



Universidad de Concepción

Dirección de Postgrado

Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas-Programa de Magíster en Ciencias mención
Botánica

Contribución del hábitat epífita a la diversidad de invertebrados edáficos en un bosque esclerófilo costero, Región del Biobío

Tesis para optar al grado de Magíster en Ciencias mención en Botánica

PABLO ANDRÉS FUENTES OLIVARES

CONCEPCIÓN-CHILE

2018

Profesor Guía: Alfredo Saldaña Mendoza

Departamento de Botánica, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas Universidad de
Concepción

Contribución del hábitat epifito a la diversidad de invertebrados edáficos en un bosque esclerófilo costero, Región del Biobío

Pablo Andrés Fuentes Olivares

UNIVERSIDAD DE CONCEPCIÓN
Dirección de Postgrado
Programa de Magíster en Ciencias mención Botánica

Esta tesis ha sido realizada en el Departamento de Botánica de la facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas.

Ha sido Aprobada por la siguiente comisión evaluadora:

Profesor Guía

Dr. Alfredo Saldaña

Evaluador 1

Dr. Pablo Guerrero

Evaluador 2

Dra. Viviane Jerez

Directora de Programa

Dra. Fabiola Cruces

Directora Escuela de Postgrado

Dra. Ximena García



AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer al Bosque Esclerófilo Costero de Hualpén por permitirme arrimarme a sus peumos y poder desarrollar esta investigación.

A mi querido y singular equipo de Ecología funcional, al Dr. Saldaña por todo su apoyo y buena onda en este proceso, a mis colegas, Mary, Bartolo, David, Nataly, Diego y Vero, por los buenos momentos, sus consejos, apoyo logístico, revisiones de manuscrito, y mucho más. Finalmente y con un particular cariño, agradecer al Feña, por las charlas motivantes y desmotivantes, por su disposición para ir a terreno, ayudarme con los muestreos y por sobre todo, su infinita paciencia. Son un equipo tan bueno como un lomo vetado a punto.

También agradezco la ayuda y disposición de Don Ricardo, otro protagonista en esta historia, que junto al Parche y la Quila fueron una compañía infaltable en todos los terrenos.

A mi gran amigo y colega, Marcos Ferru, por su ayuda en la tediosa misión de limpiar las muestras, separar e identificar los invertebrados presentes, así como también agradecer a la Cata Marín por su ayuda con la identificación de los líquenes :D

A Selim, por toda su ayuda y orientación con la propuesta y desarrollo de los análisis estadísticos, que me resultan un parto y a la Meli, por su buena onda de ayudarme y orientarme con el “Primer 6”.

Agradecer también al proyecto Fondecyt 1140455, por financiar esta investigación.

Finalmente, quiero agradecer a mis papis, Miriam y Carlos por aguantarme, apoyarme y darme ánimos en todo este proceso, lleno de curvas de éxitos y desmotivaciones, a mi impredecible hermano, por todas esas horas discutiendo sobre nuestra inestabilidad como científicos y nuestro sueño de dejar todo botado y establecernos con una Cervecería, a los tres, los amo y gracias por todo.

TABLA DE CONTENIDOS

Índice de Tablas.....	v
Índice de Figuras.....	vi
RESUMEN.....	vii
ABSTRACT.....	ix
1. INTRODUCCIÓN.....	1
1.1 Suelo epífito.....	1
1.2 Similitud con el suelo forestal en relación a su composición química.....	2
1.3 Suelo epífito como hábitat para invertebrados edáficos.....	3
1.4 Suelo epífito en el hemisferio sur.....	5
1.5 Suelo epífito y su relación con invertebrados en el hemisferio sur.....	6
1.6 Hipótesis.....	7
1.7 Objetivos.....	7
2. METODOLOGÍA.....	8
2.1 Área de estudio y diseño de muestreo.....	8
2.2 Análisis de suelos.....	11
2.3 Análisis estadísticos.....	12
3. RESULTADOS.....	14
3.1 Características edáficas en ambos tipos suelos.....	14
3.2 Diversidad y composición de invertebrados asociados a ambos suelos.....	16
3.3 Análisis de redundancia basada en distancia.....	20
4. DISCUSIÓN.....	23
4.1 Diferencias en características edáficas entre suelo epífito y forestal.....	23
4.2 Diversidad y abundancia de invertebrados en ambos tipos de suelo.....	26
4.3 Correlaciones entre parámetros edáficos e invertebrados asociados a suelo epífito y forestal.....	28
5. CONCLUSIONES.....	31
6. REFERENCIAS.....	32
7. ANEXO 1: Composición taxonómica de la fauna edáfica recolectada con sus respectivas abundancias en las muestras de suelo epífito y forestal.....	39

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1: Tabla 1: Valores de parámetros edáficos de distintos suelos orgánicos descritos en literatura. La diferencia entre las letras muestra diferencias significativas (extraído y modificado de Nadkarni <i>et al.</i> 2002; Pérez <i>et al.</i> 2005; Tejo <i>et al.</i> 2014).....	3
Tabla 2: Composición de líquenes y plantas epífitas vasculares y no vasculares presentes en las muestras de suelo epífito en los forófitos analizados. Se indica además, el peso seco promediado por especie y su equivalencia en porcentaje de las plantas presentes en las muestras de suelo epífito analizado (Fuente: Elaboración propia).....	14
Tabla 3: Promedios de los parámetros edáficos para suelo Epífito y Forestal (Fuente: Elaboración propia).....	15
Tabla 4: Abundancias totales de los invertebrados edáficos con rol trófico conocido para las muestras de suelo epífito y forestal (Fuente: Elaboración propia).....	19
Tabla 5: Proporción explicativa de cada variable por separado (Fuente: Elaboración propia).....	22
Tabla 6: Resultados del modelo de selección de Akaike. Solo las variables C/N y Materia orgánica fina fueron significativas al ser testeadas en conjunto con las demás variables (Fuente: Elaboración propia).....	23

