modificado de Johansson, 1974).
- c. Comparar la frecuencia de las tres especies epífitas de la familia Gesneriaceae sobre distintas especies arbóreas.

### 3. Anatomía y morfología funcional

- a. Comparar las características de anatomía y morfología de las hojas y tallos de las tres especies epífitas relacionadas con la eficiencia en el uso del agua.

### 4. Nicho de regeneración

- a. Identificar, a partir de muestreos de aves, marsupiales y pruebas de cafetería con *Dromiciops gliroides*, los vectores más probables de dispersión de semillas de las tres especies de Gesneriáceas.
- b. Comparar experimentalmente los patrones de germinación de semillas de las tres especies de Gesneriáceas epífitas en diferentes condiciones de luz y sustrato, análogos a las presentes en el suelo y en el dosel del bosque.
- c. Comparar los patrones de sobrevivencia de plántulas de las tres especies epífitas en diferentes condiciones de luz y sustrato, análogas a las presentes en el suelo y en el dosel del bosque.

Dentro del marco teórico del nicho ecológico de las plantas propuesto por Grubb, los objetivos de esta tesis están orientados a lograr aportes teóricos y experimentales que ayuden a comprender: a) cómo se relaciona la forma de crecimiento de las especies epífitas con sus patrones de distribución vertical y diferenciación de nichos en bosques templados australes y las características funcionales de la anatomía y morfología foliar relacionadas con el uso del agua, b) cuál es el efecto de la estructura y composición de los bosques Valdivianos y Nord Patagónicos sobre los patrones de distribución de tres especies epífitas con diferentes formas de crecimiento, c) cómo se relacionan los patrones de distribución vertical de las plantas adultas con la diferenciación en los nichos de regeneración, y d) la divergencia en los componentes del nicho ecológico entre las especies asociada con la evolución del hábito epífita en el linaje, dado que se trata de especies cercanas filogenéticamente dentro de la tribu Coronanthereae en la familia Gesneriaceae.



Tabla 1. Componentes del nicho ecológico para plantas

Componentes del nicho ecológico para plantas, modificado de Grubb (1977). En esta tesis se propone y aplica la incorporación del componente de morfología y anatomía funcional para identificar los mecanismos fisiológicos relacionados con la diferenciación de microhábitats utilizados por las plantas adultas en la naturaleza

---

**Componentes del nicho ecológico de las plantas**

---

**Forma de vida**

Hábito de crecimiento. Ubicación de las estructuras de crecimiento en la planta

**Microhábitat**

Características físicas y químicas toleradas por la planta adulta en la naturaleza

**Morfología y anatomía funcional\***

Características estructurales de la planta adulta relacionadas con aspectos funcionales de adquisición o eficiencia en el uso de recursos

**Nicho de regeneración**

Variación interanual en la producción de semillas en el tiempo

Mecanismos de dispersión de semillas en el espacio y viabilidad en el tiempo

Tasas de germinación en distintos micrositios y a lo largo del año

Establecimiento de plántulas en distintos micrositios y variación interanual.

Desarrollo y sobrevivencia posterior de la planta inmadura en distintos micrositios y variación interanual

---

\*Incorporado por la autora de la tesis

Tabla 2. Diferenciación en componentes del nicho ecológico para epífitas.

Predicciones sobre los componentes del nicho ecológico que podrían diferir entre formas de crecimiento epífita propuestas en esta tesis

Componentes del nicho ecológico	Formas de crecimiento epífita		
	Holoepífitas	Hemlepifitas primarias	Hemlepifitas secundarias
<b>Forma de vida</b>	Planta que germina en el dosel y enraiza en el forófito	Planta que germina en el dosel y enraiza en el suelo	Planta que germina en el suelo y asciende por el tronco del forófito
<b>Hábitat</b>			
Distribución en el dosel	Región superior	Región superior-inferior	Región inferior
Zona del árbol	Tronco y ramas	Ramas- tronco- base del tronco	Base del tronco y tronco
Preferencia diámetro árbol	Árboles grandes	Árboles grandes	Sin preferencia
Preferencia corteza	Rugosa, Fisurada, Gruesa	Rugosa, Fisurada, Gruesa	Sin preferencia
Requerimiento luz	Fotófito	Fotófito	Eskiófito
Tolerancia desecación	Xerófito	Mesófito	Mesófito
Sustrato	Árbol	Árbol-suelo	Suelo-árbol
Requerimiento nutrientes	Menor	Mayor	Mayor
<b>Morfología y anatomía relacionada con el uso del agua*</b>			
Suculencia foliar	Mayor	Menor	Menor
Grosor foliar	Mayor	Menor	Menor
Distribución de los estomas	Anfiestomática	Hipoestomática	Hipoestomática
Densidad estomática	Menor	Mayor	Mayor
Grosor de la cutícula	Gruesa	Delgada	Delgada
Tamaño células epidérmicas	Mayor	Menor	Menor
Hidrénquima	Presente	Ausente	Ausente
<b>Regeneración</b>			
Dispersión de semillas			
Conducta del vector	Arborícola	Arborícola	Generalista
Llegada de semillas	Dosel	Dosel	Suelo
Germinación de semillas			
Radiación	Sombra-intolerante	Sombra-intolerante	Sombra-tolerante
Desecación	Mayor tolerancia	Mayor tolerancia	Menor tolerancia
Sustrato	Árbol	Árbol	Suelo
Establecimiento de plántulas			
Sustrato	Árbol	Árbol	Suelo
Radiación	Sombra-intolerante	Sombra-intolerante	Sombra-tolerante
Desecación	Mayor tolerancia	Mayor tolerancia	Menor tolerancia

\*Componente del nicho ecológico incorporado en esta investigación

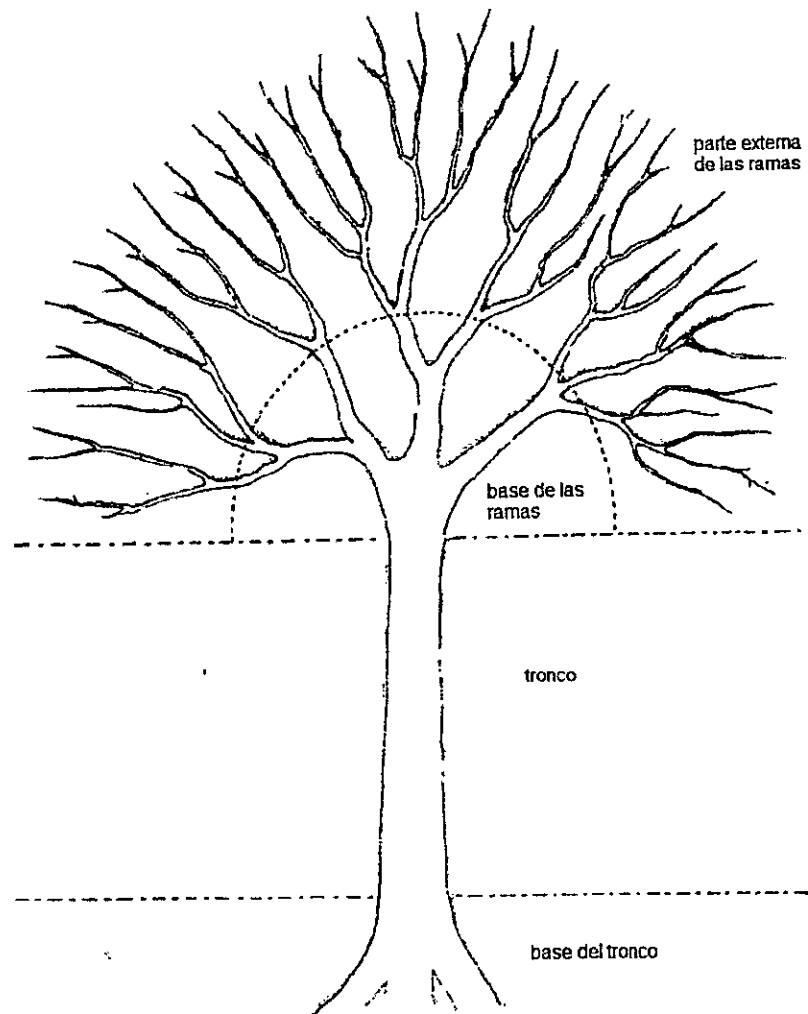
Tabla 3. Referencias a Gesneriaceae en la literatura.

Se detallan las formas de crecimiento con que distintos autores se han referido a las tres epífitas de la familia presentes en Chile

<i>Asteranthera</i>	<i>Mitraria</i>	<i>Sarmienta</i>	Referencia
Arbusto epifítico	Arbusto epifítico Epífita facultativa	Arbusto epifítico	Muñoz, 1959 Rivero & Ramírez, 1978
Arbusto trepador	Arbusto trepador	Arbusto trepador	Muñoz, 1980
Arbusto trepador	Arbusto trepador	Arbusto trepador epífita	Hoffmann, 1982
Epífita	Epífita	Epífita	Villagrán & Armesto, 1980; Smith-Ramírez, 1993; Smith-Ramírez & Armesto, 1994; Armesto et al., 1996
Liana trepadora, epífita	Subarbusto, epífita	Liana trepadora, epífita	Wiehler, 1983
Arbusto trepador enraizado en el suelo	Arbusto trepador enraizado en el suelo	Arbusto estrictamente epifítico	Reiche, 1898

### Figura 1. Zonas de los árboles

Cuatro zonas de los árboles de mayor tamaño (sobre 40 cm diámetro a la altura del pecho, DAP) reconocidas como diferentes micohábitats para las especies epifitas en las que fue evaluada la presencia o ausencia de Gesneriáceas. Modificado de Johansson (1974).



## MÉTODOS

### Especies de estudio

Las descripciones de las especies de la familia Gesneriaceae presentes en Chile siguen a Reiche (1898), Muñoz (1980) y observaciones personales:

#### *Asteranthera ovata* (Fig. 2A,D) "estrellita"

Arbusto trepador arraigado en el suelo con raíces adventicias en los nudos. Ramas nuevas peludas. Hojas numerosas, aovadas, obtusas, cortamente pecioladas, almenado-dentadas; cara superior verde, algo peluda, cara inferior pálida, casi pelada, de tamaño muy variable, de 7-20 mm de largo. Flores cortamente (10-15 mm) pedunculadas. Corola de un rojo intenso, con el tubo peludo de 3 cm de largo, y el limbo de 3 cm de ancho. Flores grandes, solitarias, axilares (Fig. 2A). Florece en Enero y Febrero. El fruto una baya globosa, un poco deprimida, de color verde-purpúreo, de 11-13 mm de largo por 10-12 mm de diámetro (Fig. 2D), que contiene numerosas semillas, de 1-1,2 mm de largo por 0,5-0,6 mm de ancho, elipsoidales, a

veces algo gibosas, finamente estriadas longitudinalmente, de color negro purpúreo, brillantes,  $0,09 \pm 0,002$  mg peso seco (N=26 semillas). Habita de Concepción hasta Aisén, entre 500-1.300 msnm. Género monotípico y endémico a Chile y Argentina.

*Mitraria coccinea* (Fig. 2B,E) "vochi-vochi botellitas"

Arbusto trepador arraigado en el suelo con hojas opuestas y raíces adventicias que brotan de los nudos. Ramas nuevas híspidas. Hojas muchas veces de largo desigual, aovado-oblongas, agudas, denticuladas casi desde la base, cara superior con algunos pelitos, cara inferior muy pálida. Láminas de 1-3 cm. Pedúnculos de 3 cm. Flores grandes, solitarias, axilares. Corola rojo lacre, muy cortamente peluda, de 4-5 cm de largo (Fig. 2B). Florece de Octubre a Febrero. El fruto es una baya verde, polisperma, indehiscente, con el resto de los órganos persistentes sobre ella, de 1,5 cm de diámetro (Fig. 2E), contiene muchas semillas fusiformes, algo encorvadas, finamente estriadas longitudinalmente, de color café claro y los extremos más oscuros, de 2 mm de largo,  $0,20 \pm 0,006$  mg peso seco (N=26 semillas). Habita en Fray Jorge y desde Maule a Magallanes, sin llegar a Tierra del Fuego.

*Sarmienta repens* (Fig. 2C,F) "medallita, habaslahuén, itallahuén"

Arbustito rastrero epífita no enraizado en el suelo, radicante en los nudos; las ramas peludas. Hojas opuestas, carnosas, blancas por debajo y marcadas por puntos hendidos, aovado-orbiculares, enteras o ligeramente dentadas hacia el ápice, cortamente pecioladas, de 1-2,5 cm de largo. Flores largamente pedunculadas en las axilas, 1 ó 2 en los pedúnculos. Brácteas oblongo-lineares, obtusas, acercadas al cáliz. Corola lacre, de 3 cm de largo. Los estambres largos sobrepasan la corola en 1

cm (Fig. 2C). Florece de Octubre a Febrero. Fruto una baya amarilla piriforme, aovada, polisperma de 9 mm de largo por 6 mm de ancho, con el pistilo y el cáliz persistente (Fig. 2F), semillas 1,8-1,9 mm de largo por 0,8 mm de ancho, fusiformes, algo gibosas, estriadas longitudinalmente, color café claro, los ápices engrosados y más oscuros y  $0,22 \pm 0,009$  mg peso seco (N=26 semillas). Habita en Fray Jorge y Talinay y desde Maule a Chiloé.

### Sitios de estudio

Se estudiaron los patrones de distribución de las tres especies epífitas en los dos tipos de bosque templado lluvioso siempreverde más frecuentes en el sur de Sudamérica: el bosque Valdiviano y el bosque Nord Patagónico (Armesto y col., 1996), ambos presentes en el sector norte de la Isla Grande de Chiloé. El bosque de tipo Valdiviano, característico de la zona costera al norte de Chiloé hasta Concepción, con especies de la familia Myrtaceae, *Laureliopsis philippiana*, *Aextoxicon punctatum* y *Eucryphia cordifolia*, se encuentra en Chiloé sobre las lomas y en las laderas costeras expuestas al viento, presenta un suelo con buen drenaje con 40-55% de contenido hídrico y un pH promedio de 4,9 (Holdgate, 1961). En este suelo se encuentra hojarasca, humus, arcilla suave color café claro y a los 15-30 cm arena, grava arenosa o arcilla arenosa (Holdgate, 1961). El bosque Nord Patagónico en cambio, se distribuye desde la X Región hasta Aysén, y presenta una comunidad mixta de angiospermas y gimnospermas, con especies como *Saxogothea conspicua*, *Podocarpus nubigena*, *Weinmannia trichosperma*, *Nothofagus nitida* y *Tepualia stipularis*. Este bosque Nord Patagónico es también típico de los sectores

montañosos sobre los 400 m en la Cordillera de Piuchué en Chiloé (Villagrán, 1985) y en los valles y en los bordes de lomas con mal drenaje (Holdgate, 1961). El suelo del bosque Nord Patagónico presenta mayor contenido de materia orgánica que el del tipo Valdiviano (60% en promedio) y un pH de 3,8 a 4,0 (Holdgate, 1961). Desde la superficie hacia abajo presenta un horizonte de turba café oscuro en la región superior con un elevado contenido de agua (55%-70%), que se separa de arenas, arcillas arenosas o arcillas por una delgada capa de transición (Holdgate, 1961).

El clima predominante es templado-húmedo con una fuerte influencia oceánica (Di Castri y Hajek, 1976). Los registros meteorológicos (1996-2007) de la Estación Biológica Senda Darwin, a 15 km al norte de la ciudad de Ancud, indican precipitaciones de 2.124 mm anuales que caen durante todo el año, y una temperatura media de 8,7° C. La temperatura máxima promedio durante los meses de verano es de 17,5° C; y la temperatura mínima promedio durante los meses de invierno es de 2,5° C.

### **Muestreo de epífitas**

Para caracterizar las formas de crecimiento y los microhábitats de las especies epífitas se realizaron muestreos de las epífitas Gesneriáceas en dos localidades de bosque antiguo en cada tipo de bosque, con árboles emergentes de una edad estimada de 300– 400 años (Aravena y col., 2002; A. Gutiérrez, comunicación personal) ubicados en tierras bajas al norte de la Isla Grande de Chiloé, Chile (Fig. 3): Ahuenco (42°07' S, 74°01' W) y Guabún (41°48' S, 74°00' W) correspondieron a bosques Valdivianos y Fundo Cisnes (41°50'S, 73°36'W), Caulín y Estación



Biológica Senda Darwin (41°52'S, 73°40'W), 10 km al noreste de Ancud, a bosques Nord Patagónicos.

El dosel de los bosques Valdivianos de las dos localidades estaba dominado por especies laurifolias como *Eucryphia cordifolia* (Cunoniaceae), *Laureliopsis philippiana* (Lauraceae) y especies de Myrtaceae (Tabla 4). En estos bosques fueron abundantes los árboles de gran tamaño con una gran biomasa de epífitas, siendo especialmente frecuentes la holoepífita Bromeliácea *Fascicularia bicolor* y la hemiepífita primaria *Pseudopanax laetevirens* (Araliaceae), que generaron importantes acumulaciones de materia orgánica en el dosel. El dosel de las dos localidades de bosque Nord Patagónico estaba dominado por árboles laurifolios siempreverdes y algunas especies de coníferas: Los árboles emergentes de más de 25 m de alto eran *Nothofagus nitida* (Nothofagaceae), *Podocarpus nubigena* (Podocarpaceae), *Saxegothaea conspicua* (Podocarpaceae) y *Weinmannia trichosperma* (Cunoniaceae, Tabla 4) y en el dosel principal eran frecuentes *Drimys winteri* (Winteraceae) y varias especies de Myrtaceae (Tabla 4). *Amomyrtus luma*, *A. meli*, *Tepualia stipularis* (Myrtaceae) y *Caldcluvia paniculata* (Cunoniaceae) eran frecuentes en el sotobosque. En este bosque también son frecuentes otras epífitas como *Luzuriaga polyphylla* (Luzuriagaceae), *Fascicularia bicolor* (Bromeliaceae) y doce especies de helechos película (Hymenophyllaceae). En el suelo del bosque son abundantes los troncos y ramas de distintos tamaños y grados de descomposición, y una alta cobertura de briófitas y helechos película.

Para abarcar la heterogeneidad espacial en la estructura de los bosques en cada localidad se establecieron dos parcelas de 50×20 m, ubicadas a más de 200 m de cualquier borde del fragmento de bosque. En cada tipo de bosque se identificaron

las especies arbóreas más abundantes de acuerdo a la frecuencia relativa de troncos de árboles enraizados dentro de la parcela (Tabla 4). Las características de la flora y de la estructura de los bosques reveló diferencias entre los dos tipos de bosque en términos de densidad de árboles ( $V < NP$ ) y DAP promedio ( $V > NP$ , Kolgomorov-Smirnov,  $P < 0,05$  en todos los casos; Tabla 4). No se encontraron diferencias en las áreas basales totales, el número de especies arbóreas o el dap máximo entre los dos tipos de bosque (Kolgomorov-Smirnov,  $P > 0,05$  en todos los casos; Tabla 4).

El análisis cuantitativo de las comunidades de especies epífitas enfrenta varias dificultades que no se encuentran en el análisis de la vegetación que crece a nivel del suelo. La complejidad que impone acceder al dosel de los árboles, donde crecen las epífitas, ha motivado a los investigadores a desarrollar grúas (e.g., Joyce, 1991), globos de aire caliente (e.g., Hallé, 1990), torres y pasarelas (e.g., Lowman y Bouricious, 1993; Lowman, 1995). Estudios con presupuesto más limitado frecuentemente utilizan equipo de escalada de montaña para subir a los árboles (e.g., Perry, 1978; Whitcare, 1981). Sin embargo, cuando se trata de identificar la presencia de especies epífitas como las Gesneriáceas, relativamente conspicuas en el dosel de los árboles, el método más simple para obtener información del dosel es la observación directa desde el suelo, utilizando binoculares cuando es necesario observar a alturas significativas en el dosel. Este método permite realizar un protocolo de muestreo en una gran cantidad de árboles, donde el ascenso al dosel de cada árbol sería poco práctico (ver Moffett y Lowman, 1995).

### **Formas de crecimiento epífita**

Para identificar las formas de crecimiento de las tres especies de Gesneriaceae epífitas, se estudió la abundancia de cada especie identificando los sustratos de enraizamiento en el suelo y los árboles del bosque a través de dos muestreos:

-Suelo: El suelo de los bosques fue muestreado registrando la presencia/ausencia de las especies de Gesneriáceas en un total de 100 cuadrantes de 1 m<sup>2</sup> en cada parcela de 50×20 m distribuidos cada 2 m en cuatro transectos equidistantes de 50 m de largo. Se muestrearon las parcelas ubicadas en Guabún, Fundo Cisnes y Senda Darwin. En total se muestrearon 600 cuadrantes de suelo de 1 m<sup>2</sup> en seis parcelas de bosque. La localidad de Ahuenco no fue muestreada.

-Epífitas en árboles: Para el muestreo de las epífitas en los árboles, se identificó la presencia/ausencia de individuos de las especies de Gesneriáceas en todos los árboles con un DAP  $\geq 5$  cm presentes en las ocho parcelas de estudio. Para árboles de más de 8 m de alto, se utilizaron binoculares Pentax 12,5×50 DCF SP para evaluar la presencia de las especies en el dosel. Cuando se registró la presencia de alguna de las tres especies, se evaluó en terreno si el tallo de la epífita enraizaba en el suelo del bosque. Cuando el tronco del árbol estaba cubierto por detritus, briófitas, especies de la familia Hymenophyllaceae, raíces u otras epífitas, se buscó con el tacto en torno al perímetro del tronco del árbol la presencia del tallo de la epífita 50 cm por encima de la base del tronco del árbol. Si es que se encontraba un tallo, el detritus y las epífitas

se despejaron manualmente para identificar visualmente si correspondía a alguna de las especies de interés y se evaluaba si estaba enraizada en el suelo o no.

Para comparar la distribución de frecuencias de las tres especies sobre el suelo y sobre los árboles del bosque se realizó una prueba  $\chi^2$  para cada sustrato, usando los cuadrantes (N=600) como unidad en el muestreo de suelo, y cada árbol individual (N=1622) como unidad de muestreo en la frecuencia sobre los árboles. Se usó el programa SigmaStat 3,1 para analizar los datos.

### **Patrones de distribución vertical y en el dosel**

Para describir los patrones de distribución de las especies de Gesneriáceas de cada bosque se registró la presencia de Gesneriáceas epífitas en todos los árboles de DAP  $\geq 5$  cm (modificado de Hietz y Hietz-Seifert, 1995) presentes en todas las parcelas de estudio de 50x20 m. Una buena medida de la abundancia de briófitas y líquenes epífitos es la estimación de la cobertura sobre cuadrantes con un área definida, generalmente de  $\text{dm}^2$ , sobre los troncos y las ramas grandes (Kenkel y Bradfield, 1981, 1986; Kantvilas y Minchin, 1989). Sin embargo, esta superficie es demasiado pequeña para ser representativa de una comunidad de especies epífitas vasculares y las áreas de mayor tamaño generalmente son heterogéneas en inclinación, exposición, diámetro y otras características del micrositio que podrían influir sobre la cobertura de las especies (Hietz y Hietz-Seifert, 1995). La estimación de la cobertura total sobre el árbol podría ser una mejor medida de la abundancia de las epífitas sobre los troncos y las ramas grandes, sin embargo, esta estimación también es inexacta cuando se consideran las ramas pequeñas (Hietz y Hietz-Seifert, 1995),

porque la mayoría de las veces las ramas pequeñas tienen un mayor número total, mayor largo y mayor superficie que las ramas grandes (Hietz y Hietz-Seifert, 1995). Una alternativa para evitar el efecto del tamaño sobre el muestreo de epífitas es evaluar la presencia de una especie en un árbol o en una zona (Sugden y Robins, 1979; Gentry y Dodson, 1987) evitando considerar los límites de organismos clonales, y expresar los valores de las especies como porcentaje por árbol o zona (ver Hietz y Hietzseifert, 1995).

Además de registrar la presencia/ausencia de las tres Gesneriáceas sobre los árboles  $\geq 5$  cm DAP, se registró el DAP y la especie de cada árbol muestreado. Los árboles muertos en pie también fueron muestreados, y fueron identificados como snags, dado que los diferentes grados de descomposición de la corteza y la ausencia de la copa del árbol no permitieron identificar la especie arbórea en todos los casos. Los árboles vivos que no pudieron ser identificados a nivel de especie se registraron como n.i. (no identificado). Además, en cada árbol se registró la distribución vertical de las epífitas en rangos de altura (modificado de Fischer y Araujo, 1995) y la distribución en las zonas de los árboles (modificado de Johansson, 1974, Fig. 1). Este muestreo es explicado a continuación:

-Distribución vertical: Para identificar los patrones de distribución vertical de las tres especies epífitas en el perfil del bosque se realizó un muestreo de presencia/ ausencia de cualquier estructura de una planta de Gesneriaceae adulta (tallos, ramas, flores, etc.) en cuatro rangos de altura absoluta sobre los árboles muestreados. Cuando se registraba una Gesneriaceae, se evaluaron los rangos de altura superior e inferior donde estaba presente alguna estructura de la planta a partir de la identificación por

las hojas y/o estructuras reproductivas. Cuando el tronco del árbol estaba cubierto por detritus, briófitas, Hymenophyllaceae, raíces u otras epífitas, y se identificó en alguna de los rangos de altura la presencia de hojas y/o estructuras reproductivas de alguna Gesneriaceae, se buscó con el tacto la presencia del tallo de la epífita en torno al tronco del árbol. Cuando se encontró un tallo, se despejaron manualmente las epífitas y detritus, y se identificó visualmente si correspondía a alguna de las especies y se evaluó si correspondía a la planta identificada por las hojas y/o estructuras reproductivas. Se registró la presencia de individuos de las tres especies de epífitas en cuatro rangos de altura: a) Desde el nivel del suelo a 0,3 m de altura sobre el árbol; b) Sobre 0,3 m a 1,5 m; c) Sobre 1,5 m a 3,0 m; y d) sobre 3,0 hasta la parte superior del dosel del árbol. Se eligió el rango de altura inferior porque se intentó representar las condiciones de luz y humedad en los sectores cercanos al suelo del bosque, y se incluyó en el rango de altura superior todo el perfil vertical del árbol muestreado sobre los 3 m para evitar errores de estimación asociadas a la diferenciación de alturas superiores a los 3 m desde el suelo del bosque. Los dos rangos intermedios representan el rango superior e inferior a la altura media antes de los 3 m (modificado de Fischer y Araujo, 1995).

-Zonas de los árboles: Para identificar las zonas de los árboles donde se distribuyen las Gesneriáceas, en cada árbol con DAP  $\geq 40$  cm se reconocieron cuatro zonas relacionadas con la arquitectura del árbol (modificado de Johansson, 1974) y se evaluaron, con el mismo procedimiento anterior, la presencia/ ausencia de cualquier individuo de las tres especies de Gesneriáceas (tallos, ramas, etc.) sobre: a) Base del árbol, identificada como la parte inferior del tronco con un diámetro mayor que el

resto del tronco; b) En el tronco por encima de la base, c) La base de las ramas y la región superior del tronco principal, y d) La región intermedia y externa de las ramas del árbol (modificado de Johansson, 1974, Fig. 1). Las copas de los árboles fueron muestreados usando binoculares Pentax 12,5×50 DCF SP cuando fue necesario. En total, se muestrearon 40 árboles en el bosque Nord Patagónico y 100 árboles en el bosque Valdiviano (Tabla 4).

### **Análisis estadístico**

Para evaluar simultáneamente los efectos individuales y las interacciones de los aspectos estructurales del bosque en la distribución vertical de las especies epífitas, utilizamos un modelo lineal generalizado (GLM, por sus siglas en inglés) con distribución de error binomial. La ventaja de utilizar los datos de presencia y ausencia en lugar de porcentajes de abundancia es que permite mantener el tamaño de la muestra, que disminuiría al calcular porcentajes. Al mantener el tamaño de la muestra se conservan grados de libertad suficientes para poder incluir varios elementos simultáneamente y evaluar el porcentaje de varianza explicada por los diferentes elementos estructurales del bosque en la distribución de las epífitas. En el modelo utilizamos presencia (1) y ausencia (0) de epífitas como variable respuesta y evaluamos los efectos de especie de epífita (*Asteranthera*, *Mitraria*, *Sarmienta*), tipo de bosque (Valdiviano, Nord Patagónico), categoría de tamaño del árbol en DAP (<10 cm, ≥10 cm-<40 cm, ≥40 cm) y los cuatro rangos de altura descritos previamente para estudiar la distribución vertical de las epífitas. Utilizamos el procedimiento "stepwise" en el que se evalúa el efecto de remoción de elementos no

significativos en el ajuste del modelo. Se utilizó el Criterio de Información Akaike (AIC, por sus siglas en inglés) para comparar los diferentes modelos y se escogió el modelo con el menor AIC (Crawley, 2005). Finalmente, se verificó el modelo mínimamente adecuado, evaluando el factor de sobredispersión (razón entre la varianza residual y los grados de libertad residuales, Crawley, 2005).

Para evaluar la relación entre la presencia de las especies epífitas la zona del árbol se incluyeron los árboles con DAP  $\geq 40$  cm de diámetro en cada tipo de bosque y se utilizó una prueba Chi cuadrado. Para evaluar la relación entre la presencia de las especies epífitas y la especie arbórea se seleccionaron las especies arbóreas identificadas que representaron más del 5% del total de los árboles en cada tipo de bosque y se realizaron pruebas Chi cuadrado.

### **Caracteres foliares y del tallo**

Para medir el grosor foliar y estimar la succulencia de las hojas se colectaron tallos y ramas con hojas de cinco individuos de cada especie de Gesneriaceae presentes a una altura no superior a 1,5 m de altura sobre el suelo en un bosque antiguo del tipo Nord Patagónico en la Estación Biológica Senda Darwin. La colección se llevó a cabo después de una noche lluviosa en las primeras horas del día (Steubing y col., 2002) y las muestras fueron almacenadas en bolsas plásticas cerradas herméticamente con el musgo *Sphagnum magellanicum* saturado de agua para mantener el contenido hídrico de saturación de las hojas hasta su evaluación. Las bolsas fueron almacenadas en un cooler y fueron llevadas al laboratorio (Steubing y col., 2002). En el laboratorio, cincuenta hojas adultas de cada especie se pesaron húmedas y codificaron una a una. Las hojas fueron secadas por 24 hrs a 70° C y pesadas nuevamente para obtener el



peso seco (Steubing y col., 2002). La succulencia se estimó calculando el contenido hídrico/unidad de peso seco [g/g] (Phillips y Jennings, 1976). El grosor foliar se midió utilizando un pie de metro digital (*Asteranthera*, n=18 hojas, *Mitraria*, n=16 hojas, *Sarmienta*, n=17 hojas).

Siguiendo el protocolo de Nelson y col. (2005), se fijaron dos secciones de tallo y cuatro hojas de cada especie en alcohol con ácido acético y formaldehído (FAA) 5:5:90, colectados de plantas presentes en un bosque secundario de la Estación Biológica Senda Darwin. Los materiales fijados se deshidrataron en series de etanol, se realizaron secciones con micrótopo y se tiñeron con la coloración safranina-astra blue (Ely y col., 2007). Posteriormente las secciones fueron montadas y examinadas con un microscopio ZEISS Axioskop 2 plus asociado a una cámara fotográfica digital y al programa KS100 3,0 en una computadora. Desde la computadora se capturaron las imágenes y se midió el alto de las células epidérmicas, el grosor de la cutícula, el alto del parénquima en empalizada, el diámetro de las células del mesófilo y el diámetro de los elementos del vaso. Los datos se basaron en al menos 25 mediciones por carácter (Carlquist y Hoekman, 1986).

Para obtener impresiones de los estomas en la cara adaxial y abaxial de las hojas, se colectaron cinco hojas de cada especie presentes en un bosque secundario de la Estación Biológica Senda Darwin. Sobre ambas superficies foliares se distribuyó homogéneamente una mezcla de barniz de uñas incoloro disuelto en alcohol y éter 1:2, que después fue desprendido y montado sobre un portaobjeto (Steubing y col., 2002). Las impresiones de los estomas fueron observadas y analizadas al microscopio con el procedimiento descrito previamente.

Para analizar las diferencias en el alto de las células epidérmicas, el alto de las células del parénquima en empalizada, el diámetro de células del mesófilo, el diámetro de los elementos del vaso y la densidad estomática entre las especies se realizaron pruebas de Anova no paramétrico Kruskal-Wallis por la no normalidad en la distribución de los datos.

### **Nicho de regeneración**

**Fenología de Gesneriaceae.** Para evaluar la cantidad de frutos producidos por individuo de las tres especies de Gesneriaceae en bosques de la Estación Biológica Senda Darwin, se seleccionaron entre 8 y 10 individuos adultos reproductivos de cada especie. Antes de que terminara la floración de las tres especies (Smith Ramirez y Armesto, 1994), se registró mensualmente la producción de frutos de cada individuo entre Febrero y Abril del 2005. Para cuantificar los frutos en individuos con estructuras reproductivas en altura (sobre 5 m) se utilizaron binoculares Pentax 12,5×50. La comparación entre especies en la variación en el número de frutos en el tiempo se realizó a través de un análisis de sobrevivencia Log-Rank en el programa Sigma-Stat 3,1.

**Identificación de los vectores dispersantes de semillas.** Para identificar las posibles especies de vertebrados dispersantes de semillas de las tres especies de Gesneriáceas en el bosque se capturaron aves y el marsupial arbóreo *Dromiciops gliroides* con el fin de evaluar el contenido de semillas en las fecas. Sólo para el marsupial *Dromiciops gliroides* se realizaron pruebas de cafetería en las que se ofrecieron

frutos de las tres especies Gesneriáceas, que han sido realizados con éxito previamente sin requerir de períodos de aclimatación (e.g.; Jiménez y Rageot, 1979). El consumo de frutos de Gesneriáceas en cautiverio por parte de *Dromiciops gliroides* representaría una evidencia de que el animal es capaz de consumir los frutos, y permite identificar los tipos de restos que deja al consumirlos. No se realizó una prueba de cafetería en aves, dado que el período principal de dispersión de las tres especies en Chiloé ocurre cuando la abundancia de *Elaenia albiceps*, un ave que no presenta conducta agresiva frente a la captura, ha disminuido considerablemente debido a su migración. Las principales especies de aves frugívoras que permanecen en Chiloé al momento de dispersión de semillas de las tres especies de Gesneriáceas son *Turdus falklandii* y *Curaeus curaeus*. Ambas especies presentan una conducta sumamente agresiva frente a la captura, y la realización de experimentos de cafetería con estas especies requeriría al menos de varias semanas de aclimatación a las condiciones de cautiverio en instalaciones especialmente fabricadas con ese fin, y, hasta donde sé, no han sido practicadas previamente con éxito.

1. Muestreo de aves. La información sobre el consumo de frutos se basó en la identificación de semillas presentes en muestras fecales de aves capturadas en los bosques y bordes de bosque de Senda Darwin (Loiselle y Blake, 1999). Las aves capturadas fueron mantenidas individualmente dentro de una bolsa de tela cerrada durante 5-10 minutos para colectar las muestras fecales (Loiselle y Blake, 1999). El material defecado fue removido cuidadosamente de las bolsas de tela y almacenado en bolsas de papel individuales codificadas para posteriormente identificar y cuantificar las semillas presentes en cada muestra fecal utilizando una lupa binocular

con un aumento de 50×, un catálogo de referencia de Jaña (2007) y a partir de un catálogo confeccionado en este estudio con las semillas de los frutos colectados en el área de estudio. Es posible que el método utilizado para identificar el consumo de los frutos de Gesneriáceas por aves subestime tanto el número como la diversidad de semillas dispersadas, dado que algunas especies de aves podrían defecar las semillas mientras están consumiendo los frutos (Loiselle y Blake, 1999) o ser capturadas con menor probabilidad con el método de redes de niebla utilizado, como *Sclerochilus rubecula* y *Pterotochos tarnii* (Rhynocriptidae).

Los datos de este estudio sobre la presencia de semillas de Gesneriaceae en las fecas fueron obtenidos durante la fructificación de las tres especies en dos períodos de captura de aves durante Febrero y Abril 2005. Para las capturas se utilizaron 15 redes de niebla, nueve de las cuales eran de 6×2,6 m (30 mm de luz) y seis redes eran de 9×3,2 m (60 mm de luz). El primer período fue de siete días a fines del mes de Febrero y el segundo, durante seis días a principios de la segunda quincena del mes de Abril (esfuerzo de muestreo total= 1.462,5 horas red en 13 días). Durante los días de captura no se presentaron precipitaciones. Las redes se instalaron cada 0,1– 1,0 km, intentando que los hilos de las redes fueran menos visibles para las aves, y su distribución espacial fue modificada cada dos días para muestrear una mayor área de bosque. Las redes fueron abiertas al amanecer desde las 07:30 AM a las 13:30-14:30 hrs, operadas por 6-7 h cada día. Mientras las redes estaban abiertas, fueron revisadas regularmente para evaluar la presencia de aves atrapadas.

2. Frugivoría en *Dromiciops gliroides*. Se obtuvieron muestras fecales de individuos de *Dromiciops gliroides* capturados en Marzo 2005 en trampas tipo Tomahawk. Las

fecas de los individuos capturados (N=30) fueron obtenidas durante el período de manipulación o removidas de las trampas y fueron preservadas separadamente en alcohol, registrando la fecha y analizadas posteriormente bajo la lupa binocular 50×. Para cada muestra se identificaron y cuantificaron las semillas.

Para comparar el consumo de las Gesneriáceas por aves y por *Dromiciops*, se contrastó el número total de semillas de cada especie epífita en cada especie de vertebrado capturada sumando el número de semillas encontradas en las muestras fecales con una tabla de contingencia (14 especies de vertebrados y tres especies de plantas, Loiselle y Blake, 1999). Estos datos reflejan si las diferentes especies de vertebrados son consumidores equivalentes, pero evalúan sólo parcialmente la cantidad de semillas dispersadas efectivamente, ya que se desconoce el sitio donde las semillas son depositadas.

Para evaluar si *Dromiciops* consumía los frutos de las Gesneriáceas en cautiverio, el último día de trampeo, dos individuos de cada localidad (N= 4 individuos) fueron mantenidos en el laboratorio en cajas individuales de 1×1×0,5 m por ~20 horas. Dentro de las cajas, los individuos de *D. gliroides* contaban con agua, hojas de *Chusquea quila*, tres frutos de *Myrteola nummularia*, *Luzuriaga poliphylla*, *Gaultheria phillyreifolia* y de las tres especies de Gesneriaceae respectivamente. Se registró el consumo y los restos de frutos consumidos de las especies de Gesneriáceas. Los individuos fueron liberados en el bosque la mañana siguiente a la que fueron capturados.

