



EL DIÁMETRO DEL TRONCO (DAP) Y LA ESPECIE FORÓFITA: FACTORES CLAVES QUE MARCAN LA COMPOSICIÓN DE HELECHOS PELÍCULA (*HYMENOPHYLLUM*, HYMENOPHYLLACEAE) EN UN FRAGMENTO DE BOSQUE TEMPLADO DE CHILE

STEM DIAMETER (DBH) AND PHOROPHYTE SPECIES: KEY FACTORS DETERMINING FILMY FERNS (*HYMENOPHYLLUM*, HYMENOPHYLLACEAE) COMPOSITION IN A TEMPERATE FOREST FRAGMENT FROM CHILE

Jimmy Pincheira-Ulbrich^{1*} 

SUMMARY

1. Núcleo de Estudios Ambientales y Laboratorio de Planificación Territorial, Departamento de Ciencias Ambientales, Facultad de Recursos Naturales, Universidad Católica de Temuco, Temuco, Chile

*jpincheira@uct.cl

Citar este artículo

PINCHEIRA-ULBRICH, J. 2024. El diámetro del tronco (DAP) y la especie forófito: factores claves que marcan la composición de helechos película (*Hymenophyllum*, Hymenophyllaceae) en un fragmento de bosque templado de Chile. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 59: 553-566.

DOI: <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v59.n4.44499>

Background and aims: Filmy ferns (*Hymenophyllum*, Hymenophyllaceae) depend on moist microsites, but the factors determining their habitat assemblage remain unclear. This study investigated how five habitat variables -stem orientation (N, S, E, W), phorophyte species, presence of climbers, diameter at breast height (DBH), and canopy cover -affect the composition of filmy fern communities in a temperate forest.

M&M: The four orientations of 120 trees (480 microsites) were sampled along a transect drawn through the centre of the forest. At each microsite, the presence or absence of ferns was assessed up to a height of 2.3 metres on the trunk. Data analysis was performed using PERMANOVA with 10000 permutations followed by multiple comparisons to detect differences in fern composition between phorophyte species.

Results: DBH (Pseudo-F = 21.617; $p < 0.001$) and host tree species identity (Pseudo-F = 4.123; $p < 0.001$) significantly influenced the fern assemblages. Multiple comparisons revealed significant differences (pseudo-T, $p < 0.05$), especially between *Ecryphia cordifolia*, which had a more diverse fern composition, and *Laureliopsis philippiana*, with a simpler composition.

Conclusions: The physical and biotic characteristics of the host tree seem to be key to the structuring of filmy fern communities. Other environmental factors may be less important or may be masked by homogeneous sampling conditions, insufficient sample size or anthropogenic disturbances.

KEY WORDS

Multivariate analysis, habitat preference, Hymenophyllaceae, Primer-e.

RESUMEN

Introducción y objetivo: los helechos película (*Hymenophyllum*, Hymenophyllaceae) dependen de micrositios húmedos, pero los factores que determinan su ensamblaje en el hábitat son poco conocidos. El objetivo fue explorar cómo cinco variables del hábitat -orientación del tronco, especie forófito, presencia de trepadoras, diámetro a la altura del pecho (DAP) y cobertura del dosel -afectan la composición de ensambles de helechos en un bosque templado.

M&M: se muestrearon las cuatro orientaciones de 120 árboles (480 micrositios) a lo largo de un transecto trazado por el centro del bosque. En cada micrositio se examinó la presencia-ausencia de helechos hasta una altura de 2,3 m sobre el tronco. El análisis se realizó mediante PERMANOVA con 10000 permutaciones, seguido de comparaciones múltiples para detectar diferencias en la composición de helechos entre las especies forófitas.

Resultados: El DAP (Pseudo-F = 21,617; $p < 0,001$) y la identidad de las especies forófitas (Pseudo-F = 4,123; $p < 0,001$) influyeron significativamente en el ensamblaje de helechos. Las comparaciones múltiples revelaron variaciones significativas (Pseudo-t, $p < 0,05$), especialmente entre *Ecryphia cordifolia*, que presentó una composición más diversa de helechos, y *Laureliopsis philippiana*, con una composición más simple.

Conclusiones: Las características físicas y bióticas del forófito parecen ser claves en la estructuración de las comunidades de helechos película. Otros factores ambientales podrían tener menor importancia o estar enmascarados por la homogeneidad del muestreo, el tamaño insuficiente de la muestra o perturbaciones antrópicas.

PALABRAS CLAVE

Análisis multivariado, preferencia de hábitat, Hymenophyllaceae, Primer-e.

Recibido: 4 Abr 2024
Aceptado: 30 Oct 2024
Publicado en línea: 31 Dic 2024
Publicado impreso: 31 Dic 2024
Editora: Agustina Yañez 

ISSN versión impresa 0373-580X
ISSN versión on-line 1851-2372

INTRODUCCIÓN

Los helechos del género *Hymenophyllum* (familia Hymenophyllaceae), conocidos comúnmente como helechos película (o helechos lámina, en inglés “filmy ferns”), se distinguen por sus frondas delgadas y casi translúcidas, adaptadas para la vida en ambientes húmedos y sombríos. Este género incluye alrededor de 250 especies distribuidas en todas las regiones boscosas del mundo (PPG I, 2016), 22 de ellas se encuentran en los bosques templados de Chile y Argentina. Un rasgo particular de este grupo es su hábito epífita, es decir, crecen sobre otras plantas sin contacto directo con el suelo (Larsen *et al.*, 2013).

Los helechos película son plantas estrictamente hidrófilas, pues no tienen cutícula, ni epidermis diferenciada, y en especial carecen de estomas que permitan regular el intercambio gaseoso, por lo que dependen directamente de la precipitación para obtener su aprovisionamiento de agua (Dubuisson *et al.*, 2009). Además, poseen esporas verdes (con clorofila), que son presumiblemente más vulnerables a las condiciones climáticas extremas (*i.e.* sequía o frío), con una vida útil corta (comparativamente con las esporas sin cloroplasto) de 48 días en promedio (Mehltreter *et al.*, 2010). No obstante, las frondas de algunas especies pueden perder más del 82% de su contenido de agua y permanecer secas por períodos prolongados (días o semanas, pero quizás no mucho más) hasta que son rehidratadas, rasgo que variaría entre las especies (Saldaña *et al.*, 2014), en un ciclo que sería consistente con períodos secos y húmedos en el ecosistema forestal (Garcés *et al.*, 2014).

Aunque los helechos película son un componente distintivo y dinámico en los bosques templados de América del Sur, los factores ecológicos que influyen en su distribución y abundancia aún no están totalmente esclarecidos (*e.g.* Wagner *et al.*, 2015; Taylor *et al.*, 2016). No obstante, la evidencia disponible sugiere que su presencia en el hábitat no es aleatoria pues no todos los árboles del bosque presentan helechos (*e.g.* Pincheira-Ulbrich *et al.*, 2012). Precisamente, parece haber selectividad por ciertas especies forófitas e influencia del diámetro de los árboles sobre la diversidad epífita (Muñoz *et al.*, 2003). Este fenómeno podría atribuirse a características específicas de las especies forófitas, como la rugosidad de la corteza o el incremento del área disponible en la superficie de los troncos

cuanto mayor se hace el diámetro, todo lo cual afecta la disponibilidad de recursos en el tiempo debido a los cambios en la estructura y dinámica del bosque (Bierregaard, 1992; Hobbs & Huenneke, 1992; Woda *et al.*, 2006; Saldaña *et al.*, 2014). La cobertura del dosel también parece tener un rol importante, pues modula el microclima forestal al alterar la luz, temperatura, y humedad disponible. Asimismo, el grado de perturbación del ecosistema puede tener un rol importante en la composición de especies (Pincheira-Ulbrich *et al.*, 2016, 2018). Estos cambios en la estructura del hábitat afectan directamente la distribución y el comportamiento de las plantas, incluyendo epífitas y la flora del sotobosque (Parra *et al.*, 2009; Fores-Bavestrello *et al.*, 2016).

