

## Patrones de diversidad de plantas trepadoras y epifitas vasculares en el bosque lluvioso Valdiviano de Sudamérica: una síntesis entre los años 2000 y 2010

### Diversity patterns of climbing plants and vascular epiphytes in the Valdivian rain forest of South America: a synthesis between 2000 and 2010

Pincheira-Ulbrich J

**Resumen.** Se sistematizó el conocimiento sobre los patrones de diversidad de plantas trepadoras y epifitas vasculares en el bosque lluvioso valdiviano de Sudamérica entre los años 2000 y 2010. El método se basó en el estudio de publicaciones en cuatro bases de datos mediante el uso de palabras claves. Los resultados mostraron 12 estudios efectuados en Chile y dos en Argentina, la mayoría en bosques primarios dentro de Áreas Silvestres Protegidas. Las investigaciones fueron efectuadas esencialmente a escala de hábitat, y sólo se encontró un estudio a escala de paisaje y dos revisiones a escala regional. Los muestreos utilizados se basaron en observaciones desde la base del suelo, y sólo dos investigaciones accedieron a la copa de árboles emergentes. Los hallazgos más relevantes mostraron que: (1) la diversidad fue mayor en bosques primarios que secundarios; (2) la abundancia de helechos epifitos (Hymenophyllaceae) se correlacionó positivamente con el gradiente de humedad del hábitat; (3) las plantas trepadoras mostraron tolerancia diferencial a la sombra; (4) la diversidad de ambos grupos de plantas se correlacionó positivamente con el diámetro del forofito, y (5) la mayoría de las trepadoras y epifitas mostraron selectividad por las especies forofitas. Además se constató que la riqueza de epifitas vasculares y plantas trepadoras a escala de hábitat varió entre 8 a 16 especies, y entre 6 a 14 especies, respectivamente. El conocimiento sobre los niveles de intercambio de especies entre hábitats en ambientes fragmentados y a escala de paisaje es escaso, y deben priorizarse los estudios en espacios con alta presión antrópica para mejorar las posibilidades de conservación de este grupo de plantas.

**Palabras clave:** *Hymenophyllum* spp.; Riqueza de especies; Diversidad alfa; Diversidad beta; Fragmentación de hábitat; Conservación biológica.

**Abstract.** Knowledge about the diversity patterns of vascular epiphytes and vines in the Valdivian rainforest of South America between 2000 and 2010 was systematized. The method was based on the review of publications available in four electronic databases using keywords. The results showed 12 studies conducted in Chile and two in Argentina, mostly in primary forests within protected areas. Research was carried out essentially at the habitat level, although there were one study at a landscape level and two reviews at a regional scale. The samples used came from ground-based observations and only two studies accessed the canopy of emergent trees. The most relevant findings showed that: (1) diversity was greater in primary than secondary forests; (2) the abundance of epiphytic ferns (Hymenophyllaceae) correlated positively with the habitat moisture gradient; (3) climbing plants showed differential tolerance to shade; (4) the diversity of both groups of plants was positively correlated with the diameter of phorophytes, and (5) the majority of vines and epiphytes showed selectivity for the phorophyte species. In addition, richness of vascular epiphytes and vines at a habitat scale ranged from 8 to 16 and 6 to 14 species, respectively. Knowledge about the level of species interchange between habitats is scarce in fragmented environments and at a landscape scale. This knowledge must be prioritized in areas with high human pressure to improve the conservation opportunity of this group of plants.

**Keywords:** *Hymenophyllum* spp.; Species richness; Alfa diversity; Beta diversity; Habitat fragmentation; Biological conservation.

## INTRODUCCIÓN

Los bosques templados de Sudamérica albergan una rica diversidad de plantas trepadoras y epifitas vasculares, que se caracterizan por un alto grado de endemismo y la presencia de más de 50 especies, distribuidas principalmente en la región fitogeográfica del bosque lluvioso Valdiviano (Veblen y Schlegel, 1982; Arroyo et al., 1996).

Las primeras descripciones de este grupo de plantas en Chile (y en general de las plantas vasculares), comenzaron con las exploraciones botánicas en la zona de Concepción efectuadas por Louis Feuillée (1708 y 1710), Hipólito Ruiz y José Pavón (1782), y Adelbert von Chamisso (1816) (Marticorena y Rodríguez, 1995; Cavieres et al., 2005). Diversas colecciones fueron enviadas a Europa para su identificación y clasificación por botánicos reconocidos de la época, como Antonio Cavanilles (1802), Georg Friedrich Kaulfuss (1824), William Jackson Hooker (1841) y Karl Presl (1843). Hasta entonces, la mayoría de las especies de plantas trepadoras y epifitas vasculares que actualmente se conocen habían sido descritas, y muchas de estas especies aún mantienen los nombres de los descriptores originales (e.g. Marticorena y Quezada, 1985; Marticorena y Rodríguez, 1995).

Al norte de la Patagonia Argentina, las primeras colecciones botánicas comenzaron en la zona del Lago Nahuel Huapi en los años 1856 y 1862, a cargo de los naturalistas Francisco Fonck y Guillermo Cox, respectivamente (Biedma, 2003). Cox (1863) registró varias especies de plantas trepadoras pero sólo un tipo de epífita a nivel de género (*Hymenophyllum* spp.). Similarmente ocurrió con el botánico Skottsberg, quien recorrió el área desde el Nahuel Huapi hacia el sur en 1908 (Vittone, 2003), describiendo sólo una especie de *Hymenophyllum* spp. (Looser, 1939). Looser (1939) amplió de forma consistente el número de helechos película (Hymenophyllaceae) descritos por Skottsberg y Cox, aunque ninguna de estas especies fue nueva. En este sentido, el trabajo de Diem y Lichtenstein (1959) merece una mención especial. Estos autores describieron tres nuevas especies del género *Hymenophyllum* spp. para esta zona.

Posiblemente, los mayores esfuerzos por clasificar y sistematizar el conocimiento taxonómico de las plantas vasculares ocurrió con las publicaciones de Claudio Gay (1831-1857), Rudolph Philipi (1854-1896), Karl Reiche (1890-1934), Eugène Autran (1902-1907), Gualterio Looser (1927-1982) y Maevia Correa (1950-1988) (ver Marticorena, 1992 y 1996). No obstante, los estudios sobre los patrones de distribución geográfica y diversidad de plantas trepadoras y epifitas vasculares fueron casi desconocidos hasta mediados del siglo pasado.

Entre las investigaciones pioneras se mencionan las efectuadas por Ramírez et al. (1976), Riveros y Alberdi (1978), Alberdi et al. (1978) y Godoy et al. (1981). Ramírez et al. (1976) describieron la variación florística de especies de Hymenophyllaceae en tres tipos de hábitats. Riveros y Alberdi

(1978), estudiaron la estructura del hábitat y el aporte de las trepadoras y epifitas vasculares al estrato orgánico del suelo. Alberdi et al. (1978) estudiaron la capacidad de resistencia plasmática al desecamiento en Hymenophyllaceae. Por último Godoy et al. (1981) relacionaron la flora Pteridophyta (incluyendo epifitas) con las asociaciones boscosas de la región de Los Lagos en el sur de Chile (actualmente incluye las regiones de los Ríos y de Los Lagos). Estos autores correlacionaron además la riqueza de especies con la cobertura del dosel y la luminosidad.