**Patrones de lluvia de semillas.** Se evaluaron los patrones de densidad de lluvia de semillas de las especies de Gesneriaceae acumuladas durante la producción de frutos

entre Febrero y principios de Mayo 2005 en una de las parcelas de estudio de 50×20 m de bosque Nord Patagónico ubicadas en la Estación Biológica Senda Darwin. En la parcela, se instalaron 90 trampas de semillas distribuidas en seis transectos paralelos equidistantes de 50 m de largo. En la parcela se registró un total de 216 árboles con un DAP  $\geq 5$  cm, de los cuales, 25 (11,6%) presentaron *Sarmienta*, doce (5,6%) árboles presentaron *Mitraria* y seis (2,8%) árboles presentaron *Asteranthera*. En cada transecto se instalaron 15 trampas de semillas con una distancia regular de 3,6 m. El diseño de las trampas de semillas consistió en un anillo metálico de 0,3 m de diámetro (0,07 m<sup>2</sup> de área, modificado de Jaña, 2007), del que se sujetó una bolsa de tela de nylon <0,2 mm de luz y 0,4 m de largo, permitiendo de esta manera la acumulación de semillas pequeñas y facilitando el paso del agua para evitar la descomposición de la hojarasca. Los anillos metálicos se instalaron a una altura mínima de 0,7 m sobre el nivel del suelo, sobre dos estacas de PVC.

Las bolsas con hojarasca, detritus y semillas fueron colectadas cada 20 días en promedio y reemplazadas por bolsas vacías. Permanecieron ventiladas en el laboratorio hasta que el material colectado estaba seco. Una vez seco, el material contenido en las bolsas fue depositado en bolsas de papel codificadas y almacenadas hasta su análisis posterior, que consistió en eliminar la hojarasca y separar las semillas de mayor tamaño. Posteriormente, el detritus fue analizado en pequeñas cantidades haciéndolo pasar por un tamiz fino y examinando la presencia de semillas bajo una lupa binocular con un aumento de 50×. Las semillas presentes en cada trampa en cada una de las fechas de colecta fueron identificadas por comparación con una colección de referencia de semillas de la Estación Biológica Senda Darwin generada por Jaña (2007) y a lo largo de esta investigación. Los datos corresponden a

semillas libres (fuera de los frutos) presentes en la trampa de semillas, que por tratarse de bayas indehiscentes, se asumió como una evidencia de haber pasado por el tracto digestivo de un animal (Hardesty y Parker, 2002).

Se consideró la fecha correspondiente a la mediana del tiempo durante el que estuvo expuesta la trampa a la lluvia de semillas para identificar cada período de colecta: 24 de Febrero (15 días), 14 de Marzo (19 días), 30 de Marzo (17 días) y 25 de Abril (32 días).

**Experimentos de germinación y sobrevivencia de plántulas.** Los experimentos de germinación de semillas y sobrevivencia de plántulas de las tres especies de Gesneriáceas se realizaron en la Estación Biológica Senda Darwin entre Marzo 2005 y Mayo 2007.

1. Experimentos de germinación de semillas. En Marzo 2004, durante el período de dispersión de semillas de las tres especies de Gesneriaceae en el norte de Chiloé, se colectaron frutos maduros de 5 a 8 plantas adultas por especie de los bosques de la Senda Darwin. Las semillas fueron extraídas de la pulpa y se dejaron secando al aire por 3-5 días en cápsulas Petri, agrupando las semillas por especie (Figuroa, 2003). Se dispusieron 18 semillas sin daño aparente de una de las especies en un pote plástico de 10 cm de diámetro con perforaciones en la base. Los potes plásticos contenían una mezcla 5:1 de suelo de bosque con arena de río y fueron cubiertos con una caja de alambre de 1 cm<sup>2</sup> de luz para proteger el experimento de herbívoros vertebrados (modificado de Figuroa, 2003). Las semillas fueron sembradas el 25 y 26 de Marzo del 2005. El número de semillas germinadas y el número de plantas con

cotiledones y hojas verdaderas fue registrado en cada pote en intervalos de una hasta cuatro semanas durante 321 días. El tiempo entre las observaciones puede significar subestimaciones en el número de semillas germinadas y plántulas registrado, dado que es posible que algunas de las semillas hayan germinado y muerto en el intervalo entre dos observaciones sin ser registrados (Winkler y col., 2005). Sin embargo, el mismo sesgo habría afectado sin excepción a todas las especies en todos los tratamientos. Durante el experimento, se encontraron evidencias de gastrópodos herbívoros. Se aplicó molusquicida (TOXIMOL, ANASAC) y potes con cerveza como cebo. El efecto de la herbivoría también habría afectado a todas las especies con la misma intensidad.

La respuesta germinativa de las tres especies de Gesneriaceae se comparó sobre dos tipos de sustrato y dos condiciones de luz solar utilizando un diseño factorial cruzado. La luz y el sustrato fueron incluidos como factores experimentales fijos y las especies como un factor de clasificación aleatorio. El tratamiento de luz tuvo dos niveles que intentaron simular las condiciones de luz presentes en los extremos superiores e inferiores del dosel del bosque: bajo el dosel, con una apertura del 1% (Chacón y Armesto, 2005), y a 5 m hacia fuera del borde del bosque, sin cobertura del dosel (100% de apertura del dosel). El experimento fue realizado bajo el dosel de un bosque secundario (tratamiento bajo dosel) y en una pradera adyacente (tratamiento fuera del dosel) en la Estación Biológica Senda Darwin. El tratamiento de sustrato tuvo dos niveles: una mezcla de suelo de bosque con arena de un río cercano (5:1) y la misma mezcla de suelo con un trozo de corteza fresca de *Nothofagus nitida* de ~10 cm<sup>2</sup> cubriendo el suelo, donde se mantuvo la cobertura natural de briófitas y helechos película de la familia Hymenophyllaceae. Se



seleccionó la corteza de esta especie para hacer el experimento por ser gruesa, rugosa y porosa, características que son conocidas por facilitar la retención de las semillas de las plantas epífitas y favorecer su germinación (Benzing y Clements, 1991). Además, dos de las especies de Gesneriáceas estudiadas, *Mitraria* y *Sarmienta*, han sido registradas con frecuencia sobre esta especie arbórea (Muñoz y col., 2003).

Cada tratamiento donde se evaluó la interacción entre la especie, la luz y el sustrato (12 tratamientos en total) tuvo 10 réplicas, con 18 semillas de una de las tres especies. En total, en este experimento se usaron N=2.160 semillas de las tres especies. Para analizar los efectos de los tres factores (especie, radiación, sustrato) sobre el porcentaje de germinación de las semillas en el tiempo se usó un análisis de sobrevivencia Kaplan-Meyer en el programa SigmaStat 3,1 (Systat Software, Inc.), que permite comparar dos o más curvas.

2. Experimentos de sobrevivencia de plántulas. Se evaluó la mortalidad de las plantas en estado de cotiledón y de plántulas con hojas verdaderas que habían germinado en el experimento descrito previamente registrando el número de plantas vivas en cada pote cada 4 semanas durante los primeros nueve meses y después de 23 meses de haberse iniciado el experimento, en Mayo 2007. Debido al escaso porcentaje de germinación de *Asteranthera* (N= 14 semillas germinadas en total), no pudieron evaluarse diferencias en la sobrevivencia de plántulas de esta especie entre tratamientos. La temperatura y las precipitaciones fueron registradas cada una hora durante la duración del estudio por la estación meteorológica instalada en la Estación Biológica Senda Darwin.

Para analizar los patrones de sobrevivencia de las plántulas de *Mitraria* y *Sarmienta* en los distintos tratamientos de luz y sustrato se realizó un análisis de sobrevivencia Kaplan-Meyer en el programa SigmaStat 3,1 (Systat Software, Inc.). Este análisis permitió comparar dos o más curvas de sobrevivencia cuando las primeras mediciones son más frecuentes que las últimas.

Figura 2. Especies epífitas de la familia Gesneriaceae

Flores y frutos de las tres especies epífitas de la familia Gesneriaceae presentes en Chile. A: *Asteranthera ovata*, flores, B: *Mitraria coccinea*, flores, C: *Sarmienta repens*, flores, D: *Asteranthera*, fruto, E: *Mitraria*, fruto, F: *Sarmienta*, fruto

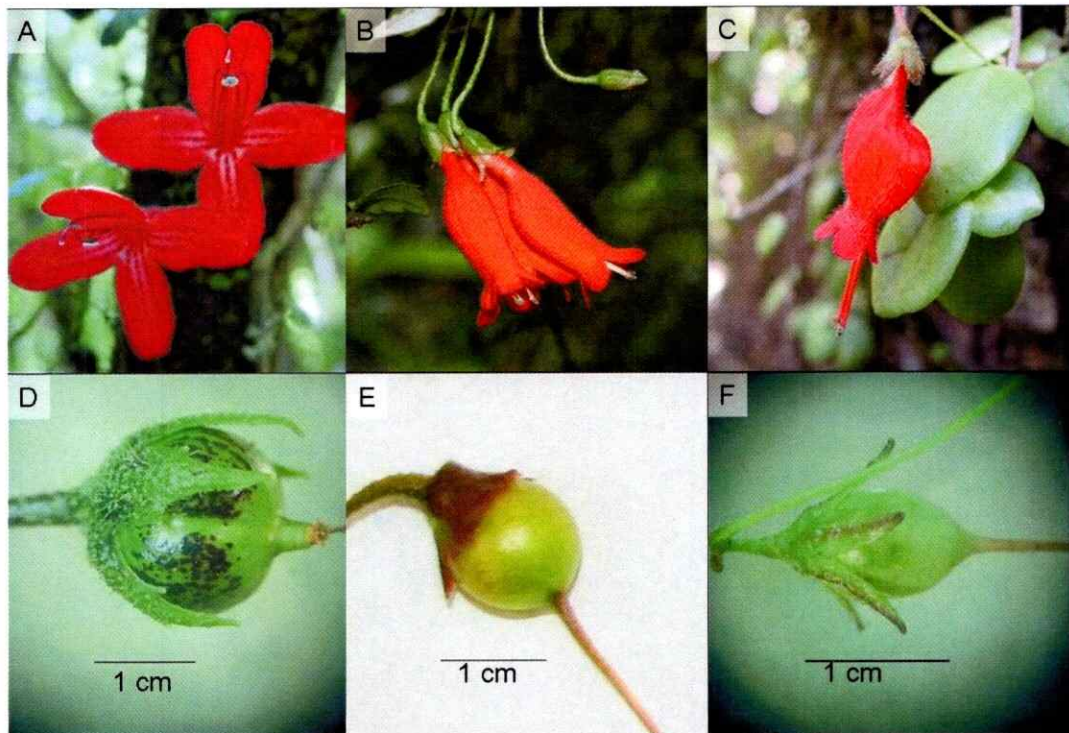


Figura 3. Ubicación geográfica de los sitios de estudio.

Cobertura de los bosques Valdivianos (azul) y Nord Patagónicos (verde) en la Décima Región de Los Lagos. Los círculos muestran los sitios de estudio en las cuatro localidades al norte de Chiloé correspondientes a los dos tipos forestales: Guabún y Ahuenco, y Estación Biológica Senda Darwin y Fundo Cisnes.

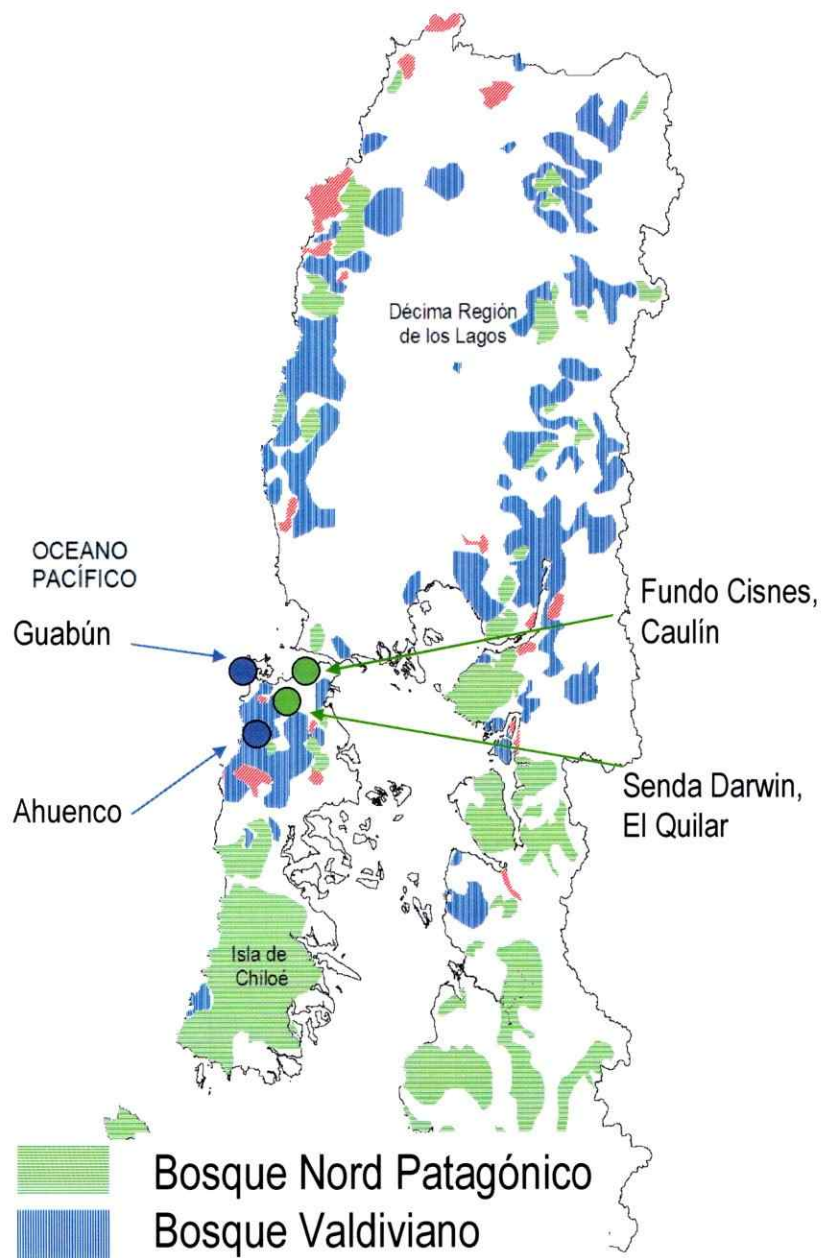


Tabla 4. Estructura y composición de los bosques

Estructura y composición de cuatro parcelas de 50×20 m en cada tipo de bosque donde se estudiaron los microhábitats de las Gesneriáceas. Las diferencias significativas entre los dos tipos de bosque se indican con un asterisco (pruebas Kolgomorov-Smirnov,  $P < 0,05$  en cada caso)

Estructura y vegetación	Tipo de bosque	
	Nord Patagónico ( $\pm$ ES)	Valdiviano ( $\pm$ ES)
Número total de árboles	1074	548
Densidad promedio de árboles (ind/0.1 ha)*	267.8 ( $\pm$ 24.8)	137.1 ( $\pm$ 20.7)
DAP <sup>1</sup> promedio (cm)*	14.6 ( $\pm$ 0.8)	24.9 ( $\pm$ 1.9)
DAP máximo promedio (cm)	128.4 ( $\pm$ 7.9)	133.2 ( $\pm$ 23.0)
Área basal total promedio (m <sup>2</sup> /0.1 ha)	91.2 ( $\pm$ 9.6)	123.1 ( $\pm$ 9.6)
Número promedio de especies arbóreas	11.3 ( $\pm$ 0.9)	9.3 ( $\pm$ 0.8)
Principales especies arbóreas emergentes	<i>Podocarpus nubigena</i> , <i>Nothofagus nitida</i> , <i>Saxegothaea conspicua</i>	<i>Aextoxicon punctatum</i> , <i>Eucryphia cordifolia</i>
Principales especies arbóreas del dosel	<i>Tepualia stipularis</i> , <i>Drimys winteri</i> , <i>Caldcluvia paniculata</i> , <i>Amomyrtus luma</i>	<i>Aextoxicon punctatum</i> , <i>Laureliopsis philippiana</i> , <i>Myrceugenia planipes</i>

\* Diferencias entre los dos tipos de bosque (Pruebas KS,  $p < 0,05$ ), <sup>1</sup>DAP: Diámetro a la altura del pecho

Tabla 5. Elementos incluidos en el GLM.

Elementos incluidos en el GLM para caracterizar los patrones de distribución sobre los árboles de las especies Gesneriaceae en dos tipos forestales al norte de la Isla Grande de Chiloé. Se evaluó la presencia/ausencia de las tres especies de Gesneriáceas en todos los árboles con DAP  $\geq 5$  cm presentes en las ocho parcelas, N= 1623 árboles en cuatro rangos de altura, con los árboles agrupados en tres categorías de DAP.

Tipo de bosque	DAP (cm)	Altura (m)	Especie epífita	Variable respuesta
Valdiviano N=549 árboles	<10	0- <0,3	<i>Asteranthera</i>	Presencia
	10-<40	0,3- <1,5	<i>Mitraria</i>	
Nord Patagónico N= 1074 árboles	$\geq 40$	1,5- <3,0	<i>Sarmienta</i>	Ausencia
		$\geq 3,0$		

## RESULTADOS

### Formas de crecimiento epífita en Gesneriaceae

Se determinaron diferencias estadísticamente significativas entre las tres especies de epífitas en cuanto a su presencia en el suelo de los bosques templados Valdiviano y Nord Patagónico combinando los datos de todas las parcelas de bosque estudiadas ( $\chi^2_{(2)} = 238,9$ ;  $p < 0,001$ ). *Mitraria* fue la especie más frecuente en los cuadrantes de suelo estudiados en ambos bosques (29,8%, N= 600 cuadrantes de 1 m<sup>2</sup>, Fig. 4). *Asteranthera* estuvo presente en un 10,2% de los cuadrantes de suelo (N=600, Fig. 4), mientras que *Sarmienta*, en cambio, no se encontró en ninguno de los cuadrantes de suelo (0%, N=600 cuadrantes, Fig. 4). En relación a la presencia de las especies de Gesneriáceas en los árboles, también se encontraron diferencias significativas entre las tres especies epífitas ( $\chi^2_{(2)} = 301,4$ ,  $p < 0,001$ ). *Mitraria* fue la especie más frecuente sobre los árboles, encontrándose en un 23,7% de los árboles (N= 1623, Fig. 4). *Asteranthera* fue la especie menos frecuente, creciendo sobre 1,7% de los árboles (Fig. 4). *Sarmienta* se encontró en un 18,4% de los árboles muestreados (Fig. 4). Todos los individuos de *Mitraria* y *Asteranthera* que se encontraron sobre los árboles enraizaban en el suelo del bosque, mientras que ninguno de los individuos de

*Sarmienta* enraizó en el suelo del bosque. Estos datos indican que *Mitraria* y *Asteranthera* son especies hemiepífitas secundarias, que germinan en el suelo y ascienden por los troncos de los árboles manteniendo la raíz principal en el suelo, mientras que *Sarmienta* es una especie holoepífita, que germina sobre los árboles y no enraiza en el suelo del bosque.

### **Patrones de distribución en bosques de Chiloé**

Los patrones de distribución de las especies epífitas de la familia Gesneriaceae en el perfil vertical y sobre todos los árboles de DAP  $\geq 5$  cm en cada tipo de bosque presentaron diferencias significativas entre especies epífitas y entre los bosques estudiados. La identidad de las epífitas fue el factor que explicó mayor porcentaje de varianza en la distribución de epífitas en los árboles de ambos bosques (52%, Tabla 6). Se encontró un efecto significativo del tipo de bosque sobre la presencia o ausencia de epífitas sobre los árboles (Tabla 6). El bosque Valdiviano presentó menos árboles sin epífitas (265 árboles, 59,4% del total) que el bosque Nord Patagónico (581 árboles, 73,9% del total, Fig. 5). También se encontró una interacción significativa entre los factores tipo de bosque y especie epífita (Tabla 6), lo que indica que las especies epífitas no se distribuyeron del mismo modo en los bosques Valdivianos y Nord Patagónicos. *Asteranthera* sólo se encontró en los árboles del bosque Nord Patagónico, *Mitraria* fue la especie más frecuente en los árboles del bosque Nord Patagónico y *Sarmienta* fue más frecuente en el bosque Valdiviano que en el bosque Nord Patagónico (Fig. 5).



Con respecto a la presencia simultánea de más de una epífita Gesneriácea sobre los árboles de los tipos de bosque, cerca de 10 árboles del bosque Nord Patagónico (0,9% de los árboles en ese bosque) presentaron *Asteranthera* además de una de las otras dos especies de Gesneriáceas, en tanto que 31 árboles (2,9% de los árboles) presentaron conjuntamente a *Mitraria* y *Sarmienta*, y sólo tres árboles (0,3% de los árboles) presentaron simultáneamente a las tres especies. En el bosque Valdiviano, *Mitraria* y *Sarmienta* se encontraron juntas en 45 árboles (8,2% de los árboles con Gesneriáceas en el bosque Valdiviano, Fig. 6). Estos valores indican que la probabilidad de encontrar juntas a *Mitraria* y *Sarmienta* en un mismo árbol es más de dos veces mayor en el bosque Valdiviano que en el bosque Nord Patagónico en el sector norte de la Isla de Chiloé, y que entre estos dos bosques, sólo en el bosque Nord Patagónico es posible encontrar a *Asteranthera* con alguna otra especie de la misma familia creciendo sobre un mismo árbol, dada su ausencia del bosque Valdiviano.

Se encontró un efecto significativo del diámetro del árbol sobre la presencia de epífitas (Tabla 6; GLM,  $P < 0,001$ ). Tanto las dos especies hemiepífitas secundarias como la especie holoepífita de la familia Gesneriaceae incrementaron su frecuencia con el tamaño de los árboles (Fig. 7). Sin embargo, el efecto del diámetro del árbol sobre la presencia de epífitas difirió entre las especies de Gesneriáceas (Tabla 6; GLM,  $P < 0,001$ ), y se encontró un efecto significativo de la interacción de la especie epífita, el diámetro del árbol y el tipo de bosque (Tabla 6; GLM,  $P < 0,001$ ). Este resultado se ve reflejado en el mayor incremento en la frecuencia de la holoepífita *Sarmienta* en los árboles de mayor tamaño con respecto a las hemiepífitas secundarias (Fig. 7), y la diferencia en la frecuencia de la holoepífita sobre los

árboles de mayor tamaño con respecto a los de tamaño intermedio entre ambos bosques: *Sarmienta* fue tres veces más frecuente en los árboles de mayor diámetro que en los árboles de diámetro intermedio en el bosque Nord Patagónico y fue cerca de siete veces más frecuente en los árboles de mayor tamaño del bosque Valdiviano que en los árboles de tamaño intermedio en este bosque (Fig. 7).

Aunque la altura por sí sola no tuvo un efecto significativo sobre la presencia de epífitas (Tabla 6; GLM,  $P > 0,05$ ), por lo que no hubo diferencias en la presencia de las tres especies de epífitas (en conjunto) entre las distintas alturas del perfil vertical del bosque, la interacción significativa entre la altura y la especie epífita indica que la altura en el dosel afectó de manera diferente la presencia de las especies epífitas Gesneriáceas (Tabla 6; GLM,  $P < 0,001$ ). *Asteranthera* y *Mitraria* fueron más frecuentes en el rango de altura inferior sobre los árboles ( $< 0,3$  m de altura) y su frecuencia disminuyó con la altura en el árbol, mientras que *Sarmienta* presentó el patrón inverso en ambos tipos de bosque: su frecuencia fue menor en la región inferior de los árboles ( $< 0,3$  m de altura) y aumentó con la altura sobre los árboles (Fig. 8). Además, se encontró que los patrones de distribución vertical de las epífitas difirieron entre los dos tipos de bosques estudiados (Tabla 6; GLM,  $P < 0,001$ ), que indica que el patrón de distribución vertical de las tres especies epífitas fue diferente entre los dos tipos de bosque. *Sarmienta* fue más frecuente en el estrato superior del bosque Valdiviano ( $> 3$  m), mientras que en el bosque Nord Patagónico esta especie epífita no presentó diferencias en su frecuencia sobre 3 m y el rango de altura entre 1,5 y 3,0 m (Fig. 8).

Las especies epífitas de la familia Gesneriaceae presentaron diferencias significativas en los patrones de distribución en los árboles de mayores tamaños en

ambos bosques (DAP  $\geq$ 40 cm, bosque NP, N=42 árboles; bosque V, N=100 árboles;  $\chi^2_{(11)} = 82,2$ ;  $P < 0,001$ ). *Asteranthera* y *Mitraria* fueron más frecuentes sobre la base de los troncos de los árboles y menos frecuentes sobre las ramas de los árboles, mientras *Sarmienta* presentó el patrón inverso a las dos especies hemiepífitas secundarias, siendo menos frecuente sobre la base de los troncos y más frecuente sobre los troncos, la base de las ramas y las ramas de los árboles en ambos tipos de bosque (Fig. 9).

Se encontró un efecto significativo de la especie arbórea sobre la presencia de epífitas ( $\chi^2_{22} = 141,5$ ,  $P < 0,0001$ ), indicando que hubo diferencias en la frecuencia de epífitas entre las distintas especies arbóreas. Por ejemplo, *Mitraria* fue más frecuente sobre *Eucryphia cordifolia* y sobre *Luma apiculata* en el bosque Valdiviano (Fig. 10A) y sobre *Amomyrtus luma* y *Nothofagus nitida* en el bosque Nord Patagónico (Fig. 10B). *Sarmienta* fue más frecuente sobre *Eucryphia cordifolia* y *Aextoxicon punctatum* en el bosque Valdiviano (Fig. 10A) y sobre *A. luma* y *Podocarpus nubigena* en el bosque Nord Patagónico (Fig. 10B). *Asteranthera* fue más frecuente sobre *Podocarpus nubigena* y sobre *Nothofagus nitida* en el bosque Nord Patagónico (Fig. 10B).

#### **Caracteres foliares y del tallo**

Las tres especies mostraron hojas dorsiventrales con epidermis uniestratificada en ambas caras, con células de paredes delgadas, mayormente rectangulares en la cara adaxial, cubiertas por una capa de cutícula, con tamaños evidentemente mayores en algunas células. Las células de la epidermis en la cara abaxial fueron de menores

tamaños que las células de la epidermis de la cara adaxial, cuadrangulares y rectangulares (Fig. 11). Las tres especies presentaron tricomas glandulares multicelulares externos, generalmente hundidos con respecto a la superficie de la lámina (Fig. 11). Las hojas de las tres especies presentaron estomas exclusivamente en la cara abaxial (hojas hipoestomáticas, Fig. 11). El parénquima en empalizada de una capa de células de paredes delgadas, más largas que anchas (Fig. 11).

En la vista superior, principalmente en la epidermis adaxial, *Asteranthera* y *Mitraria* presentaron tricomas protectores multicelulares arqueados. Las células de las dos caras de la epidermis presentaron contornos ondulados en estas dos especies, que presentaron parénquima esponjoso con células de forma irregular con evidentes espacios intercelulares (Fig. 11). En la vista superior, *Sarmienta* presentó escasos tricomas en la epidermis adaxial, pero abundantes sobre el nervio medio de la hoja. Las células epidérmicas en las hojas de *Sarmienta* presentaron contornos lisos, con forma hexagonal irregular. Parénquima en empalizada con células de gran tamaño con escaso contenido de cloroplastos (Fig. 11). Clorénquima en una capa de una o dos células de tamaño reducido con una alta concentración de cloroplastos (Fig. 11). Parénquima esponjoso constituido por células acuíferas, de gran tamaño, y paredes celulares delgadas y arrugadas en algunos casos, sin cloroplastos (Fig. 11).

Los tallos de *Asteranthera* y *Mitraria* presentaron desde la región interna a la externa, duramen con células turgentes, xilema primario, floema primario, xilema secundario con anillos de crecimiento y vasos de diámetros grandes, cambium vascular, floema secundario, felodermis, felógeno y felema. *Mitraria* presentó mayor densidad de esclereidas rodeando el floema secundario (Fig. 12). Los tallos de *Sarmienta* presentaron, desde la región interna a la externa, médula con células

turgentes y abundantes acumulaciones de almidón, xilema primario, floema secundario, cambium vascular, xilema secundario con células vivas sin formar anillos de crecimiento, vasos de diámetro pequeño, floema secundario, felodermis, felógeno y felema (Fig. 12).

El grosor foliar varió significativamente entre las tres especies epífitas (ANDEVA Kruskal-Wallis por rangos  $H_{(2, 51)} = 42,2$ ,  $p < 0,001$ ). Las hojas de *Asteranthera* fueron más delgadas que las otras dos especies, mientras que las de *Mitraria* fueron a su vez más delgadas que las de *Sarmienta* (Tabla 7). La succulencia foliar también varió significativamente entre las especies (ANDEVA Kruskal-Wallis por rangos  $H_{(2, 150)} = 83,0$ ,  $p < 0,001$ ). Las hojas de *Sarmienta* fueron más succulentas que las hojas de las otras dos especies, con un contenido hídrico por peso seco de 20,2 g/g, equivalente a un contenido hídrico del 95% (Tabla 7). El grosor de la cutícula superior varió significativamente entre las tres especies (ANDEVA Kruskal-Wallis por rangos  $H_{(2, 92)} = 40,9$ ,  $p < 0,001$ ). La cutícula de las hojas de *Asteranthera* fue más delgada que la de *Sarmienta* y *Mitraria* (Tabla 7). Se encontraron diferencias entre las especies en el alto de las células foliares de la epidermis superior (ANDEVA Kruskal-Wallis por rangos  $H_{(2, 69)} = 37,8$ ,  $p < 0,001$ ). El alto de las células de la epidermis superior de la hoja fue mayor en *Sarmienta* que en las otras dos especies, y mayor en *Mitraria* que en *Asteranthera* (Tabla 7). También se encontraron diferencias en el alto de las células de la epidermis inferior de las hojas entre las tres especies (ANDEVA Kruskal-Wallis por rangos  $H_{(2, 84)} = 34,1$ ,  $p < 0,001$ ), siendo mayor en *Sarmienta* y menor en *Asteranthera*. El alto de las células que formaron el tejido de empalizada difirió entre las especies (ANDEVA Kruskal-Wallis por rangos  $H_{(2, 49)} = 25,6$ ,  $p < 0,001$ ), siendo las células del parénquima de

empalizada de *Sarmienta* las de mayor altura como consecuencia del almacenamiento de agua (Tabla 7), también el diámetro de las células del mesófilo fue mayor en las hojas de *Sarmienta* que en las otras dos especies, igualmente como consecuencia del almacenamiento de agua (ANDEVA Kruskal-Wallis por rangos  $H_{(2, 51)} = 26,8$ ,  $p < 0,001$ , Tabla 7). La densidad estomática en el envés de la hoja varió significativamente entre las especies epífitas (ANDEVA Kruskal-Wallis por rangos  $H_{(2, 11)} = 7,9$ ,  $p < 0,05$ ). *Mitraria* presentó mayor densidad estomática que las otras dos especies, más de dos veces mayor que *Asteranthera* y casi cuatro veces la densidad estomática que la de las hojas de *Sarmienta* (Tabla 7). El diámetro de los vasos del xilema también difirió significativamente entre las tres especies (ANDEVA Kruskal-Wallis por rangos  $H_{(2, 91)} = 56,1$ ,  $p < 0,001$ ). *Sarmienta* presentó los vasos con menor diámetro entre las tres especies, equivalentes a un cuarto del diámetro de los vasos de *Asteranthera* y un quinto del diámetro de los vasos de *Mitraria* (Tabla 7).

### Nicho de regeneración

**Fenología de fructificación.** En el estudio fenológico realizado entre Febrero y Abril 2005, al final del período de floración, *Asteranthera* y *Sarmienta* no presentaron diferencias significativas en las tendencias ni en el número de frutos por individuo entre los tres meses registrados (Comparaciones múltiples Holm-Sidak,  $P > 0,05$ ). En cambio, *Mitraria* presentó un mayor número de frutos por individuo en Febrero y Marzo que las otras dos especies, y la abundancia de frutos en *Mitraria* disminuyó en Abril, difiriendo significativamente de *Asteranthera* y *Sarmienta* (Comparaciones múltiples Holm-Sidak,  $P < 0,05$ ). Para *Asteranthera* se

registró un máximo de 31 frutos en un mismo individuo, en *Mitraria*, se registraron hasta 236 frutos en un mismo individuo, y en *Sarmienta*, se registraron hasta 55 frutos en un mismo individuo (ver Fig. 13 para el número acumulado de frutos en los individuos de cada especie).

**Identidad de vectores de semillas.** Se capturó un total de 30 individuos del marsupial *Dromiciops gliroides* en las dos localidades y se obtuvieron 30 muestras fecales de esta especie. En el estudio total se capturaron 180 aves, de las cuales, 117 aves fueron capturadas en Febrero y 63 en Abril. Las 180 aves correspondieron a 14 especies, con un total de dos recapturas. La especie más frecuentemente capturada fue el picaflor *Sephanoides sephaniodes*, con 67 individuos. Las fecas de picaflores no fueron consideradas para el análisis, dado que esta especie es nectarívora e insectívora (Rozzi y col., 1996; Lopez-Calleja y col., 2003) y sus fecas no contenían restos de frutos o semillas. Se analizó la presencia de semillas en las 113 fecas de las trece especies de aves restantes y en las 30 muestras fecales del marsupial *Dromiciops gliroides*. En las muestras fecales de aves, se encontraron semillas de 17 especies de plantas. Las cuatro especies de aves frugívoras más frecuentes en las capturas, *Elaenia albiceps*, *Turdus falklandii*, *Curaeus curaeus* y *Xolmis pyrope fortis*, presentaron semillas en más del 65% de las muestras fecales cada una, mientras que los individuos capturados del marsupial *Dromiciops* presentaron semillas en un 33% de las muestras fecales colectadas (Tabla 8). Ninguna de las fecas de aves analizada presentó semillas de alguna de las especies de Gesneriáceas, en cambio, dos muestras fecales de *Dromiciops* (20% de las muestras fecales con semillas) presentaron semillas de especies de la familia Gesneriaceae. Una de las

muestras fecales contenía 18 semillas de *Sarmienta* y otra presentó 10 semillas de *Asteranthera* (Tabla 8).

En la prueba de cafetería realizadas en cautiverio con cuatro individuos de *Dromiciops gliroides*, tres frutos de *Asteranthera*, un fruto de *Mitraria* y un fruto de *Sarmienta* fueron consumidos durante la noche de un total de seis frutos de cada especie de epífita ofrecidos durante cerca de 20 hrs. Los frutos consumidos presentaron la base del pericarpo remanente y permanecieron sujetos al pedúnculo (Fig. 14).

**Lluvia de semillas.** Las tres especies de Gesneriáceas difirieron en sus patrones temporales de maduración de frutos y lluvia de semillas en el interior de un sector del bosque templado Nord Patagónico de la Estación Biológica Senda Darwin. La lluvia de semillas de *Sarmienta* comenzó en Febrero y se mantuvo hasta Abril. En cambio, sólo se encontraron semillas de *Asteranthera* y *Mitraria* dispersadas en la colecta del mes de Abril (Fig. 14). Se encontró un total de 26 semillas de *Sarmienta* distribuidas en las cuatro fechas de colección del contenido las trampas de semillas, equivalente a 83 días, en un área total de 6,3 m<sup>2</sup> cubiertos por las 90 trampas de semillas, resultando en una densidad de 0,05 semillas de *Sarmienta*/m<sup>2</sup>×día. En la colecta del 25 de Abril se encontró un total de 44 semillas de *Asteranthera* (0,2 semillas de *Asteranthera*/m<sup>2</sup>×día) y un total de 25 semillas de *Mitraria* (0,1 semillas de *Mitraria*/m<sup>2</sup>×día) (Fig. 15).

**Patrones de germinación en relación a la luz y sustratos.** Los patrones y porcentajes de germinación de las especies epífitas en el experimento de campo



mostraron diferencias contrastantes entre las especies en relación a las condiciones de luz y sustrato, tanto en las dinámicas como en los porcentajes finales de germinación (Gehan-Breslow<sub>11</sub>= 916,3; P<0,01, Tabla 9, Fig. 16). *Asteranthera* presentó un porcentaje final promedio de germinación de 3,3% de las semillas, el más bajo entre las tres especies (Gehan-Breslow<sub>11</sub>= 916,3; P<0,01), no difiriendo significativamente entre tratamientos (Gehan-Breslow<sub>11</sub>=916,3; P= NS, Fig. 16). El tiempo promedio en el que germinó un 50% de las semillas al final del experimento fue de 142 días (Tabla 9). *Mitraria* presentó un porcentaje de germinación final de 31,5% en promedio, y tampoco mostró diferencias significativas entre tratamientos (Gehan-Breslow<sub>11</sub>=916,3; P= NS, Fig. 16). El tiempo promedio que tardó en germinar el 50% de las semillas al final del experimento para *Mitraria* fue de 113 días (Tabla 9). *Sarmienta*, presentó 58,5% de germinación final promedio, el más alto entre las tres especies (Gehan-Breslow<sub>11</sub>= 916,3; P<0,01, Fig. 16). Sólo en *Sarmienta* se encontró un efecto significativo de las condiciones ambientales sobre la dinámica y el porcentaje final de germinación de las semillas (Gehan-Breslow<sub>11</sub>=916,3; P<0,01, Fig. 16). En el ambiente de luz que reprodujo las condiciones del dosel, las semillas de *Sarmienta* presentaron un promedio de germinación final de 65,3%, sin encontrarse diferencias significativas en la dinámica ni en el promedio final de germinación entre los dos sustratos (Gehan-Breslow<sub>11</sub>=916,3; P= NS, Fig. 16). El tiempo promedio en el que germinó el 50% de las semillas al finalizar el experimento en los dos tratamientos de sustrato en las condiciones más iluminadas, fuera del dosel del bosque, fue de 71 días (Tabla 9). En el ambiente con escasa luminosidad, bajo el dosel del bosque, la germinación de las semillas *Sarmienta* sobre suelo no difirió significativamente de la germinación de

*Mitraria* (Gehan-Breslow<sub>11</sub>=916,3; P=NS), con un porcentaje final de germinación de 34,4% y un tiempo de germinación del 50% al finalizar el experimento de 42 días (Tabla 9). En estas condiciones de escasa luminosidad sobre corteza, la germinación final de *Sarmienta* alcanzó un 68,9%, con una tasa de germinación más acelerada que en los demás tratamientos (Gehan-Breslow<sub>11</sub>=916,3; P<0,01): El tiempo que tardó la germinación del 50% de las semillas al finalizar el experimento en *Sarmienta* fue de 35 días (Tabla 9).