El mecanismo que explicaría la distribución de estos helechos es la creación y mantenimiento de microsítios húmedos, tales como áreas pequeñas en la superficie de la corteza o en las axilas de las ramas, donde puede acumularse suelo (Reyes *et al.*, 2010; Saldaña *et al.*, 2014). Por ejemplo, se ha observado que las zonas del tronco con mayor humedad en sus primeros metros ofrecen condiciones óptimas para el desarrollo de los helechos película (Parra *et al.*, 2009) y que ciertos microsítios, como los troncos bifurcados, mantienen alta disponibilidad de materia orgánica, lo cual generan condiciones propicias para el desarrollo de estas especies (Reyes *et al.*, 2010).

Dado el pequeño tamaño de los helechos película (usualmente de 1-25 cm), la superficie del tronco, como una zona primaria para la colonización, podría representar un área relativamente extensa y suficientemente variable, como para propiciar la diferenciación del ensamble de epífitas en el bosque, por lo que considerar las orientaciones (una porción de la superficie del tronco) parece apropiado. Las orientaciones en el tronco (norte, sur, este, oeste), pueden generar microhábitats distintivos, influenciados por la exposición a la luz solar, los patrones de viento y la capacidad de retención de humedad (Nicolai, 1986; Sever & Nagel, 2019). En el hemisferio sur, por ejemplo, la cara norte de un árbol puede estar más expuesta a la luz solar directa, mientras que la cara sur tiende a ser más sombría y a retener más humedad. Esto se debe a que el sol se mueve desde este a oeste, pasando por el norte. Por la mañana, la luz incide en la cara noreste, y al mediodía, la cara norte recibe

la radiación más intensa. En la tarde, la cara noroeste es iluminada, mientras que la cara sur permanece en sombra la mayor parte del día. Este movimiento crea microclimas distintos en cada orientación del tronco (e.g. Wang *et al.*, 2016; Bernaschini *et al.*, 2020).

Tales diferencias ambientales podrían propiciar la presencia de diferentes especies o ensamblajes por efecto de la heterogeneidad del hábitat (Stein *et al.*, 2014) y la diferenciación de nichos ecológicos (Shmida & Ellner, 1986). Además, la orientación del tronco podría afectar las interacciones bióticas con otras especies que dependen de los árboles como soporte, tales como plantas trepadoras. Por ejemplo, las lianas pueden alterar la disponibilidad de luz y las condiciones microclimáticas en torno al árbol huésped, lo que podría beneficiar o dificultar el crecimiento de la epífita en función de la especie y de los cambios ambientales específicos provocados por la presencia de estas lianas (van der Heijden & Phillip, 2008).

Si bien existen estudios que han abordado cómo el diámetro y la identidad taxonómica de los árboles forófitos podrían afectar a las especies individuales de helechos película, esta investigación amplía el análisis al considerar la composición completa de especies, incluyendo el efecto de la cobertura del dosel, la orientación en el tronco forófito y la presencia de plantas trepadoras. Se postula que la orientación del tronco podría crear microhábitats distintos, cada uno albergando ensamblajes únicos de epífitas debido a las variadas condiciones microambientales. Además, la presencia de plantas trepadoras, que también dependen de los troncos forófitos, podría influir en la composición de la comunidad epífita.

La hipótesis central del estudio sugiere que tanto la orientación del tronco como la interacción con factores como el diámetro a la altura del pecho (DAP), la cobertura del dosel y la presencia de trepadoras tienen un impacto significativo en la composición de los ensamblajes de helechos película. Para abordar la complejidad de estos datos ecológicos multivariados, se empleará PERMANOVA (Permutational Multivariate Analysis of Variance), preferido sobre el ANOVA tradicional por su flexibilidad en el manejo de las suposiciones de normalidad y homogeneidad de varianzas, y por su capacidad para analizar la totalidad de la composición comunitaria (*i.e.* Anderson *et al.*, 2008).

El objetivo de este estudio es, por lo tanto, explorar el efecto de estas variables en la composición de las comunidades de helechos película en un bosque templado costero de Chile. Con este enfoque, se espera contribuir a la comprensión de las dinámicas de distribución de estos helechos en los bosques templados de Chile y Argentina.

MATERIALES Y MÉTODO

Descripción del área de estudio

El área de estudio es un fragmento de bosque de 55 ha que se localiza dentro del Piso de Bosque laurifolio templado interior de *Nothofagus dombeyi* (Mirb.) Oerst. (Nothofagaceae) y *Eucryphia cordifolia* Cav. (Cunoniaceae) (Luebert & Plissock, 2006). Se localiza en la comuna de Purránque, Región de Los Lagos en Chile, aproximadamente a 65 km al suroeste de Osorno (Fig. 1). El bosque representa un estado fustal a fustal viejo, con varios estratos, caracterizado por una estructura amplia de edades con distribución multimodal y ausencia de algunas clases de diámetros sobre los 50 cm, por efecto de antiguas talas selectivas y la caída de árboles viejos (Pincheira-Ulbrich *et al.*, 2012).

El fragmento alberga 17 especies de árboles, entre las cuales destacan las dominantes de este piso de bosque, *Laureliopsis philippiana* y *Eucryphia cordifolia*, en un ecosistema caracterizado por la presencia de *Chusquea* spp. La mayoría de las especies son raras, con un valor de importancia inferior al 5%, como ocurre con *Amomyrtus meli* (Phil.) D. Legrand & Kausel, *Drimys winteri* J. R. et G. Forster, y *Luma apiculata* (DC.) Burret. Además, algunas especies se presentan en forma de arbustos (≤ 5 cm de DAP), tales como *Aristotelia chilensis* (Molina) Stuntz y *Ribes trilobum* Meyen. En este parche de bosque, también se encuentran 14 especies de helechos película (Pincheira-Ulbrich *et al.*, 2008, Pincheira-Ulbrich *et al.*, 2012).

El fragmento, se localiza inmerso en una matriz de plantaciones de *Eucalyptus* spp. que se extienden por 1543 ha. El área se sitúa en una zona de transición entre la depresión intermedia y la precordillera de la Cordillera de la Costa, con una topografía ondulada y altitudes entre 200 y 310 m s.n.m. El bioclima de la región es templado hiperoceánico, mesotemplado húmedo, con influencia mediterránea. Según la estación



Fig. 1. Área de estudio en la Región de Los Lagos, Chile.

meteorológica de Purranque, la precipitación anual promedio es de 1542 mm y la temperatura media anual es de 10,9 °C (Luebert y Pliscoff, 2006).