Los estudios posteriores hasta el año 2000, se concentraron en la confección de catálogos florísticos que ampliaron la distribución de las plantas vasculares en áreas poco exploradas, siguiendo tanto la tradición descriptiva de los estudios botánicos clásicos como las aproximaciones fitosociológicas, aunque las plantas trepadoras y epifitas fueron el foco de estudio sólo ocasionalmente (Ramírez et al., 1983; Martínez, 1985; Villagrán et al., 1986; Brion et al., 1988; Ramírez et al., 1989; Baeza et al., 1999). No obstante, luego de este periodo se observó un renovado interés de la comunidad científica por explicar los patrones de distribución y abundancia de este grupo de plantas. Dicho grupo ha sido reconocido ampliamente en regiones tropicales por su importancia en el mantenimiento de la diversidad biológica, la productividad del ecosistema y elemento estructural y dinámico del bosque (Benzing, 1990; Schnitzer y Bongers, 2002; Zotz, 2005; Putz y Mooney, 2009).

Este trabajo resume el conocimiento sobre la diversidad de especies de plantas trepadoras y epifitas vasculares en el bosque lluvioso valdiviano de Chile y Argentina entre los años 2000 y 2010. El estudio sistematiza los antecedentes referentes a la escala espacial de trabajo, la localización geográfica, la riqueza de especies y los principales patrones de distribución.

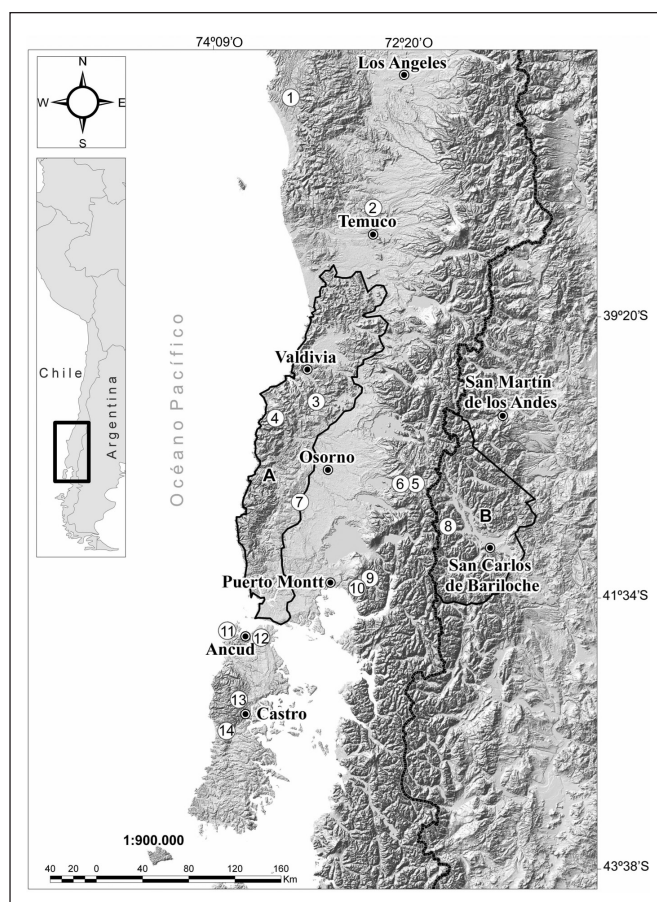
## MATERIALES Y MÉTODOS

**Área de estudio.** El área de estudio se extiende entre los 37° 45' y 43° 20'S en la región de la pluviselva Valdiviana (Veblen y Schlegel, 1982), localizada dentro de la distribución geográfica de los bosques templados de Chile y Argentina (Donoso, 1993).

**Análisis bibliográfico.** En las bases de datos de Scopus ([www.scopus.com](http://www.scopus.com)), ISI Web of Knowledge (<http://apps.isiknowledge.com>), Scielo (<http://www.scielo.org>) y Google académico (<http://scholar.google.cl/>) se realizó la búsqueda de las publicaciones científicas que incluyeran comunidades de plantas trepadoras y epifitas vasculares dentro de los límites definidos para el área de estudio entre los años 2000 y 2010. Para ello, se utilizaron ocho palabras claves: epifitas vasculares, plantas trepadoras, enredaderas, *Hymenophyllum*, Hymenophyllaceae, lianas, Chile y Argentina. Las palabras compuestas se utilizaron entre comillas, y toda búsqueda se combinó con las palabras Chile y/o Argentina, restringiendo la exploración

**Fig. 1.** Localización de las investigaciones sobre diversidad de epífitas vasculares y plantas trepadoras en el bosque lluvioso Valdiviano de Sudamérica entre los años 2000 y 2010.

**Fig. 1.** Location of studies on diversity of vascular epiphytes and vines in the Valdivian rain forest of South America between 2000 and 2010.



Estudios locales: 1 y 4 = Jiménez-Castillo et al. (2007); 2 = San Martín et al. (2008); Reyes et al. (2010); 3 = Woda et al. (2006); 5 y 13 = Carrasco-Urra y Gianoli (2009); 6 = Gianoli et al. (2010); 7 = Pincheira-Ulbrich (2006); 8 = Fernández y Fontenla (2010); 9 = Clement et al. (2001); 10 = Parra et al. (2009); 11 y 14 = Díaz et al. (2010); 12 = Muñoz et al. (2003). Estudios regionales: A = Smith-Ramírez et al. (2005), B = Ezcurra y Brion (2005).

Local studies: 1 and 4 = Jiménez-Castillo et al. (2007); 2 = San Martín et al. (2008) and Reyes et al. (2010); 3 = Woda et al. (2006); 5 and 13 = Carrasco-Urra and Gianoli (2009); 6 = Gianoli et al. (2010); 7 = Pincheira-Ulbrich (2006); 8 = Fernández and Fontenla (2010); 9 = Clement et al. (2001); 10 = Parra et al. (2009); 11 and 14 = Díaz et al. (2010); 12 = Muñoz et al. (2003). Regional Studies: A = Smith-Ramírez et al. (2005), B = Ezcurra and Brion (2005).

al título, resumen y palabras claves del artículo (e.g. Pincheira-Ulbrich, 2005). Luego, utilizando el mismo procedimiento, se amplió la búsqueda en todos los campos disponibles en las bases de datos. Este procedimiento se repitió utilizando tres palabras equivalentes en idioma inglés: vascular epiphytes, vines y climbing plants, e igualmente utilizando las palabras

Chile y Argentina. Posteriormente se consultó la bibliografía de los artículos seleccionados y se identificaron citas bibliográficas adicionales en el periodo de estudio. Se incluyeron una investigación de posgrado efectuada por el autor (Pincheira-Ulbrich, 2006) y los trabajos de Smith-Ramírez et al. (2005) y Ezcurra y Brion (2005), que muestran antecedentes sobre la flora vascular a escala regional para el sur de Chile y Argentina, respectivamente.

## RESULTADOS

**Caracterización general de los estudios.** Se analizaron 14 investigaciones que entregaron antecedentes sobre algún aspecto ecológico o de diversidad de epífitas vasculares y/o plantas trepadoras en la región de la pluviselva Valdiviana en los últimos 10 años (periodo 2000-2010). De estas investigaciones, 10 fueron artículos publicados en revistas científicas, una incluyó una investigación de Tesis de Postgrado (Pincheira-Ulbrich, 2006), y dos fueron libros. Estos últimos correspondieron a los trabajos de Smith-Ramírez et al. (2005), que incluyeron una revisión de la biodiversidad de las plantas vasculares en los bosques de distribución costera en Chile, y Ezcurra y Brion (2005), que publicaron un catálogo de flora del Parque Nacional Nahuel Huapi en Argentina (Tabla 1; Fig. 1).