**Patrones de sobrevivencia en relación a la luz y el sustrato.** El experimento de sobrevivencia de plántulas fue analizado sólo con las plántulas de *Mitraria* y *Sarmienta*, dado que el bajo número de plántulas germinadas de *Asteranthera* no permitió comparar estadísticamente las curvas en los distintos tratamientos. Se encontraron diferencias significativas entre las curvas de sobrevivencia de las plántulas de *Sarmienta* y *Mitraria* en los distintos tratamientos de luz y sustrato (Gehan-Breslow=300,7; P<0,001).

Ninguna de las dos especies presentó plántulas vivas al final del experimento en las condiciones de luz fuera del dosel del bosque después de 660 días de haberse iniciado el experimento (Fig. 17). Fuera del dosel, con el 100% de la luz solar, *Mitraria* presentó los tiempos de sobrevivencia más bajos entre todos los tratamientos del experimento, sobreviviendo por más tiempo sobre suelo que sobre corteza (85 días sobre suelo y 33 días sobre corteza, Comparación múltiple a pares Holm-Sidak; P<0,05, Fig. 17, Tabla 10). *Sarmienta* presentó tiempos de sobrevivencia fuera del dosel mayores que *Mitraria* en ambos sustratos, sobreviviendo en cambio por más tiempo sobre corteza (139 días) que sobre el suelo

(94 días, Comparación múltiple a pares Holm-Sidak;  $P < 0,05$ , Fig. 17, Tabla 10). En las condiciones de luz bajo el dosel del bosque, *Mitraria* presentó los mayores porcentajes de sobrevivencia registrados al finalizar el experimento después de 660 días, en ambos sustratos, superior sobre suelo (67%) que sobre corteza (30%). El tiempo de sobrevivencia de *Mitraria* bajo el dosel sobre suelo fue  $>660$  días, mientras que el tiempo de sobrevivencia sobre corteza fue de 309 días (Tabla 10). *Sarmienta* presentó bajos porcentajes de sobrevivencia finales en condiciones bajo el dosel en ambos sustratos, siendo en cambio mayor el tiempo de sobrevivencia sobre corteza que sobre suelo (Comparación múltiple a pares Holm-Sidak;  $P < 0,05$ , Tabla 10). El porcentaje final de sobrevivencia de las plántulas de *Sarmienta* sobre corteza fue de 1%, con un tiempo de sobrevivencia de 202 días (Fig. 17, Tabla 10), mientras que el porcentaje final de sobrevivencia sobre el suelo fue 2%, con un tiempo de sobrevivencia de 112 días (Fig. 17, Tabla 10).

**Registros climáticos.** Mientras se realizó el experimento de germinación de semillas y sobrevivencia de plántulas, cayeron 2.585 mm de precipitaciones. Cuatro meses de las estaciones de otoño e invierno (Mayo 2005-Agosto 2005) concentraron un 58% de la lluvia total caída durante el año (Fig. 18). Seis meses de las estaciones de primavera y verano (Septiembre-Febrero) concentraron sólo el 28% del total de la lluvia caída durante el año (Fig. 18). Durante el experimento se registraron siete eventos de sequía con entre 5 y 13 días consecutivos con menos de 0,5 mm de precipitaciones. Estos eventos se presentaron una vez al mes desde el comienzo de la primavera en Septiembre y durante el verano hasta Febrero, con la excepción de Diciembre, donde se presentaron dos eventos de sequía de 9 y 13 días

respectivamente, reportándose como el mes más seco del período (Fig. 18). La radiación máxima durante el año también fue registrada en Diciembre. Las temperaturas máximas fueron registradas entre Diciembre y Febrero (Fig. 18) mientras que las temperaturas mínimas se registraron entre Junio y Septiembre. Durante el experimento, se registraron 38 días con temperaturas bajo  $0^{\circ}$  C, que ocurrieron generalmente durante la noche y en las primeras horas de la mañana. Estos eventos fríos se registraron entre Abril y Octubre, entre uno y nueve días al mes. Agosto y Septiembre fueron los meses con más eventos fríos (nueve eventos en cada mes), y se registró la temperatura mínima anual de  $-3,8^{\circ}$  C en Junio (Fig. 18). Las temperaturas máximas ( $>25^{\circ}$ C) fueron registradas entre Diciembre y Febrero (Fig. 18).

Tabla 6. GLM distribución de epifitas

GLM que analiza el efecto de los elementos estructurales del bosque sobre la presencia/ausencia de epifitas Gesneriaceae (N=1622 árboles). Los factores analizados fueron el tipo de bosque (Bosque), la especie epífita (Epífita), el rango de altura (Altura) y el rango de tamaño del árbol (DAP). Ver texto para mayor información. Error= 9348,6;  $R^2= 0.79$ ;  $P<0,0001$ ; AIC= 9.480

	GL	Devianza	GL Residual	Devianza Residual	P
Modelo nulo			19463	11769	
Epífita	2	1262.6	19461	10506.4	6.76E-275
DAP	1	533.8	19460	9972.6	4.14E-118
Bosque	1	36	19459	9936.6	1.98E-09
Altura	3	3.6	19456	9933	0.3
Epífita x Altura	6	278.3	19450	9654.8	3.67E-57
Epífita x Bosque	2	114	19448	9540.8	1.75E-25
Epífita x DAP	2	120.9	19446	9419.8	5.46E-27
Epífita x Bosque x Altura	9	42	19437	9377.8	3.23E-06
Epífita x DAP x Bosque	3	29.2	19434	9348.5	2.01E-06
Total		2420.4			

Tabla 7. Anatomía y estructura de hojas y tallos

Características anatómicas y estructurales de mediciones realizadas a hojas y tallos de las Gesneriáceas epífitas. Letras diferentes indican diferencias significativas entre las especies (ANDEVA Kruskal-Wallis por rangos,  $p < 0,05$ ).

	<i>Asteranthera</i>	<i>Mitraria</i>	<i>Sarmienta</i>
Grosor foliar (mm)	0.4±0.03(a)	0.9±0.1(b)	3.5±0.3(c)
Suculencia (g/g)	8.9±2.1(a)	5.8±0.6(b)	19.2±0.9(c)
Grosor cutícula (µm)	4.0±0.1(a)	5.3±0.3(b)	5.3±0.1(b)
Alto células epidermis superior (µm)	29.0±0.8(a)	35.5±0.7(b)	48.1±3.4(c)
Alto células epidermis inferior (µm)	16.5±0.7(a)	20.2±0.8(b)	26.8±1.4(c)
Alto parénquima empalizada (µm)	55.1±1.0(a)	51.9±1.3(b)	115.0±7.4(c)
Diámetro células mesófilo (µm)	47.0±2.3(a)	56.0±4.0(b)	107.0±5.9(c)
Densidad estomática envés (mm <sup>2</sup> )	87.5±19.1(a)	209.4±9.4(b)	56.3±14.9(a)
Diámetro de los vasos (µm)	84.6±2.0(a)	102.6±3.3(b)	20.9±0.8(c)

Tabla 8. Presencia de semillas de Gesneriáceas en fecas de frugívoros

Semillas de Gesneriaceae (*A*: *Asteranthera*, *M*: *Mitraria*, *S*: *Sarmienta*) y de otras especies de plantas presentes en las muestras fecales de aves frugívoras y del marsupial *Dromiciops gliroides* en bosques Nord Patagónicos del sector norte de la Isla Grande de Chiloé

Especie	Nombre común	Total fecas	Fecas con semillas	Total de semillas	Semillas Gesneriáceas			Total de especies de plantas
					A	M	S	
<i>Elaenia albiceps</i>	Fío fío	30	23 (77%)	45	0	0	0	12
<i>Turdus falklandii</i>	Zorzal	10	9 (90%)	19	0	0	0	8
<i>Curaeus curaeus</i>	Tordo	5	5 (100%)	13	0	0	0	4
<i>Xolmis pyrope fortis</i>	Diucón	3	2 (67%)	4	0	0	0	2
<i>Dromiciops gliroides</i>	Monito del monte	30	10 (33%)	68	10	0	18	5

Tabla 9. Germinación de semillas.

Porcentaje final (después de 304 días a partir de un N=180 semillas para cada tratamiento) y tiempo de germinación de semillas de las especies de Gesneriáceas evaluando el efecto de la luz (bajo el dosel y fuera del dosel) y del sustrato (suelo y corteza). El tiempo de germinación representa el tiempo en el que se alcanzó el 50% del porcentaje final de germinación en cada tratamiento, calculado como la suma de días transcurridos hasta la última observación inferior al 50% de germinación más la mitad de los días transcurridos entre la observación inferior al 50% de germinación y la observación igual o superior al 50% de germinación.

Especie	Luz	Sustrato	Tiempo (días)	Porcentaje final
<i>Asteranthera</i>	Bajo el dosel	Suelo	115	2
		Corteza	220	1
	Fuera del dosel	Suelo	91	4
		Corteza	142	5
<i>Mitraria</i>	Bajo el dosel	Suelo	120	35
		Corteza	91	29
	Fuera del dosel	Suelo	120	31
		Corteza	120	31
<i>Sarmienta</i>	Bajo el dosel	Suelo	42	34
		Corteza	35	69
	Fuera del dosel	Suelo	71	63
		Corteza	71	68



Tabla 10. Supervivencia de plántulas

Porcentaje de supervivencia final de plántulas de *Mitraria* y *Sarmienta* en dos condiciones de Luz (Bajo el dosel, Fuera del dosel) y Sustrato (Suelo, Corteza). Se muestra el número de plántulas al inicio del experimento, el número de plántulas vivas al final del experimento después de 660 días, el porcentaje de supervivencia al final del experimento y el tiempo de supervivencia en el que se alcanzó el 50% de supervivencia, calculado como el tiempo transcurrido hasta la última observación superior al 50% de supervivencia más la mitad de los días transcurridos entre la observación con más del 50% de supervivencia y la observación igual o inferior al 50% de supervivencia.

Especie	Luz	Sustrato	Plántulas inicio (N)	Plántulas final (N)	Supervivencia final (%)	Tiempo (días) supervivencia (Mediana)
<i>Mitraria</i>	Bajo el dosel	Suelo	60	40	67	>660
		Corteza	50	15	30	309
	Fuera del dosel	Suelo	46	0	0	85
		Corteza	47	0	0	33
<i>Sarmienta</i>	Bajo el dosel	Suelo	57	1	2	112
		Corteza	103	1	1	202
	Fuera del dosel	Suelo	98	0	0	94
		Corteza	111	0	0	139

Figura 4. Epífitas en suelo y árboles

Porcentaje ( $\pm 1$  SE) de las tres especies epífitas de la familia Gesneriaceae en dos sustratos: suelo (N=600 cuadrantes de 1 m<sup>2</sup>,  $\chi^2_{(2)}=238.9$ , P<0.001) y árboles (N=1624,  $\chi^2_{(2)}=301.4$ , P<0.001). Letras diferentes sobre las barras indican diferencias significativas entre las especies en cada sustrato. (\*) Sobre los árboles, todos los individuos de *Asteranthera* y *Mitraria* presentaron la raíz principal en el suelo, mientras que *Sarmienta* no se encontró enraizando en el suelo del bosque. Para este análisis se utilizaron los datos obtenidos en los dos tipos de bosque.

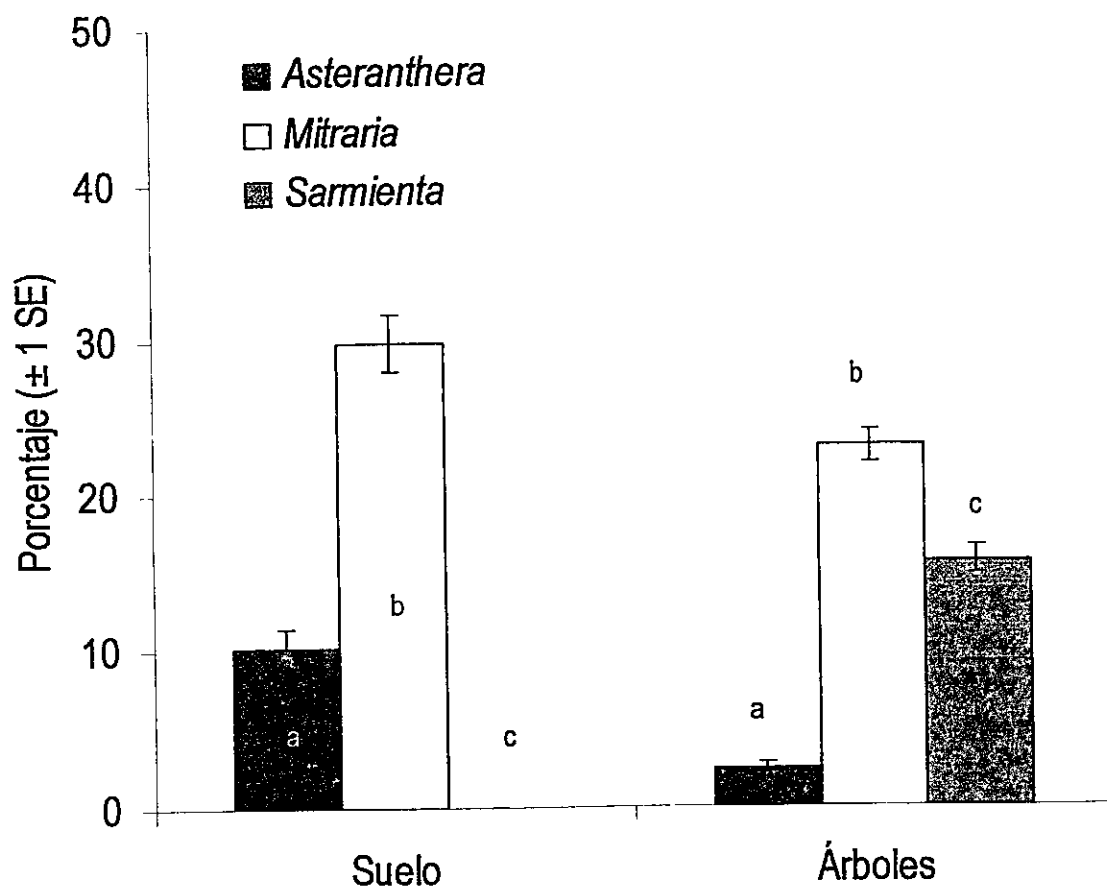


Figura 5. Epífitas en dos tipos de bosque

Resultado del GLM a partir de los datos de presencia/ ausencia de epífitas Gesneriáceas en árboles del bosque Valdiviano (V, N=548 árboles) y Nord Patagónico (NP, N=1074 árboles) estandarizado a porcentaje de árboles con (o sin) epífitas Gesneriáceas con los tamaños muestrales de cada tipo de bosque y con el error de la proporción ( $\pm 1$  SE). GLM,  $P < 0,001$  (Tabla 6).

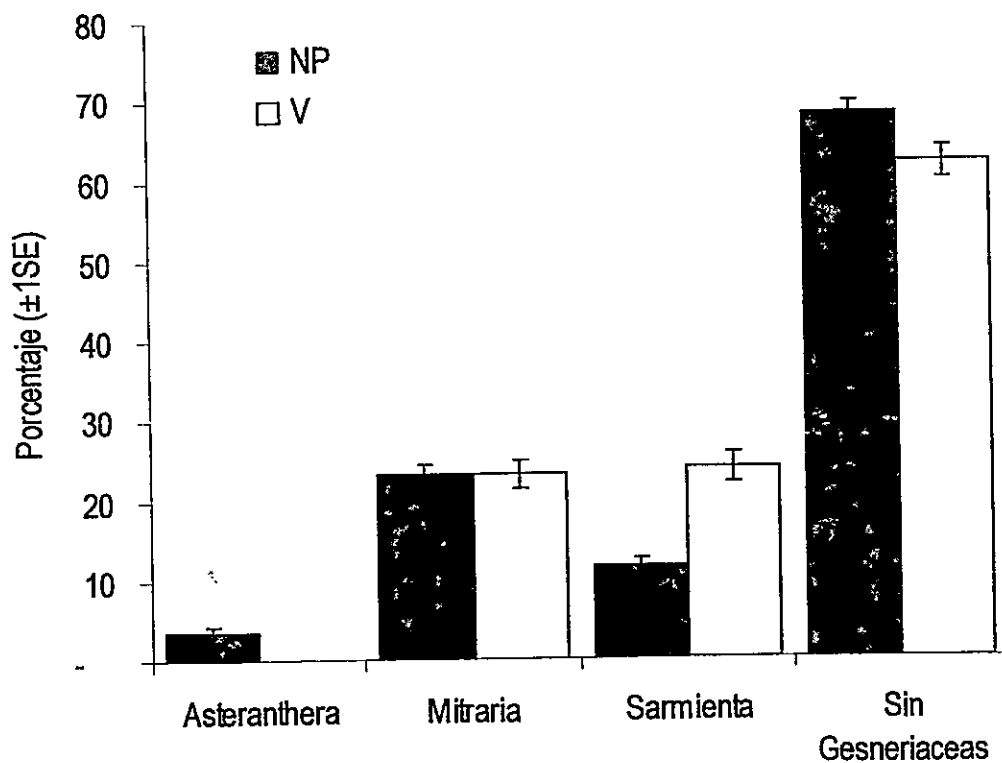


Figura 6. Árboles con más de una especie epífita Gesneriácea

Porcentaje de árboles ( $\pm 1$  SE de la proporción) calculado a partir de los datos de presencia/ ausencia de Gesneriáceas estandarizado con el número de árboles en el bosque Valdiviano (V, N= 548 árboles) y Nord Patagónico (NP, N= 1074 árboles) con más de una especie de Gesneriácea.

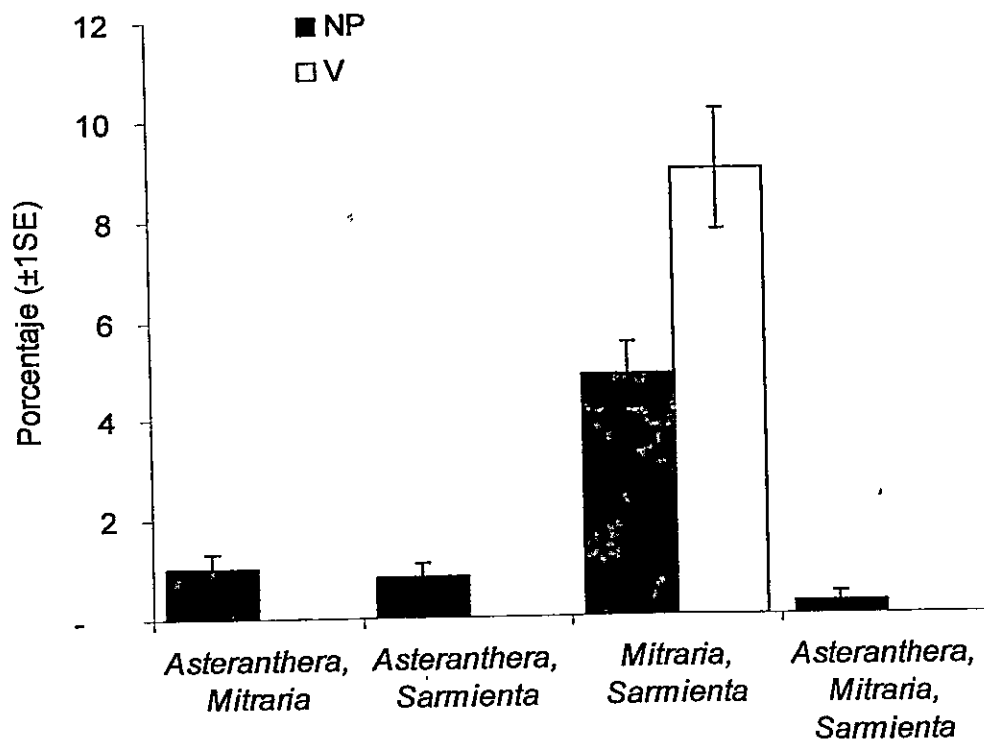


Figura 7. Distribución de Gesneriáceas en distintos DAP

Resultado del GLM con los datos de presencia/ ausencia de epífitas Gesneriáceas en árboles clasificados por rango de DAP del bosque Valdiviano (V, <10 cm= 183 árboles, 10-<40 cm= 253 árboles,  $\geq$ 40 cm, N=100 árboles) y Nord Patagónico (NP, <10 cm, N= 559 árboles; 10-<40 cm= 433 árboles;  $\geq$ 40 cm= 42 árboles) estandarizado a porcentaje de árboles con epífitas Gesneriáceas con los tamaños muestrales de cada tipo de bosque y con el error de la proporción ( $\pm$  1 SE). GLM,  $P<0,001$ .

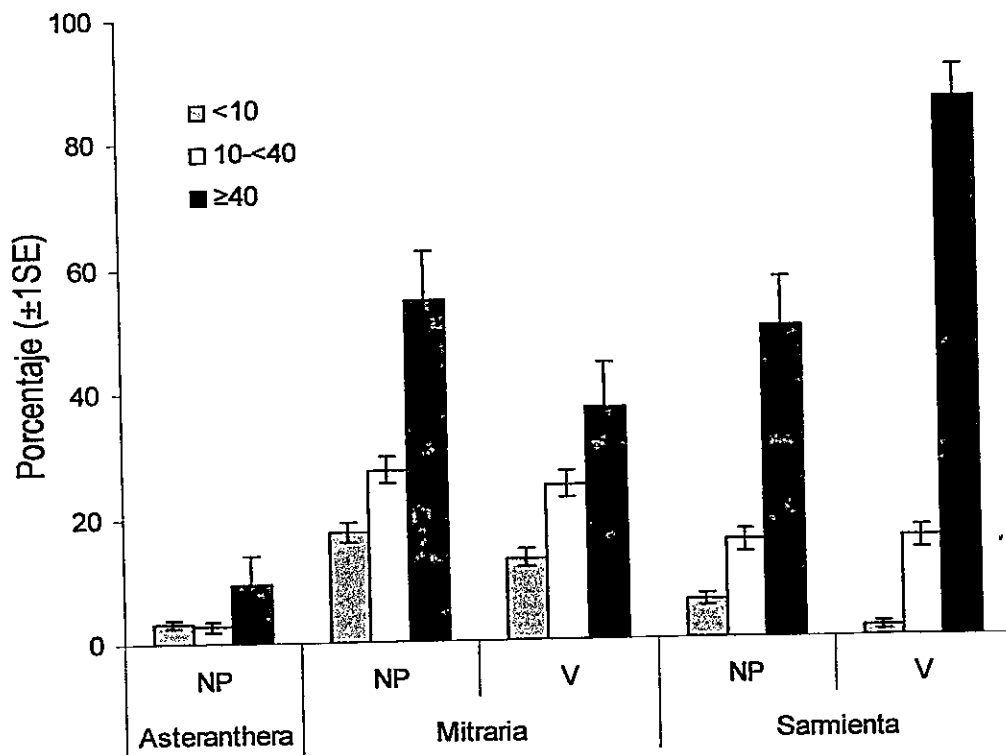


Figura 8. Patrón de distribución vertical de las epífitas.

Resultado del GLM a partir de los datos de presencia/ ausencia de epífitas Gesneriáceas en los rangos de altura de los árboles del bosque Valdiviano (V, N=548 árboles) y Nord Patagónico (NP, N=1074 árboles) estandarizado a porcentaje de árboles con epífitas Gesneriáceas con los tamaños muestrales de cada tipo de bosque y con el error de la proporción ( $\pm 1$  SE).

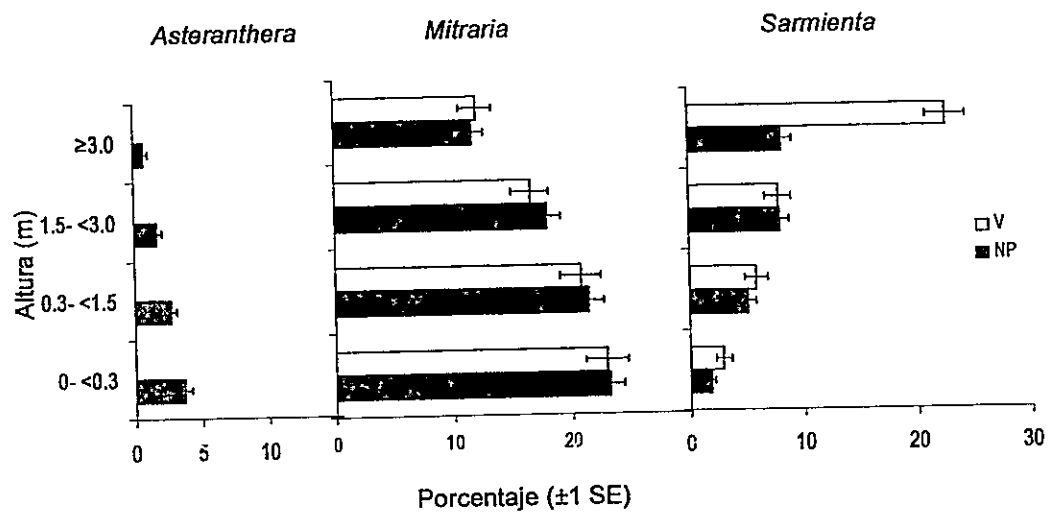


Figura 9. Distribución de las epífitas en zonas de los árboles.

Datos de presencia/ ausencia de epífitas en las zonas de árboles (base, tronco, base de ramas y parte externa de ramas) con DAP  $\geq 40$  cm estandarizado a porcentaje de árboles con Gesneriáceas epífitas con los tamaños muestrales en los bosques Valdiviano (V, N=100 árboles) y Nord Patagónico (NP, N=42 árboles) y con el error de la proporción ( $\pm 1$  SE).

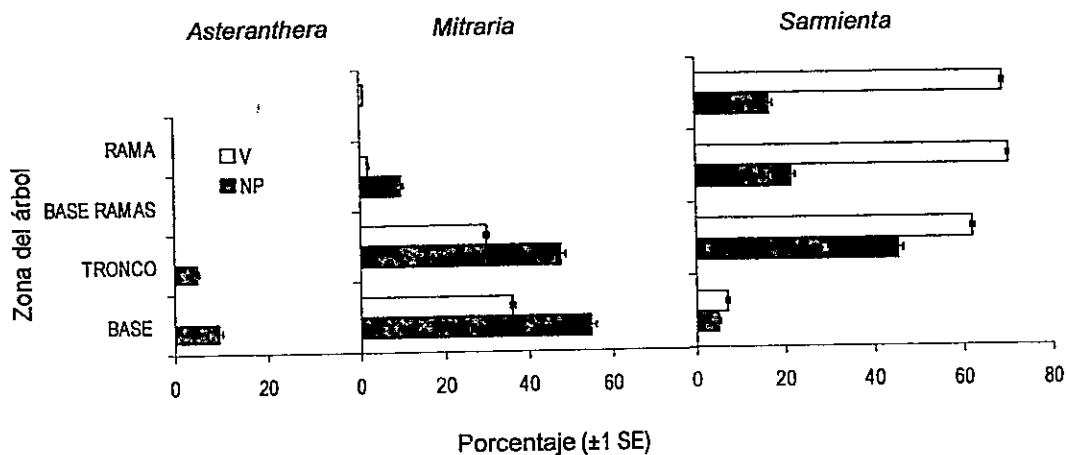
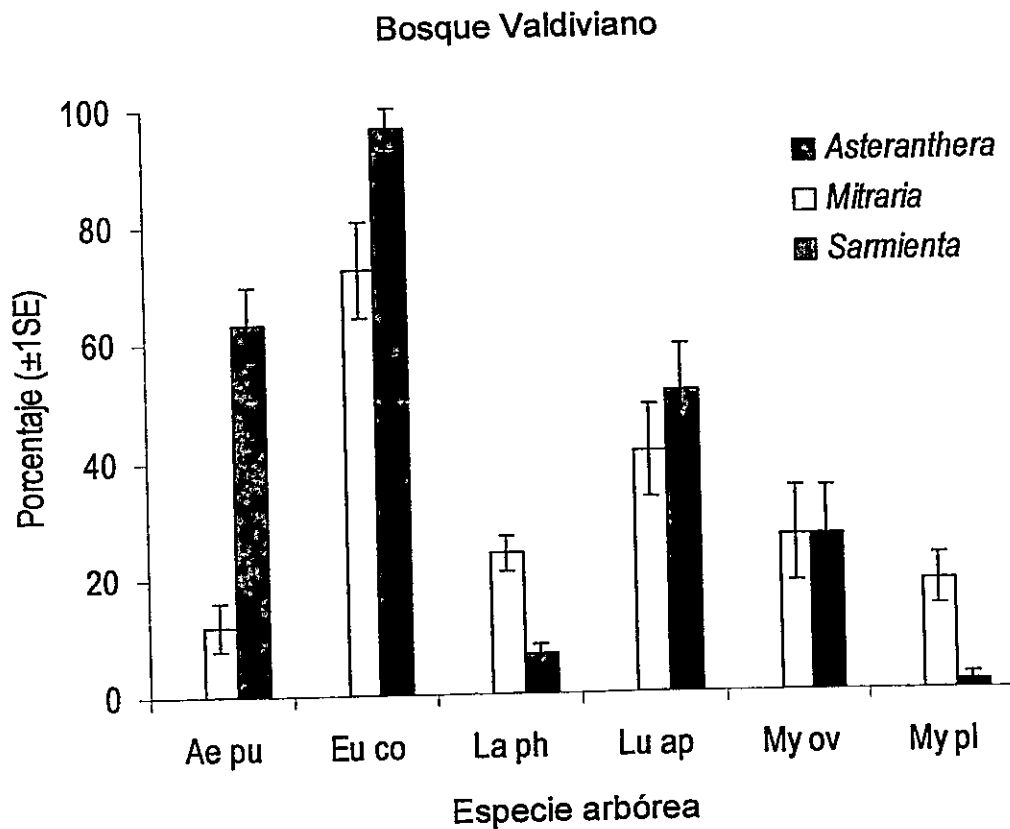


Figura 10. Epífitas sobre especies arbóreas.

(A) Datos de presencia/ ausencia de epífitas Gesneriáceas en las especies arbóreas con >5% de frecuencia en el bosque Valdiviano estandarizado a porcentaje de árboles con epífitas Gesneriáceas con los tamaños muestrales de cada especie arbórea (*Ae pu*: *Aextoxicon punctatum*, N=60 árboles; *Eu co*: *Eucryphia cordifolia*, N=29 árboles; *La ph*: *Laureliopsis philipianna*, N=212 árboles; *Lu ap*: *Luma apiculata*, N=39 árboles; *My ov*: *Myrceugenia ovata*, N=30 árboles; *My pl*: *Myrceugenia planipes*, N=75 árboles) y con el error de la proporción ( $\pm 1$  SE).  $\chi^2_{10}=59,9$ ,  $P<0,001$ .





(B) Datos de presencia/ ausencia de epífitas Gesneriáceas en las especies arbóreas con >5% de frecuencia en el bosque Nord Patagónico estandarizado a porcentaje de árboles con epífitas Gesneriáceas con los tamaños muestrales de cada especie arbórea (*Am lu*: *Amomyrtus luma*, N=128 árboles; *Ca pa*: *Caldcluvia paniculata*, N=91 árboles; *Dr wi*: *Drimys winteri*, N=194 árboles; *No ni*: *Nothofagus nitida*, N=68 árboles; *Po nu*: *Podocarpus nubigena*, N=112 árboles; *Te st*: *Tepualia stipularis*, N=192 árboles) y con el error de la proporción ( $\pm 1$  SE),  $\chi^2_{10}=20,8$ ,  $P<0,05$

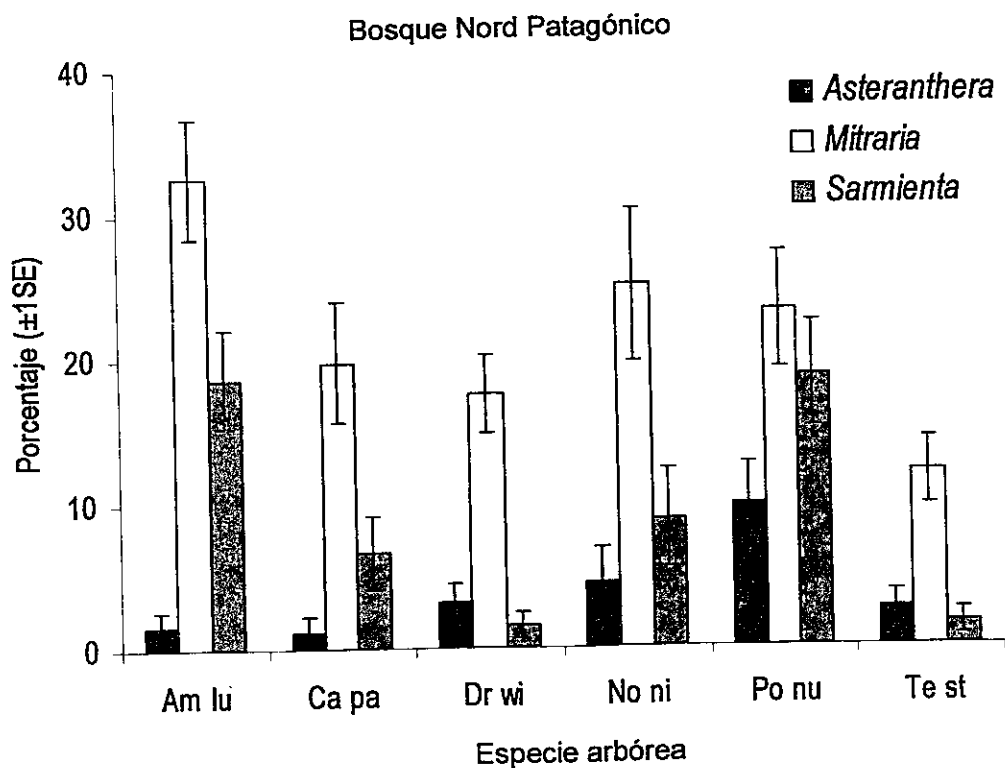


Figura 11. Anatomía de hojas

Cortes transversales de las hojas de las tres especies de Gesneriáceas epífitas. *Sarmienta* presenta mayor grosor foliar, parénquima en empalizada con células de gran tamaño y escaso contenido de cloroplastos, bajo el que se encuentran células de pequeño tamaño con alta concentración de cloroplastos, y por debajo, tejido de almacenamiento de agua. El recuadro inferior derecho muestra la superficie externa de la epidermis adaxial de *Asteranthera*, que como en las otras dos especies, se distribuyeron los estomas.

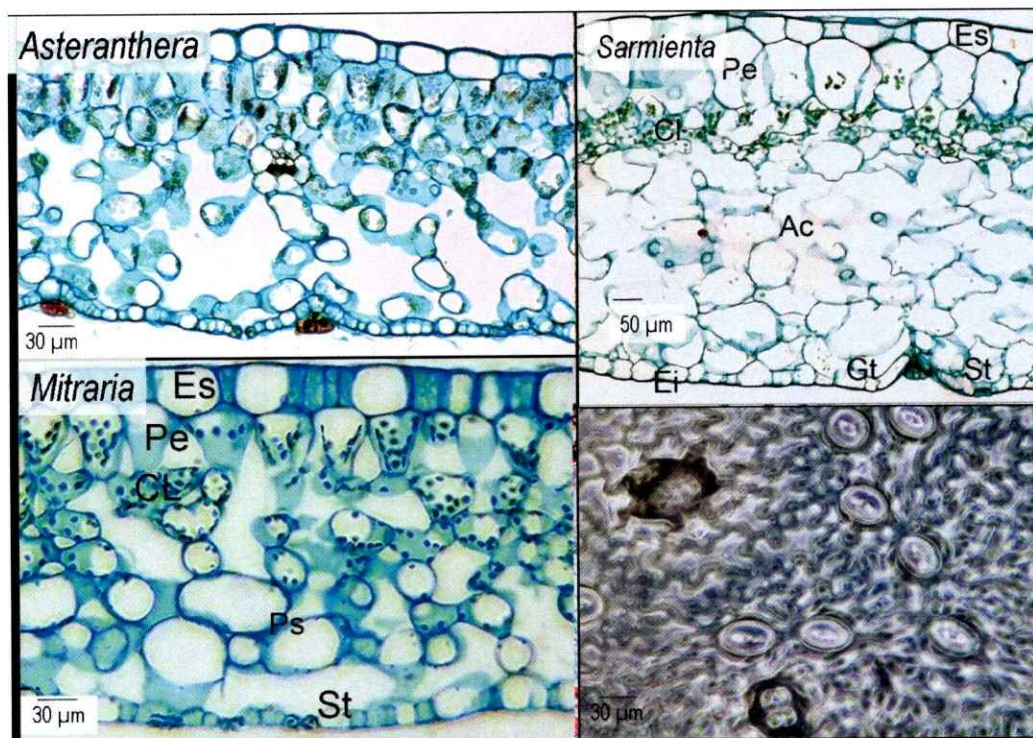


Figura 12. Anatomía de tallos

Cortes transversales de los tallos adultos de las tres especies de Gesneriáceas epífitas. *Asteranthera* y *Mitraria* presentan tallos de mayor diámetro, anillos de crecimiento y vasos con diámetros mayores. *Sarmienta* no presenta anillos de crecimiento y los vasos presentan diámetros pequeños

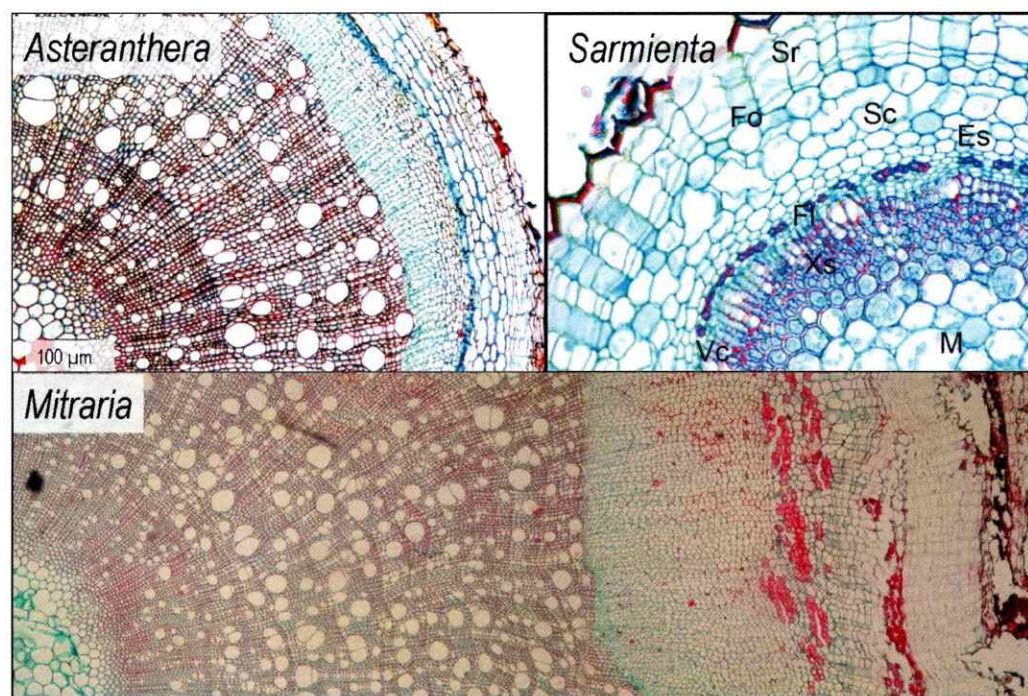


Figura 13. Patrón de fructificación.