Base de datos

La composición florística de árboles y epífitas se obtuvo de Pincheira-Ulbrich *et al.* (2012). En este estudio, se utilizó un diseño de muestreo no aleatorio, elegido para incluir una amplia diversidad de microhábitats y asegurar la inclusión de especies raras (Dieckman *et al.*, 2007). La recolección de datos se llevó a cabo mediante un transecto trazado a lo largo del eje longitudinal principal del fragmento boscoso. El transecto tuvo una longitud aproximada de 310 m, a lo largo del cual se distribuyeron 31 cuadrantes de 25 m² (5 m x 5 m). En estos cuadrantes se muestrearon las cuatro orientaciones (norte, sur, este y oeste) de 120 árboles, lo que resultó en un tamaño muestral de 480 orientaciones o microsítios. Con el objetivo de minimizar la influencia del efecto de borde, donde las condiciones ambientales y ecológicas pueden diferir significativamente de las del interior del hábitat (mayores temperaturas, menor humedad y mayor exposición al viento y la luz solar) el transecto se situó aproximadamente a 100 m del perímetro del bosque (Laurence *et al.*, 2011).

En cada cuadrante se registró, el DAP de todos los árboles vivos o muertos mayores a 5 cm de diámetro y hasta 2,3 m de altura sobre el tronco, la identidad taxonómica de los árboles y la presencia de todas las especies de helechos película y trepadoras, así como la cobertura del dosel en cada una de las orientaciones medida en porcentaje mediante un densiómetro cóncavo.

Para definir las orientaciones alrededor de cada árbol, se utilizó una brújula y se dividieron visualmente en cuatro zonas. La orientación Norte abarcaba los ángulos de 315° a 45°, la orientación Este de 45° a 135°, la orientación Sur de 135° a 225°, y la orientación Oeste de 225° a 315°.

La identificación de los helechos película siguió los criterios establecidos en las publicaciones de Diem & Lichtenstein (1959), Marticorena & Rodríguez (1995), Rodríguez *et al.* (2009) y Larsen *et al.* (2013). Los especímenes identificados no se depositaron en un herbario. Sin embargo, la identificación se basó en una revisión de las descripciones y claves taxonómicas de las publicaciones citadas.

Análisis estadístico

Para investigar las posibles diferencias en la composición de helechos película según la orientación en el tronco, se implementó un análisis mediante un modelo factorial mixto. Este modelo incluyó tres factores fijos: la orientación del tronco (norte, sur, este, oeste), la especie forófitas (por ejemplo, *E. cordifolia*) y la presencia de trepadoras, tratada como variable categórica (no se consideró la identidad de estas especies). Además, se integraron dos covariables: el diámetro a la altura del pecho (DAP en cm) y la cobertura del dosel (en %), incluyendo tanto los términos principales como las interacciones entre los factores y las covariables.

El análisis requirió la construcción de una matriz de similitud utilizando datos de presencia-ausencia (0-1) por orientación en el conjunto de árboles, siguiendo la metodología descrita por Anderson *et al.* (2008). Se seleccionó la medida de similitud de Jaccard para este propósito. Para abordar los casos sin datos, que resultaban en divisiones por cero al calcular la similitud y, por tanto, limitaba el cálculo, se incorporó una variable *dummy* con valor uno para mantener la integridad de la matriz de similitud.

Posteriormente, se utilizó PERMANOVA para probar la hipótesis nula de que no existen diferencias significativas en la composición de las comunidades de helechos película entre los diferentes niveles de los factores fijos, y que no hay interacciones significativas entre estos factores y las covariables. Para ello, se reasignaron aleatoriamente las “etiquetas” de las orientaciones de los árboles (*e.g.*, orientación norte, árbol 1) mediante 10000 permutaciones con el fin de construir una distribución de referencia de la estadística de prueba bajo la hipótesis nula. Este proceso de mezcla aleatoria de las muestras elimina cualquier estructura de correlación previa entre estas, permitiendo el uso de diseños experimentales tanto balanceados como no balanceados (Anderson *et al.*, 2008). A diferencia de las pruebas F tradicionales, PERMANOVA permuta aleatoriamente los datos entre las muestras para calcular un valor de pseudo-F, que se interpreta de manera análoga a la estadística F tradicional, utilizando un umbral de significancia de 0,05.

Después de realizar la prueba PERMANOVA, se llevó a cabo una prueba de comparaciones múltiples entre las distintas especies de árboles

forófitos para esclarecer las diferencias específicas en la composición de los ensambles de helechos asociados con cada especie forófito. Para estas comparaciones múltiples, se empleó una prueba de pseudo-t mediante 10000 permutaciones con un umbral de significancia establecido en 0,05 (Anderson *et al.*, 2008). Todos los cálculos se efectuaron utilizando el programa Primer-e versión 7 y el paquete Permanova.

RESULTADOS

Descripción de las variables del hábitat

La muestra, que consistió en 480 orientaciones o micrositios examinados en 120 árboles forófitos, reveló la presencia de siete especies de helechos película del género *Hymenophyllum* en 187 micrositios, lo que representó el 39% del total (Fig. 2A). En el 61% restante de los micrositios, estas especies estuvieron ausentes (Fig. 2C). A pesar de ello, cuando estuvieron presentes, la distribución de los helechos fue relativamente uniforme entre las distintas orientaciones de los árboles, con una presencia de 44 a 49 micrositios en las orientaciones oeste y sur, respectivamente (Fig. 2A). Por tanto, la mayoría de los helechos se observaron en todas las orientaciones y en 10 de las 13 especies forófitas, con excepción de *H. dentatum* Cav., que se encontró exclusivamente en las orientaciones oeste y sur de un forófito de la especie *Raukaua laetevirens* (Gay) Frodin (Araliaceae) (Fig. 2A). Esta distribución relativamente uniforme podría estar relacionada con la cobertura del dosel, que presentó un promedio del 91% y una desviación estándar cercana al 8% en las distintas orientaciones, sugiriendo cierta uniformidad en las condiciones de luz y humedad (Fig. 2B).

En cuanto a las especies que componen el ensamble, las más frecuentes fueron *H. krauseanum* Phil., registrada en 91 orientaciones, y *H. cruentum* Cav., encontrada en 32 orientaciones. Las menos frecuentes fueron *H. plicatum* Kaulf. y *H. dentatum* Cav. (Fig. 2A).

Entre las especies forófitas muestreadas (incluyendo dos troncos muertos en pie), *Laureliopsis philippiana* y *Eucryphia cordifolia* fueron particularmente frecuentes, representando juntas más de la mitad de los árboles evaluados, con 32 individuos (128 orientaciones) y 28

individuos (112 orientaciones), respectivamente. Sin embargo, cabe destacar que en *L. philippiana* solo se registraron helechos en 17 orientaciones. En contraste, en *E. cordifolia*, las especies de interés estuvieron presentes en aproximadamente el 50% de los micrositios (58 de 112 orientaciones) (Fig. 2C). Por otro lado, en *Myrceugenia planipes* (Hook. & Arn.) O. Berg (Myrtaceae), *Amomyrtus meli* (Myrtaceae), *Caldcluvia paniculata* (Cav.) D. Don (Cunoniaceae) y *Aextoxicon punctatum* Ruiz & Pav. (Aextoxicaceae) no se observaron especies de helechos.