La mayoría de los estudios obtuvieron información base mediante muestreos efectuados desde la base del suelo (hasta 3 m sobre el tronco de los árboles). De estos estudios, seis usaron parcelas (Muñoz et al., 2003; Woda et al., 2006; Jiménez-Castillo et al., 2007; Carrasco-Urra y Gianoli, 2009; Gianoli et al., 2010; Reyes et al., 2010), dos emplearon transectas (San Martín et al., 2008; Pincheira-Ulbrich 2006), y uno fue dirigido sobre 40 árboles (Parra et al., 2009). Al mismo tiempo, uno fue conducido al azar sobre troncos y ramas (Fernández y Fontenla, 2010), y dos fueron efectuados sobre la copa de árboles emergentes (Clement et al., 2001; Díaz et al., 2010). El trabajo de Smith-Ramírez et al. (2005) se realizó utilizando recolecciones y censos intensivos en terreno, revisión de literatura, y la base de datos de la flora de Chile (Herbarios). Por su parte, el trabajo de Ezcurra y Brion (2005) se basó en la revisión de material de Herbarios de la Universidad del Comahue y de la Estación Experimental Agropecuaria INTA Bariloche; además, se complementó con la revisión de literatura.

Con respecto al grupo de plantas estudiadas, cinco publicaciones se enfocaron sólo en epífitas vasculares (San Martín et al., 2008; Parra et al., 2009; Díaz et al., 2010; Fernández y Fontenla, 2010; Reyes et al., 2010), tres en plantas trepadoras (Jiménez-Castillo et al., 2007; Carrasco-Urra y Gianoli, 2009; Gianoli et al., 2010) y seis en epífitas vasculares y trepadoras en conjunto (Clement et al., 2001; Muñoz et al., 2003; Ezcurra y Brion, 2005; Smith-Ramírez et al., 2005; Woda et al., 2006; Pincheira-Ulbrich, 2006).

A escala geográfica local (diversidad alfa) se identificaron 13 sitios de estudio, de los cuales tres se localizaron en la dis-

tribución costera de los bosques templados (Woda et al., 2006; Jiménez-Castillo et al., 2007; Pincheira-Ulbrich, 2006), cinco en la distribución andina (Clement et al., 2001; Carrasco-Urra y Gianoli, 2009; Parra et al., 2009; Fernández y Fontenla, 2010; Gianoli et al., 2010), cuatro en la Isla de Chiloé (Muñoz et al., 2003; Carrasco-Urra y Gianoli, 2009; Díaz et al., 2010) y dos en un bosque remanente del Llano Central (San Martín et al., 2008; Reyes et al., 2010). A escala geográfica regional (diversidad gamma) se identificaron dos estudios, el trabajo de Smith-Ramírez et al. (2005) y el de Ezcurra y Brion (2005). Esta última publicación y el trabajo de Fernández y Fontenla (2010) constituyen los únicos trabajos encontrados para Argentina.

En base al tipo de ecosistema, ocho estudios se efectuaron en bosques primarios o maduros (Clement et al., 2001; Muñoz et al., 2003; Jiménez-Castillo et al., 2007; San Martín et al., 2008; Carrasco-Urra y Gianoli, 2009; Díaz et al., 2010; Fernández y Fontenla, 2010; Reyes et al., 2010), tres en bosques primarios y secundarios (Woda et al., 2006; Pincheira-Ulbrich, 2006; Gianoli et al., 2010) y sólo uno fue realizado exclusivamente en un bosque secundario (Parra et al., 2009). Los trabajos de Ezcurra y Brion (2005), y Smith-Ramírez et al. (2005) suponen la variación de un amplio grupo de hábitats, de un orden de magnitud superior a los trabajos a escala de hábitat mencionados más arriba, e incluyen bosques primarios y secundarios.

La mayoría de estas investigaciones se efectuaron en Áreas Silvestres Protegidas por el Estado (e.g. parques nacionales y reservas), y sólo cuatro en sitios localizados fuera de estas áreas, como ocurre con el predio Rucamanque (San Martín et al., 2008; Reyes et al., 2010) o el predio Los Riscos (Pincheira-Ulbrich, 2006) en Chile. Sin embargo, ambas zonas mantienen algún grado de protección debido a que han sido clasificadas como bosques de protección o preservación (Tabla 1).

**Principales hallazgos.** La diversidad y distribución de las plantas trepadoras y de las epífitas vasculares presentó variaciones entre estados de sucesión ecológica del bosque, como ha sido demostrado por Woda et al. (2006). Estos autores observaron que los bosques secundarios mostraron mayor riqueza de especies trepadoras, pero su mayor abundancia ocurrió en el bosque primario. Los helechos epífitos fueron más abundantes en el bosque secundario pero su riqueza no fue cuantificada. No obstante, Pincheira-Ulbrich (2006) mostró que fragmentos de bosque primario presentaron mayor abundancia y número de especies de trepadoras y epífitas que los bosques secundarios. Este hallazgo pareció relacionarse con la estructura del hábitat (e.g. cobertura del dosel), el tamaño del fragmento (y el efecto de borde), y el nivel de tolerancia a la sombra o a la desecación de las especies. Precisamente, este autor encontró que algunas especies intolerantes a la sombra fueron frecuentes en el bosque secundario (e.g. *Cissus striata* R. et P.) mientras que las mismas fueron raramente observadas en los bosques primarios.

Lo más relevante de los estudios de Woda et al. (2006) y Pincheira-Ulbrich (2006) es que dejaron en evidencia que tanto bosques primarios como secundarios comparten especies, pero simultáneamente mantienen algunas especies que se asocian exclusivamente a un estado de sucesión ecológica. Estos resultados tienen implicancias en la conservación de este grupo de plantas, y permiten comprender la dirección de los cambios dentro de la sucesión ecológica.

La distribución de trepadoras y epífitas dentro de un hábitat parece relacionarse particularmente con el grado de selectividad de las especies forofitas. Este patrón fue observado por Muñoz et al. (2003), quienes demostraron que la abundancia y riqueza de algunas especies de epífitas y trepadoras cambió en forma significativa entre las especies forofitas. Sin embargo, San Martín et al. (2008) sólo pudieron demostrar esta relación para una especie de *Hymenophyllum* spp.

Los cambios de diversidad entre forofitos podrían atribuirse al tipo de corteza y a los niveles de humedad (e.g. San Martín et al., 2008, Parra et al., 2009). La corteza más rugosa (y agrietada), facilitaría la fijación de ambos grupos de plantas, pero la exposición más húmeda (suroeste en el sur de Chile) en los primeros metros del tronco proporcionaría mejores condiciones de microhábitats para las epífitas, mientras que las especies trepadoras preferirían sitios con mayor radiación solar directa (noreste en el sur de Chile) (Muñoz et al., 2003; Woda et al., 2006; Pincheira-Ulbrich, 2006; San Martín et al., 2008; Parra et al., 2009).