Número total de frutos producidos por individuos reproductivos de las tres especies de Gesneriaceae en bosques de la Estación Biológica Senda Darwin (*Asteranthera*, N=10 individuos, *Mitraria*, N=8 individuos, *Sarmienta*, N=9 individuos).

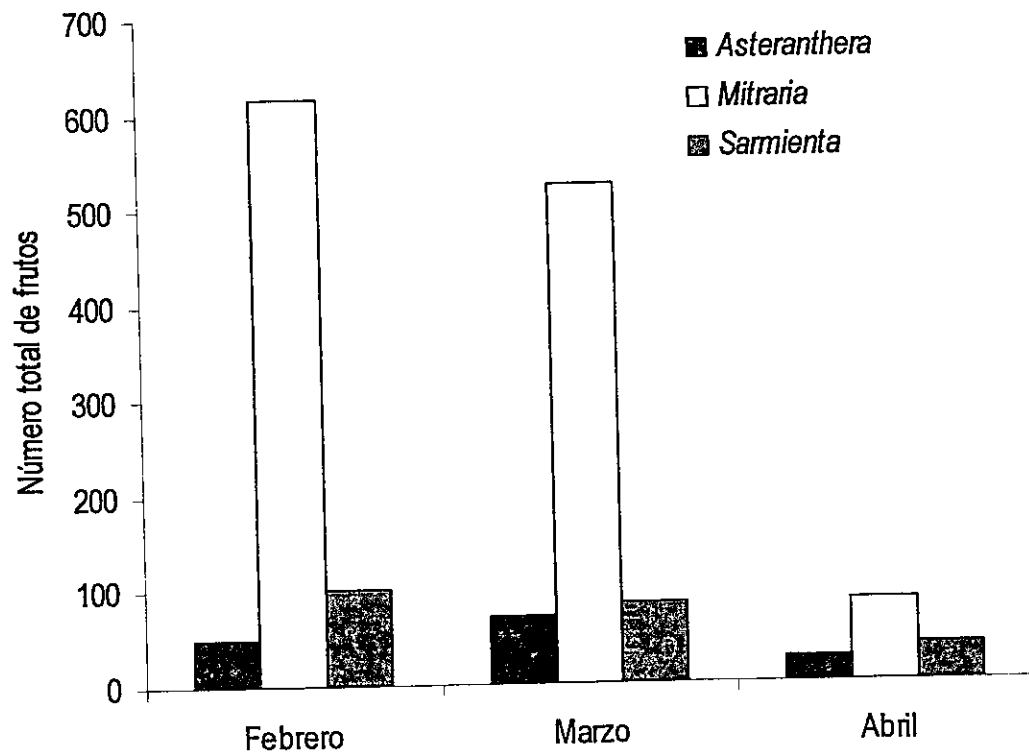


Figura 14. Restos de frutos consumidos.

Restos de frutos de Gesneriaceae consumidos encontrados en plantas del bosque. A, *Asteranthera ovata*; B, *Mitraria coccinea*; C, *Sarmienta repens*. En cautiverio, el marsupial *Dromiciops gliroides* consumió frutos de las tres especies, dejando restos como los que se presentan en las fotografías. Este fenómeno es considerado una evidencia indirecta del consumo de frutos de Gesneriáceas en bosque por *Dromiciops*.

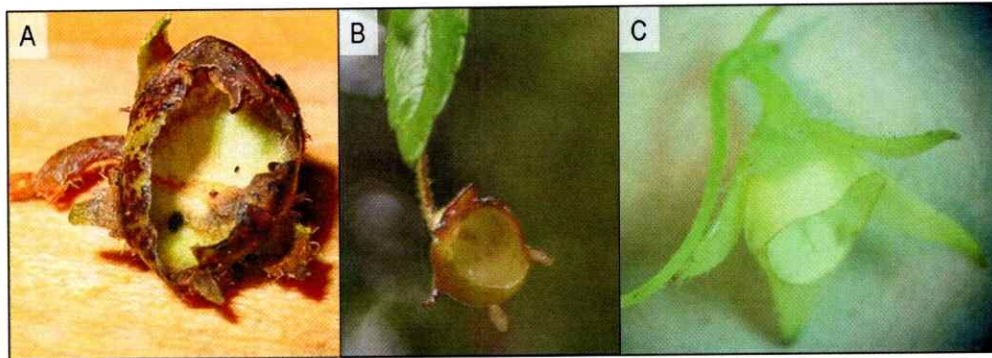


Figura 15. Lluvia de semillas.

Densidad de semillas/ $m^2 \times$ día de las tres especies de Gesneriáceas colectadas en 90 trampas de  $0,07 m^2$  instaladas en una parcela de  $50 \times 20 m$  de bosque Nord Patagónico de la Estación Biológica Senda Darwin. En el gráfico se presenta la fecha correspondiente a la mediana del número de días que las trampas estuvieron expuestas a la lluvia de semillas en cada período: 14 Febrero= 15 días, 14 Marzo= 19 días, 30 Marzo= 17 días, 25 Abril= 32 días).

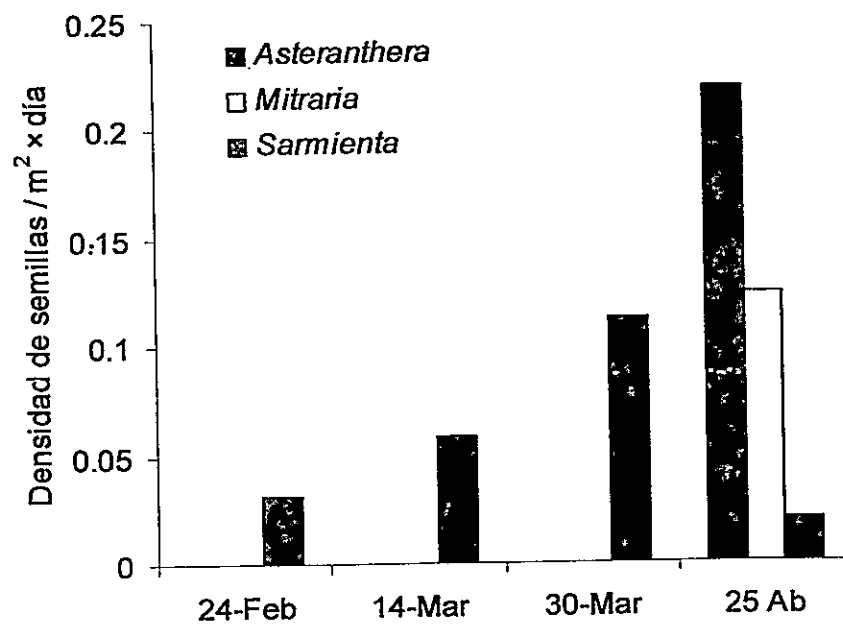
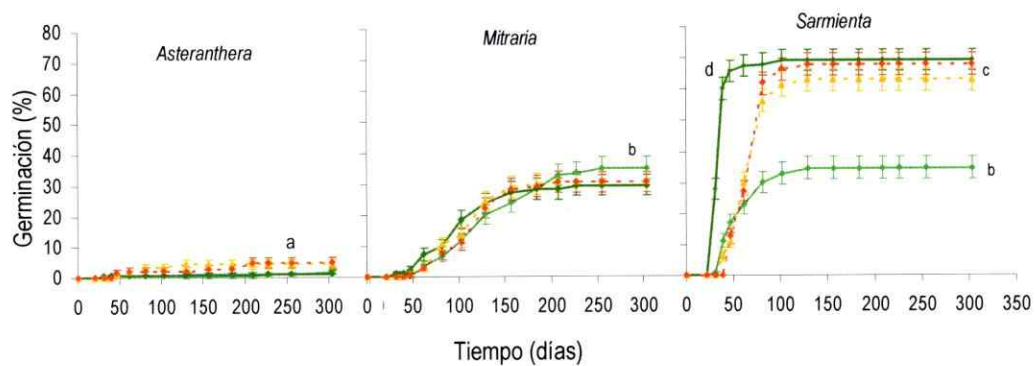


Figura 16. Dinámica de germinación.

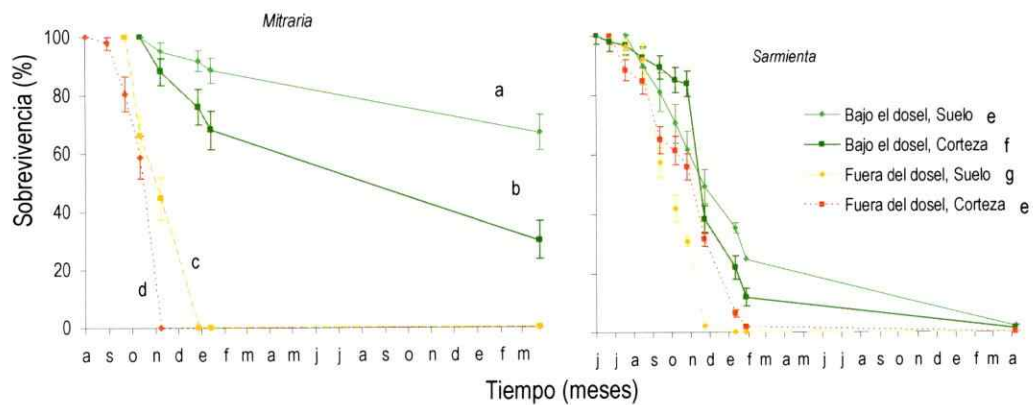
Porcentaje de germinación acumulado en el tiempo de las tres Gesneriáceas en cuatro tratamientos evaluando el efecto de la luz (bajo el dosel y fuera del dosel) y del sustrato (suelo y corteza), simulando las condiciones de sustrato y luz presentes en el suelo del bosque y sobre los árboles. Letras diferentes sobre las curvas (a-d) indican diferencias significativas entre las curvas (Gehan-Breslow<sub>11</sub> = 916,3; P<0,01)



- Bajo dosel- Suelo
- ◆— Bajo dosel- Corteza
- -▲- - Fuera del dosel- Suelo
- -◆- - Fuera del dosel- Corteza

Figura 17. Curvas de sobrevivencia de plántulas

Curvas de sobrevivencia de plántulas de *Mitraria coccinea* y *Sarmienta repens* en cuatro tratamientos experimentales evaluando el efecto de la Luz (Bajo el dosel, Fuera del dosel) y del Sustrato (Suelo, Corteza). Letras diferentes sobre las curvas o al costado de la leyenda (a-g) indican diferencias significativas (Comparación múltiple a pares Holm-Sidak;  $P < 0,05$ ). Al pie de la figura se indica el número de plántulas (N) al inicio del experimento para cada tratamiento (M= *Mitraria*, S= *Sarmienta*)

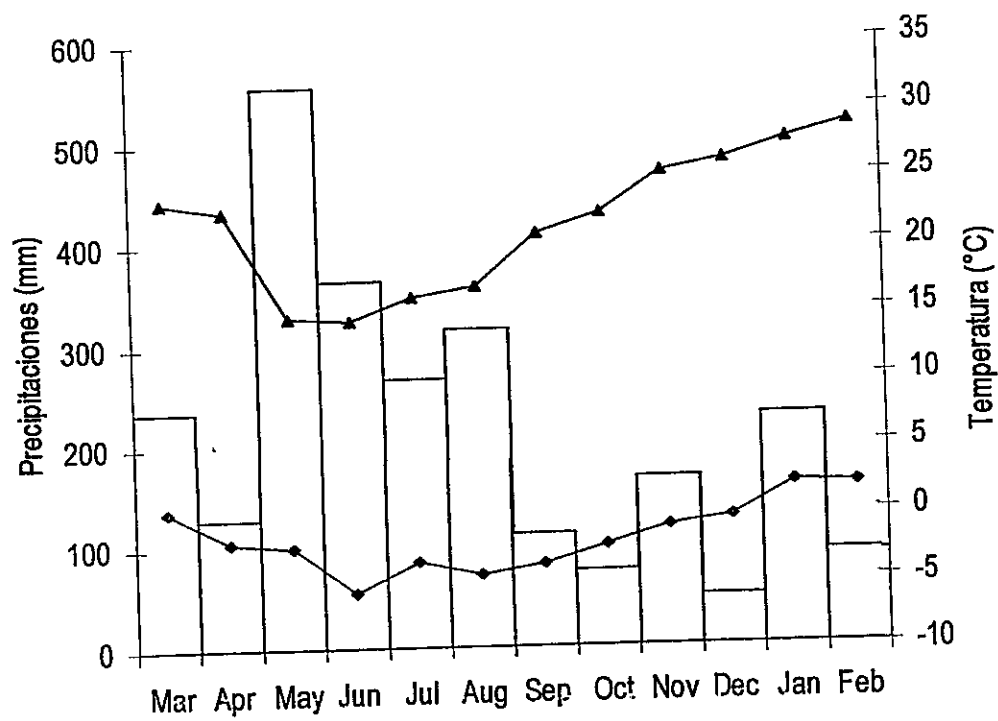


- Bajo dosel- Suelo (M, N= 60; S, N= 57)
- Bajo dosel- Corteza (M, N= 50; S, N= 92)
- -▲- - Fuera del dosel- Suelo (M, N= 46; S, N= 98)
- -◆- - Fuera del dosel- Corteza (M, N= 47; S, N= 111)



Figura 18. Registros climáticos

Precipitaciones, temperaturas máximas y mínimas mensuales del registro de la estación meteorológica de la Estación Biológica Senda Darwin durante un año, desde el inicio del experimento de germinación de semillas



## DISCUSIÓN

El concepto de nicho ecológico propuesto por Grubb (1977), donde incluye el componente de nicho de regeneración y forma de vida, es aplicable a la diferenciación de nicho entre especies epífitas, al igual que el componente de anatomía y morfología funcional incorporado en esta tesis. Como las diferentes formas de crecimiento epífita difieren en los sustratos de germinación y de enraizamiento, el concepto de nicho ecológico de Grubb tiene la ventaja de considerar los procesos en el ciclo de vida que podrían ser relevantes en la diferenciación de los microhábitats de las distintas formas de crecimiento de las epífitas, y el componente de anatomía y morfología funcional considera los atributos de las especies que permiten la mantención de la diferenciación en los microhábitats.

### **Formas de crecimiento epífita en Gesneriaceae**

*Asteranthera* y *Mitraria* se encontraron regularmente creciendo tanto en el suelo del bosque como sobre los árboles, siempre enraizadas en el suelo. Considerando que Reiche (1898) había reconocido ambas especies como arbustos trepadores, arraigados al suelo, y de acuerdo a los resultados de los censos de ambas especies en

bosques Valdivianos y Nord Patagónicos de Chiloé realizados en el presente estudio, ambas especies debieran ser clasificadas como hemiepífitas secundarias que mantienen la raíz principal del tallo en el suelo. La secuencia propuesta de crecimiento para estas especies es que ambas germinan en el suelo del bosque y ascienden por los troncos de los árboles, manteniendo su conexión con el suelo. *Sarmienta*, en cambio, no fue registrada en los censos del suelo del bosque, pero se presentó regularmente creciendo como epífita sobre los árboles de diversas especies, pero no enraizada en el suelo (Fig. 4). De acuerdo a Reiche (1898), *Sarmienta* es una planta "estrictamente epifítica" y considerando los datos de ambos tipos de bosques analizados en esta tesis, esta especie debiera ser clasificada como holoepífita. En resumen, se verifica la idea original de este estudio, de que existen diferencias en las formas de crecimiento epífita entre las tres especies de la familia Gesneriaceae presentes en Chile y se distinguen dos formas hemiepífitas secundarias y una holoepífita. Se encontraron diferencias en el sustrato principal de enraizamiento de las plantas adultas entre las especies, y en consecuencia, el componente forma de vida del nicho ecológico para plantas difirió entre las tres especies de Gesneriáceas epífitas del bosque templado austral.

#### **Patrones de distribución en bosques de Chiloé**

La restricción de *Asteranthera* al bosque Nord Patagónico, a diferencia de las otras dos especies de Gesneriáceas epífitas, que fueron frecuentes también en los bosques Valdivianos (Fig. 5), se relaciona con las diferencias en los patrones de distribución geográfica de las especies, y no tienen una clara relación con las diferencias en la

estructura y composición de los dos tipos forestales. Mientras *Mitraria* y *Sarmienta* presentan una distribución disyunta con poblaciones aisladas en los relictos costeros de bosque Valdiviano en Fray Jorge (Muñoz y Pisano, 1947; Villagrán y Armesto, 1980), con su límite norte en la región semiárida de Chile (30°40'S), el límite norte de *Asteranthera* se ubica en Quebrada Honda (A. Marticorena, Herbario CONC del Departamento de Botánica de la Universidad de Concepción, comunicación personal), en la provincia de Concepción, en la región de bosques templados lluviosos (37°07'S). Nuestros resultados revelaron que *Asteranthera* no forma parte del ensamble de especies del tipo forestal Valdiviano, por lo tanto, la ausencia de *Asteranthera* del bosque de Fray Jorge aparentemente responde a diferencias en componentes del nicho ecológico con respecto a las otras dos especies de Gesneriáceas, y no con una extinción local más reciente o con diferencias estructurales o de composición con respecto a otros tipos de bosques.

Postulo que *Asteranthera* está ausente del bosque Valdiviano por diferencias en el componente de atributos morfológicos y anatómicos del nicho ecológico con respecto a las otras dos especies de Gesneriáceas (Fig. 11). El bosque de tipo Valdiviano es característico de las regiones costeras más cálidas y secas al norte del sitio de estudio, el suelo presenta buen drenaje, con 40%-55% de contenido hídrico y pH de 4,9 (Holdgate, 1961). El bosque de tipo Nord Patagónico en cambio, es característico de las regiones más frías y lluviosas al sur del sitio de estudio (Veblen y col., 1983), y los suelos presentan mal drenaje y ocasionalmente están saturados de agua (Díaz y col., 2007). Los estudios anatómicos realizados en las hojas de las tres especies de Gesneriáceas revelaron a *Asteranthera* como una especie típica de ambientes donde los sustratos se mantienen húmedos, con hojas y cutícula delgadas

(Fig. 12). Estos rasgos se presentan en plantas de ambientes donde el agua no es limitante (Fahn, 1982; Givnish, 1987; Hietz y Briones, 1998). Las otras dos especies de Gesneriáceas, en cambio, presentaron mayor grosor foliar y una cutícula gruesa, que revelan características morfo-funcionales que les permiten tolerar condiciones de desecación en los microhábitats donde crecen. *Asteranthera* tendría un nicho ecológico desplazado a ambientes más húmedos que las otras dos especies en cuanto a sus requerimientos de humedad, que se vería reflejado en su ausencia en los bosques de tipo Valdiviano. Una consecuencia de estos resultados es que los tipos de bosques Valdiviano y Nord Patagónico (Veblen y col., 1983; Armesto y col., 1996) pueden ser distinguidos, además de las especies arbóreas, por sus especies epífitas.

La baja abundancia relativa de *Asteranthera* (ver también Reiche, 1898) en el bosque Nord Patagónico (Fig. 5), en cambio, podría ser consecuencia de la diferenciación en su nicho de regeneración con respecto a las otras dos especies epífitas de la misma familia (Fig. 15). Los resultados de los experimentos de germinación realizados en esta tesis documentan que *Asteranthera* presenta el menor porcentaje de germinación de las tres especies estudiadas, que podría tener como consecuencia limitaciones en la regeneración de esta especie. Además, de acuerdo a los atributos de morfología foliar, probablemente las plántulas de *Asteranthera* también requieren de condiciones de alta humedad para establecerse. Estas condiciones podrían estar presentes en el suelo del bosque Nord Patagónico, o sobre los troncos en descomposición de este bosque. Para otras especies arbóreas del bosque templado austral de Chiloé de semillas pequeñas, se ha descrito que los troncos en descomposición actúan como sitios de regeneración (Christie y Armesto,

2003), dado que retienen grandes cantidades de agua y evitarían el stress hídrico en estados tempranos del desarrollo (Papic, 2000).

El número absoluto de árboles con *Mitraria* fue mayor en el bosque Nord Patagónico que en el bosque Valdiviano, pero no difirió el porcentaje de árboles con esta especie epífita entre los bosques (Fig. 5). La frecuencia absoluta de *Mitraria* podría ser afectada tanto por las diferencias en la estructura del bosque como por diferencias en la composición de especies arbóreas o el mayor drenaje del suelo del bosque Valdiviano. En un bosque templado de Nueva Zelanda se reportó una mayor frecuencia de hemiepífitas secundarias en árboles de menores tamaños (Burns y Dawson, 2005); y en bosques tropicales, las hemiepífitas secundarias aumentan en frecuencia y diversidad en bosques secundarios (Dewalt y col., 2000). Una hipótesis para explicar esta disminución en la riqueza y abundancia de hemiepífitas secundarias al aumentar el estado sucesional del bosque está relacionada con los cambios en la disponibilidad de luz en el suelo del bosque a medida que el bosque envejece (Dewalt y col., 2000). El establecimiento de hemiepífitas secundarias se favorece después de una perturbación durante las condiciones abiertas del dosel, antes de que se cierre el dosel con árboles pequeños (Barik y col., 1992; Burns y Dawson, 2005). Cuando el suelo del bosque se oscurece en los estados más avanzados de la sucesión, sólo permanecen en el bosque las hemiepífitas secundarias sombra-tolerantes (Burns y Dawson, 2005). De acuerdo a esta hipótesis, el menor tamaño (DAP y altura) promedio de los árboles del bosque Nord Patagónico con respecto al bosque Valdiviano (Tabla 8) podría explicar la mayor frecuencia absoluta de *Mitraria* debido a diferencias en el estado sucesional entre los bosques, que se encontraría en estado sucesional más temprano en el caso del bosque Nord

Patagónico, donde la dinámica de regeneración de claros es más frecuente y abarca una escala espacial mayor que en el Valdiviano (Armesto y col., 1996; Gutiérrez y col., 2004) y por lo tanto, los sitios abiertos (claros del dosel) en los que habría ascendido *Mitraria* por los árboles serían más frecuentes. Sin embargo, una segunda explicación posible es que *Mitraria* sea más frecuente en términos absolutos en el bosque Nord Patagónico que en el bosque Valdiviano simplemente porque el primero tiene mayor densidad de árboles por unidad de área que el segundo.

*Sarmienta*, la especie holoepífita, fue más frecuente en términos porcentuales en el bosque Valdiviano que en el bosque Nord Patagónico (Fig. 5). Esta diferencia en la abundancia de *Sarmienta* entre los dos tipos forestales podría ser consecuencia de al menos dos fenómenos: 1) Diferencias estructurales entre los bosques (Tabla 4) y 2) los aportes de neblina al bosque Valdiviano provenientes de la costa. 1) La mayor frecuencia de árboles de mayor tamaño en el bosque Valdiviano que en el bosque Nord Patagónico (Tabla 4) sería relevante para el nicho de regeneración de *Sarmienta*. Asumiendo una relación entre el tamaño del árbol y edad (Aravena y col., 2002; Gutiérrez y col., 2004), los bosques Nord Patagónicos ofrecen árboles más jóvenes con superficies de menor tamaño que han estado por menos tiempo expuestas, con cortezas lisas, suaves, con menor capacidad de retención de agua (ver McGee y Kimmerer, 2004), menor cantidad de suelo epífita y mayores fluctuaciones en la humedad (ver Bohlman y col., 1995), y tendrían menos posibilidades de retener propágulos (Hietz y Hietz-Seifert, 1995). El desarrollo de fisuras, grietas, placas, corcho o rugosidades en algunas especies arbóreas a medida que el árbol crece y envejece y el aumento en la superficie expuesta por más tiempo a la colonización de propágulos de epífitas que los árboles más pequeños y jóvenes, incrementa la

capacidad de retención de agua y materia orgánica sobre la corteza (ver Catling y Lefkovitch, 1989; McGee y Kimmerer, 2004), aumentando la disponibilidad de micrositios protegidos donde se mantiene la humedad por períodos prolongados después de la lluvia y se favorecería la retención de semillas y su posterior germinación y desarrollo temprano donde podrían establecerse las epífitas. Además, el DAP de los árboles a menudo está correlacionado con la altura del árbol y en consecuencia, con el acceso a un ambiente más iluminado en los estratos superiores del dosel (Parker, 1995). Por lo tanto, los sitios de establecimiento de especies con mayores requerimientos de luz, como se revelaron en *Sarmienta* en los experimentos de sobrevivencia de plántulas, pueden incrementar en las edades más avanzadas en el desarrollo de los árboles, asociadas con mayor diversidad de micrositios iluminados (Burns y Dawson, 2005). En relación con este hecho, numerosos estudios han registrado una relación positiva entre el diámetro del árbol y la diversidad de epífitas (Yeaton y Gladstone, 1982; Putz, 1984; Zotz y col., 1999; Annaselvam y Parthasarathy, 2001; Muñoz y col., 2003; Zotz y Vollrath, 2003; Burns y Dawson, 2005). Por lo tanto, la mayor abundancia de árboles de gran tamaño en el bosque Valdiviano provee de más micrositios adecuados para el nicho de regeneración de *Sarmienta*. 2) Por otra parte, el bosque Valdiviano costero está expuesto generalmente a importantes aportes de humedad y nutrientes en forma de neblina (Weathers y col., 2000; del-Val y col., 2006) que podrían favorecer tanto las primeras etapas de desarrollo del nicho de regeneración de las holoeplífitas, como la mantención de estas formas de crecimiento en los estratos superiores del dosel. *Sarmienta* se distribuye principalmente en bosques costeros (Reiche, 1898), que reciben humedad considerable y regular tanto en forma de lluvia como de neblina. La



deposición atmosférica dominante de la neblina es el agua de mar diluida trasladada al bosque por los constantes vientos del oeste desde el Océano Pacífico (Hedin y col., 1995; Galloway, 1996). La humedad se condensa en las superficies del dosel del bosque y aporta nutrientes, tales como nitrógeno, en formas disponibles para las plantas (Weathers y col., 2000). El bosque relicto de Fray Jorge en la región semiárida de Chile, por ejemplo, donde se encuentran *Mitraria* y *Sarmienta*, se ha conservado hasta el presente por los aportes de agua en forma de neblina oceánica (Philippi, 1884; del-Val y col., 2006), y conserva una alta abundancia y diversidad de epífitas vasculares y no vasculares.

La frecuencia de las tres especies epífitas aumentó con el tamaño de los árboles (Fig. 7). Si se considera que los árboles de mayor tamaño han estado expuestos a la colonización de las epífitas tanto en forma de semillas como de crecimiento vegetativo por más tiempo que los árboles más jóvenes de menor tamaño, este resultado se explica simplemente por un aumento en la probabilidad de colonización en función del tiempo y el aumento en la superficie expuesta. Sin embargo, la tendencia al aumento en la frecuencia de epífitas con el tamaño de los árboles fue significativamente mayor en el caso de la holoepífita *Sarmienta* que en las otras dos especies, en especial en el bosque Valdiviano, donde fue poco frecuente en los árboles más pequeños (Fig. 7). Estos resultados indicarían que los bosques intervenidos antrópicamente donde los árboles de mayor tamaño han sido extraídos, la holoepífita *Sarmienta* será menos frecuente que las otras especies, dada su menor probabilidad de establecerse en árboles de menor tamaño, mientras que las hemiepífitas secundarias podrían ver menos afectada su abundancia. De hecho, la frecuencia de la holoepífita *Sarmienta* fue menor en el bosque Nord Patagónico, con

una estructura de edades de los árboles menor que el bosque Valdiviano, donde la holoepífita fue más frecuente; mientras que la hemiepífita secundaria *Mitraria* no difirió en su frecuencia entre los dos tipos de bosque (Fig. 7).

Las diferencias en los patrones de distribución vertical y la presencia de las especies epífitas en las distintas zonas de los árboles de mayor tamaño describen diferencias en el componente de microhábitat del nicho ecológico de las tres especies de Gesneriáceas y reflejan las diferencias en las formas de crecimiento epífita y los sitios de regeneración de las especies en el bosque (Figs. 8, 9). Generalmente, las diferencias en los patrones de distribución vertical de las epífitas han sido atribuidas a los pronunciados gradientes verticales de luz y humedad en los bosques lluviosos (Johansson, 1974; Kelly, 1985; Catling y col., 1986; Ter Steege y Cornelissen, 1989; Zimmerman y Olmsted, 1992), ignorando diferencias en la forma de vida y en el nicho de regeneración entre las especies. En este estudio encontramos que la distribución vertical de las epífitas está relacionada tanto con los gradientes verticales de luz y humedad, como con la forma de crecimiento epífita, los atributos morfológicos y anatómicos funcionales y con el nicho de regeneración: Las hemiepífitas secundarias, *Asteranthera* y *Mitraria*, regenerarían en el suelo del bosque, más sombrío y húmedo (Figs. 16, 17). Desde el suelo estas plantas ascienden por los troncos, por lo que presentan una mayor probabilidad de encontrarse en los estratos inferiores del dosel y en la base de los troncos, más sombreados y protegidos de la desecación que en los estratos superiores del dosel y en las demás zonas de los árboles. Estas especies presentaron atributos morfológicos y anatómicos característicos de especies de ambientes húmedos (Tabla 7). La holoepífita *Sarmienta*, en cambio, regeneraría en el dosel de los árboles de mayor tamaño, con

mayor iluminación y más expuestos a la desecación (Figs. 16, 17), permaneciendo en estas condiciones durante su desarrollo. Esta especie presentó atributos morfológicos y anatómicos característicos de especies de ambientes xéricos (Tabla 7).

La ausencia de diferencias en los patrones de distribución vertical de *Mitraria* entre los dos tipos de bosques, Valdiviano y Nord Patagónico (Fig. 8), indica que el nicho ecológico de esta especie no fue afectado por las diferencias de estructura y composición entre los dos bosques estudiados. La distribución de *Sarmienta*, en cambio, presentó diferencias entre los bosques Valdivianos y Nord Patagónicos (Fig. 8). Probablemente, como se discutió anteriormente, esta diferencia se debe a la mayor frecuencia de árboles de mayor tamaño y edad en el bosque Valdiviano, que ofrecen ramas grandes, gruesas y con cortezas rugosas, condiciones que coincidirían con el nicho de regeneración de esta especie. En el bosque Nord Patagónico, en cambio, donde la mayoría de los árboles presenta menor tamaño, la mayoría de las ramas tienen un diámetro menor que en el bosque Valdiviano (Tabla 4), y la superficie expuesta por más tiempo serían los troncos de los árboles, donde podría ocurrir la regeneración de *Sarmienta*. En bosques templados de Norte América se ha documentado que la composición de las epífitas varía con el estado sucesional (McCune, 1993). En estados sucesionales avanzados, las comunidades epífitas varían en su patrón de distribución vertical en el dosel (McCune, 1993). En bosques jóvenes, predomina un grupo funcional de epífitas capaces de establecerse en condiciones con baja cobertura, y al avanzar el estado sucesional del bosque. Este grupo de especies "pioneras" se encuentra en los estratos superiores del dosel, y los estratos inferiores son utilizados por otro grupo de especies epífitas. En bosques maduros, McCune (1993) registró tres grupos funcionales distribuidos

diferencialmente en el perfil vertical del bosque. Esta variación sucesional y vertical en la distribución de grupos de epífitas está asociada con diferencias en la luz y la humedad del bosque (Phillips, 1951; McCune, 1993). Tales diferencias podrían dar cuenta de las diferencias en los patrones de distribución vertical de *Sarmienta* entre los bosques Valdivianos y Nord Patagónicos.

La susceptibilidad de las distintas especies arbóreas de actuar como sustrato de las epífitas podría ser evaluada de acuerdo a las características de la corteza, el tamaño de las especies arbóreas, la intensidad de la luz disponible en diferentes zonas del árbol y en la sombra que genera su propio dosel. Las especies arbóreas de mayor DAP, edad y altura, como *Eucryphia cordifolia* y *Aextoxicon punctatum* en el bosque Valdiviano y *Nothofagus nitida* y *Podocarpus nubigena* en el bosque Nord Patagónico, presentaron mayor frecuencia de epífitas que las especies arbóreas con menores tamaños (Fig. 10), generalmente restringidas al sotobosque. *Drimys winteri*, que tiene una corteza suave con taninos (Rodríguez y col., 1983) y *Tepualia stipularis*, que tiene troncos relativamente delgados, podrían limitar la intercepción y retención de semillas, la germinación o el establecimiento de holoepífitas, como ocurre en el caso de *Sarmienta*. Sin embargo, estos factores parecen no afectar el crecimiento vegetativo de *Mitraria* o *Asteranthera* (Fig. 10).

En resumen, las especies de Gesneriáceas epífitas no se distribuyen de manera homogénea en el perfil vertical del bosque ni entre los árboles de distintas especies ni de distintos DAP. El componente de microhábitat del nicho de la holoepífitas difiere de las otras dos especies hemiepífitas secundarias, al ser más frecuente en árboles de mayor tamaño y en mayores alturas en el dosel, y sobre las regiones superiores del tronco y en las ramas de los árboles, mientras las hemiepífitas

secundarias presentan un incremento en frecuencia menos marcado con el tamaño de los árboles y son más frecuentes en las regiones inferiores del dosel, sobre la base de los troncos y en los troncos de los árboles.

Futuras investigaciones orientadas a caracterizar el componente hábitat del nicho ecológico de las epífitas deberían abordar mediciones cuantitativas de la calidad y cantidad de luz en el perfil vertical en ambos tipos de bosques, así como estimar la variación en la intensidad de la luz bajo distintas especies arbóreas de distinto tamaño y con distinta densidad foliar o LAI (Leaf Area Index). También debería evaluarse experimentalmente la capacidad de retención de agua de las cortezas de las distintas especies arbóreas y la modificación de las características estructurales de la corteza en el tiempo.

### **Caracteres foliares y del tallo**

Dentro del contexto del nicho ecológico definido por Grinnell (1917) que implica una noción dual entre el organismo y el ambiente, en esta tesis se incluyeron atributos funcionales de la morfología y anatomía de las tres especies epífitas en relación al uso del agua (Tabla 2), como se ha registrado en los estudios realizados en bosques tropicales evaluando la relación entre la distribución vertical de las epífitas y la presencia de caracteres relacionados con la eficiencia en el uso del agua (e.g., Ter Steege y Cornelissen, 1989; Hietz y Briones, 1998; Gravendeel y col., 2004). En esta investigación, encontramos una correspondencia entre el patrón de distribución vertical de las diferentes especies de Gesneriáceas en los bosque de

Chiloé y la presencia o ausencia de características en las distintas especies que les permiten tolerar la desecación (Tabla 7). El componente microhábitat del nicho ecológico podría ser, por lo tanto, relacionado con la variación de estas características en las distintas especies. Además, dadas las diferencias en la forma de crecimiento epífita entre las especies, la variación en la disponibilidad de humedad a la que está sometida *Sarmienta* al no enraizar en el suelo del bosque sería mayor que la que encuentran las hemiepífitas enraizadas en el suelo (ver Bohlman y col., 1995).

Las tres especies presentaron estomas no hundidos y exclusivamente en el envés de la hoja como las demás especies de la familia Gesneriaceae (Whieler, 1983), que son frecuentes en plantas que se encuentran en sitios sombríos y/o húmedos (Givnish, 2002), contrastando con hojas anfiestomáticas (con estomas en ambos lados de la hoja) que son frecuentes en sitios soleados y/o secos (Givnish, 1987). La distribución de *Asteranthera* y *Mitraria* en los microhábitats más sombríos y protegidos de la desecación en el bosque (Figs. 8, 9) se corresponde con la distribución de los estomas en la cara inferior de las hojas. El carácter hipoestomático de las hojas de *Sarmienta*, que se encuentra en los sitios más iluminados y secos en el dosel del bosque merece ser discutido. La densidad estomática de las hojas de *Sarmienta* fue significativamente menor que en las otras dos especies. La conductancia estomática, directamente relacionada con la densidad estomática (Gitz y col., 2004), disminuye en condiciones de sequía como un mecanismo de regulación de la pérdida de agua y de evasión de la desecación. En consecuencia, la menor densidad estomática de *Sarmienta* indica que esta especie presenta menor conductancia estomática que las otras dos especies de Gesneriáceas, es capaz de regular la pérdida de vapor de agua y se corresponde con su nicho

ecológico en microhábitats sujetos a alta radiación solar y a la desecación (Figs. 8, 9), dado que en condiciones de sequía la evaporación excesiva puede llevar a la desecación y a interrupción en la función fotosintetizadora.