La estructura diamétrica de los árboles se caracterizó por una distribución en forma de jota invertida, típica de bosques con una dinámica de regeneración continua. Esto incluye algunos individuos adultos de gran tamaño y clases diamétricas con pocos ejemplares (>30 cm de DAP), registrándose entre dos y siete árboles por clase, lo que corresponde a 8 y 28 micrositios, respectivamente. En consecuencia, el 80% de los árboles presentó diámetros a la altura del pecho (DAP) menores de 30 cm, reflejando una predominancia de árboles jóvenes o de menor tamaño.

A lo largo de esta distribución diamétrica, se observó un incremento relativo en la ocupación de micrositios por parte de los helechos a medida que se avanza hacia las clases de mayor diámetro, mientras que las clases más pequeñas presentaron más micrositios vacíos (Fig. 2C). En términos absolutos, los rangos de 10-20 cm y >90 cm concentraron la mayor presencia de helechos, con 29 y 28 orientaciones, respectivamente, seguidos por el rango de 20-30 cm con 27 orientaciones (Fig. 2C; véase Anexo S1).

En cuanto a la relación entre helechos película y trepadoras, la distribución de micrositios mostró que una mayor proporción estuvo dominada por trepadoras (192 micrositios), mientras que la coexistencia de ambos grupos se presentó en un número menor de micrositios (95 micrositios). El resto de los microhábitats disponibles no registró la presencia de ninguno de los dos grupos (152 micrositios) (Fig. 2E).

Análisis de resultados

El análisis PERMANOVA reveló que solo dos variables tuvieron una influencia significativa en la composición de los helechos película: el diámetro a

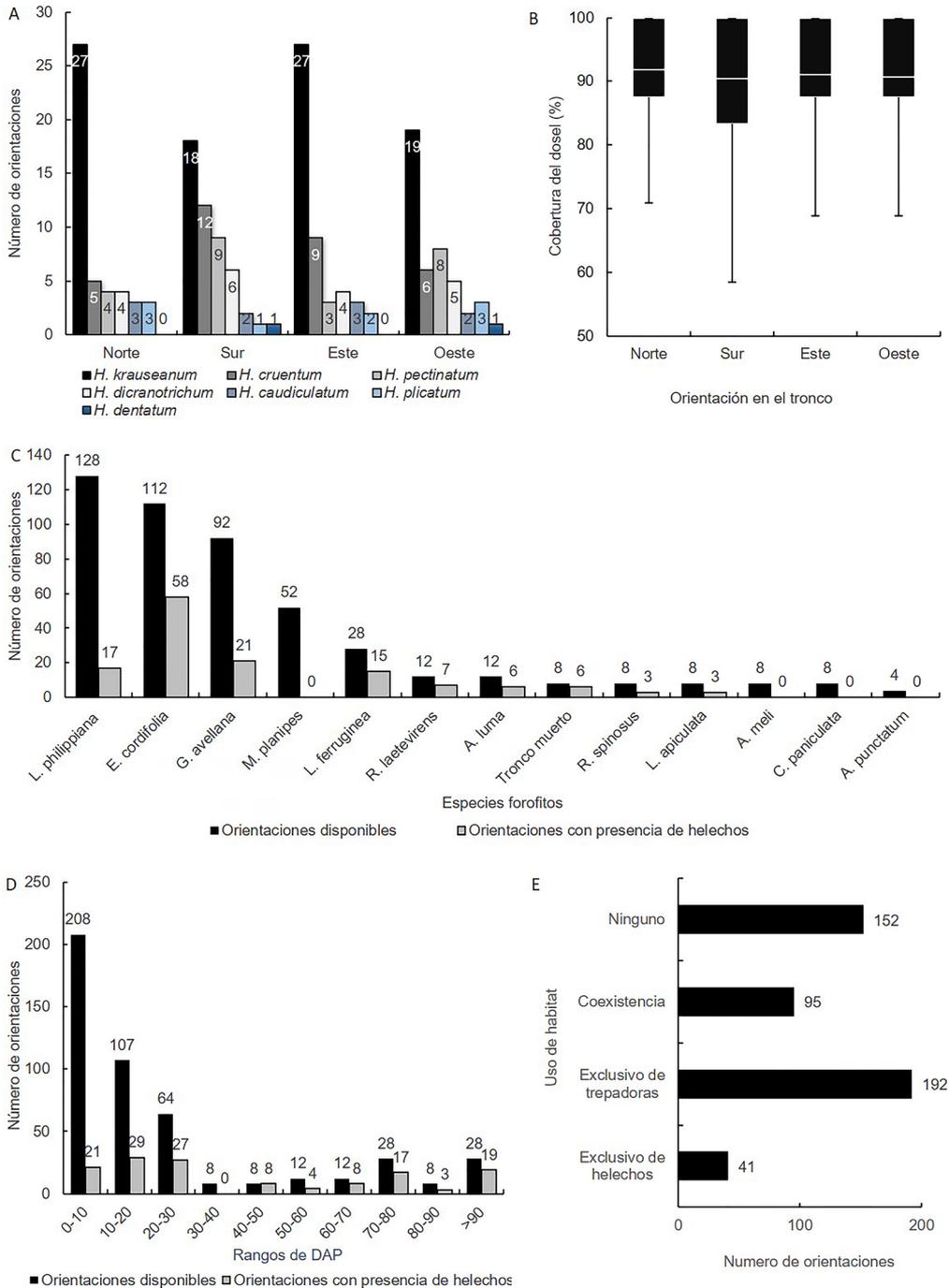


Fig. 2. Resumen de los componentes del hábitat y la presencia de helechos película en 480 orientaciones (micrositios) de troncos forófitos. **A:** composición de especie de helechos por orientación (Norte-Sur-Este-Oeste). **B:** Diagrama de caja de la cobertura del dosel (%) por orientación. **C:** Número de orientaciones por especie forófitas (barras negras) y presencia de helechos película (barras grises). **D:** Distribución diamétrica de los árboles (barras negras) y presencia de helechos película (barras grises). **E:** Orientaciones ocupadas por helechos película y trepadoras en los troncos.

la altura del pecho (DAP) de los árboles (Pseudo-F = 21,617; $p < 0,001$) y la identidad de las especies forófitas (Pseudo-F = 4,123; $p < 0,001$) (Tabla 1).

Contrario a lo anticipado, la orientación del tronco no mostró un efecto significativo (Pseudo-F = 0,752; $P = 0,624$), lo que sugiere que las variaciones microclimáticas que podrían estar asociadas con la orientación no son determinantes para la composición de helechos en este estudio. De manera similar, ni la cobertura del dosel ni la presencia de trepadoras influyeron de manera significativa en la composición de la comunidad de helechos (Pseudo-F = 0,763; $P = 0,504$ y Pseudo-F = 1,249; $P = 0,279$, respectivamente). El análisis de interacciones (*e.g.* Orientación×Forófito) no evidenció efectos significativos entre estos factores, lo que sugiere que cada factor principal actúa de manera independiente sobre la composición de helechos película.

Las comparaciones por pares realizadas entre las especies forófitas, utilizando el estadístico pseudo-t de Student, revelaron que, de un total de 78 comparaciones posibles entre cada par de especies, 23 mostraron diferencias significativas en la composición de helechos (Anexo S2). Por ejemplo, se encontraron diferencias significativas entre las dos

especies forófitas más abundantes: *E. cordifolia*, que presentó una composición más diversa de helechos, y *L. philippiana*, con una composición de helechos más simple (pseudo-t = 3,5; $p < 0,05$; Fig. 3). En contraste, 33 comparaciones no mostraron diferencias significativas, y el resto no pudo ser evaluado debido a los limitados grados de libertad (Fig. 3).