En el caso de plantas trepadoras, Carrasco-Urra y Gianoli (2009) demostraron que su abundancia no depende de la disponibilidad de luz ni de las especies forofitas *per se*, sino del diámetro del tronco. La relación con el diámetro también ha sido demostrada por Muñoz et al. (2003) para algunas especies de trepadoras y epífitas. Si bien la relación con las especies forofitas no se conoce completamente, es claro que cualquier tipo de utilización del bosque tiene efectos en los niveles de diversidad en ambos grupos de plantas, particularmente si se extrae selectivamente una sola especie arbórea de diámetros medios a grandes.

Parra et al. (2009) mostraron que los helechos película, que habitan en microhábitats expuestos, presentaron mayor capacidad fotosintética y menor evapotranspiración, pero no mostraron diferencias significativas en la eficiencia de uso del agua respecto a *Hymenophyllaceae* de microhábitats sombríos. De acuerdo a los autores, estos helechos tienden a concentrarse en la parte baja del tronco, pero se evidenció una variación de especies de *Hymenophyllaceae* tanto con la altura del tronco como entre las especies forofitas. Esto dependería principalmente del gradiente de humedad relativa y en segundo término, de la intensidad de la luz, factores que contribuyen a determinar el cambio en el microhábitat. En el caso de las plantas trepadoras, Gianoli et al. (2010) mostraron que la riqueza y abundancia de especies no varió significativamente entre claros de bosque, bosques secundarios y bosques prima-

**Tabla 1.** Investigaciones sobre diversidad de epifitas vasculares y plantas trepadoras en el bosque lluvioso Valdiviano de Sudamérica entre los años 2000 y 2010. El ordenamiento se efectuó por latitud.**Table 1.** Studies on diversity patterns of vascular epiphytes and vines in the Valdivian rain forest of South America between 2000 and 2010. Ordering was conducted by latitude.

Fuente	Área de estudio	Localización geográfica (latitud y longitud)	Elevación (m.s.n.m.)	Precipitación media anual (mm)	Estación seca	Ecosistema	Muestreo	Variables estudiadas	Nº de especies
Jiménez-Castillo et al. (2007)	C.Costa (P. Nac. Nahuelbuta).	37° 40' S, 73° 13' O	450-1250	2000-3000	no	Bosque primario (n.i. de las especies)	14 parcelas (50 m x 50 m)	Rq, Cf, Ga	EV = n.e. PT = 7
San Martín et al. (2008)	Cordón montañoso en el Llano Central (Predio Rucamanque).	38° 39' S, 72° 35' O	191-556	1400	si	Bosque primario (AP, PL, WT, LP)	3 transectas (250 m). Hasta 2 m sobre el tronco	Rq, Cf, Phab	EV = 8 PT = 11
Reyes et al. (2010)	Cordón montañoso en el Llano Central (Predio Rucamanque).	38° 39' S, 72° 35' O	375	1400	si	Bosque primario (AP, NO)	Una Parcela (1000 m <sup>2</sup> ) 30 árboles. Hasta 2,35 m sobre el tronco <sup>c</sup>	Phab	EV = 6 PT = ne
Smith-Ramírez et al. (2005)	C.Costa entre las provincias de Valdivia y Llanquihue.	39° 30' S a 41° 25' S (> a 120 m.s.n.m.)	30-900	3000-4000	Variable	Bosque primario y secundario	Censos y revisión de literatura (Herbarios)	Rq, CF	EV = 18 PT = 16
Woda et al. (2006)	Interior de la C.Costa (Cordillera Pelada), R.F. Valdivia.	40° S, 73° 8' O	600-630	2500-4000*	n.i	Bosque primario (NN, WT), y bosque secundario (DW, FC)	30 parcelas (10 m x 10 m)	Bio , Ab, Ga, Phab	EV = n.e. PT = 8
Jiménez-Castillo et al. (2007)	Exposición occidental de la C.Costa (Cord. Pelada). Hueicolla hasta el M.N. Alerce Costero.	40° 08' S, 73° 37' O	35-950	3000-4000	no	Bosque primario *** (n.i. de las especies)	8 parcelas (50 m x 50 m)	Ga, Rq	EV = n.e. PT = 5
Ezcurra y Brion (2005)	Exposición oriental de la C.Andes (P. Nac. Nahuel Huapi).	40° 10' S a 41° 32' S, 71° a 72°	>500	1034-3000	Variable	Bosque primario y secundario	Revisión de Herbarios, revisión de literatura	Rq, Cf	EV = 16 <sup>a</sup> PT = 14
Carrasco-Urra y Gianoli (2009)	Exposición occidental de la C.Andes (P. Nac. Puyehue).	40° 39' S, 72° 09' O	500**	3500	no	Bosque primario (LP, AP, ND, EC)	30 parcelas (5 m x 5 m)	Rq, Ab, Ga, Gb	EV = n.e. PT = 11
Gianoli et al. (2010)	Exposición occidental de la C.Andes (P. Nac. Puyehue).	40° 39' S, 72° 11' O	350	3500	no	Bosque primario (LP, AP, ND, EC), y secundario (n.i. de las especies)	45 parcelas (5 m x 5 m)	Rq, Cf, Ga	PT = 14

Pincheira-Ulbrich (2006)	Transición C.Costa y el Llano Central.	40° 53' S, 73° 29' O	220-310	1542	si	Bosque primario (EC, LP) y bosque secundario (NO)	5 Transectas (entre 100-310 m)	Rq, Cf, Ab	EV = 15 PT = 10
Fernández y Fontenla (2010)	Exposicion oriental de la C.Andes (P. Nac. Nahuel Huapi).	41° 02' S, 71° 49' O	893	3000	no	Bosque primario (ND, SC, DD, LP)	En caminos, hasta 2 m sobre el tronco	Simb	EV = 10 PT = n.e.
Clement et al. (2001)	Exposición occidental de la C.Andes (P.Nac. Alerce Andino).	41° 30' S, 72° 35' O	450	2342****	no	Bosque primario (FC, NT, SC, LP)	Tronco y copa de siete individuos de FC	Rq, Cf, Phab	EV = 16 PT = 7
Parra et al. (2009)	Pic de monte de la C.Andes (P. priv. Katalpi).	41° 31' S, 72° 45' O	n.i.	2220	no	Bosque secundario (AL, LP, DW, RE)	40 árboles, hasta 1,8 m sobre el tronco	Ab, Ga, Phab	EV = 9 <sup>b</sup> PT = n.e.
Díaz et al. (2010)	Nor-oeste de la Isla de Chiloé.	41° 47' S, 73° 52' O	10**	2444	no	Bosque primario (LP, AL, AP, AM)	Copa de 2 individuos de EC	Rq, Cf, Bio	EV = 16 PT = n.e.
Muñoz et al. (2003)	Norte de la isla de Chiloé.	41° 53' S, 73° 40' O	30	2342****	no	Bosque primario (PN, TE, DW, CP)	Una parcela (100 m x 100 m)	RQ, Ab, CF, Phab	EV = 14 PT = 6
Carrasco-Urra y Gianoli (2009)	Centro Isla de Chiloé (cordillera de Piuché, lago Pastahue).	42° 22' S, 73° 49' O	285	1600	no	Bosque primario (LP, AP, ND, EC)	30 parcelas (5 m x 5 m)	Rq, Ab, Ga, Gb	EV = n.e. PT = 10
Díaz et al. (2010)	Centro-oeste de la Isla de Chiloé (P. Nac. Chiloé).	42° 37' S, 74° 04' O	195	2500-3000	no	Bosque primario (NT, LP, GA, PN)	Copa de un individuo de AP	Rq, Cf, Bio	EV = 15 PT = n.e.