*Asteranthera*, en contraste con las otras dos especies, presentó una cutícula foliar de menor grosor que las otras especies y células epidérmicas de menor altura (Tabla 7). La cutícula es una barrera para la pérdida de agua (Grace y Van Gardingen, 1996), la invasión de patógenos y la pérdida de solutos con la lluvia (Gutschick, 1999). La cutícula de *Asteranthera* presentaría menor resistencia a la difusión de vapor de agua que la cutícula de las otras dos especies de Gesneriáceas. Sus tasas de transpiración serían mayores que las de las otras dos especies estudiadas, por lo que su nicho ecológico estaría restringido a microhábitats con alta disponibilidad de humedad. De hecho, cuando se realizaron las mediciones de succulencia, fue evidente que la pérdida de agua de las hojas de *Asteranthera* comenzaba a ocurrir breves instantes después de separar la hoja del tallo, ya que la hoja perdía turgencia. Este fenómeno no ocurrió en las otras dos especies, que presentaron una cutícula más gruesa.

El envés rojizo que presentan en algunos casos las hojas de *Mitraria* podría estar asociado con las condiciones de sombra extrema (menor al 1% de luz) del piso de los sotobosques lluviosos, que ha sido documentado por algunos autores (Lee y Lowry, 1975; Lee y col., 1977; Lee y col., 1979). También son frecuentes en *Mitraria* las hojas con base asimétrica y la anisofilia. (i.e., hojas de distinto tamaño en cada nudo en especies con hojas opuestas), caracteres que también han sido asociados con ese tipo de hábitat sombrío (Givnish, 1984, 1987). Estos caracteres revelan el nicho ecológico sombra-tolerante de *Mitraria*.

La anatomía y morfología de las hojas y del tallo de la holoepífita *Sarmienta* revelan diferencias con respecto a las otras dos especies hemiepífitas secundarias que implican un alto grado de especialización a las condiciones de mayor radiación solar y desecación presentes en los estratos superiores del dosel de los bosques. Los rasgos xeromórficos de *Sarmienta* incluyeron mayor grosor foliar y succulencia foliar debido a la abundante presencia de tejido de almacenamiento de agua (Tabla 7). Este tejido se definió por la presencia de células de gran tamaño con paredes delgadas sin cloroplastos en la epidermis, en el mesófilo empalizada y en el mesófilo esponjoso, que en algunos casos no mantuvieron la estructura después del corte (Fig. 11). La importancia de evaluar si las hojas succulentas almacenan el agua en las mismas células fotosintéticas (hojas totalmente succulentas) o en tejidos especializados (hojas parcialmente succulentas) fue destacada por Von Willert y col. (1992). Células especializadas al almacenamiento de agua se encuentran en las hojas de otras especies de plantas succulentas (ver P'Yankov y col., 1997; Nelson y col., 2005; Ely y col., 2007), en el cortex interno de los tallos de succulentas y de cactáceas y en epífitas como *Peperomia magnoliaefolia* (Schmidt y Kaiser, 1987). Las células que almacenan agua se caracterizan por la potencialidad de disminuir su volumen al perder agua fácilmente sin que ocurra la plasmólisis (Mauseth, 2004), permitiendo que el agua y solutos se muevan hacia afuera de las células. En la epífita *P. magnoliaefolia* el almacenamiento de agua ocurre en una hipodermis múltiple, que recibe el nombre de hidrénquima, por debajo de la epidermis superior. Las células del hidrénquima presentan gran tamaño y vacuolas grandes, pero carecen de cloroplastos. Bajo el hidrénquima se encuentra una capa de células de menor tamaño que contienen abundantes cloroplastos. Cuando las hojas pierden agua, el agua es



transportada desde los tejidos almacenadores a los tejidos que no deben desecarse (Wiebe y Al-Saadi, 1976; Barcikowski y Nobel, 1984) y en consecuencia la deshidratación del clorénquima es mucho menor que la del hidrénquima, que funciona como un reservorio de agua durante la transpiración. Esto permite que el clorénquima permanezca activo fotosintéticamente durante la deshidratación del hidrénquima, dado que el contenido de agua se mantiene alto en estas células (Schmidt & Kaiser, 1987). El clorénquima en *Sarmienta* presentó células de un tamaño significativamente menor al de las demás células del mesófilo, y se concentró en una o dos capas de células bajo el parénquima de empalizada (Fig. 11). Esta diferenciación en las células donde se encontraron los cloroplastos en las hojas de *Sarmienta* reflejan la capacidad de esta especie de lidiar y mantener la actividad fotosintética con períodos relativamente prolongados de sequía utilizando el reservorio de agua en el hidrénquima y revelan que su nicho ecológico se encuentra desplazado en el eje del nicho de disponibilidad de humedad a las condiciones de desecación y variabilidad en los aportes de humedad que esta especie encuentra en el dosel del bosque con respecto a las otras dos especies de Gesneriáceas epífitas.

Las células epidérmicas adaxiales de *Sarmienta* fueron más altas que en las otras especies (Tabla 7). La altura de las células de la epidermis adaxial está relacionada con la regulación de la cantidad de luz absorbida por las células en empalizada (Ely y Torres, 2003; Mauseth, 2004). En *Sarmienta*, el parénquima de empalizada presentó células de gran tamaño y escasa presencia de cloroplastos, que podría actuar modificando la penetración de luz a la hoja. En otras especies se ha descrito que el grosor del mesófilo en empalizada aumenta con la disponibilidad de luz, y que la forma de las células pueden alterar la penetración de la luz en la hoja

(Baltzer y Thomas, 2007), y la escasa presencia de cloroplastos en las células del mesófilo en empalizada puede ser una respuesta a un ambiente iluminado (ver Björkman, 1981; Givnish, 1988). Esta respuesta está asociada a un incremento en la refractancia de la hoja (Baltzer y Thomas, 2007). De hecho, en el mesófilo en empalizada de *Sarmienta*, la mayoría de los cloroplastos, aunque escasos, se encontraron agrupados (Fig. 11). El agrupamiento de los cloroplastos durante el día en el citoplasma de las hojas de plantas suculentas está relacionado con la combinación de stress hídrico y lumínico (Kondo y col., 2004) y genera cambios ópticos en la hoja, con una disminución en la absorbancia y un incremento en la transmitancia, inducido por la hormona del stress en plantas, el ácido abscísico, y probablemente está asociado con la fotoprotección (Kondo y col., 2004). Posiblemente, las células en empalizada de las hojas de *Sarmienta* han modificado su función, de la fotosíntesis al almacenamiento de agua y a la fotoprotección de las células fotosintéticas ubicadas por debajo del mesófilo en empalizada del exceso de radiación solar. Estos resultados indicarían que *Sarmienta* encuentra el componente de microhábitat de su nicho ecológico desplazado a condiciones más iluminadas que las otras especies de Gesneriáceas epífitas.

*Sarmienta* presentó un menor diámetro de los vasos en los tallos que las otras especies de la familia (Tabla 7). Las plantas que tienen vías fotosintéticas con mayor eficiencia del uso del agua que las  $C_3$  (como las plantas  $C_4$ ) presentan vasos más cortos y más pequeños, por lo que su tejido conductor es menos vulnerable a la cavitación, indicando que las plantas  $C_4$  tienen un xilema más seguro que las  $C_3$  (Kocacinar y Sage, 2003). El menor diámetro de los vasos conductores de *Sarmienta* sugieren que esta especie tiene mayor eficiencia en el uso del agua y, como lo

indicaron atributos foliares, su nicho ecológico incluye condiciones de mayor desecación que las otras especies.

Los tallos maduros de *Sarmienta* no presentaron anillos de crecimiento como los tallos de *Asteranthera* y *Mitraria*, y como se mencionó, los elementos del vaso tuvieron un menor diámetro (Fig. 12). Es posible que la ausencia de anillos de crecimiento en *Sarmienta* responda a limitaciones generadas por las condiciones de sequía a la que esta especie está sujeta, como en algunas cactáceas. Las cactáceas con maderas fibrosas tienen vasos delgados (Gibson y Horak, 1978; Mauseth y Plemons-Rodríguez, 1997) y no presentan anillos de crecimiento (Mauseth, 2006). Este tipo de madera es pesada y débil, y se encuentra en especies cuyos tallos son delgados incluso cuando los tallos son maduros (Mauseth y Plemons-Rodríguez, 1997, 1998). Es posible que las limitaciones al desarrollo de anillos de crecimiento impuestas por un ambiente xérico sean similares entre las cactáceas con maderas fibrosas y los tallos de *Sarmienta*.

Futuros estudios podrían estar orientados a evaluar la anatomía y morfología de las hojas de las tres especies en condiciones contrastantes de luz y humedad. Además, la evaluación del desarrollo de los tallos de las tres especies en condiciones contrastantes de disponibilidad de humedad podrían revelar las modificaciones del desarrollo que dan cuenta de las diferencias que se encuentran entre las especies.

### Nicho de regeneración

**Fenología.** El mayor número de frutos por individuo que presentó *Mitraria* con respecto a *Asteranthera* y *Sarmienta* (Fig. 13) podría deberse a una menor producción de flores por parte de los individuos de estas especies (datos no mostrados), así como por limitaciones en la polinización de las flores (Ackerman y Montalvo, 1990). Sin embargo, en algunos casos, el tamaño de la planta está directamente relacionado con la producción de frutos (Lee y Bazzaz, 1982; Mitchell, 1984). Como el tamaño relativo que alcanza *Mitraria* en la madurez es mayor que las otras especies, la mayor producción de frutos por individuo en esta especie podría deberse a diferencias en los tamaños de los individuos adultos entre las especies.

**Identidad de vectores.** En esta investigación se encontraron evidencias directas e indirectas de que las semillas de las tres especies de la familia Gesneriaceae en el norte de la Isla Grande de Chiloé son dispersadas por el marsupial arbóreo *Dromiciops gliroides*. Se encontraron semillas de las especies de Gesneriáceas en las fecas del marsupial (Tabla 8), este marsupial consumió frutos de las tres especies en cautiverio y se encontraron evidencias indirectas del consumo de los frutos de las tres especies por *Dromiciops* en las plantas del bosque (Fig. 14).

La calidad de *Dromiciops* como dispersante efectivo de las semillas de las tres especies se desconoce, ya que ésta se determina evaluando el tratamiento que tienen las semillas al pasar por el tracto digestivo e identificando el sitio donde las semillas son depositadas (Schupp, 1993). Sin embargo, la conducta de *Dromiciops* presumiblemente permitiría la dispersión de semillas a los sitios donde ocurre la

regeneración de las epífitas: *Asteranthera* y *Mitraria* podrían ser dispersadas al suelo del bosque y *Sarmienta* al dosel. La identidad del dispersante, al ser el mismo para las tres especies, no tendría un efecto significativo sobre los patrones de distribución de las tres especies de Gesneriáceas epífitas. Al respecto, *Dromiciops* ha sido registrado como el dispersante de las semillas del hemiparásito *Tristeryx corymbosus*, cuyas semillas permanecen adheridas a las ramas de los árboles en este bosque templado en el sur de Sud América (Amico y Aizen, 2000), y en las fecas de este marsupial se han registrado las semillas de especies que se establecerían en el suelo del bosque, como las dos especies hemiepífitas secundarias del género *Luzuriaga* del bosque templado y de especies de *Gaultheria* spp (Jiménez y Rageot, 1979; Armesto, 1987), que apoyan la hipótesis de que este vector biótico permite la dispersión de semillas tanto al dosel como al suelo del bosque, como sería requerido por las distintas especies de Gesneriáceas epífitas. *Dromiciops*, por lo tanto, no generaría dispersión dirigida de las semillas de las Gesneriáceas, dado que la dispersión dirigida consiste en la llegada desproporcionada de semillas a sitios especialmente favorables para el establecimiento (Howe y Smallwood, 1982; Howe, 1986).

A pesar de que no se descarta la posibilidad de que otras especies de vertebrados (posiblemente aves), actúen como dispersantes de las semillas de las especies de Gesneriáceas, el consumo de frutos de estas especies por *Dromiciops* es el primer antecedente sobre la identidad de los vectores de dispersión de semillas de estas tres especies, y representaría el primer caso de dispersión de semillas de Gesneriáceas por un mamífero. La dispersión de semillas de las Gesneriáceas por *Dromiciops* puede representar la conservación de una interacción de consumo y

dispersión de semillas históricamente antigua, como se sugirió para la interacción en la dispersión de *Tristeryx corymbosus* por *Dromiciops* (Amico y Aizen, 2000). Dawson (1980) propuso que el bosque lluvioso Terciario, que existió hace 65 MA, sobrevivió como un tipo de vegetación presente actualmente en las regiones templadas del hemisferio sur, como Nueva Zelanda, Australia, Sudáfrica y Chile. Apoyando esta hipótesis, la distribución geográfica de los taxa del bosque templado sudamericano indican que los bosques chilenos han conservado sus relaciones ancestrales con floras ampliamente disyuntas (Hinojosa y col., 2005). Muchos géneros de plantas de los bosques chilenos presentan disyunciones con regiones distantes en el globo, como Australasia, Nueva Guinea, Nueva Zelanda y el este de Australia (Arroyo y col., 1995; Villagrán y Hinojosa, 1997). En esta tesis, agregamos que interacciones entre determinadas plantas y animales pueden haber sobrevivido hasta la actualidad. Los miembros del sistema de interacción que describimos en esta investigación son *Dromiciops gliroides*, un marsupial conocido como un fósil viviente, porque representa la única especie viva de un orden basal a los marsupiales americanos y australianos (Palma y Spotorno, 1999), como vector dispersante de semillas de tres géneros monotípicos de epífitas que pertenecen a la ancestral y reducida (Whieler, 1983; Weber, 2004) tribu Coronanthereae de la familia Gesneriaceae.

La tribu Coronanthereae presenta distribución austral-antártica, junto con otros géneros, en su mayoría monotípicos, de Australia, Nueva Zelanda y otras islas oceánicas. La coincidencia parcial en los patrones de distribución entre el linaje de *Dromiciops* y el de la tribu Coronanthereae sugiere que la evolución y diversificación de ambos linajes habría ocurrido en el supercontinente Gondwana.

Entre los nueve géneros de la tribu Coronanthereae, solo otras dos especies de géneros monotípicos presentes en Australia, *Fieldia australis* y *Lenbrassia australiana*, presentaron bayas carnosas como frutos (Walsh y Entwisle, 1999), mientras que las otras especies de la tribu tienen cápsulas dehiscentes (Whieler, 1983). Sugerimos la existencia de una probable interacción de dispersión de semillas entre al menos algún marsupial australiano y las Gesneriáceas *Fieldia australis* y *Lenbrassia australiana* que podría ser investigada, y de la cual no se cuenta con antecedentes a la fecha.

**Lluvia de semillas.** En un sector del bosque Nord Patagónico de Senda Darwin, encontramos que *Sarmienta* dispersó semillas entre Febrero y Abril, mientras que sólo en Abril, antes de comenzar el invierno, se colectaron semillas dispersadas de *Asteranthera* y *Mitraria* (Fig. 15). Mayo es un mes en que las aves frugívoras son menos abundantes, debido a la ausencia de la principal ave frugívora en el bosque templado austral, *Elaenia albiceps* (Sabag, 1993; Amico y Aizen, 2005). La densidad de la lluvia de semillas de las especies de Gesneriáceas no difirió significativamente de otras especies dispersadas bióticamente en el período, como *Luzuriaga polyphylla*, *Pseudopanax laetevirens* y *Gaultheria insana*. Sólo la especie arbórea dispersada bióticamente, *Drimys winteri*, presentó una lluvia de semillas varias veces más abundante que las demás especies durante el mismo período (datos no mostrados).

En el período estudiado, durante la fructificación de las especies de Gesneriáceas el año 2005, *Sarmienta* presentó diferencias temporales en la dispersión de semillas con respecto a las otras especies, y la densidad de semillas por unidad de

área también difirió entre las especies. Se encontró una relación inversa entre la densidad de la lluvia de semillas y el tamaño de las semillas: *Sarmienta*, con las semillas de mayor tamaño, presentó la menor densidad de semillas por unidad de área entre las Gesneriáceas, mientras que *Asteranthera*, con las semillas de menor tamaño, presentó la mayor densidad de semillas por unidad de área entre las tres especies de Gesneriáceas (Fig. 15). En consecuencia, se registró una diferenciación en el eje temporal y cuantitativo del nicho de regeneración relacionado con la dispersión de semillas.

**Patrones de germinación.** El éxito de la germinación se relaciona positivamente con el tamaño de la semilla, dado que mayor cantidad de reservas permiten a las semillas sobrevivir frente a condiciones adversas (Foster, 1986; Howe, 1990; Westoby y col., 2002; Rader y Krockenberger, 2007). Aunque las semillas de las tres especies de Gesneriáceas son pequeñas, la masa de las semillas de las Gesneriáceas chilenas difirió entre las especies. Las semillas de *Sarmienta* (0.22 mg peso seco) fueron las de mayor masa entre las tres especies, mientras que las semillas de *Asteranthera* (0.09 mg) presentaron menor masa que las de *Mitraria* (0.20 mg). Además, los frutos de *Sarmienta* presentaron un menor número de semillas (menos de 100 semillas por fruto), *Mitraria* presentó menos de 400 semillas por fruto, mientras que *Asteranthera* presentó el mayor número de semillas en cada fruto (más de 500 semillas por fruto). Este patrón es coherente con la idea de que las plantas distribuyen una proporción de sus recursos relativamente fija a las semillas, por lo que existe un compromiso entre el número y el tamaño de las semillas (Shipley y Dion, 1992). El modelo de Smith y Fretwell (1974) predice que el desempeño de cada semilla es una función que



incrementa con la inversión parental en la semilla, i.e., las semillas de mayor tamaño son mejores (Fenner y Thompson, 2005), en cuanto las plántulas responden mejor al sombreado, a la sequía, a la herbivoría y a la deficiencia en nutrientes (Westoby y col., 1996). Se ha postulado que la causa de un mejor desempeño de las plántulas germinadas de semillas de mayor tamaño es que la mayor masa de la semilla mantiene una mayor proporción de reservas de recursos que pueden ser utilizados cuando son requeridos (Leishman y col., 2000b). *Sarmienta*, con la mayor masa de semillas entre las tres Gesneriáceas, presentó los porcentajes finales de germinación más altos entre las tres especies de Gesneriáceas (Fig. 16). Sin embargo, los porcentajes finales de germinación de esta especie fueron estimulados tanto por la corteza como sustrato en condiciones contrastantes de luz, como por altas intensidades de luz en condiciones contrastantes de sustrato: suelo y corteza, condiciones que estarían presentes en el dosel del bosque. En condiciones de sotobosque en términos de sustrato (suelo) y de luz (bajo el dosel), su germinación no fue diferente de la de *Mitraria* (Fig. 16). De acuerdo a lo planteado previamente, la mayor germinación en *Sarmienta* no es atribuible a una mayor masa, sino a la respuesta de germinación de las semillas de *Sarmienta* a los estímulos ambientales. *Asteranthera*, en cambio, con las semillas más pequeñas, presentó los porcentajes de germinación más bajos entre las tres especies (Fig. 16). Como las semillas representan el medio de reproducción principal de la holoepífita *Sarmienta*, el nicho de regeneración de esta especie está restringido en gran medida a la producción, dispersión y germinación de las semillas en el dosel de los árboles, en cambio, el mismo individuo de las especies hemiepífitas secundarias podría ascender por diferentes árboles, reproduciéndose vegetativamente.

Los porcentajes de germinación de las especies de Gesneriáceas chilenas reportados por Figueroa (2003) no difirieron significativamente de los resultados de esta investigación. En ese estudio, *Asteranthera* presentó el porcentaje de germinación más bajo entre trece especies epífitas del bosque templado lluvioso. Posiblemente, el bajo porcentaje de germinación de *Asteranthera* (Fig. 16) es uno de los factores que determinan la baja abundancia relativa de esta especie en el bosque Nord Patagónico (Fig. 4). Esta proposición se apoya además en el tipo de distribución parchosa en el bosque y el elevado número de semillas de pequeño tamaño por fruto. Sin embargo, es posible que las semillas de esta especie requieran de un pre-tratamiento que aumente los porcentajes finales de germinación, como el paso por el tracto digestivo del animal, como ha sido descrito para otras especies de plantas con dispersión biótica en el bosque templado lluvioso de Chiloé (Figueroa y Castro, 2002). Por otra parte, los porcentajes de germinación de *Mitraria* y *Sarmienta* obtenidos por Figueroa (2003) estuvieron cerca de valores promedio para otras especies epífitas.

La mantención de la dinámica y porcentaje final de germinación de *Asteranthera* y *Mitraria* en los distintos tratamientos revela que este carácter no presenta variabilidad significativa en estas especies frente a las distintas condiciones de luz y sustrato (Tabla 9, Fig. 16). La dinámica y el porcentaje final de germinación de la holoepífita *Sarmienta*, en cambio, indican que la germinación de esta especie es sensible a la luz y al tipo de sustrato (corteza vs. suelo) (Tabla 9, Fig. 16). La germinación está mediada por la respuestas hormonales de los embriones y de los organismos adultos al ambiente (Farnsworth, 2000), y *Sarmienta* presentaría una respuesta plástica al ambiente. La germinación de *Sarmienta* aumentó en condiciones

de mayor intensidad de luz y sobre la corteza como sustrato, condiciones en las que presumiblemente esta especie tendría mayores posibilidades de establecerse. Por lo tanto, el componente de germinación en el nicho de regeneración de *Sarmienta* sería estimulado por la luz y el sustrato presentes en las ramas y troncos de los árboles.

La germinación acelerada de la holoepífita con respecto a la germinación de las hemiepífitas secundarias (Tabla 9) permitiría que las radículas establezcan prontamente un ancla mecánica al dosel, disminuyendo la probabilidad de ser arrastradas al suelo por la lluvia o llevadas por el viento. El retraso en la germinación de las semillas de las dos especies hemiepífitas secundarias relativo a la holoepífita, en cambio, aumentaría la probabilidad de que las semillas que han sido dispersadas al dosel del árbol sean arrastradas por la lluvia o por el viento al suelo del bosque, sitio donde ocurriría más probablemente el establecimiento de estas especies. Este proceso de traslado post-dispersión podría modificar el efecto del comportamiento de los dispersantes sobre los patrones de distribución de las semillas de las especies.

En particular, la relativamente acelerada tasa de germinación en *Sarmienta* bajo el dosel sobre corteza (Tabla 9) podría responder al alto contenido de humedad del sustrato, como consecuencia de la retención de la humedad por la cobertura natural de briófitas sobre la corteza. En un bosque húmedo montano de México, las semillas de cinco especies epífitas de la familia Bromeliaceae germinaron más rápidamente cuando se encontraban en los sitios de mayor humedad menos expuestos del dosel (Winkler y col., 2005), lo que sugiere que las condiciones de humedad son componentes relevantes en el nicho de regeneración de algunas epífitas. De manera similar, en Borneo, el porcentaje de germinación de la hemiepífita primaria *Ficus aurea* estaba directamente relacionado con la capacidad de retención de agua de los

sustratos (Laman, 1995). Aparentemente, la corteza con la cobertura natural de briófitas bajo el dosel del bosque fue capaz de mantener la humedad incluso en los períodos sin precipitaciones (e.g., Papic 2000), ya que la corteza y las briófitas actúan como una esponja que acumula y mantiene humedad por varios días. En cambio, el suelo desnudo y las condiciones de hábitats sin cobertura de dosel están sujetos a una desecación mayor y más acelerada.

Nuestros resultados indican que en el eje sustrato de la germinación de las especies de Gesneriáceas, *Sarmienta* encuentra desplazado su nicho a condiciones de corteza, y en el eje luz, *Sarmienta* encuentra desplazado su nicho a condiciones más iluminadas, mientras que las otras dos especies no reflejaron diferenciación en su germinación a lo largo de estos ejes. Cabe mencionar que a pesar de las rústicas condiciones experimentales para simular las condiciones del dosel, utilizando un trozo de corteza y las condiciones de luz fuera del dosel del bosque, fue posible identificar el efecto de estos factores del micrositio sobre la germinación de las semillas de las epífitas de Gesneriáceas. En caso de repetir esta práctica para evaluar el efecto de la luz sobre la germinación de semillas, recomiendo utilizar un claro del dosel o el borde de de un fragmento de bosque para simular las condiciones de más luz en alturas superiores del dosel en vez de las extremas condiciones de luz y temperatura fuera del dosel del bosque.

**Patrones de sobrevivencia.** La sobrevivencia de las plántulas de Gesneriáceas fue afectada por las bajas temperaturas y la herbivoría en invierno y en primavera en ambas condiciones de luz. Sin embargo, el principal factor de mortalidad de las plántulas de Gesneriáceas fue la desecación desde Octubre en adelante (Fig. 17).

Bajo el dosel del bosque, la sobrevivencia de *Mitraria* fue mayor sobre suelo que sobre corteza, lo que indica que el nicho de regeneración de esta especie corresponde al de una especie sombra-tolerante y que presenta mayor probabilidad de establecerse sobre el suelo (Fig. 17). Los porcentajes de sobrevivencia de *Sarmienta* en condiciones bajo el dosel (1% y 2%), en cambio, indican que esta especie tiene mayores requerimientos de luz para establecerse (Fig. 17).

Ninguna de las plántulas de las especies estudiadas sobrevivió al stress hídrico impuesto por las sequías de primavera y verano en condiciones fuera del dosel (Fig. 17), indicando que el nicho de regeneración de las tres especies está restringido a condiciones presentes en el bosque. Sin embargo, las plántulas de *Sarmienta* sobrevivieron más tiempo que las de *Mitraria* en condiciones de más radiación fuera del dosel (Fig. 17). Además, en este tratamiento de luz, aunque las diferencias son marginalmente significativas, *Sarmienta* sobrevivió más tiempo sobre corteza que sobre suelo. En cambio, *Mitraria* sobrevivió más tiempo sobre suelo que sobre corteza, confirmando las diferencias en los ejes de sustrato y de luz de los nichos de sobrevivencia de plántulas entre estas dos especies. Como se utilizaron trozos de corteza sobre suelo para evaluar el efecto del sustrato sobre la germinación, la desecación de la corteza fuera del dosel probablemente fue mayor que la que se encuentra en los árboles, dado que en las condiciones experimentales la corteza tuvo ambas superficies expuestas a la desecación una vez que se secaba el suelo por debajo de la corteza. Además, la intensidad de la luz y la temperatura en el tratamiento fuera del dosel fue excesivamente alta, por lo que, a pesar de que se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos de sustrato y entre las especies, los resultados probablemente no reflejan fielmente lo que podría ocurrir

bajo las condiciones de luz y sustrato presentes en las regiones más altas del dosel, que presumiblemente presentarían menor intensidad de luz y desecación al encontrarse cubiertas parcialmente por el dosel del bosque y por presentar sólo una de las superficies expuesta, serían las que encontrarían las plantas del bosque.

Nuestros resultados implican una diferenciación en el eje sustrato de sobrevivencia de plántulas del nicho ecológico de *Mitraria* y *Sarmienta*. *Mitraria* encuentra desplazado su nicho de sobrevivencia al suelo, mientras *Sarmienta* encuentra desplazado su nicho a la corteza. En el eje luz de sobrevivencia, *Mitraria* encuentra desplazado su nicho a condiciones sombra, mientras *Sarmienta* encontraría desplazado su nicho a condiciones más iluminadas, dado que su sobrevivencia fue sumamente baja en condiciones de escasa iluminación. La sobrevivencia de las dos especies en ambos ejes del nicho coincide con los microhábitats de las especies en el bosque y los atributos de anatomía y morfología funcional.

#### **Sobre la evolución del hábito epífita en las Gesneriáceas**

Los estudios que comparan el nicho ecológico de distintas especies de plantas cercanas filogenéticamente pueden contribuir a entender la divergencia evolutiva de los linajes (Grubb, 1977). A continuación, se utilizará información filogenética, sistemática, morfológica y biogeográfica disponible para las especies de la tribu Coronanthereae con el objetivo de generar una hipótesis sobre la evolución del hábito epífita en las especies epífitas de la familia Gesneriaceae del sur de Sudamérica.

Las especies que conforman la tribu Coronanthereae presentan plántulas con cotiledones del mismo tamaño, que las relaciona con la subfamilia Gesnerioideae (Burt, 1963). Recientemente este grupo ha recibido atención considerable en discusiones relacionadas con el origen de la familia Gesneriaceae (Weber, 2004). La tribu está constituida por nueve géneros y 20 especies (Tabla 11). Los patrones de distribución actuales (Burt y Whieler, 1995) y la evidencia fósil de Gesneriaceae del sur de Sud América (Villagrán y Hinojosa, 1997) sugieren que estos géneros pertenecen a un clado antiguo que precede la separación de Gondwana (Dalziel, 1992). El elevado número de géneros monotípicos con distribuciones restringidas (Tabla 11) apoya la idea de que las especies actuales de la tribu Coronanthereae representan relictos de un grupo más diversificado en el pasado y que estuvo sujeto a extinciones (Burt, 1963; Wiehler, 1983; Weber, 2004). Distintas evidencias moleculares indican que la tribu Coronanthereae constituye un grupo hermano o está anidado en una posición basal a la subfamilia Gesnerioideae (Smith y col., 1997; Wang y col., 2002; Meyer y col., 2003). Aunque la relación de la tribu Coronanthereae con la subfamilia paleotropical Cyrtandroideae no está clara, es posible que este hecho sea consecuencia de la escasa sobrevivencia de la tribu Coronanthereae. Esta tribu es de gran interés filogenético y se necesitan más estudios para aclarar el escenario (Weber, 2004).

Los hábitos de crecimiento de las especies vivas de los géneros de la tribu Coronanthereae incluyen árboles (*Depanthus*, *Negria*, *Coronanthera* y *Lenbrassia*), arbustos (*Rhabdothamnus*), hemiepífitas secundarias (*Fieldia*, *Mitraria* y *Asteranthera*) y la holoepífita *Sarmienta repens* (Tabla 11). De acuerdo a la topología del árbol de la hipótesis filogenética de la tribu Coronanthereae (J. F.

Smith, *datos no publicados*), los géneros epífitos sudamericanos y la epífita australiana *Fieldia australis* forman un clado hermano del clado donde se encuentran los demás géneros con especies arbóreas y arbustivas (Fig. 19).

Entre los géneros de la tribu, el número de estambres funcionales varió de dos a cinco (Petrie, 1903; Guillaumin, 1948; Allan, 1961; Wiehler, 1983, Tabla 11), variando también el número de estaminodios infértiles desde ninguno a tres (Reiche, 1898). La presencia de órganos rudimentarios, y de estructuras aparentemente reducidos y sin función, han sido utilizadas para el establecimiento de la dirección del cambio evolutivo (de Candolle, 1813; Stebbins, 1950; Thorne, 1976; Bohm y col., 1978). La condición de cinco estambres funcionales en los géneros *Depanthus* en la tribu Coronanthereae, ha sido tradicionalmente considerado una adquisición secundaria (ver Wiehler, 1983, Weber, 2004) que nunca ha sido desafiado, pero tampoco demostrado. Sin embargo, de acuerdo a la ley de Dollo, una vez que una estructura compleja se pierde, no puede ser readquirida (Gould, 1970), y la reducción en tamaño, junto con la reducción en número, es generalmente considerada como una de las principales tendencias evolutivas en las plantas (Bessey, 1897; Stebbins, 1950; Eames, 1961; Crisci y col., 1979). Si consideramos la posición ancestral sugerida por diversas evidencias en la familia Gesneriaceae de la tribu Coronanthereae, podríamos considerar que la presencia de cinco estambres funcionales en *Depanthus* representa la condición ancestral de las flores de la familia Gesneriaceae. Además, sobre la base de la hipótesis filogenética de la tribu Coronanthereae basada en caracteres moleculares, es posible evaluar la dirección del cambio evolutivo en el número de estambres funcionales al considerar el estado de los caracteres y reconstruir la ubicación de los cambios en la filogenia utilizando parsimonia (Ridley, 1983). Si



consideramos la presencia de órganos rudimentarios y la ley de Dollo, la filogenia de la tribu Coronanthereae nos indica que en la tribu hubo al menos dos reducciones en el número de estambres (Tabla 11). De un número ancestral de cinco estambres funcionales, como se encuentra en *Depanthus*, una primera reducción de un estambre a estaminodio está presente en siete géneros en la tribu Coronanthereae (Tabla 11), y una segunda reducción es la que se encuentra en las flores de *Sarmienta*, que tiene dos estambres fértiles y tres estaminodios, dos más largos que el tercero (Reiche, 1898, Tabla 11). La diferencia en el largo de los estaminodios apoyaría la hipótesis de que la disminución en el número de estambres en la historia evolutiva del linaje de *Sarmienta* ha ocurrido dos veces.

En la tribu Coronanthereae, el tipo de fruto varió desde una cápsula dehiscente a una baya (Bentham, 1869; Allan, 1961; Morley, 1978; Walsh y Entwisle, 1999; Tabla 11). Las cápsulas secas se encuentran en todos los grupos principales de la familia y existen pocas dudas de que representan el tipo de fruto más primitivo (Weber, 2004). En las tribus Beslerieae y Napeantheae, posiblemente relativamente cercanas a la tribu Coronanthereae, las bayas son consideradas un tipo de fruto derivado con respecto a las cápsulas dehiscentes (Wiehler, 1983; Smith, 2000). Además, Calceolariaceae, la familia ancestral más cercana a Gesneriaceae (Soltis y col., 2005), también presenta cápsulas dehiscentes, lo que apoya el carácter ancestral de las cápsulas dehiscentes en la familia Gesneriaceae. Los géneros con cápsulas dehiscentes de la tribu Coronanthereae parecen haber mantenido el estado ancestral del carácter (como en *Depanthus*, *Coronanthera*, *Negria* y *Rhabdothamnus*). La baya presente en las especies australianas y chilenas; *Fieldia*,

*Lenbrassia*, *Asteranthera*, *Mitraria* y *Sarmienta* (Tabla 11), podría haberse originado al menos una vez en el grupo, representando un carácter derivado.

La posibilidad de que una cápsula se transforme en una baya en tiempo evolutivo podría implicar un desarrollo neoténico del fruto. En la neotenia, se acelera el desarrollo reproductivo con respecto al desarrollo somático (Gould, 1977). En el caso de los frutos, para que una cápsula pueda transformarse en una baya, las semillas, que son las estructuras de dispersión producto de la reproducción sexual de las fanerófitas, deben madurar antes de que la cápsula, que en este caso constituiría la parte somática del fruto, se seque. Si esto ocurriera, las semillas madurarían en un fruto aún carnoso (e.g. en *Coronanthera*, Fig. 20). Especulando, este fenómeno podría gatillarse como consecuencia del estímulo generado por animales que consumen los frutos cuando aún no han terminado de desarrollarse las semillas. Frente a esto, las plantas podrían acelerar el desarrollo de las semillas y mantener el agua en los tejidos del fruto. A pesar de la recurrencia con la que las cápsulas dehiscentes podrían haber dado origen a frutos carnosos en la familia Gesneriaceae, los procesos asociados a su origen aún están por evaluarse.

La reducción en tamaño es generalmente considerada una de las principales tendencias evolutivas en las plantas (Bessey, 1897; Stebbins, 1950; Eames, 1961; Crisci y col., 1979), y el incremento en la complejidad, organización y/o especialización también ha sido considerado una tendencia evolutiva común en los seres vivos (Schaffner, 1934; Danser, 1950; Stebbins, 1950, 1974; Takhtajan, 1991). La reducción en tamaño y la especialización han sido descritas para las epífitas de las familias Orchidaceae y Bromeliaceae (Benzing y Ott, 1981) en términos fisiológicos, morfológicos y ecológicos con respecto a la mayoría de las plantas terrestres (Oliver,

1930; Pittendrigh, 1948; Strong y Ray, 1975; Nobel y Hartsock, 1990; Lambers y col., 1998; Helbsing y col., 2000). Si se evalúa la distribución del estado del carácter forma de vida en el árbol filogenético de la tribu Coronanthereae y se reconstruye la ubicación de los cambios en la filogenia utilizando parsimonia (Ridley, 1983), el análisis del grupo externo (Stevens, 1980; Maddison y col., 1984; Swofford, 1998), considerando a los miembros de las tribus Beslerieae y Napeantherae, nos indica la forma de vida holoepífita de *Sarmienta* como una condición derivada en la tribu. La propuesta de Bews (1927), que sugiere que la línea evolutiva de lianas puede resultar en la producción de epífitas, parece describir este caso. Si consideramos el tamaño para evaluar la polaridad del carácter forma de vida en el resto del árbol, encontramos que la forma arbórea sería ancestral a la arbustiva. Si repetimos el procedimiento e incluimos el grado de especialización, la forma arbórea es ancestral a la forma hemiepífita secundaria, y la holoepífita a su vez de la hemiepífita secundaria.

Los estados tempranos del desarrollo de un organismo pueden repetir los estados tempranos de un ancestro (Stebbins, 1974; Thorne, 1976). Sin embargo, si el organismo derivado es neoténico, presenta en el adulto rasgos del estado temprano del desarrollo del ancestro (Gould, 1970; McKinney y McNamara, 1991). Las alteraciones ontogenéticas son de profundo interés dado que indudablemente juegan un rol en la diversificación de los organismos (Olson y Rosell, 2006). Entre estas, la neotenia ha sido un fenómeno común en la evolución de las plantas (Takhtajan, 1959, 1969, 1976; Doyle, 1977, 1978). En la familia Gesneriaceae, la neotenia ha sido descrita para géneros como *Streptocarpus* (Jong y Burt, 1975; Nieder y Barthlott, 2001) y *Monophyllaea*, en la cual la planta adulta representa una plántula

gigante, con el tallo correspondiente al hipocotilo y la única hoja a un enorme cotiledón (Mayer y col., 2003).

Si se utiliza la ontogenia para determinar la polaridad del carácter forma de vida considerando los antecedentes de neotenia en la familia Gesneriaceae, la anatomía del tallo de individuos más jóvenes de *Mitraria* parecen ser equivalentes a la anatomía del tallo de individuos adultos de *Sarmienta* (Fig. 12), con ausencia de anillos de crecimiento y elementos del vaso de menor diámetro. Esto sugiere que los tallos de *Sarmienta* podrían ser resultado de la ontogenia truncada del ancestro. Los cambios en el contexto ambiental juegan un rol importante en la innovación estructural (Galis, 1996). En este caso, las mayores cantidades y diferentes calidades de luz recibidas por *Sarmienta* con respecto a las demás especies de la tribu Coronanthereae podrían estar relacionadas con la innovación estructural de esta especie, tanto a nivel del tallo como de las hojas (Fig. 20).