Es importante destacar que la similitud florística de los helechos varió considerablemente, con valores que fluctuaron entre un 53% dentro de las orientaciones de *R. laetevirens* y un 100% tanto al comparar entre las orientaciones dentro de *M. planipes*, *A. meli*, *C. paniculata*, y *A. punctatum*, como entre estas especies entre sí. Este grado máximo de similitud se debe a la ausencia de helechos película en estas especies (Fig. 3).

Los resultados también muestran que la composición de helechos entre las diferentes orientaciones de los individuos de *E. cordifolia* alcanzó un 56% de similitud. A su vez, no se observaron diferencias significativas al comparar esta especie con *A. luma*, *A. meli*, *Rhaphithamnus spinosus* (Juss.) Moldenke (Verbenaceae), *Luma apiculata* (Myrtaceae), *C. paniculata*, *A. punctatum*, y los troncos muertos en pie ($p > 0,05$; Fig. 3; Anexo S2).

Tabla 1. Resultados del análisis PERMANOVA (Permutational Multivariate Analysis of Variance) para la composición de especies de la comunidad de helechos película (*Hymenophyllum* spp.) y su relación con algunas variables del hábitat forestal. Fuente: fuentes de variación. df: grados de libertad asociados a cada fuente de variación. SS: Suma de cuadrados, que indica la variación total asociada a cada fuente de variación. MS: media cuadrática. P(perm): Valor p obtenido a través del proceso de 10000 permutaciones. Pseudo-F: estadístico análogo al valor F en ANOVA tradicional. Unique perms: Número de permutaciones únicas realizadas para la prueba. Los asteriscos (**) representan combinaciones de niveles de factores para los cuales no hay datos disponibles o las celdas están vacías.

Fuente de variación	df	SS	MS	Pseudo-F	P(perm)	Únique perms
Cobertura del dosel (%)	1	488	487,5	0,763	0,504	9942
DAP (cm)	1	13816	13816,0	21,617	<0,001	9946
Orientación (N-S-E-O)	3	1441	480,5	0,752	0,624	9932
Forófito	12	31617	2634,8	4,123	<0,001	9902
Trepadoras	1	798	798,2	1,249	0,279	9951
Orientación×Forófito	36	16845	467,9	0,732	0,940	9855
Orientación×Trepadoras	3	1210	403,2	0,631	0,734	9939
Forófito×Trepadora **	9	7565	840,5	1,315	0,161	9903
Orientación×forófito×trepadoras**	23	15738	684,3	1,071	0,356	9868
Residuos	390	249260	639,1			
Total	479	360190				

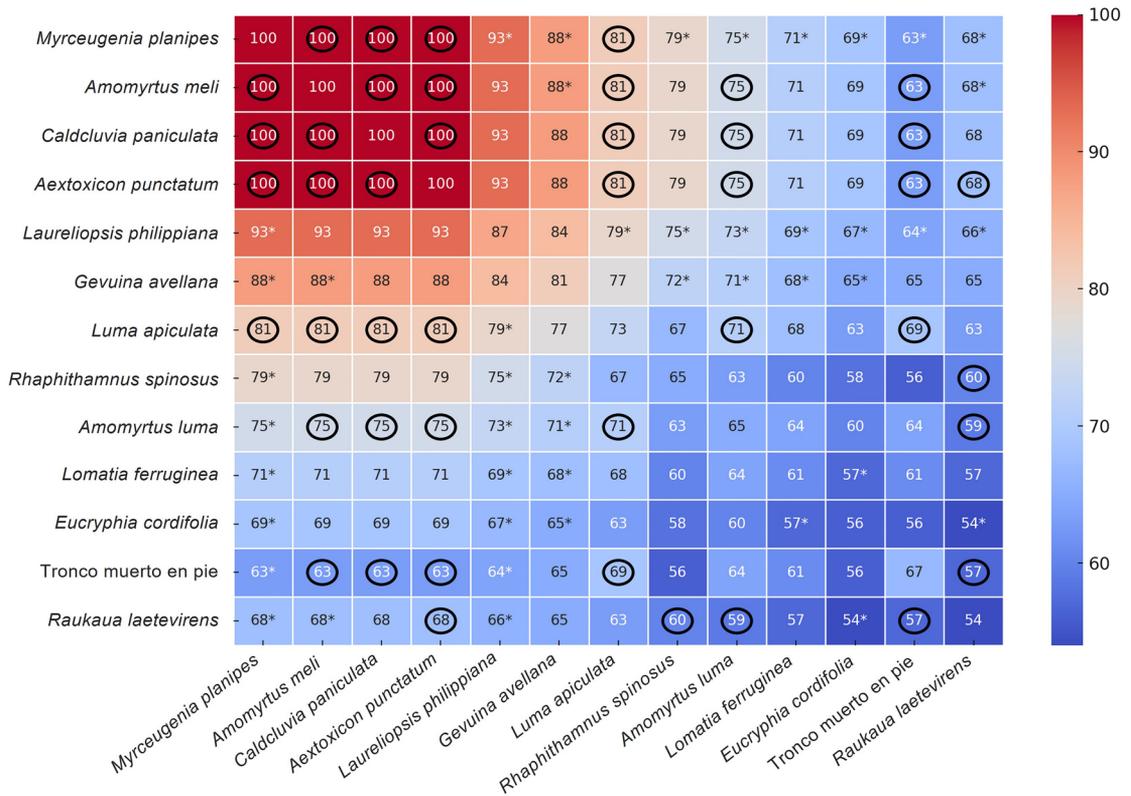


Fig. 3. Mapa de calor de similitud florística de helechos película entre especies forófitas y comparaciones múltiples con pseudo-T posteriores al PERMANOVA. Símbolos= asteriscos indican diferencias significativas ($p < 0,05$); óvalos representan combinaciones con tamaño de muestra insuficiente.

DISCUSIÓN

La implementación del análisis de PERMANOVA para explorar cómo cinco variables del hábitat (orientación del tronco (norte, sur, este, oeste), especie forófitas, presencia de trepadoras, diámetro a la altura del pecho (DAP) y cobertura del dosel) impactan en la composición de helechos película, reveló que solo el DAP y la identidad de las especies forófitas ejercen una influencia significativa ($p < 0,05$). Esta técnica estadística multivariada, poco habitual en estudios de ecosistemas terrestres (pero véase Ortega-Solís *et al.*, 2017; De Medeiros *et al.*, 2021), ofrece algunas ventajas, entre ellas su capacidad para manejar datos no paramétricos y su flexibilidad en el análisis de interacciones complejas entre múltiples variables, lo que permite desentrañar los patrones ecológicos subyacentes (Anderson *et al.*, 2008).

Los hallazgos están claramente condicionados por el tamaño de la muestra, lo que sugiere que los resultados obtenidos para especies con mayor frecuencia en el muestreo, como *L. philippiana*, *E. cordifolia*, *G. avellana* y *M. planipes*, pueden ser indicativos para futuros estudios. En contraste, las demás especies estuvieron representadas por siete o menos individuos, lo que limita la capacidad de extraer conclusiones definitivas sobre sus asociaciones con los helechos película. Por ejemplo, en el caso de *R. spinosus* y *A. meli*, se muestrearon dos árboles por especie, lo que resultó en la evaluación de solo ocho orientaciones (micrositios) en total. Sin embargo, a pesar del reducido tamaño de la muestra, el análisis PERMANOVA permitió realizar 335 permutaciones para evaluar la relación entre estas dos especies (Anexo S2). Por tanto, la precisión en la determinación del tamaño de la muestra y la selección adecuada del protocolo de muestreo

son fundamentales para asegurar la validez de los resultados en investigaciones ecológicas.