C. Costa = Cordillera de la Costa; C. Andes = Cordillera de Los Andes; P. Nac. = Parque Nacional; R. F. = Reserva Forestal; P. priv. = Parque Privado; EV = epifitas vasculares; PT = plantas trepadoras; AP = *Aextoxicon punctatum* R. et Pav; AL = *Amomyrtus luma* (Mol.) Legr. et Kaus.; AM = *Amomyrtus meli* (Phil.) Legr. et Kaus.; CP = *Caldcluvia paniculata* (Cav.) D. Don; DD = *Dasyphyllum diacanthoides* (Less.) Cabrera; DW = *Drimys winteri* J. R. et G. Forster; EC = *Eucryphia cordifolia* Cav.; FC = *Fitzroya cupressoides* (Mol.) Johnston; GA = *Gevouina avellana* Mol.; LP = *Laureliopsis philippiana* (Looser) Schodde; ND = *Nothofagus dombeyi* (Mirb.) Oerst.; NT = *Nothofagus nitida* (Phil.) Krasser; NO = *Nothofagus obliqua* (Mirb.) Oerst; PL = *Persea lingue* (Ruiz. et Pav.) Nees ex kopp; PN = *Podocarpus nubigena* Lindl.; RE = *Raphitamnus spinosus* (A. L. Juss.) Mold.; SC = *Saxegothaea conspicua* Lindl.; TE = *Tepualia stipularis* (H. et A.) Griseb.; WT = *Weinmannia trichosperma* Cav.; Ab = abundancia; Bio = biomasa; Cf = composición florística; Ga = gradiente ambiental; Gb = gradiente biológico; Phab = patrón de uso de hábitat; Rq = riqueza de especies; Simb = simbiosis; n.i. = sin información; n.e. = grupo de especies no estudiado; \* ocasionalmente precipitaciones hasta 7000 mm; \*\* elevación aproximada; \*\*\* se presume bosque primario; \*\*\*\* estación climática de Puerto Montt; <sup>a</sup> incluye sólo *Hymenophyllum* spp.; <sup>b</sup> la riqueza podría llegar a 18 especies. <sup>c</sup> comunicación personal Dra. Marysol Alvear

C. Costa = Coastal range; C. Andes = Andes; P. Nac. = National Park; R. F. = Forest Reserve; P. priv. = Private Park; EV = vascular epiphytes; PT = climbing plants; AP = *Aextoxicon punctatum* R. et Pav; AL = *Amomyrtus luma* (Mol.) Legr. et Kaus.; AM = *Amomyrtus meli* (Phil.) Legr. et Kaus.; CP = *Caldcluvia paniculata* (Cav.) D. Don; DD = *Dasyphyllum diacanthoides* (Less.) Cabrera; DW = *Drimys winteri* J. R. et G. Forster; EC = *Eucryphia cordifolia* Cav.; FC = *Fitzroya cupressoides* (Mol.) Johnston; GA = *Gevouina avellana* Mol.; LP = *Laureliopsis philippiana* (Looser) Schodde; ND = *Nothofagus dombeyi* (Mirb.) Oerst.; NT = *Nothofagus nitida* (Phil.) Krasser; NO = *Nothofagus obliqua* (Mirb.) Oerst; PL = *Persea lingue* (Ruiz. et Pav.) Nees ex kopp; PN = *Podocarpus nubigena* Lindl.; RE = *Raphitamnus spinosus* (A. L. Juss.) Mold.; SC = *Saxegothaea conspicua* Lindl.; TE = *Tepualia stipularis* (H. et A.) Griseb.; WT = *Weinmannia trichosperma* Cav.; Ab = abundancia; Bio = biomasa; Cf = floristic composition; Ga = environmental gradient; Gb = biological gradient; Phab = habitat use patterns; Rq = species richness; Simb = symbiosis; n.i. = no information; n.e. = unstudied groups species; \* occasionally up to 7000 mm rainfall; \*\* approximate elevation; \*\*\* primary forest is assumed; \*\*\*\* weather station of Puerto Montt; <sup>a</sup> includes only *Hymenophyllum* spp.; <sup>b</sup> richness could reach 18 species, <sup>c</sup> personal communication Dra. Marysol Alvear.

rios, lo que se relacionó con un amplio nivel de tolerancia a la luminosidad. Sin embargo, los mismos autores mostraron que algunas especies fueron más abundantes en áreas sombrías del bosque primario (ej., *Hydrangea serratifolia* (H. et A.) F. Phil.), mientras que otras lo fueron en espacios abiertos (ej., *Mitraria coccinea* Cav.). Estos resultados indican que las plantas trepadoras presentan niveles de tolerancia diferencial a la sombra, y estrategias ecológicas que deben estudiarse a nivel de especie. Reyes et al. (2010), compararon las propiedades bioquímicas del sustrato epífita entre tres microhábitats (árboles en pie muertos, arboles en bordes de claro y troncos bifurcados) usando el suelo contiguo como control. Los autores concluyeron que la alta disponibilidad de materia orgánica en los troncos bifurcados genera condiciones óptimas para el desarrollo de estas especies, puesto que existe mayor biomasa microbiana y actividad enzimática que acelera la degradación e incorporación de la materia orgánica al sustrato. Igualmente, los niveles de humedad y temperatura en los tres sustratos epífitos fueron más estables comparativamente con el suelo contiguo. Esto permite deducir que las mayores variaciones de temperatura afectarían las propiedades bioquímicas del sustrato, limitando el desarrollo de las *Hymenophyllaceae*, lo cual explicaría la menor riqueza de especies en hábitat expuestos (claros).

Otros factores, como la presencia de micorrizas arbusculares, podrían influir en la distribución de *Hymenophyllaceae*. Si bien esta relación simbiótica fue estudiada por Fernández y Fontenla (2010), la presencia de micorrizas no fue detectada.

Clement et al. (2001) fueron los primeros en estudiar la diversidad de este grupo de plantas en la copa de árboles en bosques templados de Sudamérica. En esta investigación se evidenció la alta diversidad biológica que sostienen los árboles emergentes, y la importancia de la estructura del hábitat en el mantenimiento de las comunidades de plantas y otros organismos. Siguiendo esta línea de investigación, Díaz et al. (2010) cuantificaron la diversidad de epífitas y midieron la biomasa seca de estas especies en la copa de árboles emergentes. Estos autores encontraron entre 134 y 142 kg de biomasa seca en las especies epífitas (menos del 1% de la biomasa total de la copa de los árboles). Los mismos autores hallaron una relación significativa entre la biomasa y el incremento en el diámetro de los árboles. Estos estudios se complementan con el trabajo de Woda et al. (2006), quienes cuantificaron la biomasa de especies epífitas y trepadoras en la superficie de los primeros metros del tronco de los árboles. Estos autores informaron que dicha biomasa varió con el estado de sucesión ecológica, pudiendo superar las dos toneladas por hectárea en bosques primarios. Estos antecedentes permiten destacar la importancia de los grandes árboles en el mantenimiento de la diversidad de muchos grupos de especies y la productividad de los ecosistemas boscosos.