Si repetimos el procedimiento de utilizar la ontogenia para determinar la polaridad del carácter forma de vida entre el linaje de árboles-arbustos y epífitas y consideramos la frecuencia de la neotenia en la familia, podemos analizar la modificación de las hojas lo largo de la ontogenia de *Coronanthera* spp. En las primeras etapas del desarrollo de esta especie, *Coronanthera* presenta hojas con margen dentado, con abundantes tricomas (Fig. 20), similares a las hojas de individuos adultos de *Fieldia australis* y de *Mitraria coccinea* (Fig. 21). En los estados más avanzados del desarrollo, las hojas de *Coronanthera* spp son glabras y presentan el margen liso (Fig. 20). Este fenómeno nos indicaría que las hojas de las especies hemiepífitas secundarias adultas *Mitraria* y *Fieldia* son equivalentes a las hojas de *Coronanthera* spp en estados tempranos del desarrollo. Apoyando esta

hipótesis, se encontró la potencialidad de *Coronanthera* spp de crecer como trepadora sobre helechos arbóreos (Fig. 20), tal como lo hace *Fieldia australis* sobre *Dicksonia antarctica* en los bosques lluviosos australianos (Fig. 19). La plasticidad presente en la forma de crecimiento de *Coronanthera* spp cumpliría con el requisito de plasticidad del ancestro a partir de la cual se pueda canalizar la forma de vida hemiepífita secundaria, más especializada, en el descendiente (Pigliucci y col., 2006).

De las evidencias provenientes de la morfología de la flor, de la morfología del fruto, de la ecología, y de la ontogenia de los géneros de la tribu Coronanthereae, propongo una hipótesis de evolución del hábito epífita en esta tribu, relacionada con la diferenciación del componente forma de vida en el nicho ecológico. La condición ancestral sería la arbórea (Fig. 22). Esta forma se habría modificado al menos una vez en el linaje a la forma de vida arbustiva a través de una reducción en el tamaño y del descenso en el punto de ramificación a la base del arbusto (Fig. 22). Otra reducción de la forma de vida arbórea sería la que habría ocurrido cuando los árboles dejan de requerir soporte estructural propio cuando crecen sobre el tronco de helechos arbóreos u otros árboles, modificando la forma de vida y el nicho ecológico al de una hemiepífita secundaria (Fig. 21). Una reducción aún mayor ocurriría cuando esta forma de vida germina sobre el forófito, creando el nicho ecológico de la forma de vida holoepífita (Fig. 22). En este proceso, la diferenciación en el nicho de regeneración es un requisito, y debe estar asociado de diferenciación en la fisiología de la semilla, de la plántula y de la planta adulta, que le permita a la forma holoepífita tolerar o evadir las exigencias microclimáticas del dosel. Al respecto, Wiehler (1983) menciona que los taxa más comunes de la familia Gesneriaceae se

encuentran en los bosques tropicales cálidos y húmedos. Sin embargo, resalta que un número significativo de Gesneriaceae ha abandonado el hábito terrestre en búsqueda de más luz. Unas pocas especies se han transformado en lianas (como muchas especies de *Drymonia*, algunas especies de *Allopectus*, *Paradrymonia* y *Capanea*) pero el resto ha evolucionado a epífitas verdaderas. De hecho, con más de 598 especies, la familia Gesneriaceae tiene el segundo lugar en número de especies epífitas entre las familias de plantas dicotiledóneas (Wiehler, 1983).

La comparación de rasgos ecológicos, morfológicos y la filogenia basada en caracteres moleculares nos han permitido inferir las novedades evolutivas asociadas al hábito epífito en la tribu Coronanthereae. Sin embargo, como se trata de géneros en su mayoría monotípicos, no se puede descartar cierto grado de artefactualidad en las relaciones de parentesco entre las especies, dado que éstas serían únicamente una muestra reducida de las relaciones entre grupos probablemente más diversos en el pasado.

Tabla 11. Descripción de los géneros de la tribu Coronanthereae

Número de especies, distribución geográfica, forma de crecimiento, número y disposición de estambres y tipos de fruto de los géneros de la tribu Coronanthereae.

Género	Número de especies	Distribución	Forma de vida	Hábitat	Número de estambres	Tipo de fruto
<i>Depanthus</i>	2	Nueva Caledonia	Árbol	Bosque montano	5	Cápsula
<i>Negria</i>	1	Isla Lord Howe	Árbol	Bosque montano	4	Cápsula
<i>Coronanthera</i>	11	Nueva Caledonia, Islas Salomon	Árbol	Bosque montano	4	Cápsula
<i>Rhabdothamnus</i>	1	Nueva Zelanda	Arbusto	Bosque montano	4	Cápsula
<i>Lenbrassia</i>	1	Australia, Queensland	Árbol	Bosque lluvioso	4	Baya
<i>Fieldia</i>	1	Australia, Queensland y Nuevo Gales del Sur	Trepadora	Bosque lluvioso montano	4	Baya
<i>Asteranthera</i>	1	Chile y Argentina adyacente	Trepadora	Bosque templado lluvioso	4	Baya
<i>Mitraria</i>	1	Chile y Argentina adyacente	Trepadora	Bosque templado lluvioso	4	Baya
<i>Sarmienta</i>	1	Chile	Holopífita	Bosque templado lluvioso	2	Baya

Figura 19. Filogenia de la tribu Coronanthereae

Hipótesis filogenética de los géneros de la tribu Coronanthereae basada en secuencias ITS y *ndhF*. Los números sobre las ramas indican los valores de bootstrap (James F. Smith, *datos no publicados*). En este análisis no se incluyeron los géneros *Lenbrassia* y *Depanthus*, que formarían parte del clado *Negria-Rhabdothamnus-Coronanthera* (ver Smith y col., 2006), y constituirían el linaje arbóreo-arbustivo de la tribu Coronanthereae, mientras que el clado *Fieldia-Asteranthera-Mitraria-Sarmienta* constituiría el clado epífita.

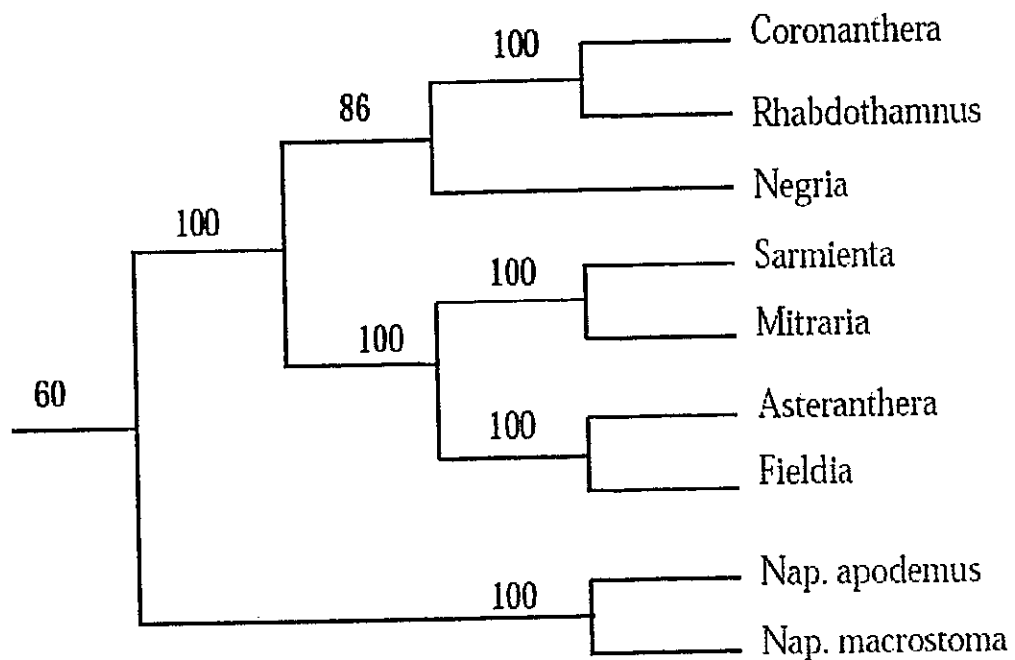




Figura 20. *Coronanthera*

*Coronanthera* spp. A, Plántula mostrando hojas dentadas y con abundantes tricomas; B, Individuo juvenil creciendo como hemiepífito secundario sobre el tronco de un helecho arbóreo en Monte Koghi, Nueva Caledonia; C, Hojas de un individuo adulto, con hojas glabras y margen liso; D, Cápsula inmadura.



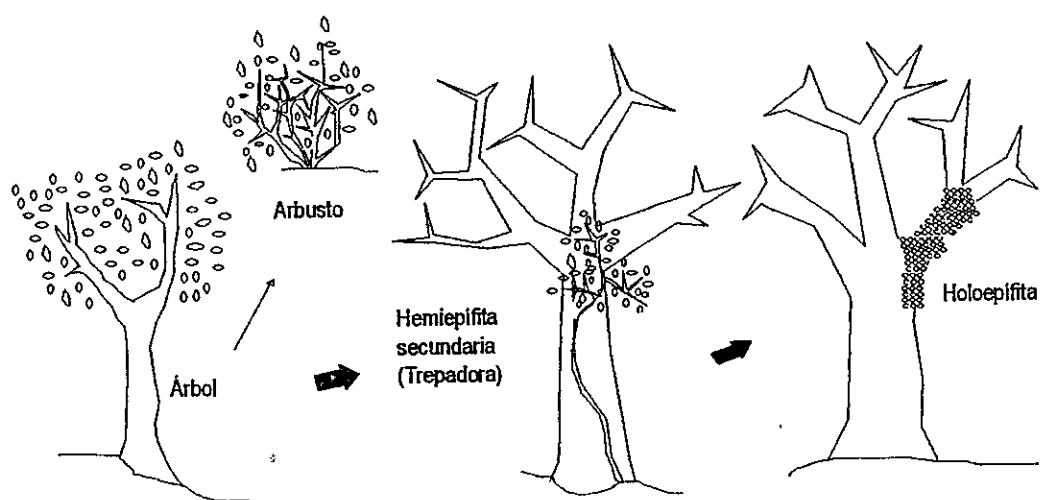
Figura 21. *Fieldia australis* y *Mitraria coccinea*

A, *Fieldia australis* sobre el helecho arbóreo *Dicksonia antarctica* en una comunidad de helechos de quebrada en el valle Tomahawk, Australia; B, *F. australis*, detalle de hoja; C, *Mitraria coccinea*, detalle de hoja



Figura 22. Hipótesis evolutiva del hábito epífita

Hipótesis evolutiva del hábito epífita en la tribu Coronanthereae. Desde una forma ancestral arbórea, habría derivado la forma arbustiva y la forma hemiepífita secundaria. De esta última, habría derivado la forma holoepífita.



## CONCLUSIONES

La aproximación utilizada en esta tesis para estudiar la diferenciación de nicho de las tres especies de Gesneriáceas epífitas puso en práctica la proposición de nicho ecológico para plantas de Grubb (1977), que reconoce los componentes de forma de vida, microhábitat y regeneración en el nicho de las especies de plantas de una comunidad. En esta tesis, además, se propone y aplica un nuevo componente del nicho relacionado con la fisiología de la planta, el de anatomía y morfología funcional, que permite entender las diferencias fisiológicas y morfológicas entre las especies que podrían dar cuenta de su diferenciación a nivel de microhábitat. Esta aproximación al estudio de la diferenciación de nicho ecológico podría ser usada para otras especies de plantas y organismos.

En esta tesis, se demostró que *Sarmienta repens* presenta desplazado su nicho ecológico con respecto a las otras dos especies simpátricas del sur de Chile de la familia Gesneriaceae, *Asteranthera ovata* y *Mitraria coccinea* en todos, exceptuando uno, de los ejes evaluados dentro de los distintos componentes del nicho. En el eje forma de vida, *Sarmienta repens* es la única especie con hábito holoepífita en la tribu Coronanthereae, mientras que las otras dos especies del bosque presentan hábito hemiepífita secundario. En el componente microhábitat del nicho, la holoepífita *Sarmienta repens* se distribuyó en las regiones superiores del dosel,

principalmente sobre las ramas de los árboles, y se diferenció de las hemiepífitas secundarias *Asteranthera ovata* y *Mitraria coccinea*, que fueron más frecuentes en las regiones inferiores del dosel y sobre la base de los troncos de los árboles. Como el dosel de los bosques lluviosos genera un gradiente microclimático, las distintas regiones del dosel y las zonas de los árboles están expuestas a un gradiente de luz y humedad. Por lo tanto, *Sarmienta repens* encuentra desplazado su nicho a condiciones de menor humedad y más luz que las especies hemiepífitas secundarias, cuyo nicho se encuentra en las regiones más húmedas y oscuras del bosque. Vinculado con el componente de microhábitat del nicho de las especies epífitas, se encontró diferenciación de *Sarmienta repens* en el componente del nicho de morfología y anatomía funcional relacionada con el uso del agua con respecto a las otras dos especies de Gesneriáceas hemiepífitas. *Sarmienta* presentó un conjunto de atributos característicos de especies típicas de ambientes xéricos, ausentes en las hemiepífitas *Asteranthera* y *Mitraria*, que presentaron atributos relacionados con ambientes húmedos. En consecuencia, el nicho de la morfología y anatomía relacionada con la fisiología de *Sarmienta* se encuentra desplazado a atributos de especies de condiciones xéricas, mientras que el nicho de las hemiepífitas secundarias se encuentra desplazado a atributos de especies de condiciones húmedas y sombrías. Entre las hemiepífitas secundarias, el nicho de *Asteranthera* se encuentra restringido a atributos de especies de condiciones constantemente húmedas.

Sólo la holoepífita *Sarmienta repens* reflejó una diferenciación de nicho en los ejes de luz y sustrato para la germinación con respecto a las hemiepífitas secundarias. Mientras el nicho de germinación de las hemiepífitas *Asteranthera* y *Mitraria* no varió en las distintas condiciones de luz y sustrato, el nicho de

germinación de *Sarmienta repens* se desplazó a condiciones iluminadas y de corteza. En los ejes de luz y sustrato para la sobrevivencia de plántulas, el nicho de la hemiepífita secundaria *Mitraria coccinea* se encontró desplazado a condiciones de baja luminosidad y al suelo del bosque, mientras que el nicho de sobrevivencia de la holoepífita *Sarmienta repens* se desplazó a condiciones iluminadas y sobre corteza. El único eje del nicho en el que no se encontraron diferencias entre las especies de Gesneriáceas epífitas fue el de la identidad del vector dispersante de semillas dentro del componente de regeneración del nicho ecológico. El marsupial arbóreo, *Dromiciops gliroides*, fue el único organismo identificado, por primera vez en esta investigación, como dispersante de semillas de las tres especies. Esta interacción documenta por primera vez además, la dispersión de especies de Gesneriáceas por un micromamífero.

En consecuencia, la diferenciación en los patrones de distribución de las especies de familia Gesneriaceae en el perfil vertical del bosque estaría dada en un principio, por diferencias en el eje de luz y sustrato para la germinación de las semillas y la sobrevivencia de las plántulas en el bosque. Posteriormente, la diferenciación en los microhábitats de las especies sería mantenido como consecuencia de la presencia de atributos morfológicos y anatómicos funcionales de las especies que les permiten mantenerse en las condiciones microclimáticas particulares del micrositio.

En esta investigación se propuso una hipótesis sobre la evolución del hábito epífita en la tribu Coronanthereae a partir de evidencias provenientes de la morfología de las flores, de los frutos, la ecología y de las secuencias nucleotídicas de los géneros de la tribu. La diferenciación de *Sarmienta repens* en los distintos ejes

de los componentes del nicho con respecto a las especies hemiepífitas secundarias de las Gesneriáceas chilenas revelados en esta tesis representarían, a partir de los antecedentes presentados, novedades evolutivas en la tribu Coronanthereae. Futuras investigaciones debieran estar orientadas a identificar los mecanismos del desarrollo evolutivo asociados con la diferenciación de la anatomía y morfología de los tallo entre los géneros de la tribu Coronanthereae. Asimismo, estudios a nivel de plasticidad fenotípica en la morfología y anatomía de las hojas y tallos en condiciones contrastantes de luz y humedad podrían ser reveladoras en cuanto la plasticidad fenotípica constituye la antesala del cambio evolutivo (West-Eberhard, 1989), además de evaluar experimentalmente los procesos de neotenia en el desarrollo de los tallos de las epífitas con respecto a los géneros de la tribu arbóreos y arbustivos.

## BIBLIOGRAFÍA

- Ackerman J, Montalvo A (1990) Short-and Long-Term Limitations to Fruit Production in a Tropical Orchid. *Ecology* 71: 263-272
- Allan HH (1961) Flora of New Zealand, Vol I. R. E. Owen, Government Printer, Wellington, New Zealand
- Alley TR (1985) Organism-environment mutuality epistemics, and the concept of an ecological niche. *Synthese* 65: 411-444
- Amico G, Aizen MA (2000) Mistletoe seed dispersal by a marsupial. *Nature* 408: 929-930
- Annaselvam J, Parthasarathy N (2001) Diversity and distribution of herbaceous vascular epiphytes in a tropical evergreen forest at Varagalaiar, Western Ghats, India. *Biodiversity and Conservation* 10: 317-329
- Antoine ME; McCune B (2004) Contrasting fundamental and realized ecological niches with epiphytic lichen transplants in an old-growth *Pseudotsuga* forest. *Bryologist* 107: 163-172
- Aravena JC, Carmona MR, Perez CA, Armesto JJ (2002) Changes in tree species richness, stand structure and soil properties in a successional chronosequence in northern Chiloe Island, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 339-360
- Armesto J, León P, Arroyo M (1996) Los bosques templados del sur de Chile y Argentina: una isla biogeográfica. *En* J Armesto, C Villagrán, M Arroyo, eds, *Ecología de los bosques nativos de Chile*. Editorial Universitaria, Santiago, pp 23-28
- Armesto JJ, Aravena JC, Villagran C, Pérez C, Parker GG (1996) Bosques templados de la Cordillera de la Costa. *En* JJ Armesto, C Villagran, MTK Arroyo, eds, *Ecología de los bosques nativos de Chile*. Editorial Universitaria, Santiago, pp 199-212
- Armesto JJ, Rozzi R, Miranda P, Sabag C (1987) Plant frugivore interactions in South-American temperate forests. *Revista chilena de historia natural* 60: 321-336
- Arroyo MTK, Cavieres L, Peñaloza A, Riveros M, Faggi AM (1996) Relaciones fitogeográficas y patrones regionales de riqueza de especies en la flora del bosque lluvioso templado de Sudamérica. *En* JJ Armesto, C Villagran, MTK Arroyo, eds, *Ecología de los bosques nativos de Chile*. Editorial Universitaria, Santiago, pp 71-92



- Baars R, Kelly D, Sparrow SD (1998) Liane distribution within native forest remnants in two regions of the South Island, New Zealand. *New Zealand Journal of Ecology* 22: 71-85
- Baker HG (1959) Reproductive methods as factors in speciation in flowering plants. *Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology* 24: 177-191
- Baker HG (1963) Evolutionary mechanisms in pollination biology: Origins and functions of floral systems are being elucidated by genetical and ecological studies. *Science* 139: 877-883
- Baker HG (1970) Two cases of bat pollination in Central America. *Revista de biología tropical* 17: 187-197
- Baltzer JL, Thomas SC (2007) Physiological and morphological correlates of whole-plant light compensation point in temperate deciduous tree seedlings. *Oecologia* 153: 209-223
- Barcikowski W, Nobel PS (1984) Water relations of cacti during desiccation: Distribution of water in tissues. *Botanical Gazette* 145: 110-115
- Barik SK, Pandey HN, Tripathi RS, Rao P (1992) Microenvironmental variability and species-diversity in treefall gaps in a subtropical broadleaved forest. *Vegetatio* 103: 31-40
- Barkman JJ (1958) Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes. Van Gorcum, Assen, Netherlands.
- Bazzaz FA, Pickett STA (1980) Physiological ecology of tropical succession: A comparative review. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 287-310
- Bentham G (1869) *Flora Australiensis*. Vol IV. London: L. Reeve & Co. 534-535.
- Benzing DH (1981) The population dynamics of *Tillandsia circinnata* (Bromeliaceae): Cypress crown colonies in southern Florida. *Selbyana* 5: 251-263
- Benzing DH (1987) Vascular epiphytism. Taxonomic participation and adaptive diversity. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 74: 183-204
- Benzing DH (1990) *Vascular epiphytes*. Cambridge University Press Cambridge
- Benzing DH, Ott DW (1981) Vegetative reduction in epiphytic Bromeliaceae and Orchidaceae: its origin and significance. *Biotropica* 13:131-140
- Benzing DH, Clements MA (1991) Dispersal of the orchid *Dendrobium insigne* by the ant *Iridomyrmex cordatus* in Papua New Guinea. *Biotropica* 23: 604-607
- Bessey CE (1897) Phylogeny and taxonimy of the Angiosperms. *Science* 6: 398-401
- Bews JW (1927) Studies in the ecological evolution of the angiosperms. *New Phytologist* 26: 65-84
- Billings WD, Drew WB (1938) Bark factors affecting the distribution of corticolous bryophytic communities. *American Midland Naturalist* 20: 302-330
- Björkman O (1981) Responses to different quantum flux densities. *Encyclopedia of Plant Physiology* 12: 57-107
- Bohlman S, Matelson T, Nadkarni N (1995) Moisture and temperature patterns of dead organic matter in the canopy and soils of the forest floor of a montane cloud forest, Costa Rica. *Biotropica* 27: 13-19
- Bohm BA, Brim SW, Hebda RJ, Stevens PF (1978) Generic limits in the tribe Cladothamnae (Ericaceae), and its position in the Rhododendroideae. *Journal of the Arnold Arboretum* 8: 311-341

- Botkin DB (1975) Functional groups of organisms in model ecosystems. *Ecosystem Analysis and Prediction: Proceedings of a SIAM-SIMS Conference Held at Alta, Utah, July 1-5, 1974*
- Brewer CA, Smith WK (1997) Patterns of leaf surface wetness for montane and subalpine plants. *Plant, Cell & Environment* 20: 1-11
- Brown RHJ (1948) The flight of birds: The flapping cycle of the pigeon. *Journal of Experimental Biology* 25: 322-333
- Brummit R (1992) *Vascular plant families and genera*. Kew:Royal Botanic Gardens, Kew, U.K. 804 pp.
- Bunce J (1998) The temperature dependence of the stimulation of photosynthesis by elevated carbon dioxide in wheat and barley. *Journal of Experimental Botany* 49: 1555-1561
- Burns KC, Dawson J (2005) Patterns in the diversity and distribution of epiphytes and vines in a New Zealand forest. *Austral Ecology* 30: 891-899
- Burt BL (1963) Studies in the Gesneriaceae of the Old World, XXIV: tentative keys to the tribes and genera. *Notes of the Royal Botanical Garden of Edinburgh* 24:205-220
- Cain SA, Sharp AJ (1938) Bryophytic unions of certain forest types of the Great Smoky Mountains. *American Midland Naturalist* 20: 249-301
- Campbell EJF, Newbery DM (1993) Ecological relationships between lianas and trees in lowland rainforest in Sabah, East Malaysia. *Journal of Tropical Ecology* 9: 469-490
- Carlquist S (1975) *Ecological strategies of xylem evolution*. Univ. California Press, Berkeley
- Carlquist S (1985) Observations on functional wood histology of vines and lianas: vessel dimorphism, tracheids, vasicentric tracheids, narrow vessels, and parenchima. *Aliso* 11: 139-157
- Carlquist S (2001) *Comparative wood anatomy*. Springer, Berlin
- Carlquist S, Hoekman D (1986) Wood anatomy of Myoporaceae: ecological and systematic considerations. *Aliso* 11: 317-334
- Catling PM, Brownell VR, Lefkovitch LP (1986) Epiphytic orchids in a Belizean Grapefruit orchard: distribution, colonization and association. *Lindleyana* 1: 194-202
- Catling PM, Lefkovitch LP (1989) Associations of vascular epiphytes in a Guatemalan cloud forest. *Biotropica* 21: 35-40
- Clark CJ, Poulsen JR, Bolker BM, Connor EF, Parker VT (2005) Comparative seed shadows of bird-, monkey- and wind-dispersed trees. *Ecology* 86: 2684-2694
- Colwell RK, Fuentes ER (1975) Experimental studies of the niche. *Annual Review of Ecology and Systematics* 6: 281-310
- Cox DL (1980) A note on the queer history of "niche." *Bulletin of the Ecological Society of America* 61: 201-202
- Crawley MJ (2005) *Statistics: An introduction using R*. Ed. John Wiley and Sons. 342 pp
- Crisci JV, Hunziker JH, Palacios RA, Naranjo CA (1979) A numerical-taxonomic study of the genus *Bulnesia* (Zygophyllaceae): cluster analysis, ordination and simulation of evolutionary trees. *American Journal of Botany* 66: 133-140

- Cronquist A (1981) An integrated system of classification of flowering plants. Columbia University Press, New York
- Culberson WL (1955) The corticolous communities of lichens and bryophytes in the upland forests of Northern Wisconsin. *Ecological Monographs* 25: 215-231
- Chacon P, Armesto JJ (2005) Effect of canopy openness on growth, specific leaf area, and survival of tree seedlings in a temperate rainforest of Chiloe Island, Chile. *New Zealand Journal of Botany* 43: 71-81
- Cherret J (1989) Ecological concepts. Levels of organization in ecology. British Ecological Society. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 385 pp
- Dalziel IW (1992) Antarctica: a tale of two supercontinents? *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 20: 501-526
- Danser BH (1950) A theory of systematics. *Bibliotheca Biotheorica* 4: 116-180
- Darwin C (1859) On the origin of species. New York University Press
- Dawson JW (1980) Middle-latitude rainforests in the Southern Hemisphere. *Biotropica* 12: 159-160
- De Candolle AP (1813) *Théorie élémentaire de la botanique: ou, Exposition des principes de la classification naturelle et de l'art de décrire et d'étudier les végétaux*. Deterville
- del-Val E, Armesto JJ, Barbosa O, Christie DA, Gutierrez AG, Jones CG, Marquet PA, Weathers KC (2006) Rain forest islands in the Chilean semiarid Region: Fog-dependency, ecosystem persistence and tree regeneration. *Ecosystems* 9: 598-608
- Dewalt SJ, Schnitzer SA, Denslow JS (2000) Density and diversity of lianas along a chronosequence in a central Panamanian lowland forest. *Journal of Tropical Ecology* 16: 1-19
- Di Castri F, Hajek ER (1976) *Bioclimatología de Chile*. Vicerrectoría de Comunicaciones, Pontificia Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile.
- Díaz MF, Bigelow S, Armesto JJ (2007) Alteration of the hydrologic cycle due to forest clearing and its consequences for rainforest succession. *Forest Ecology and Management* 244: 32-40
- Doyle JA (1977) Patterns of evolution in early angiosperms. *Patterns of evolution*. Elsevier, Amsterdam: 501-546
- Doyle JA (1978) Origin of Angiosperms. *Annual Review of Ecology and Systematics* 9: 365-392
- Eames AJ (1961) *Morphology of the Angiosperms*. McGraw-Hill Book-Company, New York
- Elton CS (1927) *Animal ecology*. Sidgwick and Jackson, London
- Ely F, Torres F (2003) Adaptaciones anatómico-estructurales foliares de *Chaetolepis lindeniana* (Naud.) Triana a lo largo de un gradiente altitudinal en el Páramo del Parque Nacional Sierra Nevada de Mérida (Venezuela). *Plantula* 3: 101-115
- Ely F, Torres F, Rada F, León Y (2007) Estudio morfo-anatómico de dos orquídeas de una selva nublada tropical. *Interciencia* 32
- Emlen JM (1973) *Ecology: An evolutionary approach*. Menlo Park, Addison-Wesley
- Fahn A (1982) *Plant anatomy*. Pergamon Press, Oxford
- Farnsworth E (2000) The ecology and physiology of viviparous and recalcitrant seeds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31: 107-138
- Fenner M, K Thompson (2005) *The ecology of seeds*. Cambridge University Press

- Figueroa JA (2003) Seed germination in temperate rain forest species of southern Chile: chilling and gap-dependency germination. *Plant Ecology* 166: 227-240
- Figueroa JA, SA Castro (2002) Effects of bird ingestion on seed germination of four woody species of the temperate rainforest of Chiloé island, Chile. *Plant Ecology* 160:17-23
- Fischer EA, Araujo AC (1995) Spatial organization of a Bromeliad community in the atlantic rainforest, South-Eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 11: 559-567
- Flores-Palacios A, García-Franco JG (2006) The relationship between tree size and epiphyte species richness: testing four different hypotheses. *Journal of Biogeography* 33: 323-330
- Foster SA (1986) On the adaptive value of large seeds for tropical moist forest trees. *Botanical Review* 52: 260-299
- Freiberg M (1997) Spatial and temporal pattern of temperature and humidity of a tropical premontane rain forest tree in Costa Rica. *Selbyana* 18: 77-84
- Friedman WE, Moore RC, Purugganan MD (2004) The evolution of plant development. *American Journal of Botany* 91: 1726-1741
- Gaffney JJ (1973) Reflectance properties of citrus fruits. *Transactions of the ASAE* 16: 310-314
- Galloway D (1996) Los líquenes del bosque templado de Chile. *En*: JJ Armesto, C Villagran, MTK Arroyo, eds, *Ecología de los bosques nativos de Chile*. Editorial Universitaria, Santiago, 101-112 pp
- Galmés J, Medrano H, Flexas, J (2007) Photosynthesis and photoinhibition in response to drought in a pubescent (var. *minor*) and a glabrous (var. *palaui*) variety of *Digitalis minor*. *Environmental and Experimental Botany* 60: 1, 105-111
- Gates DM (2003) *Biophysical ecology*. Courier Dover Publications. New York, New York, USA
- Gentry AH, Dodson CH (1987) Diversity and biogeography of Neotropical vascular epiphytes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 74: 205-233
- Gibson AC, Horak KE (1978) Systematic anatomy and phylogeny of Mexican columnar cacti. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 65: 999-1057
- Gitz D, Ritchie JH, Krizek D, Baker J, Reddy V (2004) Temperature and CO<sub>2</sub> effects on Gamagrass: Photosynthetic performance. *Eastern Native Grass Symposium*: 203-210
- Givnish TJ (1984) Leaf and canopy adaptations in tropical forests. *Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics*: 51-84
- Givnish TJ (1987) Comparative studies of leaf form: Assessing the relative roles of selective pressures and phylogenetic constraints. *New Phytologist* 106: 131-160
- Givnish TJ (1988) Adaptation to sun and shade: a whole-plant perspective. *Australian Journal of Plant Physiology* 15: 63-92
- Givnish TJ (2002) Adaptive significance of evergreen vs. deciduous leaves: Solving the triple paradox. *Silva Fennica* 36: 703-743
- Gould SJ (1970) Dollo on Dollo's law: Irreversibility and the status of evolutionary laws. *Journal of the History of Biology* 3: 189-212
- Gould SJ (1977) *Ontogeny and phylogeny*. Harvard University Press, Cambridge

- Grace J, van Gardingen PR (1996) Plant cuticles under challenge. In: G. Kerstiens ed, *Plant Cuticles: An Integrated Functional Approach*, BIOS Scientific Publishers Limited, Oxford, UK, 319-330
- Grant V (1949) Pollination systems as isolating mechanisms in Angiosperms. *Evolution* 3: 82-97
- Gravendeel B, Eurlings MCM, van den Berg C, Cribb PJ (2004) Phylogeny of *Pleione* (Orchidaceae) and parentage analysis of its wild hybrids based on plastid and nuclear ribosomal ITS sequences and morphological data. *Systematic Botany* 29: 50-63
- Gravendeel B, Smithson A, Slik FJW, Schuiteman A (2004) Epiphytism and pollinator specialization: drivers for orchid diversity? *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 359: 1523-1535
- Grinnell J (1917) The niche-relationships of the California Thrasher. *The Auk* 34:427-433
- Grubb PJ (1977) The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews* 52: 107-145
- Guillaumin A (1948) *Flore analytique et synoptique de la Nouvelle-Calédonie*. Office de la Recherche Scientifique Coloniale, Paris
- Gutiérrez AG, Armesto JJ, Aravena JC (2004) Disturbance and regeneration dynamics of an old-growth North Patagonian rain forest in Chiloe Island, Chile. *Journal of Ecology* 92: 598-608
- Gutschick VP (1999) Biotic and abiotic consequences of differences in leaf structure. *New Phytologist* 143: 3-18
- Hagemann W (1992) The relationship of anatomy to morphology in plants: A new theoretical perspective. *International Journal of Plant Sciences* 153: 38-48
- Hallé F (1990) A raft atop the rain forest. *National Geographic* 178: 129-138
- Hedin LO, Armesto JJ, Johnson AH (1995) Patterns of nutrient loss from unpolluted, Old-Growth temperate forests - Evaluation of biogeochemical theory. *Ecology* 76: 493-509
- Hegarty EE (1989) The climbers-lianes and vines. In H Lieth, MJA Werger, eds, *Tropical rain forest ecosystems: biogeographical and ecological studies*. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands, pp 339-353
- Helbsing S, Riederer M, Zotz G (2000) Cuticles of vascular epiphytes: Efficient barriers for water loss after stomatal closure? *Annals of Botany* 86: 765-769
- Heywood VH (1978) *Flowering plants of the world*. Oxford University Press, Oxford
- Hietz P, Briones O (1998) Correlation between water relations and within-canopy distribution of epiphytic ferns in a Mexican cloud forest. *Oecologia* 114: 305-316
- Hietz P, Briones O (2001) Photosynthesis, chlorophyll fluorescence and within-canopy distribution of epiphytic ferns in a Mexican cloud forest. *Plant Biology* 3: 279-287
- Hietz P, Hietz-Seifert U (1995) Composition and ecology of vascular epiphyte communities along an altitudinal gradient in Central Veracruz, Mexico. *Journal of Vegetation Science* 6: 487-498
- Hietz P, Hietz-Seifert U (1995) Structure and ecology of epiphyte communities of a cloud forest in Central Veracruz, Mexico. *Journal of Vegetation Science* 6: 719-728

- Hilden O (1965) Habitat selection in birds. *Annales Zoologici Fennici* 2: 53-75
- Holbrook NM, Putz FE (1996) From epiphyte to tree: Differences in leaf structure and leaf water relations associated with the transition in growth form in eight species of hemiepiphytes. *Plant, Cell & Environment* 19: 631-642
- Holdgate MW (1961) Vegetation and soils in the South Chilean Islands. *The Journal of Ecology* 49: 559-580
- Howe HF (1986) Seed dispersal by fruit-eating birds and mammals. Academic Press
- Howe HF (1989) Scatter-and clump-dispersal and seedling demography: hypothesis and implications. *Oecologia* 79: 417-426
- Howe HF (1990) Survival and growth of juvenile *Viola surinamensis* in Panama: effects of herbivory and canopy closure. *Journal of Tropical Ecology* 6: 259-280
- Howe HF, Smallwood J (1982) Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 201-228
- Hughes L, Dunlop M, French K, Leishman MR, Rice B, Rodgerson L, Westoby M (1994) Predicting dispersal spectra - a minimal set of hypotheses based on plant attributes. *Journal of Ecology* 82: 933-950
- Hutchinson GE (1959) Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? *The American Naturalist* 93: 145-159
- Hutchinson GE (1965) *The ecological theater and the evolutionary play*. Yale University Press
- Hutchinson GE (1975) *A treatise on limnology*. Vol. 3. Limnological botany. John Wiley & Sons, New York, London, Sydney, and Toronto.
- Hutchinson GE (1978) *An introduction to population ecology*. New Haven
- Jaña RC (2007) Lluvia de semillas de especies dispersadas por aves en bosques ribereños y no-ribereños en un paisaje rural del norte de la Isla Grande de Chiloé, Chile. Tesis de Magíster. Universidad de Chile
- Jiménez J, Rageot R (1979) Notas sobre la biología del monito del monte (*Dromiciops australis*, Philippi, 1893). *Anales del Museo de Historia Natural* 12: 83-88
- Johansson DR (1974) Ecology of vascular epiphytes in West African rain forests. *Acta Phytogeographica Suecica* 59: 1-136
- Johnson RH (1910) Determinate evolution in the color-pattern of the Lady-beetles. Carnegie Institution of Washington. Washington D.C. pp 16-17
- Jong K, Burt BL (1975) The evolution of morphological novelty exemplified in growth patterns of some Gesneriaceae. *New Phytologist* 75: 297-311
- Joyce C (1991) A crane's eye view of tropical forests. *New Scientist* 1787: 40-42
- Kantvilas G, Minchin PR (1989) An analysis of epiphytic lichen communities in Tasmanian cool temperate rainforest. *Plant Ecology* 84: 99-112
- Kelly DL (1985) Epiphytes and climbers of a Jamaican rainforest - Vertical-distribution, life forms and life histories. *Journal of Biogeography* 12: 223-241
- Kenkel NC, Bradfield GE (1981) Ordination of epiphytic bryophyte communities in a wet-temperate coniferous forest, South-Coastal British Columbia. *Plant Ecology* 45: 147-154
- Kenkel NC, Bradfield GE (1986) Epiphytic vegetation on *Acer macrophyllum*: a multivariate study of species-habitat relationships. *Plant Ecology* 68: 43-53