El tamaño de la muestra está intrínsecamente ligado al poder estadístico del análisis y a la disminución de la probabilidad de cometer un error tipo II (Anderson & Walsh, 2013), mientras que el protocolo de muestreo incide directamente en la representatividad de los datos recopilados en el campo. En esta línea, a pesar de que el muestreo dirigido empleado en este estudio, fundamentado en un conocimiento previo del hábitat, ha probado ser eficaz para identificar especies raras (Kenkel *et al.*, 1989; Diekmann *et al.*, 2007), la representación limitada de ciertas especies forófitas (que emergió luego del muestreo) podría comprometer la generalización de los resultados, afectando así el poder estadístico de la prueba, al menos para la comparación múltiple por pares. Por tanto, la utilización de PERMANOVA exige una estimación previa del tamaño de la muestra para asegurar un poder suficiente. Este requerimiento pone el énfasis en la necesidad de una planificación experimental previa para lograr resultados relevantes y aplicables a contextos más amplios (Kelly *et al.*, 2015).

Los resultados apoyan la noción de que existe una selectividad por ciertas especies forófitas y que el diámetro de los árboles influye en la diversidad epífita, lo cual puede atribuirse a características específicas de las especies forófitas como la rugosidad de la corteza y el incremento del área disponible en los troncos de mayor diámetro (Woda *et al.*, 2006; Saldaña *et al.*, 2014). En el caso de *E. cordifolia*, la rugosidad de la corteza de los individuos adultos podría favorecer la colonización de los helechos debido a la acumulación de sustrato y humedad, mientras que la corteza visiblemente más lisa de *L. philippiana* podría operar de forma opuesta. Sin embargo, se requieren más estudios para evaluar esta hipótesis de manera analítica. Esto apoya la idea de que a pesar de las múltiples variables que operan en el hábitat, estos helechos tendrían respuestas más simples ante factores que no interactuantes (DAP y composición de forófitos).

A pesar de las expectativas teóricas que indican que la orientación del tronco de los árboles podría generar microhábitats diferenciados, debido a las variaciones en exposición solar, los patrones de viento y la retención de humedad, influyendo así en la composición de las comunidades de helechos película (Nicolai, 1986; Sever & Nager, 2019),

los resultados de este estudio no revelaron este patrón. Este hallazgo coincide con los resultados encontrados por Wang *et al.* (2016) en bosques tropicales. Esta ausencia de efecto podría ser consecuencia de la homogeneidad microclimática en los sitios (y micrositios) de muestreo (también argumentado por Wang *et al.*, 2016).

La uniformidad observada tanto en las características estructurales de los árboles (78% de árboles con DAP menores a 30 cm), como en la cobertura del dosel (con un promedio del 91% \pm 8%), posiblemente restringió la capacidad del estudio para identificar diferencias significativas. Estos hallazgos marcan la importancia de incorporar una mayor variabilidad tanto en el diámetro a la altura del pecho (DAP) como en el número de árboles examinados en futuras investigaciones. Esto permitiría una exploración más profunda de las distintas condiciones microambientales. Por otro lado, la medición de la cobertura del dosel mediante un densiómetro solo proporciona una aproximación indirecta a la luz disponible, lo cual podría no reflejar con precisión la intensidad lumínica real en el sotobosque.

Los datos obtenidos no evidenciaron un efecto significativo de la presencia de plantas trepadoras sobre la composición de los helechos película. Una posible explicación radica en la necesidad de las epífitas por establecerse en micrositios húmedos que ofrecen condiciones propicias para su desarrollo, a diferencia de las trepadoras que prefieren áreas más expuestas a la luz solar (Muñoz *et al.*, 2003; Woda *et al.*, 2006). La variabilidad en los mecanismos de dispersión, donde las epífitas dependen de esporas sensibles a las condiciones ambientales en contraste con las semillas más resistentes de las trepadoras (Arroyo-Rodríguez & Toledo-Acevedo, 2009), sugiere una mayor influencia de los factores locales en el establecimiento de epífitas. Asimismo, las variaciones microclimáticas y estructurales del bosque tienen un efecto más marcado en las epífitas vasculares que en las trepadoras, posiblemente debido a la vulnerabilidad de las primeras a la desecación por su limitado acceso al agua (Zotz & Bader, 2009; Gianoli *et al.*, 2010; Reyes *et al.*, 2010; Saldaña *et al.*, 2014; Pincheira-Ulbrich *et al.*, 2016, 2018).

Estos resultados sugieren que las interacciones entre plantas trepadoras y helechos película podrían no ser tan influyentes como se había previsto, probablemente debido a que estas especies se

encuentran adaptadas a nichos ecológicos distintos. Además, es importante considerar que estos hallazgos pueden estar influenciados por la historia de perturbación y manejo forestal en el área de estudio, incluyendo la corta selectiva y el deterioro del bosque en el pasado (Pincheira-Ulbrich *et al.*, 2012), lo cual podría tener implicancias significativas en la composición actual de especies de epífitas y trepadoras (*e.g.* Pincheira-Ulbrich *et al.*, 2016, 2018). Dado que la fragmentación del hábitat y el manejo del bosque pueden afectar la diversidad de estas plantas, un mayor número de investigaciones orientadas a evaluar estos efectos constituiría una valiosa contribución para comprender cómo tales factores inciden en la estructura de los ensamblajes de estas especies (*i.e.* Pincheira-Ulbrich *et al.*, 2018).

En particular, el proceso de fragmentación genera parches de vegetación e incrementa las áreas de borde, que suelen experimentar condiciones más extremas, como mayores temperaturas y menor humedad, afectando así la composición y diversidad de especies (Aragón *et al.*, 2015). Por su parte, las prácticas silviculturales pueden alterar la estructura del bosque y modificar la disponibilidad de microhábitats (*e.g.* Bautista *et al.*, 2014). Asimismo, estos factores (fragmentación del hábitat y manejo del bosque) también pueden interactuar con el estado de desarrollo del bosque (Michel & Winter, 2009).

El proceso de madurez del bosque tiene un impacto significativo en la composición de especies. Los bosques maduros, en especial, suelen albergar especies propias de hábitats poco alterados o de núcleo y muestran una menor penetración de los efectos de borde en paisajes fragmentados (Wicklein *et al.*, 2012). Por lo tanto, un desafío clave es seleccionar sitios comparables para entender cómo factores como el tiempo (medido indirectamente mediante el DAP), la fragmentación del hábitat y el manejo forestal influyen en la diversidad de epífitas y trepadoras. Dado que estas especies son sensibles a los cambios ambientales, estos ensamblajes pueden utilizarse para inferir procesos del ecosistema como la sucesión ecológica (*e.g.* Woods, 2017), la dinámica de nutrientes (*e.g.* Waheed *et al.*, 2022) y la disponibilidad de microhábitats (*e.g.* Hoeber & Zotz, 2021). En consecuencia, estos estudios también proporcionarían información valiosa para la conservación de los bosques fragmentados.