A escala de paisaje, el trabajo de Jiménez-Castillo et al. (2007) constituye el único estudio que relacionó la riqueza de trepadoras con una variable fisiográfica. Precisamente, los au-

tores encontraron una correlación negativa significativa entre la riqueza de especies y la altitud (hipótesis de intolerancia al frío), lo que se relaciona con la vulnerabilidad del sistema vascular a las bajas temperaturas. Además, concluyen que la sensibilidad al frío parece ser mayor en lianas que en árboles y arbustos. Como resultado, las bajas temperaturas representarían uno de los factores más importantes en el control de la distribución de las plantas trepadoras (Jiménez-Castillo et al. 2007).

Los resultados indicaron una alta riqueza de especies en bosques templados de Sudamérica, que a escala local (o de hábitat) varió entre 8 a 16 especies para epífitas vasculares, y 6 a 14 especies para plantas trepadoras. La asíntota de mayor diversidad regional se encontraría alrededor de los 41° de latitud sur, tanto en la Cordillera de la Costa de Chile, con 34 especies (ver Smith-Ramírez et al., 2005), como en la región del Parque Nacional Nahuel Huapi, en la vertiente oriental de la Cordillera de los Andes, con 30 especies (Ezcurra y Brion 2005). En ambas zonas se destaca la presencia de helechos película (*Hymenophyllum* spp.).

---

## DISCUSIÓN

---

Entre los años 2000 y 2010 se registraron importantes avances en el conocimiento de la distribución y abundancia de las epífitas vasculares y plantas trepadoras en el sur de Chile y Argentina. En estos 10 años, se han informado los primeros estudios sobre la copa de los árboles, y se ha ampliado el conocimiento de los factores que determinan los patrones de diversidad al interior del hábitat y en distintos tipos de bosques. Estos avances fueron efectuados utilizando aproximaciones ecológico-explicativas. Sin embargo, aun no se conocen completamente los niveles de intercambio de especies entre hábitats (diversidad beta).

El conocimiento taxonómico, y de la riqueza y composición florística de ambos grupos de plantas, es bien conocido tanto en la región de la Cordillera de la Costa (Smith-Ramírez et al., 2005) como en la región de Nahuel Huapi (Ezcurra y Brion, 2005). No obstante, la mayor riqueza de plantas trepadoras y epífitas vasculares ocurre en la distribución costera de estos bosques. Esto se explica porque este espacio geográfico sirvió como refugio de la biota durante la última glaciación, cuando los Andes y la mayor parte del Llano Central de Chile fueron cubiertos por glaciares (Villagrán e Hinojosa, 1997; Smith-Ramírez, 2004). En este contexto, el Llano Central ha sido uno de los espacios con mayor presión de uso, donde sólo se mantienen algunos bosques nativos remanentes en un paisaje fragmentado por el uso agropecuario y forestal (e.g. San Martín et al., 1991; Echeverría et al., 2007; Pincheira-Ulbrich et al., 2008 y 2009). En estos espacios, los efectos de la fragmentación del bosque sobre las plantas trepadoras y epífitas vasculares han recibido escasa atención (ver Pincheira-Ulbrich, 2006).

De las investigaciones revisadas se desprende la importancia de la estructura del hábitat y de los gradientes ambientales para explicar los cambios de diversidad de ambos

grupos de plantas en el bosque. Estos patrones han sido documentados principalmente en regiones tropicales, donde las epifitas vasculares parecen tener una fuerte relación con el gradiente de humedad (Borgo y Menezes, 2003; Kreft et al., 2004). Al mismo tiempo, las plantas trepadoras se relacionan más fuertemente con los gradientes de luz y el grado de alteración del bosque (Schnitzer, 2005). Precisamente, las alteraciones de menor escala pueden beneficiar a las plantas trepadoras, que tienden a aumentar su abundancia en bosques secundarios y degradados, y en los claros producidos por la caída de árboles (Dewalt et al., 2000; Bongers et al., 2002; Malizia y Grau, 2008; Gentry, 2009). No obstante, la abundancia de trepadoras parece responder diferencialmente a la apertura del dosel en bosques templados (Gianoli et al., 2010).

El efecto de la estructura del bosque, un factor de primordial importancia en los cambios de diversidad, ha sido observado por Barthlott et al. (2001) y Arévalo y Betancur (2004) en las epifitas vasculares, y Dewalt et al. (2000) y van der Heijden y Phillips (2008) en las plantas trepadoras.

Los patrones de riqueza de especies y composición florística a escala de paisaje han sido poco estudiados en la región de los bosques templados de Sudamérica. Sin embargo, algunas investigaciones realizadas en regiones tropicales han demostrado una correlación negativa entre la abundancia de trepadoras y la precipitación anual (Schnitzer, 2005). Un patrón opuesto se demostró para epifitas vasculares: altos valores de precipitación anual combinados con una baja influencia estacional serían fuertes predictores de la diversidad de este grupo de plantas (Kreft et al., 2004). Zotz (2005), por otro lado, concluyó que la disponibilidad de agua y la temperatura podrían ser los principales factores en determinar el gradiente latitudinal de epifitas vasculares en bosques templados. Estas hipótesis no se han probado en bosques templados de Sudamérica; en consecuencia, estudios que consideren una combinación de factores climáticos y de la estructura del bosque serían posiblemente buenos predictores de la diversidad de ambos grupos de plantas a escala regional. Para ello, sería necesario homogeneizar los métodos de muestreo, e incrementar el número de estudios en ecosistemas perturbados y paisajes fragmentados, y en diferentes estados de sucesión ecológica del bosque.

El conocimiento sobre la ecología de las plantas trepadoras y las epifitas vasculares continua en desarrollo, materializándose en nuevos registros que amplían la distribución natural de las especies (Rua y Vidoz 2005; Alarcón et al., 2007), guías de identificación (Rodríguez et al., 2009; Marticorena et al., 2010) e investigaciones que contribuyen a comprender parte de la autoecología de algunas plantas trepadoras (Valdivia et al., 2006; Salinas et al., 2010). Sin embargo, el desconocimiento de las interacciones ecológicas y procesos biológicos de este grupo de plantas en los bosques templados de Chile y Argentina es aún importante.

---

## AGRADECIMIENTOS

---

A Jaime Rau (U. de Los Lagos) por su generosa contribución y la revisión crítica del manuscrito. A Erika Werner (biblioteca del Instituto Botánico Darwinion), Adriana Rovere (U. Nacional del Comahue), Natalia Fernández (U. Nacional del Comahue), Enrique Hauenstein (U. Católica de Temuco), y Agustina Malizia (U. Nacional de Tucumán), quienes amablemente colaboraron con valiosa bibliografía. También a Daniel Rozas (U. Católica de Temuco) y Eduardo Fernández (U. Católica de Temuco) por su excelente trabajo de elaboración cartográfica.

El autor agradece el aporte de la Dirección General de Investigación y Postgrado de la Universidad Católica de Temuco, proyecto DGIPUCT N° CD2010-01.