- Kernan C, Fowler N (1995) Differential substrate use by epiphytes in Corcovado National Park, Costa Rica: A source of guild structure. *The Journal of Ecology* 83: 65-73
- Kocacinar F, Sage RF (2003) Photosynthetic pathway alters xylem structure and hydraulic function in herbaceous plants. *Plant Cell and Environment* 26: 2015-2026
- Kondo A, Kaikawa J, Funaguma T, Ueno O (2004) Clumping and dispersal of chloroplasts in succulent plants. *Planta* 219: 500-506
- Koop H, Sterck FJ (1994) Light penetration through structurally complex forest canopies: An example of a lowland tropical rainforest. *Forest Ecology and Management* 69: 111-122
- Laman TG (1995) *Ficus stupenda* germination and seedling establishment in a Bornean rain-forest canopy. *Ecology* 76: 2617-2626
- Lambers H, Chapin FS, Pons TL (1998) *Plant Physiological Ecology*. Springer-Verlag, New York
- Lee DW, Lowry JB (1975) Physical basis and ecological significance of iridescence in blue plants. *Nature* 254: 50-51
- Lee DW, Lowry JB, Stone BC (1979) Abaxial anthocyanin layer in leaves of tropical rain forest plants: Enhancer of light capture in deep shade. *Biotropica* 11: 70-77
- Lee J, Reeves RD, Brooks RR, Jaffré T (1977) Isolation and identification of a citrato-complex of nickel from nickel-accumulating plants. *Phytochemistry* 16: 1503-1505
- Leibold MA (1995) The niche concept revisited: Mechanistic models and community context. *Ecology* 76: 1371-1382
- Leishman MR, IJ Wright, AT Moles, M Westoby (2000) The evolutionary ecology of seed size. En: Fenner M, *Seeds, The Ecology of Regeneration in Plant Communities*, 2<sup>a</sup> Ed. CABI Publishing
- Lesica P, McCune B, Cooper SV, Hong WS (1991) Differences in lichen and bryophyte communities between Old-Growth and managed 2nd-growth forests in the Swan Valley, Montana. *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique* 69: 1745-1755
- Loiselle J, Blake JG (1999) Dispersal of Melastome seeds by fruit-eating birds of tropical forest understory. *Ecology* 80: 330-336
- Longman KA, Jenik J (1987) *Tropical forest and its environment*. Longman group, UK
- Lopez-Calleja MV, Fernandez MJ, Bozinovic F (2003) The integration of energy and nitrogen balance in the hummingbird *Sephanoides sephaniodes*. *Journal of Experimental Biology* 206: 3349-3359
- Lopez-Portillo J, Ewers FW, Angeles G, Fisher JB (2000) Hydraulic architecture of *Monstera acuminata*: Evolutionary consequences of the hemiepiphytic growth form. *New Phytologist* 145: 289-299
- Lowman MD (1995) *Life in the treetops*. Yale University Press.
- Lowman MD, Bourcious B (1993) Canopy walkways- Techniques for their design and construction. *Selbyana* 14: 4
- Lüttge U (1989) *Vascular plants as epiphytes: evolution and ecophysiology*. Springer-Verlag, New York

- MacArthur RH (1968) The theory of the niche. *En*: RC Lewontin, ed. Population Biology and Evolution, Syracuse University Press, Syracuse. Pp 159-176
- Maddison WP, Donoghue MJ, Maddison DR (1984) Outgroup analysis and parsimony. *Systematic Zoology* 33: 83-103
- Mauseth JD (2004) Giant shoot apical meristems in cacti have ordinary leaf primordia but altered phyllotaxy and shoot diameter. *Annals of Botany* 94: 145-153
- Mauseth JD (2006) Structure-function relationships in highly modified shoots of Cactaceae. *Annals of Botany* 98: 901-926
- Mauseth JD, Plemons-Rodriguez BJ (1997) Presence of paratracheal water storage tissue does not alter vessel characters in cactus wood. *American Journal of Botany* 84: 815-815
- Mauseth JD, Plemons-Rodriguez BJ (1998) Evolution of extreme xeromorphic characters in wood: A study of nine evolutionary lines in Cactaceae. *American Journal of Botany* 85: 209-218
- Mayer V, Moller M, Perret M, Weber A (2003) Phylogenetic position and generic differentiation of Epithemateae (Gesneriaceae) inferred from plastid DNA sequence data. *American Journal of Botany* 90: 321-329
- McCune B (1993) Gradients in epiphyte biomass in three *Pseudotsuga-Tsuga* forests of different ages in Western Oregon and Washington. *Bryologist* 96: 405-411
- McGee GG, Kimmerer, RW (2004) Size of *Acer saccharum* hosts does not influence growth of mature bryophyte gametophytes in Adirondack Northern Hardwood forests. *The Bryologist* 107: 302-311
- McKinney ML, McNamara K (1991) Heterochrony: The evolution of ontogeny. Plenum Press, New York
- Medina E, Sobrado M, Herrera R (1978) Significance of leaf orientation for leaf temperature in an Amazonian sclerophyll vegetation. *Radiation and Environmental Biophysics* 15: 131-140
- Meinzer F, Goldstein G (1985) Some consequences of leaf pubescence in the Andean giant rosette plant *Espeletia timotensis*. *Ecology* 66: 512-520
- Moffett MW (2000) What's "up"? A critical look at the basic terms of canopy biology. *Biotropica* 32: 569-596
- Moffett MW, Lowman MD (1995) Canopy access techniques. *Forest canopies*. Academic Press, San Diego. Pp 3-26
- Morley BD (1978) Variation in *Lenbrassia* G.W. Gillet (Gesneriaceae). *Journal of the Adelaide Botanical Garden* 1: 187-192
- Morley BD, Toelken HR (1983) Flowering plants in Australia. Rigby Publishers, Adelaide, Sydney, Melbourne, Brisbane, Perth, New York, London, Auckland
- Muñoz C (1959) Sinopsis de la Flora Chilena. Editorial Universidad de Chile. Santiago
- Muñoz M (1980) Flora del Parque Nacional Puyehue. Editorial Universitaria, Santiago, Chile. 557 pp.
- Muñoz AA, Chacon P, Pérez F, Barnert ES, Armesto JJ (2003) Diversity and host tree preferences of vascular epiphytes and vines in temperate rainforest in southern Chile. *Australian Journal of Botany* 51: 381-391
- Muñoz C, Pisano E (1947) Estudio de la vegetación y flora de los Parques Nacionales de Fray Jorge y Talinay. *Agricultura Técnica* 7: 71-190



- Nelson EA, Sage TL, Sage RF (2005) Functional leaf anatomy of plants with crassulacean acid metabolism. *Functional Plant Biology* 32: 409-419
- Nicholson N, Nicholson H (1991) Australian rainforest plants II, Ed 2. Hugh y Nan Nicholson, NSW, Australia
- Niether J y Barthlott W (2001) Epiphytes and their role in the tropical forest canopy. In: J Nieder, W Barthlott (eds), Epiphytes and canopy fauna on the Otonga rain forest (Ecuador). Results of the Bonn- Quito epiphyte project, funded by the Volkswagen Foundation. 2. Books on Demand, Bonn, Germany
- Nieder J, Engwald S, Klawun M, Barthlott W (2000) Spatial distribution of vascular epiphytes (including hemiepiphytes) in a lowland amazonian rain forest (Surumoni crane plot) of southern Venezuela. *Biotropica* 32: 385-396
- Nieder J, Prosperi J, Michaloud G (2001) Epiphytes and their contribution to canopy diversity. *Plant Ecology* 153: 51-63
- Nobel PS, Hartsock TL (1990) Diel patterns of CO<sub>2</sub> exchange for epiphytic cacti differing in succulence. *Physiologia Plantarum* 78: 628-634
- Oliver WRB (1930) New Zealand epiphytes. *Journal of Ecology* 18: 1-50
- Olson ME, Rosell JA (2006) Using heterochrony to detect modularity in the evolution of stem diversity in the plant family moringaceae. *Evolution* 60: 724-734
- Osmond CB (1978) Crassulacean acid metabolism: a curiosity in context. *Annual Review of Plant Physiology* 29: 379-414
- Osmond CB, Winter K, Ziegler H (1982) Functional significance of different pathways of CO<sub>2</sub> fixation in photosynthesis. *Encyclopedia of Plant Physiology* 12: 480-457
- P'Yankov VI, Voznesenskaya EV, Kondratschuk AV, Black CC (1997) A comparative anatomical and biochemical analysis in *Salsola* (Chenopodiaceae) species with and without a Kranz type leaf anatomy: a possible reversion of C<sub>4</sub> to C<sub>3</sub> photosynthesis. *American Journal of Botany* 84: 597-597
- Palma RE, Spotorno AE (1999) Molecular systematics of marsupials based on the rRNA 12S mitochondrial gene: The phylogeny of Didelphimorphia and of the living fossil Microbiotheriid *Dromiciops gliroides* Thomas. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 13: 525-535
- Palmer JD (1986) Isolation and structural analysis of chloroplast DNA. *Methods Enzymol* 118: 167-186
- Papic C (2000) Troncos en pudrición como sitios de reclutamiento de plántulas arbóreas en bosques sucesionales tempranos en la Isla de Chiloé, Chile. Tesis de Magíster, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile
- Parker G (1995) Structure and microclimate of forest canopies. In M Lowman, N Nadkarni, eds, *Forest Canopies*, Ed 1<sup>st</sup>, pp 73-106
- Pearcy RW (1987) Photosynthetic gas exchange responses of Australian tropical forest trees in canopy, gap and understory Micro-Environments. *Functional Ecology* 1: 169-178
- Perry DR (1978) A method of access into the crowns of emergent and canopy trees. *Biotropica* 10: 155-157
- Petrie MA (1903) On the pollination of *Rhabdothamnus solandri*, A. Cunn. *Transactions and proceedings of the New Zealand Institute XXXV*: 321-323

- Philippi F (1884) Memoria i catálogo de las plantas cultivadas en el jardín botánico hasta el 10 de mayo de 1884. Impr. Nacional
- Phillips EA (1951) The associations of bark-inhabiting bryophytes in Michigan. *Ecological Monographs* 21: 301-316
- Phillips RD, Jennings DH (1976) Succulence, cations and organic acids in leaves of *Kalanchoe daigremontiana* grown in long and short days in soil and water culture. *New Phytologist* 77: 599-611
- Pianka ER (1983) *Evolutionary ecology*. Harper and Row Publishers, NY
- Pittendrigh CS (1948) The Bromeliad-Anopheles-Malaria Complex in Trinidad. 1. The Bromeliad Flora. *Evolution* 2: 58-89
- Putz F (1984) How trees avoid and shed lianas. *Biotropica* 16: 19-23
- Putz F, Holbrook M (1986) Notes on the natural history of hemiepiphytes. *Selbyana* 9: 61-69
- Quarterman E (1949) Ecology of Cedar Glades. III. Corticolous Bryophytes. *The Bryologist* 52: 153-165
- Rader R, Krockenberger A (2007) The impact of consumption of fruit by vertebrate and invertebrate frugivores on the germination success of an Australian rainforest seed. *Austral Ecology* 32: 86-92
- Raunkiaer C (1934) *The life forms of plants and statistical plant geography*. Oxford University Press, Oxford.
- Ray TS (1992) Foraging behaviour in tropical herbaceous climbers (Araceae). *Journal of Ecology* 80(2): 189-203
- Real L, Brown JH (1991) *Foundations of Ecology: Classic Papers with Commentaries*. Ecological Society of America. University of Chicago Press, Chicago
- Real LA, Levin SA (1991) Theoretical advances: the role of theory in the rise of modern ecology. En: L Real y JH Brown, *Foundations of ecology: Classic papers with commentaries*. University of Chicago Press, Chicago, 177-191
- Reiche K (1898) *Flora de Chile. Estudios críticos sobre la flora de Chile. Vol 5*, Santiago, Chile.
- Reiche K (1938) *Geografía Botánica de Chile, Vol II*. Imprenta Universitaria, Santiago, Chile. 463 pp
- Ricklefs RE (1973) Patterns of growth in birds. II. Growth rate and mode of development. *Ibis* 115: 177-201
- Richards PW (1964) *The tropical rainforest: An ecological study*. Cambridge University Press, London.
- Ridley M (1983) *The explanation of organic diversity: the comparative method and adaptations for mating*. Oxford University Press, Oxford
- Rivero M, Ramírez C (1978) Fitocenosis epífitas de la asociación *Lapagerio-Aetoxiconetum* en el Fundo San Martín (Valdivia-Chile). *Acta Científica Venezolana* 29: 163-169
- Rodríguez R, Matthei S, Quezada M (1983) *Flora arbórea de Chile*. Editorial de la Universidad de Concepción, Concepción
- Rozzi R, Armesto JJ, Correa A, Torres-Mura JC, Sallaberry M (1996) Avifauna of primary temperate forests of uninhabited islands of Chiloe Archipelago, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 69: 125-139
- Sabag C (1993) El rol de las aves en la dispersión de semillas en un bosque templado secundario de Chiloé. Universidad de Chile, Santiago

- Sandra P, Gilbert GS, Zotz G, Tyree MT (1999) Growth and survival of aerial roots of hemiepiphytes in a lower montane tropical moist forest in Panama. *Journal of Tropical Ecology* 15: 651-665
- Savage JM (1958) The iguanid lizard genera *Urosaurus* and *Uta*, with remarks on related groups. *Zoologica* 43: 41-52
- Schaffner JH (1934) Phylogenetic taxonomy of plants. *Quarterly Review of Biology* 9: 129-160
- Schimper AFW (1888) *Die epiphytische Vegetation Amerikas*. Fischer
- Schmidt JE, WM Kaiser (1987) Response of the succulent leaves of *Peperomia magnoliaefolia* to dehydration. *Plant Physiology* 20:309-321
- Schmitt CK, Slack NG (1990) Host specificity of epiphytic lichens and bryophytes: A comparison of the Adirondack Mountains (New York) and the Southern Blue Ridge Mountains (North Carolina). *The Bryologist* 93: 257-274
- Schupp EW (1993) Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. *Plant Ecology* 107: 15-29
- Shipley B, J Dion (1992) The allometry of seed production in herbaceous angiosperms. *American Naturalist* 139: 467
- Slack NG (1976) Host specificity of bryophytic epiphytes in eastern North America. *Journal Hattori Botanical Laboratory* 41: 107-132
- Smith EP (1982) Niche breadth, resource availability, and inference. *Ecology* 63: 1675-1681
- Smith JF (2000) A phylogenetic analysis of tribes Beslerieae and Napeantheae (Gesneriaceae) and evolution of fruit types: Parsimony and Maximum Likelihood analyses of *ndhF* sequences. *Systematic Botany* 25: 72-81
- Smith CC, SD Fretwell (1974) The optimal balance between size and number of offspring. *American Naturalist* 108:499-506
- Smith JF, Wolfram JC, Brown KD, Carroll CL, Denton DS (1997) Tribal relationships in the Gesneriaceae: Evidence from DNA sequences of the chloroplast gene *ndhF*. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 84: 50-66
- Smith-Ramírez (1993) Picaflores y su recurso floral en Chiloé, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 66: 65-73.
- Smith-Ramirez C, Armesto JJ (1994) Flowering and fruiting patterns in the temperate rain-forest of Chiloe, Chile - Ecologies and climatic constraints. *Journal of Ecology* 82: 353-365
- Soltis DE, Endress PK, Chase MW (2005) *Phylogeny and Evolution of Angiosperms*, Ed. Sinauer, Sunderland, Massachusetts
- Stebbins GL (1950) *Variation and Evolution in Plants*. Columbia University Press, New York
- Stebbins GL (1970) Adaptive radiation in angiosperms. I. Pollination mechanisms. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1: 307-326
- Stebbins GL (1971) *Chromosome evolution in higher plants*. E. Arnold, London
- Stebbins GL (1974) *Flowering plants*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge
- Stebbins Jr GL (1951) Natural selection and the differentiation of Angiosperm families. *Evolution* 5: 299-324
- Steubing L, Godoy R, Alberdi M (2002) *Métodos de ecología vegetal*. Editorial Universitaria, Santiago, 345 pp

- Stevens PF (1980) Evolutionary polarity of character states. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 333-358
- Strong DR, Ray TS (1975) Host tree location behavior of a tropical vine (*Monstera gigantea*) by skototropism. *Science* 190: 804-806
- Studlar SM (1982) Host specificity of epiphytic bryophytes near Mountain Lake, Virginia. *The Bryologist* 85: 37-50
- Studlar SM (1982) Succession of epiphytic bryophytes near Mountain Lake, Virginia. *The Bryologist* 85: 51-63
- Sugden AM, Robins RJ (1979) Aspects of the Ecology of Vascular Epiphytes in Colombian Cloud Forests 1. Distribution of the Epiphytic Flora. *Biotropica* 11: 173-188
- Swofford DL (1998) PAUP\*: Phylogenetic analysis using parsimony \*and other methods). Version 4. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Takhtajan AL (1959) Essays on the evolutionary morphology of plants. American Institute of Biological Sciences, Washington, D.C.
- Takhtajan AL (1969) Flowering plants: Origin and dispersal. Oliver y Boyd, Edinburgh
- Takhtajan AL (1976) Neoteny and the origin of flowering plants. Columbia University Press
- Takhtajan AL (1991) Evolutionary trends in flowering plants. Columbia University Press, New York, Oxford
- Talley SM, Setzer WN, Jackes BR (1996) Host associations of two adventitious-root-climbing vines in a north Queensland tropical rain forest. *Biotropica* 28: 356-366
- Ter Steege H, Cornelissen JHC (1989) Distribution and ecology of vascular epiphytes in lowland rain forest of Guyana. *Biotropica* 21: 331-339
- Thorne RF (1976) The vascular plant communities of California. Symposium Proceedings: Plant Communities of Southern California. ed. June Latting. California Native Plant Society, Special Publication: 1-31
- Todzia C (1986) Growth habits, host tree species, and density of hemiepiphytes on Barro Colorado Island, Panama. *Biotropica* 18: 22-27
- Udvardy MFD (1959) Notes on the ecological concepts of habitat, biotope and niche. *Ecology* 40: 725-728
- Van der Pijl L (1960) Ecological aspects of flower evolution. I. Phyletic evolution. *Evolution* 14: 403-416
- Van der Pijl L (1961) Ecological aspects of flower evolution. II. Zoophilous flower classes. *Evolution* 15: 44-59
- Vandermeer JH (1972) Niche theory. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 3: 107-132
- Veblen TT, Schlegel FM, Oltremari JV (1983) Temperate broad-leaved evergreen forests of South America. In JD Ovington, ed, Temperate broad leaved evergreen forests. Elsevier, Amsterdam, pp 5-31
- Villagrán C (1985) Análisis palinológico de los cambios vegetacionales durante el Tardiglacial y Postglacial en Chiloé, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 58: 57-69
- Villagrán C, Armesto J (1980) Relaciones florísticas entre las comunidades relictuales del Norte Chico y la zona central con el Bosque del Sur de Chile. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural, Santiago*, 1980, 37: 87-96

- Villagrán C, Hinojosa L (1997) Historia de los bosques del sur de Sudamérica II: Análisis fitogeográfico. *Revista Chilena de Historia Natural* 70: 241-267
- Von Humboldt A (1807) *Essai sur la géographie des plantes, accompagné d'un tableau physique des régions équinoxiales*. Schoell, Paris
- Von Willert DJ, Eller BM, Werger MJA, Brinckmann E, Ihlenfeldt HD (1992) *Life strategies of succulents in deserts with special reference to the Namib Desert*. Cambridge University Press, NY
- Walsh NG, Entwistle TJ (1999) *Flora of Victoria*, Vol 4. Inkata Press, Melbourne
- Wang YZ, Li ZY, Pan KY, Zou XH (2002) Pattern and significance of seedling development in *Titanotrichum oldhamii* (Gesneriaceae). *Acta Botanica Sinica* 44: 903-907
- Weathers KC, Lovett GM, Likens GE, Caraco NFM (2000) Cloudwater inputs of nitrogen to forest ecosystems in Southern Chile: Forms, fluxes, and sources. *Ecosystems* 3: 590-595
- Weber A (2004) Gesneriaceae. *En* K Kubitzki, ed, *The families and genera of vascular plants*. Vol. 7. Flowering Plants. Dicotyledons. Lamiales (except Acanthaceae including Avicenniaceae)., vol. ed. JW Kadereit.- Berlin, Springer, pp 63-158
- Wentsai W, Kaiyu P, Zhenyu L, Weitzman AL, Skog LE (1998) Gesneriaceae *In* W Zheng-yi, PH Raven, eds, *Flora of China*, Vol 18. Science Press, Beijing, China, and Missouri Botanical Garden Press, St. Louis, Missouri, USA
- West-Eberhard MJ (1989) Phenotypic plasticity and the origins of diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20:249-278
- Westoby M, M Leishman, J Lord (1996) Comparative ecology of seed size and dispersal. *Philosophical Transactions: Biological Sciences* 351:1309-1318
- Westoby M, Falster DS, Moles AT (2002) Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 125-159
- Whitcare, DF (1981) Additional techniques and safety hints for climbing tall trees and some equipment and information source. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 74: 242-264
- Whittaker RH, Levin SA, Root RB (1973) Niche, habitat, and ecotope. *The American Naturalist* 107: 321-338
- Whittaker RH, Levin SA, Root RB (1975) On the reasons for distinguishing "niche, habitat, and ecotope". *The American Naturalist* 109: 479-482
- Wiebe HH, Al-Saadi HA (1976) Matric bound water of water tissue from succulents. *Physiologia Plantarum* 36: 47-51
- Wiehler H (1983) A synopsis of the Neotropical Gesneriaceae. *Selbyana* 6: 1-219
- Willson MF, Sabag C, Figueroa J, Armesto JJ (1996) Frugivory and seed dispersal of *Podocarpus nubigena* in Chiloe, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 69: 343-349
- Willson MF, Sabag C, Figueroa J, Armesto JJ, Caviedes M (1996) Seed dispersal by lizards in Chilean rainforest. *Revista Chilena de Historia Natural* 69: 339-342
- Winkler M, Hulber K, Hietz P (2005) Effect of canopy position on germination and seedling survival of epiphytic bromeliads in a Mexican humid montane forest. *Annals of Botany* 95: 1039-1047
- Wuenschel JE (1969) Niche specification and competition modeling. *J Theoretical Biology* 25: 436-443

- Yeaton RI, Gladstone DE (1982) The pattern of colonization of epiphytes on Calabash Trees (*Crescentia alata* Hbk) in Guanacaste Province, Costa-Rica. *Biotropica* 14: 137-140
- Yoda K (1974) Three-dimensional distribution of light intensity in a tropical rain forest of West Malaysia. *Japanese Journal of Ecology* 24: 247-254
- Zimmerman JK, Olmsted IC (1992) Host tree utilization by vascular epiphytes in a seasonally inundated forest (Tintal) in Mexico. *Biotropica* 24: 402-407
- Zotz G (2005) Vascular epiphytes in the temperate zones - a review. *Plant Ecology* 176: 173-183
- Zotz G (2007) Johansson revisited: the spatial structure of epiphyte assemblages. *Journal of Vegetation Science* 18: 123-130
- Zotz G, Bermejo P, Dietz H (1999) The epiphyte vegetation of *Annona glabra* on Barro Colorado Island, Panama. *Journal of Biogeography* 26: 761-776
- Zotz G, Vollrath B (2003) The epiphyte vegetation of the palm *Socratea exorrhiza* - correlations with tree size, tree age and bryophyte cover. *Journal of Tropical Ecology* 19: 81-90

## APÉNDICE

Manuscrito aceptado en Annals of the Missouri Botanical Garden

### EPIPHYTIC GROWTH HABITS OF CHILEAN GESNERIACEAE AND THE EVOLUTION OF EPIPHYTES WITHIN THE TRIBE CORONANTHEREAE<sup>1</sup>

*M. Fernanda Salinas*<sup>2,3</sup>, *Mary T. K. Arroyo*<sup>2</sup> and *Juan J. Armesto*<sup>2,3</sup>

Salinas, Arroyo & Armesto – Evolution of epiphytes

<sup>1</sup>Program 3 Fondap-Fondecyt 1501-0001, Instituto de Ecología y Biodiversidad and AT-4050069 CONICYT funded field work partially. The first author thanks CONICYT, IEB and Departamento de Postgrado y Postítulo, U. de Chile for doctoral fellowship support. A grant from Programa MECESUP, Universidad de Chile grant, enabled the first author to visit the herbaria and field sites in Australia, New Zealand and New Caledonia. We thank Tomás Abud for field assistance, Katia Velásquez and Innes Hannig for conserving and allowing us to study their magnificent forests in their lands, Pablo Necochea for assistance with figures, Aurora Gaxiola for assistance with the manuscript style and Felipe Zapata at University of St. Louis for fundamental literature. This paper is a contribution to the research program of Senda Darwin Biological Station. The first author thanks Nucleo-Decenio Discussion Group in Evolutionary Biology for continuous inspiration, IRD herbarium in New Caledonia, Mark J. McDonnell and the Royal Botanic Gardens Melbourne and Mei Nee Lee and Ewen Cameron and the Auckland Herbarium for company and support in the field and after. We dedicate our research to the

unforgettable memory of our friend Gonzalo Farfán. Part of this work is included in a doctoral dissertation submitted to Universidad de Chile by the first author

<sup>2</sup>Instituto de Ecología & Biodiversidad, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Las Palmeras 3425, Casilla 653, Santiago, Chile

<sup>3</sup>Fundación Senda Darwin and Center for Advanced Studies in Ecology and Biodiversity, Pontificia Universidad Católica de Chile, Alameda 340, Santiago, Chile. fernandasali@gmail.com

## ABSTRACT

Three monotypic and endemic genera of epiphytic Gesneriaceae (Gesnerioideae, Coronanthereae) are present in temperate rainforests of southern South America. In this paper, intraspecific differences in rooted substratum and interspecific variation in epiphytic growth habits among these three Gesneriaceae species were assessed from both phylogenetic and biogeographic perspectives. Presence/ absence on the ground and root on the ground when growing epiphytically on trees in two old-growth temperate rainforests of northern Chiloé Island (42°30'S) in Chile were used to characterize epiphytic growth habits. An evolutionary interpretation based on reported phylogenies and morphologies within the Coronanthereae is proposed. Two species of Chilean Gesneriaceae (*Mitraria coccinea* Cav. and *Asteranthera ovata* (Cav.) Hanst. originate from the forest floor, then climb on trees while maintaining roots in the ground, and are classified as secondary hemiepiphytes. The third species (*Sarmienta repens* Ruiz & Pav.) was found exclusively on tree trunks and branches of living and dead trees and thus may be classified as a holoepiphyte. Based on reported phylogenies and biogeographical, ecological and morphological data, the mechanically independent arboreal or shrubby habit appear to be the ancestral condition in the Coronanthereae, which in turn gave rise to the climbing habit, and



finally to the holoepiphytic habit. This may be a common evolutionary pathway towards holoepiphytism within other lineages in the Gesneriaceae.

*Key words:* Gesneriaceae, Coronanthereae, *Asteranthera*, *Mitraria*, *Sarmienta*, Chile, holoepiphyte

Epiphytes are plants that use other plants (phorophytes) as substrates, without drawing water or nutrients from the living tissues of the phorophyte (Oliver, 1930; Barkman, 1958; Lüttge, 1989; Benzing, 1995). Among vascular plants, the epiphytic habit is represented in 83 families and some 30,000 species (Gentry & Dodson, 1987). Vascular epiphytes have been subdivided based on differences in their life cycles: (1) holoepiphytes, which never root in the ground (Barkman, 1958) and complete their entire life cycle on the phorophyte, such as the epiphytic Bromeliaceae; and (2) hemiepiphytes, which root on the ground during some stage of their life cycle (Oliver, 1930). The latter can be further distinguished into: (a) primary hemiepiphytes, which germinate on the phorophyte and later send roots down to the ground, as in *Ficus* L. (Moraceae) (Holbrook and Putz, 1996) and members of the Araceae and Clusiaceae (Sandra et al., 1999); and (b) secondary hemiepiphytes, which germinate on the ground and later climb upwards onto the phorophyte (Ray, 1992; Lopez-Portillo et al., 2000). Some secondary hemiepiphytes are free standing when young if no supports are available (Moffett, 2000) and at the climbing stage may become dependent on adventitious roots when the base of the stems and the central root system of the hemiepiphyte die out (Lüttge, 1989; Lopez-Portillo et al., 2000), as in many monocots (Benzing, 1987).

It is widely accepted that the epiphytic habit evolved independently in different vascular plant lineages (Gentry & Dodson, 1987; Benzing, 1987; Kremer & VanAndel, 1995). Colonization of the canopy habitat has occurred repeatedly, as in the Orchidaceae, where obligate twig epiphytism has evolved several times (Gravendeel et al., 2004). In the Bromeliaceae, Pittendrigh (1948) proposed that epiphytism evolved independently within the subfamilies Tillandsioideae and Bromelioideae, and Crayn et al. (2004) greatly clarified the origin of the epiphytic habit within Bromeliaceae by conducting a phylogenetic analysis of nucleotide sequences. The epiphytic habit within Bromeliaceae evolved a minimum of three times within the family (Crayn et al., 2004). However, the origin of epiphytes should not be considered a labile character (Wilson & Calvin, 2006) because reversals to the terrestrial habit are not common.

Only one hypothesis has been proposed to explain the mechanisms associated with the origin of holopiphytes by means of hemiepiphytic intermediaries. Bews (1927) recognized the appearance of the climbing habit very early in the evolution of angiosperms, as woody lianas are abundant in many ancient orders and families and in the fossil record. Bews (1927) also suggested that in many cases, the evolutionary trend toward development of lianas can result in the appearance of epiphytes.

Temperate rain forests of southern South America are characterized by a high diversity and biomass of vascular epiphytes (Arroyo et al., 1996; Armesto et al., 1996; Muñoz et al., 2003). The particular biogeographic history of the isolation of the temperate rainforest biota is reflected in high levels of local endemism (Arroyo et al., 1996; Villagrán & Hinojosa, 1997), which characterizes many of the epiphytes (Arroyo et al., 1996). However, no previous study has discussed the origin of the

habit in epiphytic lineages represented by species of these forests. Among vascular epiphytic flora of temperate rainforests, three endemic monotypic genera of Gesneriaceae belong to the Coronanthereae (Smith et al., 1997; Wang et al., 2002; Mayer et al., 2003) and are frequent components of the canopy. *Asteranthera ovata* (Cav.) Hanst., *Mitraria coccinea* Cav. and *Sarmienta repens* Ruiz & Pav. (Fig. 1) have been considered as epiphytes or climbing shrubs in recent scientific literature without further precise definition (see Table 1). No study has quantified variation in the growth habits within species or their substratum. It is possible that these species may show differences in their epiphytic growth habits, as was previously noted more than a hundred years ago by Reiche (1898).

## MATERIALS AND METHODS

### STUDY SPECIES

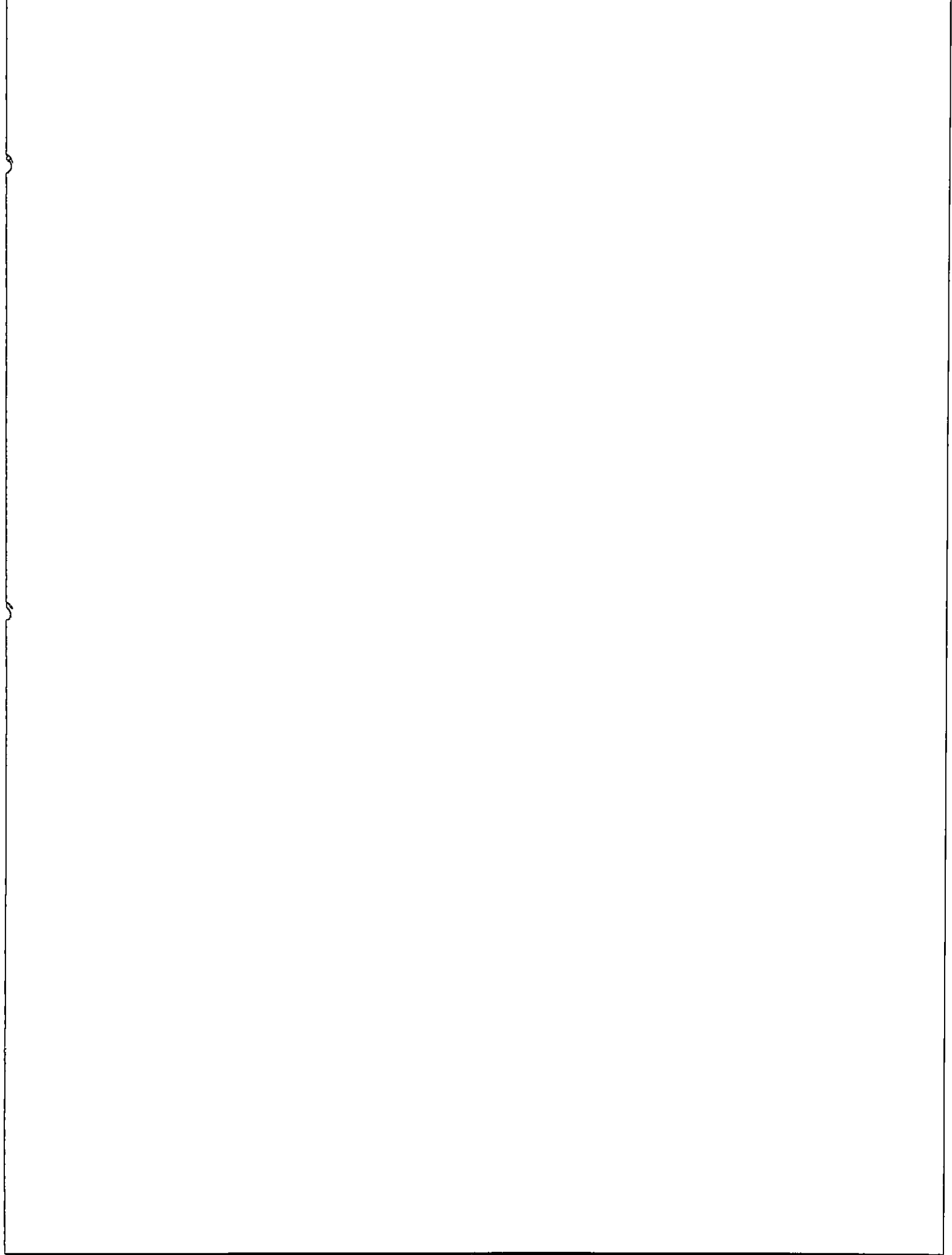
The Gesneriaceae family is mainly tropical and subtropical in distribution, comprising about 120 genera and 2500 species (Cronquist, 1981). Species in the Gesneriaceae include herbs or half-shrubs, shrubs or small trees, and lianas or epiphytes (Cronquist, 1981). About 20% of the Gesneriaceae are epiphytic, ranking among the top ten vascular plant families in terms of absolute number of epiphytic species (Gentry & Dodson, 1987).

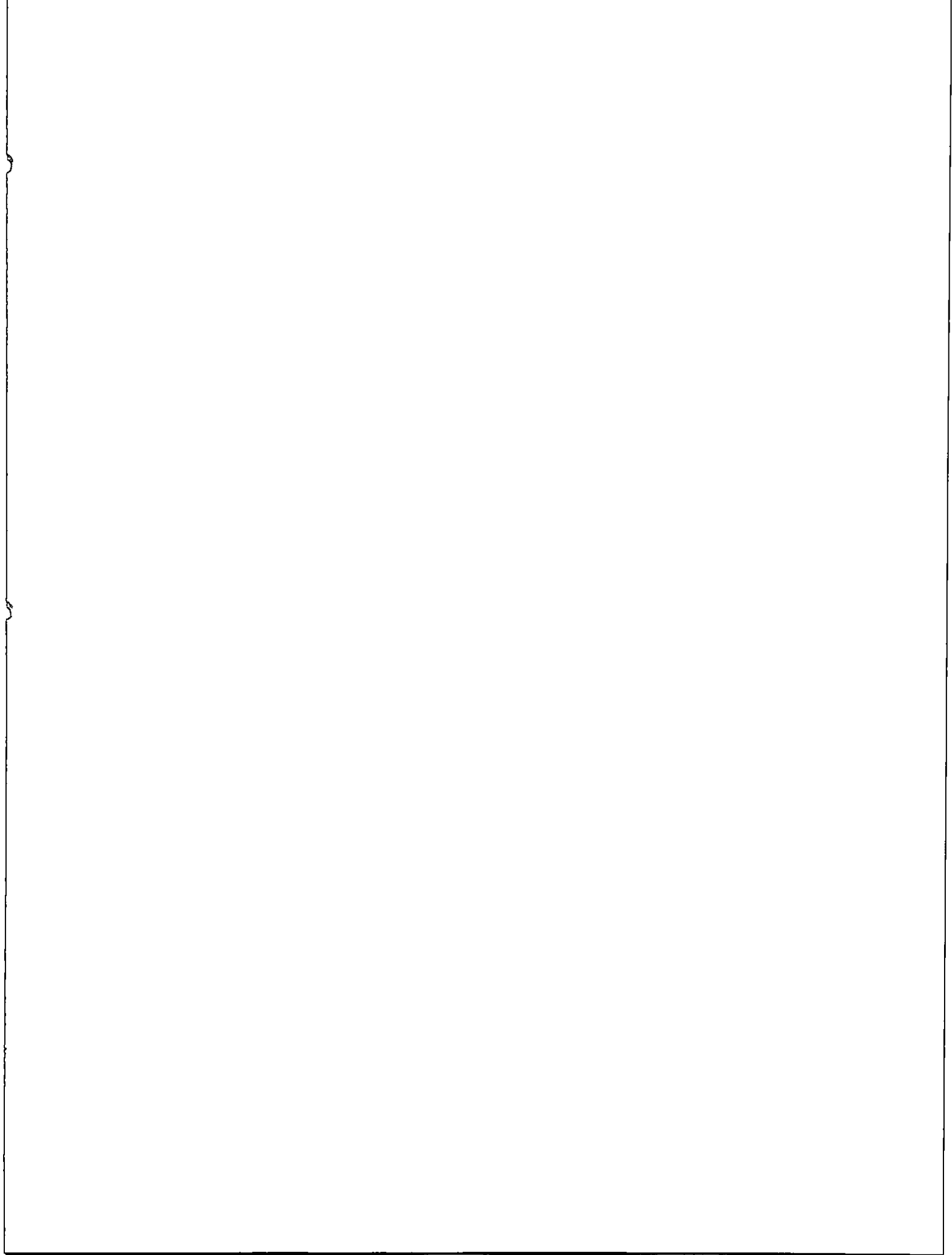
Gesneriaceae are represented in the temperate rainforests of southern South America in Chile by *Sarmienta repens*, *Mitraria coccinea* and *Asteranthera ovata* (Fig. 1). These three species have reddish tubular flowers that are mainly pollinated

by the hummingbird *Sephanoides sephaniodes* Lesson (Rivero, 1991; Smith-Ramírez, 1993). At the end of the summer and during fall, they produce inconspicuous, greenish berries (Fig. 1 D-F) with numerous small seeds. *Sarmienta* Ruiz & Pav. (Fig. 1A) frequently grows on the branches of the phorophytes. The leaves of *Sarmienta* are succulent, and stem slender and less woody than in the other two species, while the leaves of *Asteranthera* (Cav.) Hanst. and *Mitraria* Cav. are not succulent. *Mitraria* Cav. (Fig. 1B) is often found growing as a twiggy shrub on trees, whereas *Asteranthera* Hanst. (Fig. 1C) grows tightly attached to the tree trunks. In this species, flowers occur close to the surface of the stems attached to the phorophyte.