CONCLUSIONES

Este estudio investigó cómo cinco variables del hábitat -la orientación del tronco, la especie forófito, la presencia de trepadoras, el diámetro a la altura del pecho (DAP) y la cobertura del dosel- afectan la composición de comunidades de helechos película en un fragmento de bosque nativo templado, utilizando PERMANOVA. Contrario a la hipótesis central del estudio, que proponía un impacto significativo de la orientación del tronco y su interacción con otros factores como el DAP, la cobertura del dosel y la presencia de trepadoras en la composición de los ensamblajes de helechos película, solo se observó influencia significativa del DAP y la especie forófito. La falta de efecto significativo de otras variables puede deberse a la limitada variabilidad de los factores medidos o a un tamaño de muestra insuficiente, especialmente crítico en la comparación por pares de especies forófitas. Esto sugiere que, aunque ciertas características físicas y bióticas del forófito son claves en la composición de las comunidades de helechos película (*i.e.* la rugosidad de la corteza en *E. cordifolia*), otros factores ambientales considerados inicialmente podrían no ser tan determinantes o su efecto podría estar enmascarado por la homogeneidad de las condiciones de muestreo, el grado de perturbación del bosque o por la limitación del tamaño de muestra. Estos hallazgos destacan la importancia de una cuidadosa planificación experimental para obtener resultados relevantes y extrapolables.

AGRADECIMIENTOS

Expreso mi sincero agradecimiento a Evelyn Habit y Konrad Górski por su invaluable orientación en el manejo del programa Primer y en la aplicación de las técnicas de PERMANOVA. Al Programa de Investigación Biológica y Ambiental (Programa IBAM) de la Universidad de Los Lagos, y a Eduardo Briones, por su apoyo en terreno. A la empresa forestal Anchile quienes nos dieron facilidades para realizar este estudio.

DATOS PRIMARIOS

Todos los datos para desarrollar esta investigación se encuentran anexados a este manuscrito.

BIBLIOGRAFÍA

- ANDERSON, M. J., R. GORLEY & K. CLARKE. 2008. PERMANOVA+ for PRIMER: guide to software and statistical methods. PRIMER-e, Auckland.
- ANDERSON, M. J. & D. C. WALSH. 2013. PERMANOVA, ANOSIM, and the Mantel test in the face of heterogeneous dispersions: What null hypothesis are you testing? *Ecol. Monogr.* 83: 557-574. <https://doi.org/10.1890/12-2010.1>
- ARAGÓN, G., L. ABUJA, R. BELINCHÓN & I. MARTÍNEZ. 2015. Edge type determines the intensity of forest edge effect on epiphytic communities. *Eur. J. Forest Res.* 134: 443-451. <https://doi.org/10.1007/s10342-015-0868-7>
- ARROYO-RODRÍGUEZ, V. & T. TOLEDO-ACEVEDO. 2009. Impact of landscape spatial pattern on liana communities in tropical rainforests at Los Tuxtlas, Mexico. *Appl. Veg. Sci.* 12: 340-349. <https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2009.01030.x>
- BAUTISTA, L., A. DAMON, S. OCHOA-GAONA & R. TAPIA. 2014. Impact of silvicultural methods on vascular epiphytes (ferns, bromeliads, and orchids) in a temperate forest in Oaxaca, Mexico. *Forest Ecol. Managem.* 329: 10-20. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.05.053>
- BERNASCHINI, M., G. VALLADARES & A. SALVO. 2020. Edge effects on insect-plant food webs: assessing the influence of geographical orientation and microclimatic conditions. *Ecol. Entomol.* 45: 806-820. <https://doi.org/10.1111/een.12854>
- BIERREGAARD, R. O., T. LOVEJOY, V. KAPOS, A. A. DOS SANTOS & R. W. HUTCHINGS. 1992. The biological dynamics of tropical rainforest fragments: A prospective comparison of fragments and continuous forest. *BioScience* 42: 859-866. <https://doi.org/10.2307/1312085>
- DE MEDEIROS, P. M., G. M. C. DOS SANTOS, D. M. BARBOSA, L. C. A. GOMES ... & R. R. V. DA SILVA. 2021. Local knowledge as a tool for prospecting wild food plants: experiences in northeastern Brazil. *Scientific Reports* 11: 594. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-79835-5>
- DIECKMAN, M., A. KÜHNE & M. ISERMANN. 2007. Random vs non-random sampling: effects on patterns of species abundance, species richness and vegetation-environment relationships. *Folia Geobot.* 42: 179-190. <https://doi.org/10.1007/BF02893884>
- DIEM, J. & J. LICHTENSTEIN. 1959. Las Himenofiláceas del área argentino-chilena del sur. *Darwiniana* 11: 611-760.
- DUBUISSON, J.-Y., H. SCHNEIDER & S. HENNEQUIN. 2009. Epiphytism in ferns: diversity and history. *Comp. Rend. Biol.* 332: 120-128. <https://doi.org/10.1016/j.crvi.2008.08.018>
- FLORES-BAVESTRELLO, A., M. KRÓL, A. IVANOV, N. HÜNER, ... & L. BRAVO. 2016. Two Hymenophyllaceae species from contrasting natural environments exhibit a homiochlorophyllous strategy in response to desiccation stress. *J. Pl. Physiol.* 191: 82-94. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2015.11.011>
- GARCÉS, M., C. STEPHAN, C. ALVEAR, C. RABERT & L. BRAVO. 2014. Desiccation tolerance of Hymenophyllaceae filmy ferns is mediated by constitutive and non-inducible cellular mechanisms. *Comp. Rend. Biol.* 337: 235-243. <https://doi.org/10.1016/j.crvi.2014.02.002>
- GIANOLI, E., A. SALDAÑA, M. JIMÉNEZ-CASTILLO & F. VALLADARES. 2010. Distribution and abundance of vines along the light gradient in a southern temperate rain forest. *J. Veg. Sci.* 21: 66-73. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2009.01125.x>
- HOBBS, R. J. & L. F. HUENNEKE. 1992. Disturbance, Diversity, and Invasion: Implications for Conservation. *Conservation Biol.* 6: 324-337.
- HOEBER, V. & G. ZOTZ. 2021. Not so stressful after all: Epiphytic individuals of accidental epiphytes experience more favourable abiotic conditions than terrestrial conspecifics. *Forest Ecol. Managem.* 479: 118529. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118529>
- KELLY, B., R. GROSS, K. BITTINGER, S. SHERRILL-MIX ... & H. LI. 2015. Power and sample-size estimation for microbiome studies using pairwise distances and PERMANOVA. *Bioinformatics* 31: 2461-2468. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btv183>
- KENKEL, N. C., P. JUHÁSZ-NAGY & J. PODANI. 1989. On sampling procedures in population and community ecology. *Vegetatio* 83: 195-207. <https://doi.org/10.1007/BF00031692>
- LARSEN, C., M. PONCE & A. SCATAGLINI. 2013. Revisión de las especies de *Hymenophyllum* (Hymenophyllaceae) del sur de Argentina y Chile. *Gayana, Bot.* 70: 274-329. <https://doi.org/10.4067/S0717-66432013000200009>
- LAURANCE, W., W. LAURANCE, J. CAMARGO, R. LUIZÃO ... & T. LOVEJOY. 2011. The