---

## REFERENCIAS

---

- Alarcón, D., C. Smith-Ramírez, P. Hechenleitner, P. Ramírez de Arellano, M. Oliva y M. Pinto (2007). Nuevas poblaciones de *Berberidopsis corallina* Hook. F. (Berberidopsidales: Berberidopsidaceae) en la región del Bío Bío, Chile: ubicación y conservación de su hábitat. *Gayana Botánica* 64: 217-231.
- Alberdi, M., C. Ramírez, y L. Steubing (1978). La familia Hymenophyllaceae (Pteridophyta) en el fundo San Martín, Valdivia, Chile. II. Resistencia al desecamiento y sobrevivencia en comunidades antropogénicas. *Medio Ambiente* 3: 3-13.
- Arévalo, R. y J. Betancur (2004). Diversidad de epifitas vasculares en cuatro bosques del sector sur oriental de la serranía de Chiribiquete, Guayana, Colombia. *Caldasia* 26: 359-380.
- Arroyo, M., L. Cavieres, A. Peñaloza, M. Riveros y A. Faggi (1996). Relaciones fitogeográficas y patrones regionales de riqueza de especies en la flora del bosque lluvioso templado de Sudamérica. En: Armento, J., Villagrán, C. y Arroyo M. (eds), pp. 71-99. Ecología de los bosques nativos de Chile. Editorial Universitaria. Santiago, Chile.
- Barthlott, W., V. Schimth-Neuerburg, J. Nieder y S. Engwald (2001). Diversity and abundance of vascular epiphytes: a comparison of secondary vegetation and primary montane rain forest in the Venezuelan Andes. *Plant Ecology* 152: 145-156.
- Baeza, C., C. Marticorena y R. Rodríguez (1999). Catálogo de la flora vascular del Monumento Natural Contulmo, Chile. *Gayana Botánica* 56: 125-135.
- Benzing, D. (1990). Vascular epiphytes. Cambridge University Press, United Kingdom. 376 p.
- Biedma, J. (2003). Crónica histórica del lago Nahuel Huapi. Ediciones Caleuche, Cuarta Edición. Buenos Aires, Argentina. 312 p.
- Brion, C., J. Puntieri, D. Grigera y S. Calvelo (1988). Flora de Puerto Blest y sus alrededores. Editorial de la Universidad Nacional del Comahue. Argentina. 201 p.
- Bongers, F., S. Schnitzer y D. Traore (2002). The importance of lianas and consequences for forest management in West Africa. *Bioterre* (Special Number) 59-70.
- Borgo, M. y S. Menezes (2003). Epifitas vasculares em fragmentos de Floresta Ombrófila Mista, Curitiba, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 26: 391-401.
- Carrasco-Urra, F. y E. Gianoli (2009). Abundance of climbing plants in a southern temperate rain forest: host tree characteristics or light availability. *Journal of Vegetation Science* 20: 1155-1162.



- Cavanilles, A. (1802). Descripción de las plantas que D. Antonio Josef Cavanilles demostró en las lecciones publicas del año 1801, precedida de los principales elementos de la botánica. Madrid en la Imprenta real. 283 p.  
<http://books.google.cl/books?id=u7Y1FUhC01QCypg=PR1#v=onepageyqyf=false>
- Cavieres, L., M. Mihoc, A. Marticorena, C. Marticorena, C. Baeza y M. Arroyo (2005). Flora vascular de la Cordillera de la Costa en la región del Biobío: riqueza de especies, géneros, familias y endemismos. En: Smith-Ramírez, C., J. Armesto y C. Valdovinos (eds.), pp. 245-252. Historia, biodiversidad y ecología de los bosques costeros de Chile. Editorial Universitaria. Santiago, Chile.
- Clement, J., M. Moffett, D. Shaw, A. Lara, D. Alarcón y O. Larraín (2001). Crown structure and biodiversity in *Fitzroya cupressoides*, the giant conifers of Alerce Andino National Park, Chile. *Selbyana* 22: 76-88.
- Cox, G. (1863). Viaje en las regiones septentrionales de la Patagonia 1862-1863. Imprenta Nacional. Santiago, Chile. 293 p. <http://books.google.cl/books?id=31ACAAAAYAAJydq=Viaje%20en%20las%20regiones%20septentrionales%20de%20la%20Patagoniaypg=PP7#v=onepageyqyf=false>
- Dewalt, S., S. Schnitzer y J. Denslow (2000). Density and diversity of lianas along a chronosequence in a central Panamanian lowland forest. *Journal of Tropical Ecology* 16: 1-19.
- Díaz, L., K. Sieving, M. Peña-Foxon, J. Larraín y J. Armesto (2010). Epiphyte diversity and biomass loads of canopy emergent trees in Chilean temperate rain forests: A neglected functional component. *Forest Ecology and Management* 259: 1490-1501.
- Diem, J. y J. de Lichtenstein (1959). Las Himenofiláceas del área argentino-chilena del sud. *Darwiniana* 11: 611-760.
- Donoso, C. (1993). Bosques templados de Chile y Argentina. Tercera edición. Editorial Universitaria. Santiago, Chile. 483 p.
- Echeverría, C., A. Newton, A. Lara, J. Rey Benayas y D. Coome (2007). Impacts of forest fragmentation on species composition and forest structure in the temperate landscape of southern Chile. *Global Ecology and Biogeography* 16: 426-439.
- Ezcurra, C. y C. Brion (2005). Plantas del Nahuel Huapi. Catálogo de flora vascular del Parque Nacional Nahuel Huapi, Argentina. Universidad Nacional del Comahue - Red Latinoamericana de Botánica, Bariloche, Argentina. 70 p.
- Fernández, N. y S. Fontenla (2010). Mycorrhizal status of obligate and facultative epiphytic ferns in a Valdivian temperate forest of Patagonia, Argentina. *American Fern Journal* 100: 16-26.
- Gentry, A. (2009). Distribution and evolution on climbing plants. En: Putz, F. y Mooney, H. (eds.), pp. 3-49. The biology of vines. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.
- Gianoli, E., A. Saldaña, M. Jiménez-Castillo y F. Valladares (2010). Distribution and abundance of vines along the light gradient in a southern temperate rain forest. *Journal of Vegetation Science* 21: 66-73.
- Godoy, R., C. Ramírez, H. Figueroa y E. Hauenstein (1981). Estudios ecosociológicos en pteridofitos de comunidades boscosas valdivianas, Chile. *Bosque* 4: 12-24.
- Hooker, W. (1841). The botany of captain Beechey's voyage; comprising an account of the plants collected by Messrs. Lay and Collie, and other officers of the expedition, during the voyage to the Pacific and Behring's Strait, performed in His Majesty's ship Blossom, under the command of Captain F. W. Beechey, R. N., F.R., y A.S. in the years 1825, 26, 27, and 28. London. <http://www.biodiversitylibrary.org/item/6486#1>
- Jiménez-Castillo, M., Wiser, S. y Lusk, C. (2007). Elevation parallels of latitudinal variation in the proportion of lianas in woody floras. *Journal of Biogeography* 34:163-168.
- Kaulfuss, G. (1824). Enumeratio filicum quas in itinere circa terram legit cl. Adelbertus de Chamisso. 300 p. <http://books.google.cl/books?id=IcVXAAAAMAAJyypg=PR1#v=onepageyqyf=false>
- Krefat, H., N. Köste, W. Küper, J. Nieder, y W. Barthlott (2004). Diversity and biogeography of vascular epiphytes in Western Amazonia, Yasuni, Ecuador. *Journal of Biogeography* 31: 1463-1476.
- Looser, G. (1939). Las Pteridofitas del Parque Nacional de Nahuel Huapi. *Physis* 15: 213-246.
- Malizia, A. y R. Grau (2008). Landscape context and microenvironment influences on liana communities within treefall gaps. *Journal of Vegetation Science* 19: 597-604.
- Marticorena, A., D. Alarcón, L. Abello y C. Atala (2010). Plantas trepadoras, epífitas y parásitas nativas de Chile. Guía de Campo. Editorial Corporación Chilena de la Madera, Concepción, Chile. 291 p.
- Marticorena, C. (1992). Bibliografía Botánica Taxonómica de Chile. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden. Volume 41. 587 p.
- Marticorena, C. (1996). Bibliografía Botánica Taxonómica de Chile. *Gayana Botánica* 53: 1-263.
- Marticorena, C. y R. Rodríguez (1995). Flora de Chile. Vol I Pteridophyta-Gymnospermae. Universidad de Concepción. Concepción, Chile. 351p.
- Marticorena, C. y M. Quezada. (1985). Catálogo de la flora vascular de Chile: *Gayana Botánica* 42: 1-157.
- Martínez, O. (1985). Aspectos de la flora y vegetación del Parque Nacional "Vicente Pérez Rosales" (Llanquihue - Chile). *Bosque* 6: 83-92.
- Muñoz, A., P. Chacón, F. Pérez, E. Barnert, y J. Armesto (2003). Diversity and host tree preferences of vascular epiphytes and vines in a temperate rainforest in southern Chile. *Australian Journal of Botany* 51: 381-391.
- Parra, M., K. Acuña, L. Corcuera y A. Saldaña (2009). Vertical distribution of Hymenophyllaceae species among host tree microhabitats in a temperate rain forest in Southern Chile. *Journal of Vegetation Science* 20: 588-595.
- Presl, K. (1843). Hymenophyllaceae. Eine botanische Abhandlung. Prag: G. Haase. 80p. <http://www.biodiversitylibrary.org/bibliography/627>
- Pincheira-Ulbrich, J. (2005). Las 10 revistas de ecología forestal con mayor impacto según la base de datos del ISI: trienio 2002 - 2004. *Gestión Ambiental* 11: 81-88.
- Pincheira-Ulbrich, J. (2006). Diversidad de plantas trepadoras y epífitas vasculares en bosques fragmentados del sur de Chile. Tesis de Magíster en Ciencias. Dirección de Postgrado, Universidad de Los Lagos, Osorno, Chile. 92 p.
- Pincheira-Ulbrich, J., J. Rau y E. Hauenstein (2008). Diversidad de árboles y arbustos en fragmentos de bosque nativo en el sur de Chile. *Phyton, International Journal of Experimental Botany* 77: 321-326.
- Pincheira-Ulbrich, J., J. Rau, y F. Peña-Cortés (2009). Tamaño y forma de fragmentos de bosque y su relación con la riqueza de especies de árboles y arbustos. *Phyton, International Journal of Experimental Botany* 78: 121-128.
- Putz, F. y H. Mooney (2009). The biology of vines. Cambridge University Press, United Kingdom. 542 p.
- Ramírez, C., L. Steubing y M. Alberdi (1976). La familia Hymenophyllaceae (Pteridophyta) en el fundo San Martín, Valdivia-Chile I.- Taxonomía y ecología. *Medio Ambiente* 2: 21-28.