#### STUDY SITES

Percent frequency of the occurrence of rooting on the ground and on phorophytes was assessed in *Sarmienta*, *Mitraria* and *Asteranthera* in two old-growth stands of North Patagonian rainforest (sensu Veblen et al., 1995) located in the lowlands of Northern Chiloé Island, Chile (Fig. 2): (1) Fundo Cisnes (FC, 41°50'S, 73°36'W), Caulín and (2) Senda Darwin Biological Station (SD, 41°52' S, 73°40' W), El Quilar. The prevalent climate has been described as wet-temperate with a strong oceanic influence (Di Castri & Hajek, 1976). Meteorological records (1996-2004) at Senda Darwin Biological Station indicate a mean annual rainfall of 2,124 mm falling throughout the year and a mean annual temperature of 8.7° C. Mean maximum monthly summer temperatures is 17.5° C; and mean minimum monthly winter temperatures is 2.5° C. Temperatures below 0° C are rare.





The forest canopy is dominated by a mixture of evergreen broad-leaved trees and a few narrow-leaved conifers in both stands. *Nothofagus nitida* (Phil.) Krasser (Nothofagaceae), *Podocarpus nubigena* Lindl. (Podocarpaceae), *Saxe-gothea conspicua* Lindl. (Podocarpaceae), *Eucryphia cordifolia* Cav. (Cunoniaceae) and *Weinmannia trichosperma* Cav. (Cunoniaceae) are the emergent trees above the canopy greater than 25 m tall (Table 2). *Drimys winteri* J. R. Forst. & G. Forst. (Winteraceae) and several Myrtaceae tree species are frequent in the main canopy. *Amomyrtus luma* (Molina) D. Legrand & Kausel, *A meli* (Phil.) D. Legrand & Kausel (Myrtaceae), *Tepualia stipularis* (Hook. & Am.) Griseb. (Myrtaceae) and *Caldcluvia paniculata* (Cav.) D. Don. (Cunoniaceae) are abundant in the lower canopy and understorey of the forest (Table 2).

Other vascular epiphytes in these rainforests included *Luzuriaga polyphylla* (Hook.) J. F. Macbr. (Luzuriagaceae), *Fascicularia bicolor* (Ruiz & Pav.) Mez. (Bromeliaceae) and twelve species of filmy ferns (Hymenophyllaceae) (Salinas & Armesto, in prep.). The ground is covered with abundant woodfalls, often covered by a carpet of bryophytes, filmy ferns and lichens.

#### FIELD SAMPLING

Within each forest stand we set up two 50 x 20 m plots (FC I, FC II, SD I, SD II). Each plot was located at least 200 m away from any forest edge and was free of signs of human disturbances such as fire or clear-cutting. Total basal area per plot was calculated by  $\Sigma (\Pi * [\text{diameter at breast height (dbh)}]^2) / 4$  per tree. Sampling plots did not differ in terms of total basal area, density of trees, number of tree

species and mean dbh (Chi square = 4, df = 3,  $p = 0.26$  for all cases). Within each plot, we conducted two surveys.

1. *Forest floor*. To determine the frequency of each species on the forest floor, within each plot, four equidistant 50 m long transects were traced. Along each transect, 25 quadrats of 1 m<sup>2</sup> were placed every 2 m, where the presence or absence of each Gesneriaceae species was recorded. A total of 400 quadrats were sampled within the four 50 x 20 m<sup>2</sup> plots in old growth North Patagonian forests.

2. *Trees*. To characterize the frequency of each Gesneriaceae species on trees their presence and absence on all trees greater than 5 cm dbh within each forest plot was recorded, checking for the presence of epiphytes on trunks, branches and on the crown of trees using Pentax 12.5 x 50 DCF SP binoculars. To characterize the rooting substrates, the epiphytic stem toward the base of the tree was carefully followed. If the plant was rooted on the ground, it was recorded as a hemiepiphyte. When the epiphytic stem did not reach the forest floor, the plant was recorded as a holoepiphyte. A total of 1071 trees greater than 5 cm dbh within the four plots of old growth North Patagonian forests were surveyed (Table 2).

#### DATA ANALYSIS

Randomizations of data using Manly RT21 software were performed because the frequency had a non-normal distribution. The proportions of each Gesneriaceae species occurring on the ground and on trees were compared independently performing one-way ANOVA with 10,000 randomizations of the data. The proportion of each species on the forest floor was compared using the 16 transects as



replicates. The proportion of trees having each Gesneriaceae species was compared using the four plots as replicates. Mann-Whitney U tests were performed for post-hoc analysis.

## BIOGEOGRAPHIC AND PHYLOGENETIC DATA FOR CORONANTHEREAE

Available phylogenetic (Smith et al., 1997; Wang et al., 2002; Mayer et al., 2003), systematic, biogeographic and morphological information for species in the Coronanthereae Tribe (Bentham, 1869; Reiche, 1898; Petrie, 1903; Guillaumin, 1948; Allan, 1961; Morley, 1978; Morley and Toelken, 1983; Wiehler, 1983; Lesica et al., 1991; Nicholson & Nicholson, 1991; Walsh & Entwisle, 1999; Friedman et al., 2004) was used for hypotheses about the evolution of the epiphytic habit in southern South American Gesneriaceae.

## RESULTS

### FREQUENCY DISTRIBUTION AND ROOT SUBSTRATES

*Forest floor.* Differences in the frequencies of the three species of Gesneriaceae on the forest floor were found (one-way ANOVA with randomized data,  $p = 0.0001$ ). *Mitraria* and *Asteranthera* were found to root on the ground in both forest stands (Fig. 3A). Plants sampled were all mature. In contrast, *Sarmienta* was not found to root on the ground in either locality (Fig. 3A). *Mitraria* had a mean occurrence on the ground of 0.31 per transect and was more frequent than

*Asteranthera* (Mann-Whitney U test,  $Z = 2.92$ ,  $p < 0.001$ ), that had a mean occurrence of 0.15 per transect (Fig. 3A). Both *Mitraria* and *Asteranthera* were more frequent than *Sarmienta repens* on the forest floor (Mann-Whitney U test,  $p$  less than 0.05 in both cases). Growth patterns on the ground differed: *Mitraria* was able to grow without support for up to 10--20 cm in height on the forest floor. Instead, *Asteranthera* had a creeping habit on the ground and was never found growing erect.

*Trees.* No statistical difference in the proportions of trees bearing the three Gesneriaceae species were found (one-way ANOVA with randomized data,  $p = 0.0829$ ). *Mitraria* ( $n = 297$ ) occurred on a proportion of 0.29 of trees greater than 5 cm dbh sampled, and *Sarmienta* ( $n = 139$ ) on a proportion of 0.14 of trees sampled (Fig. 3B). *Asteranthera* ( $n = 40$ ) had the lowest proportion of 0.039 on trees sampled (Fig. 3B).

Differences in the rooted substrates of the epiphytes growing on trees were revealed. Only *Mitraria* and *Asteranthera* rooted on the ground. Consequently, these species may be classified as secondary hemiepiphytes. In contrast, *Sarmienta* did not root on the ground, and thus, *Sarmienta* may be classified as holoepiphyte.

#### BIOGEOGRAPHY AND PHYLOGENY OF CORONANTHEREAE

The Coronanthereae consists of nine genera and 20 species (Table 3), with a vicariant South Pacific distribution. The tribe is present in the southern South American temperate rainforests of Chile and adjacent Argentina, mainly in the North Island of New Zealand, Lord Howe Island, and in the provinces of Queensland, Victoria and New South Wales in Australia. Seven genera are monotypic (Table 3).

*Depanthus* S. Moore with two species and *Coronanthera* Vieill. ex C. B. Clarke with 11 species are largely endemic to New Caledonia (Table 3). Only one species of *Coronanthera* is present in the Solomon Islands (Wiehler, 1983; Table 3). Present day distribution patterns and available fossil evidence of Gesneriaceae from southern South America (Villagrán & Hinojosa, 1997) suggest an ancient clade that pre-dates the break up of Gondwanaland (Dalziel, 1992). As seven from nine genera of the tribe are monotypic, all with restricted distributions, it supports the contention that present day Coronanthereae represent relictual taxa of a more diversified stock in the past, which was affected by subsequent extinctions (Wiehler, 1983; Weber, 2004)

Phylogenetic studies support the position of the Coronanthereae within the Gesnerioideae (Smith et al., 1997; Wang et al., 2002; Mayer et al., 2003), in a fairly basal position (Wang et al., 2002). Our review of the literature indicated a diversity of growth habits among living species of Coronanthereae, varying from trees to holoepiphytes. Among genera, the functional stamen number in the flowers varied from two to five and the fruit type varied from a dehiscent capsule to a berry. All species within the Coronanthereae were present in forests, ranging from tropical to temperate regions (Table 3).

## DISCUSSION

### EPIPHYTIC HABITS OF SOUTHERN SOUTH AMERICAN GESNERIACEAE

*Mitraria* and *Asteranthera* were regularly found as terrestrial plants as well as epiphytic climbers rooting on the forest floor are therefore considered secondary hemiepiphytes. In turn, *Sarmienta* was never found rooted on the ground and hence

is not a terrestrial plant, but rather a holoeiphyte. These results support observations previously reported by Reiche (1898).

#### EVOLUTION OF THE EPIPHYTIC HABIT WITHIN CORONANTHEREAE

Considering stamen number in genera of Coronanthereae (Table 3), there appear to have been at least two reductions in number within the tribe. From a putative ancestral number of five functional stamens, as present in *Depanthus*, a first reduction of one stamen to a staminode is present in seven genera within Coronanthereae (Table 3). A second reduction has taken place in the flowers of *Sarmienta*, which have three staminodes and only two functional stamens (Table 3).

Within the Gesneriaceae, berries are considered a derived type of fruit with respect to dehiscent capsules (Wiehler, 1983). Within the Beslerieae and Napeantheae, dehiscent capsules have been described as ancestral contrasting with the derived state of berries (Smith, 2000a). The ancestral sister family to Gesneriaceae, the Calceolariaceae (Soltis et al., 2005) also presents dehiscent capsules, which would support the ancestral character of dehiscent capsules across the entire Gesneriaceae. Within the Coronanthereae, the dehiscent capsule-fruited genera seem to have maintained the ancestral character state (as in *Depanthus*, *Coronanthera*, *Negria* F. Muell. and *Rhabdothamnus* A. Cunn.). The fleshy berry fruit, present in *Fieldia* A. Cunn., *Lenbrassia* G. W. Gillett, *Asteranthera*, *Mitraria* and *Sarmienta* (Table 3), may have been originated at least once within the group, potentially representing a derived character.

Growth habits within the living species of Coronanthereae include trees (*Depanthus*, *Negria*, *Coronanthera* and *Lenbrassia*), shrubs (*Rhabdothamnus*),

climbers (*Fieldia*, *Mitraria* and *Asteranthera*) and the holoeiphyte *Sarmienta repens* (Table 3). At least three expressions of reduction in vegetative size associated with shifts in growth habits seem to have occurred within the tribe Coronanthereae. One trend would have been from the arboreal condition to the shrub habit (Table 3). Another trend is the reduction in stem thickness from the arboreal to the climber habit (Table 3). A further reduction in plant size within this lineage would have accompanied the shift from the climber to the holoeiphytic habit (Table 3).

Epiphytes are more specialized than terrestrial plants with regard to physiological, morphological and ecological traits (Oliver, 1930; Pittendrigh, 1948; Strong, 1975; Winter et al. 1983; Nobel & Hartsock, 1990; Lambers et al. 1998; Helbsing, 2000), and the increase in specialization has been considered a common evolutionary trend (Takhtajan, 1991). It is suggested that plants present in microhabitats in the forest canopy receive more and a different quality of sunlight than plants present on the forest ground (Parker, 1995), subjected to wider variation in moisture supply (Bohlman et al., 1995), and may present specialized seed dispersal vectors (Kleinfeldt, 1978). Consequently, the hypothesis proposed by Bews (1927) indicating that in many cases, the evolutionary line of development of lianas results in the production of epiphytes (Bews, 1927) seems reasonable. Essential differences between climbing taxa and holoeiphytes lie in seed dispersal sites (phorophytes) and physiologically in the early stages of the life cycle. The specific characteristics of the holoeiphytic habit in the Coronanthereae tribe are most likely to have been developed from the climbing habit, such as seen in *Fieldia*, *Mitraria* and *Asteranthera*.

## OTHER ORIGINS OF THE EPIPHYTIC HABIT WITHIN THE GESNERIACEAE

Within the Gesneriaceae there are 598 epiphytic species within 28 genera (Gentry & Dodson, 1987). Epiphytic Gesneriaceae are present in circumglobal tropical regions (Neotropics, Paleotropics and Australasia) and belong to two different subfamilies (Wiehler, 1983). The distribution of the epiphytic habit in different phylogenies based on chloroplast DNA nucleotide sequence in the Gesnerioideae subfamily has been studied by Smith and Sytsma (1994a, 1994b), Smith et al. (1997) and Smith (2000b). The conservative estimate derived from these studies is that the epiphytic habit has evolved independently at least four times within the subfamily Gesnerioideae in: (1) the Episcieae (Smith et al., 1997; Smith, 2000b); (2) the genus *Columnnea* L. with 160 species that include lianas and epiphytes (Smith and Sytsma, 1994b); (3) the Sinningieae (Perret et al., 2003); and (4) the Coronanthereae (present results).

In all these analyses in which holoeiphytes were present within the Gesnerioideae, their closest relatives are characterized by the terrestrial and/or secondary hemiepiphytic habit. Therefore, we suggest in these lineages that holoeiphytes evolved through the increased use of other plants for structural and mechanical support. The evolution of the holoeiphytic habit in Gesnerioideae would involve a potentially terrestrial ancestral condition, assuming terrestriality in the closest ancestral relatives to Gesneriaceae, within the Calceolariaceae (Soltis et al., 2005). The derived form would be a climbing herb or shrub form, associated with the canopy habitat. For the climbing microhabitat, specialized physiological, morphological and ecological traits associated with the holoeiphytic habit derive.

Similar steps leading to the holoepiphytic habit postulated for *Sarmienta* within the Coronanthereae may have evolved independently in other sections of Gesneriaceae. Future well supported phylogenies within the Coronanthereae and its relative position within the Gesnerioideae will show whether the hypotheses proposed here are valid.

#### LITERATURE CITED

- Allan, H. H. 1961. Flora of New Zealand. R. E. Owen, Government Printer, Wellington, New Zealand.
- Armesto, J., P. León, & M. Arroyo. 1996. Los bosques templados del sur de Chile y Argentina: Una isla biogeográfica. *In* J. J. Armesto, C. Villagrán, and M. Arroyo [eds.], *Ecología de los bosques nativos de Chile*, 23--28. Editorial Universitaria, Santiago.
- Arroyo, M. T. K., L. Caviaras, A. Peñaloza, M. Riveros & A. M. Faggi. 1996. Relaciones fitogeográficas y patrones regionales de riqueza de especies en la flora del bosque lluvioso templado de Sudamérica. *In* J. J. Armesto, C. Villagrán, and M. Arroyo [eds.], *Ecología de los bosques nativos de Chile*, 71--92. Editorial Universitaria, Santiago.
- Barkman, J. J. 1958. Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes. Van Gorcum, Assen, Netherlands.
- Bentham, G. 1869. *Flora Australiensis*. Vol. 4. Stylidieae-Pedalineae. London, Reeve & Co.
- Benzing, D. H. 1987. Vascular epiphytism- Taxonomic participation and adaptive diversity. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 74: 183--204.
- \_\_\_\_\_. 1995. Vascular Epiphytes. *In* M. Lowman and N. Nadkarni [eds.], *Forest Canopies*, 175--211 Academic Press, San Diego, CA.
- Bews, J. W. 1927. Studies in the ecological evolution of angiosperms. *New Phytol.* 26: 65--84
- Bohlman, S., T. Matelson & N. Nadkarni. 1995. Moisture and temperature patterns of dead organic matter in the canopy and soils of the forest floor of a montane cloud forest, Costa Rica. *Biotropica* 27: 13--19.
- Crayn, D. M., K. Winter & J. A. C. Smith. 2004. Multiple origins of crassulacean acid metabolism and the epiphytic habit in the Neotropical family Bromeliaceae. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 101: 3703--3708.
- Cronquist, A. 1981. *An integrated system of classification of flowering plants*. Columbia University Press, New York.
- Dalziel, I. W. 1992. Antarctica: a tale of two supercontinents? *Ann. Rev. Earth planet. Sci.* 20: 501--526.

- Di Castri, F., & E. R. Hajek. 1976. Bioclimatología de Chile. Vicerrectoría de Comunicaciones, Pontificia Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile.
- Friedman, W. E., R. C. Moore, & M. D. Purugganan. 2004. The evolution of plant development. *Am. J. B.* 91: 1726--1741.
- Gentry, A. H. & C. H. Dodson. 1987. Diversity and Biogeography of neotropical vascular epiphytes. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 74: 205--233.
- Gravandeel, B., A. Smithson, F. J. W. Slik & A. Schuiteman. 2004. Epiphytism and pollinator specialization: drivers of orchid diversity. *Philos. Trans. R. Soc. Lond., Ser. B* 359: 1523--1535
- Guillaumin, A. 1948. Flore analytique et synoptique de la Nouvelle-Calédonie. Office de la Recherche Scientifique Coloniale, Paris.
- Helbsing, S., M. Riederer & G. Zotz, 2000. Cuticles of vascular epiphytes; Efficient barriers for water loss after stomatal closure? *Ann. Bot.* 86: 765--769
- Hoffmann, A. 1982. Flora Silvestre de Chile. Zona araucana. Fundación Claudio Gay.
- Holbrook, N. M., & F. E. Putz. 1996. From epiphyte to tree: Differences in leaf structure and leaf water relations associated with the transition in growth form in eight species of hemiepiphytes. *Plant Cell Environ.* 19: 631--642.
- Kleinfeldt, S. E. 1978. Ant-gardens: Interaction of *Codonanthe crassifolia* (Gesneriaceae) and *Crematogaster longispina* (Formicidae). *Ecology* 59: 449--456.
- Kremer, P. & J. VanAndel. 1995. Evolutionary aspects of life forms in angiosperm families. *Acta Bot. Neer.* 44: 469--479.
- Lambers H., F. S. Chapin & T. L. Pons 1998. Plant physiological ecology. Springer-Verlag New York.
- Lesica, P., B. McCune, S. V. Cooper, & W. S. Hong. 1991. Differences in lichen and bryophyte communities between old-growth and managed 2nd-growth forests in the Swan Valley, Montana. *Can. J. Bot./Rev. Can. Bot.* 69: 1745--1755.
- Lopez-Portillo, J., F. W. Ewers, G. Angeles, & J. B. Fisher. 2000. Hydraulic architecture of *Monstera acuminata*: evolutionary consequences of the hemiepiphytic growth form. *New Phytol.* 145: 289--299.
- Lüttge, U. 1989. Vascular epiphytes: Setting the scene. In U. Lüttge [ed.], *Vascular plants as epiphytes. Evolution and ecophysiology*, Ecological Studies, 1--14. Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg-New York.
- Mayer, V., M. Moller, M. Perret, & A. Weber. 2003. Phylogenetic position and generic differentiation of Epithemateae (Gesneriaceae) inferred from plastid DNA sequence data. *Amer. J. Bot.* 90: 321--329.
- Moffett, M. W. 2000. What's "up"? A critical look at the basic terms of canopy biology. *Biotropica* 32: 569--596.
- Morley, B. D. 1978. Variation in *Lenbrassia* G.W. Gillet (Gesneriaceae). *J. Adel. Bot. Gard.* 1: 187--192.
- Morley, B. D., & H. R. Toelken. 1983. Flowering plants in Australia. Rigby Publishers, Adelaide, Sydney, Melbourne, Brisbane, Perth, New York, London, Auckland.
- Muñoz, A. A., P. Chacon, F. Pérez, E. S. Barnert & J. J. Armesto. 2003. Diversity and host tree preferences of vascular epiphytes and vines in temperate rainforest in southern Chile. *Aust. J. Bot.* 51: 381--391.
- Muñoz, C. 1959. Sinopsis de la flora chilena. Ed. Universitaria. Santiago, Chile.



- Muñoz, M. 1980. Flora del Parque Nacional Puyehue. Ed. Universitaria. Santiago, Chile.
- Nicholson, N. & H. Nicholson. 1991. Australian Rainforest Plants II. Hugh & Nan Nicholson, NSW, Australia.
- Nobel, P. S. & T.L. Hartsock 1990. Dial patterns of CO<sub>2</sub> exchange for epiphytic cacti differing in succulence. *Physiol. Plant.* 78: 628--634
- Oliver, W. R. B. 1930. New Zealand epiphytes. *J. Ecol.* 18: 1--50.
- Parker, G. 1995. Structure and microclimate of forest canopies. In M. Lowman and N. Nadkarni [eds.], *Forest Canopies*, 73--106. San Diego, Academic Press
- Perret, M., A. Chautems, R. Spichiger, G. Kite, & V. Savolainen. 2003. Systematics and evolution of tribe Sinningieae (Gesneriaceae): Evidence from phylogenetic analyses of six plastid DNA regions and nuclear *nepGS*. *Am. J. Bot.* 90: 445--460.
- Petrie, M. A. 1903. On the pollination of *Rhabdothamnus solandri*, A. Cunn. *Trans. Proc. New Zeal. Inst.* XXXV: 321--323.
- Pittendrigh, C. S. 1948. The Bromeliad-Anopheles-Malaria Complex in Trinidad .1. The Bromeliad Flora. *Evolution* 2: 58--89.
- Ray, T. S. 1992. Foraging behaviour in tropical herbaceous climbers (Araceae). *J. Ecol.* 80: 189--203.
- Reiche, K. 1898. Flora de Chile. Estudios críticos sobre la flora de Chile. Vol. 5. Imp. Cervantes, Santiago, Chile.
- Rivero, M. & C. Ramírez, 1978. Fitocenosis epífitas de la asociación *Lapagerio-Aetoxiconetum* en el Fundo San Martín (Valdivia-Chile). *Acta Cient. Venez.* 29: 163--169.
- Rivero, M. 1991. Aspectos sobre la biología reproductiva en dos comunidades del sur de Chile, 40° S. Doctoral Thesis, Universidad de Chile, Santiago.
- Sandra, P., G. S. Gilbert, G. Zotz, & M. T. Tyree. 1999. Growth and survival of aerial roots of hemiepiphytes in a lower montane tropical moist forest in Panama. *J. Trop. Ecol.* 15: 651--665.
- Smith-Ramírez, C. 1993. Los picaflores y su recurso floral en el bosque templado de la isla de Chiloé, Chile. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 66: 65--73.
- Smith-Ramírez, C. & J. J. Armesto 1994. Plant phenology in a South American temperate rain forest, Chiloé, Chile. *J. Ecol.* 82: 353--365
- Smith, J. F. 2000a. A phylogenetic analysis of tribes Beslerieae and Napeantheae (Gesneriaceae) and evolution of fruit types: Parsimony and maximum likelihood analyses of *ndhF* sequences. *Syst. Bot.* 25: 72--81.
- \_\_\_\_\_. 2000b. Phylogenetic resolution within the tribe Episcieae (Gesneriaceae): Congruence of ITS and *ndhF* sequences from parsimony and maximum-likelihood analyses. *Am. J. Bot.* 87: 883--897.
- Smith, J. F. & K. J. Sytsma. 1994a. Evolution in the Andean epiphytic genus *Columnea* (Gesneriaceae) .1. Morphological variation. *Syst. Bot.* 19: 220--235.
- \_\_\_\_\_. 1994b. Evolution in the Andean epiphytic genus *Columnea* (Gesneriaceae) 2. Chloroplast DNA restriction site variation. *Syst. Bot.* 19: 317--336.
- Smith, J. F., J. C. Wolfram, K. D. Brown, C. L. Carroll & D. S. Denton. 1997. Tribal relationships in the Gesneriaceae: Evidence from DNA sequences of the chloroplast gene *ndhF*. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 84: 50--66.

- Soltis, D. E., P. K. Endress & M. W. Chase. 2005. Phylogeny and evolution of Angiosperms, Sunderland, Massachusetts.
- Strong, D. R. & T. S. Ray. 1975. Host tree location behavior of a tropical vine (*Monstera gigantea*) by skototropism. *Science* 190: 804--806
- Takhtajan, A. L. 1991. Evolutionary trends in flowering plants. Columbia University Press, New York, Oxford
- Veblen, T. T., B. R. Burns, T. Kitzberger, A. Lara, & R. Villalba. 1995. The ecology of the conifers of southern South America. *In* N. J. Enright & R. S. Hill [eds.], *Ecology of the Southern Conifers*, 120--155. Melbourne University Press, Melbourne.
- Villagrán, C. & J. J. Armesto, 1980. Relaciones florísticas entre las comunidades relictuales del Norte Chico y la Zona Central con el bosque del sur de Chile. *Bol. Mus. Nac. Hist. Nat.* 37: 87--101.
- Villagrán, C. & L. Hinojosa. 1997. Historia de los bosques del sur de Sudamérica II: Análisis fitogeográfico. *Revista Chilena de Historia Natural* 70: 241--267.
- Walsh, N. G. & T. J. Entwisle. 1999. *Flora of Victoria*. Inkata Press, Melbourne.
- Wang, Y. Z., Z. Y. Li, K. Y. Pan & X. H. Zou. 2002. Pattern and significance of seedling development in *Titanotrichum oldhamii* (Gesneriaceae). *Acta Bot. Sinica* 44: 903--907.
- Weber, A. 2004. Gesneriaceae. *In* J. Kadereit [ed.], *The families and genera of vascular plants. VII. Flowering plants. Dicotyledons. Lamiales (except Acanthaceae including Avicenniaceae)*, 63--158. Springer, Berlin.
- Wiehler, H. 1983. A synopsis of the neotropical Gesneriaceae. *Selbyana* 6:1--219.
- Wilson, C. A & C. L. Calvin 2006. An origin of aerial branch parasitism in the mistletoe family, Loranthaceae. *Am. J. Bot.* 93(5): 787--796.
- Winter K, B.J. Wallace, G.C. Stocker & Z. Roksandic 1983. Crassulacean acid metabolism in Australian vascular epiphytes and some related species. *Oecologia* 68: 224--230

Table 1. Growth habits of three endemic epiphytic species of Gesneriaceae from southern Chile, as described in the literature. Most authors recognize all species as epiphytes or climbing shrubs, ignoring differences in their epiphytic habits (<sup>1</sup>Reiche, 1898; <sup>2</sup>Muñoz, 1959; <sup>3</sup>Rivero & Ramírez, 1978; <sup>4</sup>Muñoz, 1980; <sup>5</sup>Villagrán & Armesto, 1980; <sup>6</sup>Hoffmann, 1982; <sup>7</sup>Wiehler, 1983; <sup>8</sup>Gentry & Dodson, 1987; <sup>9</sup>Rivero, 1996; <sup>10</sup>Smith-Ramírez, 1993; <sup>11</sup>Smith-Ramírez & Armesto, 1994; <sup>12</sup>Armesto et al., 1996)

Habit description	<i>Asteranthera ovata</i>	<i>Mitraria coccinea</i>	<i>Sarmienta repens</i>
Climbing shrub rooting in the ground	X <sup>1</sup>	X <sup>1</sup>	
Strictly epiphytic shrub			X <sup>1</sup>
Epiphytic shrub	X <sup>2</sup>	X <sup>2</sup>	X <sup>2</sup>
Facultative epiphyte		X <sup>3, 8</sup>	
Climbing shrub	X <sup>3, 4, 6</sup>	X <sup>3, 4, 6</sup>	X <sup>3, 4</sup>
Epiphytic climbing shrub			X <sup>6</sup>
Epiphyte	X <sup>5, 8, 10, 11, 12</sup>	X <sup>5, 10, 11, 12</sup>	X <sup>5, 8, 10, 11, 12</sup>
Climbing vine, epiphyte	X <sup>7</sup>		X <sup>7</sup>
Subshrub, epiphyte		X <sup>7</sup>	

Table 2. Parameters of permanent plots studied in North Patagonian rainforests of northern Chiloé Island, Chile. Plots are abbreviated as: SD I, Senda Darwin I; SD II, Senda Darwin II; FC I, Fundo Cisnes I; FC II, Fundo Cisnes II. <sup>1</sup>Stems dbh >5 cm

Stand code	SD I	SD II	FC I	FC II
Trees <sup>1</sup>				
Total basal area (m <sup>2</sup> 0.1 ha <sup>-1</sup> )	71.8	80.4	97	115.1
Density of trees (ind 0.1 ha <sup>-1</sup> )	334	225	235	277
Number of tree species	9	12	11	13
Mean dbh (cm)	12.5	14.1	15.8	16.0
Maximum dbh (cm)	109.4	127	148	129
Main emergent tree species	<i>Nothofagus nitida</i> , <i>Weinmannia trichosperma</i>	<i>Podocarpus nubigena</i> , <i>Weinmannia trichosperma</i> , <i>Nothofagus nitida</i>	<i>Podocarpus nubigena</i> , <i>Saxe-gothaea conspicua</i> , <i>Eucryphia cordifolia</i>	<i>Nothofagus nitida</i> , <i>Eucryphia cordifolia</i> , <i>Saxe-gothaea conspicua</i>
Main canopy tree species	<i>Tepualia stipularis</i> , <i>Drimys</i> <i>winteri</i> , <i>Caldcluvia</i> <i>paniculata</i>	<i>Tepualia stipularis</i> , <i>Drimys winteri</i> , <i>Caldcluvia paniculata</i>	<i>Drimys winteri</i> , <i>Amomyrtus luma</i> , <i>Amomyrtus meli</i>	<i>Saxe-gothaea conspicua</i> , <i>Amomyrtus luma</i> , <i>Drimys winteri</i>

Table 3. Number of species, geographic distribution and habitat, habit, stamen numbers and fruit characteristics of nine genera in the gesneriad tribe Coronanthereae (Modified from Whieler, 1983)

Genera	Species number	Geographic distribution	Habitat	Habit	Stamen number	Fruit type
<i>Depanthus</i>	2	New Caledonia	Montane forest	Tree	5	capsule
<i>Negria</i>	1	Lord Howe Island	Montane forest	Tree	4	capsule
<i>Coronanthera</i>	11	New Caledonia, Solomon Islands	Montane forest	Tree	4	capsule
<i>Rhabdothamnus</i>	1	New Zealand, North Island	Montane forest	Shrub	4	capsule
<i>Lenbrassia</i>	1	Australia, Queensland	Rain forest	Tree	4	berry
<i>Fieldia</i>	1	Australia, Victoria and New South Wales	Montane rainforest	Climber (secondary hemiepiphyte)	4	berry
<i>Asteranthera</i>	1	Chile and adjacent Argentina	Temperate rainforest	Climber (secondary hemiepiphyte)	4	berry
<i>Mitraria</i>	1	Chile and adjacent Argentina	Temperate rainforest	Climber (secondary hemiepiphyte)	4	berry
<i>Sarmienta</i>	1	Chile	Temperate rainforest	Holoepiphyte	2	berry

Figure 1. Flowers and fruits of the endemic monotypic genera of the Coronanthereae (Gesneriaceae) present in central-southern Chile and adjacent Argentina. A. *Sarmienta repens*. B. *Mitraria coccinea*. C. *Asteranthera ovata*. D. *Sarmienta repens* fruit. E. *Mitraria coccinea* fruit. F. *Asteranthera ovata* fruit. Scale bars in D-F equal 1 cm.

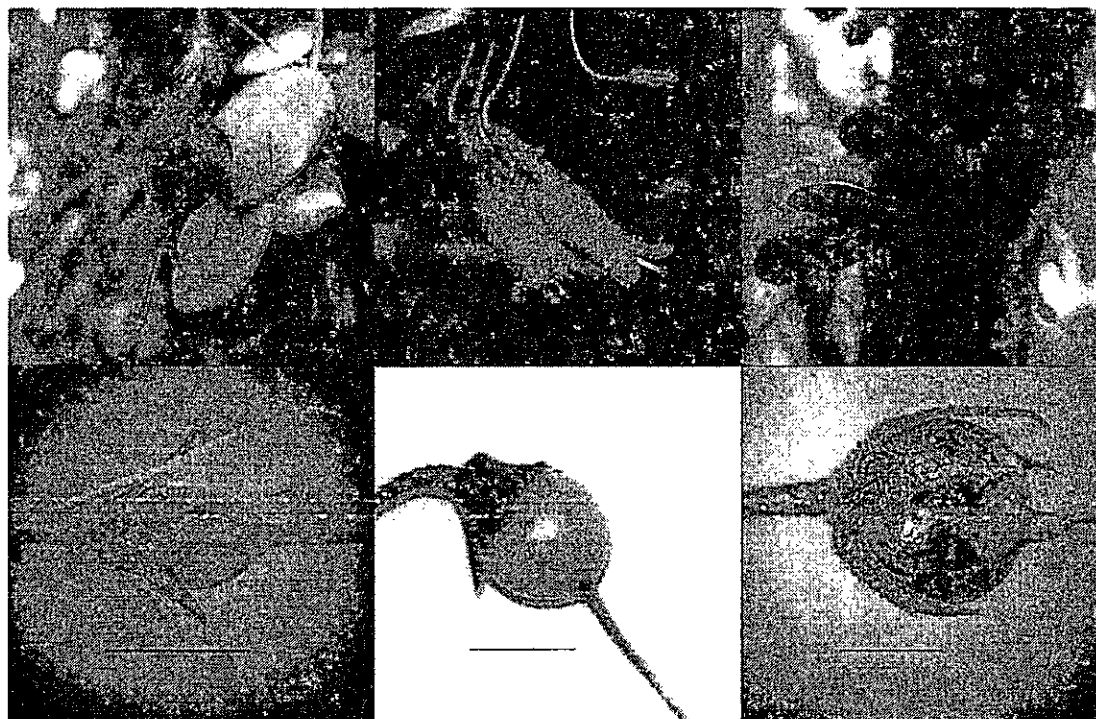


Figure 2. Geographic localization of study sites in northern Chiloé Island. Thick arrow in the inset box shows Chiloé Island in southern South America. Narrow arrows show Senda Darwin Biological Station (SD) at the locality of El Quilar, and Fundo Cisnes (FC) at the locality of Caulfn.

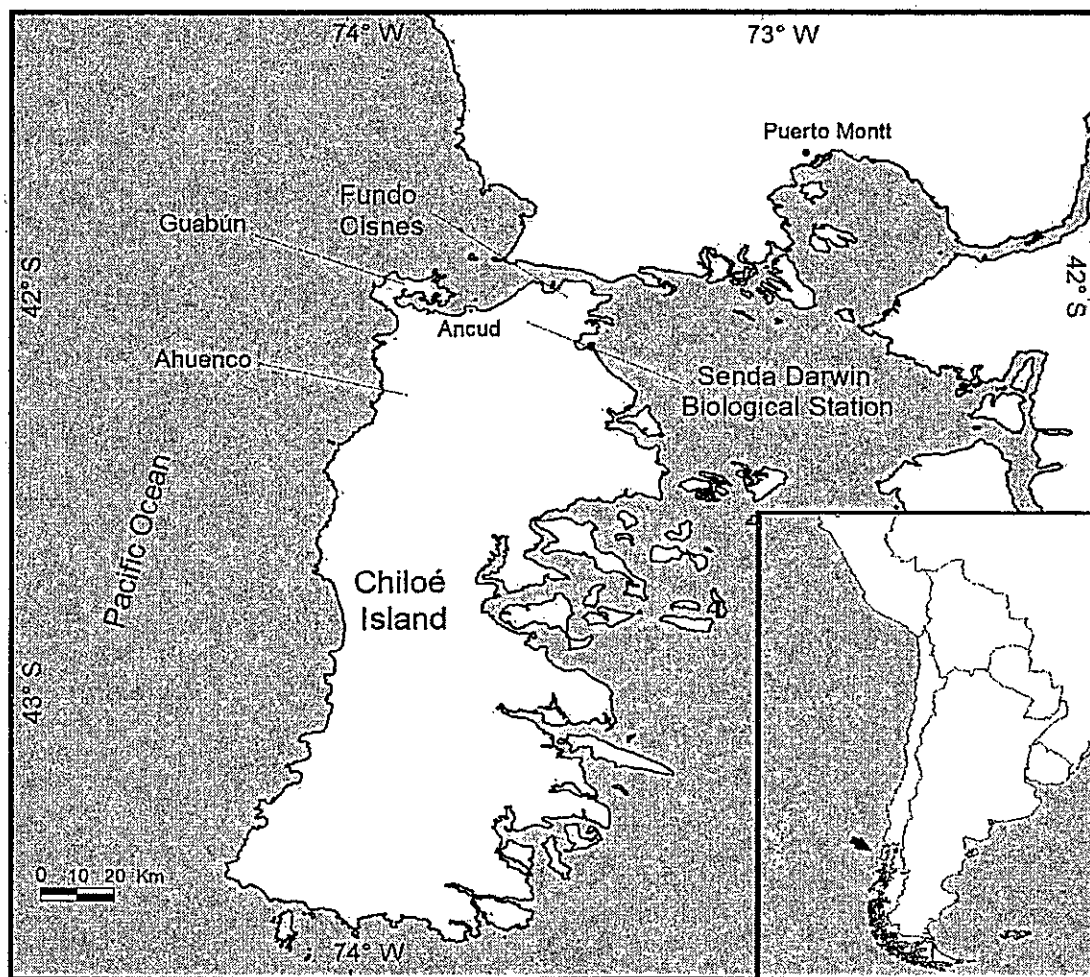


Figure 3. A. Mean proportion of Coronanthereae species in quadrats within transects traced on the ground of two North Patagonian rainforests,  $N = 8$  transects within each site,  $N = 25$  sampling quadrats per transect for a total of 400 quadrats. Different letters above bars show differences between species (ANOVA with randomized data,  $P < 0.05$ ). *Sarmienta repens* was totally absent from the forest floor (a), while *Mitraria coccinea* was the most frequent Coronanthereae species on the forest floor (b), and *Asteranthera ovata* was less frequent than *Mitraria coccinea* on the forest floor (c). B. Mean proportion of trees with Coronanthereae epiphytes within two North Patagonian rainforests, including both hemi- and holoeipiphytes.  $N=2$  sampling plots at each site. Sample size,  $n=1071$  trees. Different letters above bars show differences between species (ANOVA with randomized data,  $P < 0.05$ ). No differences were found in frequency between species on trees (a), indicating that differences in frequency of species were found only on the forest floor. Both *Mitraria coccinea* and *Asteranthera ovata* on trees were found always rooting the ground and were classified as secondary hemiepiphytes, while *Sarmienta repens* on trees was never found rooting the ground, and was classified as holoeipiphyte.