- fate of Amazonian forest fragments: A 32-year investigation. *Biol. Conservation*. 144: 56-67. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.09.021>
- LUEBERT, F. & P. PLISCOFF. 2006. *Sinopsis bioclimática y vegetacional de Chile*. Editorial Universitaria, Santiago.
- MARTICORENA, C. & R. RODRÍGUEZ. 1995. *Flora de Chile. Vol I Pteridophyta-Gymnospermae*. Universidad de Concepción, Concepción.
- MEHLTRETER, K. 2010. Fern conservation. En: MEHLTRETER, K., L. R. WALKER & J. M. SHARPE (eds.), *Fern Ecology*, pp. 323-359. Cambridge University Press, Cambridge.
- MICHEL, A. & S. WINTER. 2009. Tree microhabitat structures as indicators of biodiversity in Douglas-fir forests of different stand ages and management histories in the Pacific Northwest, U.S.A. *Forest Ecol. Managem.* 257: 1453-1464. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.11.027>
- MUÑOZ, A., P. CHACON, F. PEREZ, E. BARNERT & J. ARMESTO. 2003. Diversity and host tree preferences of vascular epiphytes and vines in a temperate rainforest in southern Chile. *Austral. J. Bot.* 51: 381-391. <https://doi.org/10.1071/BT02070>
- NICOLAI, V. 1986. The bark of trees: thermal properties, microclimate and fauna. *Oecologia* 69: 148-160. <https://doi.org/10.1007/BF00399052>
- ORTEGA-SOLÍS, G., I. DÍAZ, D. MELLADO-MANSILLA, F. TELLO ... & C. TEJO. 2017. Ecosystem engineering by *Fascicularia bicolor* in the canopy of the South-American temperate rainforest. *Forest Ecol. Managem.* 400: 417-428. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.06.020>
- PARRA, M. J., I. DÍAZ, D. MELLADO-MANSILLA, F. TELLO ... & C. TEJO. 2009. Vertical distribution of Hymenophyllaceae species among host tree microhabitats in a temperate rainforest in southern Chile. *J. Veg. Sci.* 20: 588-595. <https://www.jstor.org/stable/40295772>
- PINCHEIRA-ULBRICH, J., C. HERNÁNDEZ & A. SALDAÑA. 2018. Consequences of swamp forest fragmentation on assemblages of vascular epiphytes and climbing plants: Evaluation of the metacommunity structure. *Ecology and Evolution* 8: 11785-11798. <https://doi.org/10.1002/ece3.4635>
- PINCHEIRA-ULBRICH, J., C. E. HERNÁNDEZ, A. SALDAÑA, F. PEÑA-CORTÉS & F. AGUILERA-BENAVENTE. 2016. Assessing the completeness of inventories of vascular epiphytes and climbing plants in Chilean swamp forest remnants. *New Zealand J. Bot.* 54: 458-474. <https://doi.org/10.1080/0028825X.2016.1218899>
- PINCHEIRA-ULBRICH, J., J. R. RAU & C. SMITH-RAMIREZ. 2012. Diversidad de plantas trepadoras y epífitas vasculares en un paisaje agroforestal del sur de Chile: una comparación entre fragmentos de bosque nativo. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 47: 411-426.
- PINCHEIRA-ULBRICH, J., J. R. RAU, y E. HAUENSTEIN. 2008. Diversidad de árboles y arbustos en fragmentos de bosque nativo en el sur de Chile. *Phyton (Buenos Aires)*. 77: 321-326.
- PTERIDOPHYTE PHYLOGENY GROUP I (PPG I). 2016. A community-derived classification for extant lycophytes and ferns. *J. Syst. Evol.* 54: 563-603. <https://doi.org/10.1111/jse.12229>
- REYES, F., S. ZANETTI, A. ESPINOSA & M. ALVEAR. 2010. Biochemical properties in vascular epiphytes substrate from a temperate forest of Chile. *Revista de la Ciencia del Suelo y Nutrición Vegetal* 10: 126-138. <https://doi.org/10.4067/S0718-27912010000200004>
- RODRÍGUEZ, R., D. ALARCÓN & J. ESPEJO. 2009. Helechos nativos del centro y sur de Chile: Guía de campo. Editorial Corporación Chilena de la Madera, Concepción.
- SALDAÑA, A., M. PARRA, A. FLORES-BAVESTRELLO, L. CORCUERA & L. BRAVO. 2014. Effects of forest successional status on microenvironmental conditions, diversity, and distribution of filmy fern species in a temperate rainforest. *Pl. Spec. Biol.* 29: 253-262. <https://doi.org/10.1111/1442-1984.12020>
- SEVER, K. & T. NAGEL. 2019. Patterns of tree microhabitats across a gradient of managed to old-growth conditions. *Acta Silvae et Ligni* 118: 29-40. <https://doi.org/10.20315/asetl.118.3>
- SHMIDA, A. & S. ELLNER. 1986. Coexistence of plant species with similar niches. *Vegetatio* 58: 29-55. <https://doi.org/10.1007/BF00044894>
- STEIN, A., K. GERSTNER & H. KREFT. 2014. Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecol. Letters*. 17: 866-880. <https://doi.org/10.1111/ele.12277>
- TAYLOR, A., A. SALDAÑA, G. ZOTZ, C. KIRBY ... & K. BURNS. 2016. Composition patterns and network structure of epiphyte-host interactions in Chilean and New Zealand temperate forests. *New Zealand J. Bot.* 54: 204-222. <https://doi.org/10.1080/0028825X.2016.1147471>
- VAN DER HEIJDEN, G. & O. PHILLIPS. 2008. What controls liana success in Neotropical forests. *Global Ecol. Biogeogr.* 17: 372-383. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00376.x>

- WAGNER, K., G. MENDIETA-LEIVA & G. ZOTZ. 2015. Host specificity in vascular epiphytes: a review of methodology, empirical evidence and potential mechanisms. *AoB Plants* 7: plu092. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plu092>
- WAHEED, M., S. HAQ, K. FATIMA, F. ARSHAD ... & K. YESSOUFOU. 2022. Ecological distribution patterns and indicator species analysis of climber plants in Changa Manga Forest Plantation. *Diversity*. <https://doi.org/10.3390/d14110988>
- WANG, X., W. LONG, B. SCHAMP, X. YANG ... & M. XIONG. 2016. Vascular epiphyte diversity differs with host crown zone and diameter, but not orientation in a tropical cloud forest. *PLoS ONE* 11: e0158548. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0158548>
- WICKLEIN, H., D. CHRISTOPHER, M. CARTER & B. SMITH. 2012. Edge effects on sapling characteristics and microclimate in a small temperate deciduous forest fragment. *Nat. Areas J.* 32: 110-116. <https://doi.org/10.3375/043.032.0113>
- WODA, C., A. HUBER & A. DOHRENBUSCH. 2006. Vegetación epífita y captación de neblina en bosques siempreverdes en la Cordillera Pelada, sur de Chile. *Bosque (Valdivia)*. 27: 231-240. <https://doi.org/10.4067/S0717-92002006000300002>
- WOODS, C. 2017. Primary ecological succession in vascular epiphytes: The species accumulation model. *Biotropica* 49: 452-460. <https://doi.org/10.1111/btp.12443>
- ZOTZ, G. & M. BADER. 2009. Epiphytic plants in a changing world: global change effects on vascular and non-vascular epiphytes. *Progr. Bot.* 70: 147-170. https://doi.org/10.1007/978-3-540-68421-3_7