- Ramírez, C., A. Ferriere y H. Figueroa (1983). Estudio fitosociológico de los bosques pantanosos templados del sur de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 56: 11-26.
- Ramírez, C., E. Hauenstein, J. San Martín, y D. Contreras (1989). Study of the flora of Rucamanque, Cautin province, Chile. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 76: 444-453.
- Reyes, F., S. Zanetti, A. Espinosa, y M. Alvear (2010). Biochemical properties in vascular epiphytes substrate from a temperate forest of Chile. *Revista de la ciencia del suelo y nutrición vegetal* 10: 126-138.
- Riveros, M. y M. Alberdi (1978). Acumulación de hojarasca en un bosque de olivillo (*Aextoxicon punctatum* R. et Pav.) del fundo San Martín (Valdivia-Chile). *Bosque* 2: 72-82.
- Rodríguez, R., D. Alarcón y J. Espejo (2009). Helechos Nativos del Centro y Sur de Chile. Guía de Campo. Editorial Corporación Chilena de la Madera. Concepción, Chile. 212 p.
- Rua, G. y F. Vidoz (2005). *Cynanchum pachyphyllum* (Apocinaceae, Asclepiadoideae), una nueva cita para la flora Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 40: 109-102.
- Salinas, F., M. Arroyo y J. Armesto (2010). Epiphytic growth habits of Chilean Gesneriaceae and the evolution of epiphytes within the tribe Coronanthereae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 97: 117-127.
- San Martín, C., C. Ramírez, H. Figueroa y N. Ojeda (1991). Estudio sinecológico del bosque de roble-laurel-lingue del centro-sur de Chile. *Bosque* 12: 11-27.
- San Martín, J., Espinosa, A., Zanetti, S., Hauenstein, E., Ojeda, N. y C. Arriagada (2008). Composición y estructura de la vegetación epífita vascular en un bosque primario de Olivillo (*Aextoxicom punctatum* R. et P.) en el sur de Chile. *Ecología Austral* 18: 1-11.
- Smith-Ramírez, C., P. Pliscoff, S. Teillier y E. Barrera (2005). Patrones de riqueza y distribución de la flora vascular en la Cordillera de la Costa de Valdivia, Osorno, y Llanquihue, Chile. En: Smith-Ramírez, C., J. Armesto y C. Valdovinos (eds.), pp. 253-277. Historia, biodiversidad y ecología de los bosques costeros de Chile. Editorial Universitaria. Santiago, Chile.
- Smith-Ramírez, C. (2004). The Chilean coastal range: a vanishing center of biodiversity and endemism in South American temperate rainforests. *Biodiversity and Conservation* 13: 373-393.
- Schnitzer, S. (2005). A mechanistic explanation for global patterns of liana abundance and distribution. *The American Naturalist* 166: 262-276.
- Schnitzer, S. y F. Bongers (2002). The ecology of lianas and their role in forests. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 223-230.
- Valdivia, C., J. Simonetti y C. Henríquez (2006). Depressed pollination of *Lapageria rosea* Ruiz et Pav. (Philesiaceae) in the fragmented temperate rainforest of southern South America. *Biodiversity and Conservation* 15: 1845-1856.
- Van der Heijden, G. y O. Phillips (2008). What controls liana success in Neotropical forests? *Global Ecology and Biogeography* 17: 372-383.
- Veblen, T. y M. Schlegel (1982). Reseña ecológica de los bosques del sur de Chile. *Bosque* 4:72-115.
- Villagrán, C., R. Rodríguez, y E. Barrera (1986). Pteridophyta del archipiélago de Chiloé: localidades interesantes para Chile. *Gayana Botánica* 43: 3-14.
- Villagrán, C. y F. Hinojosa (1997). Historia de los bosques de Sudamérica II. Fitogeografía. *Revista Chilena de Historia Natural* 70: 241-267.
- Vittone, G. (2003). Carl Skottsberg's "modest expedition" – A look at the scientific discovery of Patagonia. En: Gut B (ed), pp. 243-249. Trees in Patagonia. Birkhäuser Basel, Germany.
- Woda, C., A. Huber y A. Dhrenbusch (2006). Vegetación epífita y captación de neblina en bosques siempreverdes en la Cordillera Pelada, sur de Chile. *Bosque* 27: 231-240.
- Zotz, G. (2005). Vascular epiphytes in the temperate zones—a review. *Plant Ecology* 176: 173-183.