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1: Curva acumulativa de especies del suelo epífita ajustada a la función logarítmica. El eje x representa el número de muestreos realizados y el eje Y representa el número de morfo-especies encontradas para cada nivel de muestreo dado. Sobs=84; R2=0.992 (Fuente: Elaboración propia).....	10
Figura 2: Curva acumulativa de especies del suelo forestal ajustada a la función logarítmica. El eje x representa el número de muestreos realizados y el eje Y representa el número de especies encontradas para cada nivel de muestreo dado. Sobs=101; R2=0.9957 (Fuente: Elaboración propia).....	10
Figura 3: Escalamiento multidimensional para el conjunto de variables edáficas analizadas en las muestras de suelo epífita y forestal (Fuente: Elaboración propia).....	16
Figura 4: Histograma para las abundancias de las morfo-especies registradas en ambos suelos (Fuente: Elaboración propia).....	18
Figura 5: Escalamiento multidimensional para la composición en base a la abundancia de invertebrados edáficos en las muestras de suelo epífita y forestal analizadas (Fuente: Elaboración propia).....	20
Figura 6: Gráfico resultante del análisis de redundancia basado en distancia. Las flechas indican la magnitud y el sentido de cada variable edáfica en relación a las muestras de suelo según la composición de invertebrados en base a su abundancia (Fuente: Elaboración propia).....	21
Figura 7: Gráfico resultante de la selección de Akaike del Análisis de redundancia basado en distancia. Solo dos variables (C/N y Materia orgánica fina) explican significativamente las diferencias en la composición de invertebrados en base a la abundancia entre el suelo epífita y el forestal (Fuente: Elaboración propia).....	22

RESUMEN

El hábitat epífita presenta una capa de materia orgánica interceptada por las plantas epífitas y formada también por la acumulación de materia orgánica muerta de estas mismas, que forma un sustrato o suelo poco profundo sobre los troncos y ramas de árboles añosos. Las características edáficas de este suelo (composición química, pH, humedad) varían según la composición de la materia orgánica que lo forma y es un soporte nutricional para plantas epífitas, además de ser hábitat y alimento de una serie de invertebrados edáficos, principalmente descomponedores, sensibles a estas propiedades del suelo. Para los bosques templados del hemisferio sur, no existen estudios que muestren como el hábitat epífita contribuye a la diversidad de invertebrados edáficos. En este estudio hipotetizamos: i) que las características edáficas del suelo epífita son distintas a las del suelo forestal, debido a las condiciones propias de este micrositio (i.e. menor retención de agua, mayor exposición a la radiación solar) y al aporte en materia orgánica que hacen las plantas epífitas en el primero; y ii) asociado a esto, la composición de invertebrados edáficos del suelo epífita es distinta a la del forestal. La investigación se desarrolló en un bosque esclerófilo costero, ubicado en Hualpén, Chile. Se muestreó el suelo epífita de 10 árboles maduros de la especie dominante de ese bosque (*Cryptocarya alba*) y del suelo forestal bajo cada árbol, para determinar los parámetros edáficos (Carbono, Nitrógeno, C/N, pH, humedad, luz, materia orgánica fina y gruesa) y extraer e identificar los invertebrados a través de embudos Berlese. Los datos tabulados se compararon a través de pruebas t y análisis multivariados, los que fueron testeados estadísticamente usando análisis de varianza basada en permutaciones (PERMANOVA). Los resultados indican que el Nitrógeno total es mayor en el suelo epífita y la relación C/N y el peso de la materia orgánica, son mayores en el suelo forestal. Los invertebrados no difieren en riqueza, diversidad o abundancia entre los dos tipos de suelo, pero sí en composición, siendo un 22,3% de los taxa exclusivos del suelo epífita. Los parámetros edáficos fueron muy poco variables en el suelo epífita, en comparación con el suelo forestal. La composición de invertebrados del suelo epífita presentó mayor similitud entre réplicas que en el caso del suelo forestal. La relación

C/N y la cantidad de materia orgánica fina fueron los parámetros edáficos que se correlacionan positivamente con la composición de invertebrados del suelo forestal, mientras que la composición de invertebrados del suelo epífita se correlacionó con bajos valores de C/N. El suelo epífita es un hábitat comparable con el suelo forestal en varios parámetros edáficos, sin embargo algunas de sus características químicas propias, las cuales serían determinadas principalmente por el aporte de materia orgánica que hacen las plantas epífitas que lo forman, genera un hábitat propicio y con características distintas a las del suelo forestal, las que permiten la presencia de invertebrados exclusivos en este sustrato.

Palabras claves: Parámetros edáficos, Suelo epífita, *Cryptocarya alba*.



ABSTRACT

The epiphytic hábitat presents a layer of organic matter intercepted by epiphytic plants and also formed by the accumulation of dead organic matter of these, which forms a shallow substrate or soil on the trunks or branches of old trees. The edaphic characteristics of this soil (chemical composition, pH, humidity) vary according to the composition of the organic matter which forms it and is a nutritional support for epiphytic plants, as well as being an hábitat and food of a series of edaphic invertebrates, mainly decomposers, sensitive to this soil properties. For the temperate forests on the southern hemisphere, there are no studies that show how the epiphytic hábitat contributes to the diversity of edaphic invertebrates. In this study we will hypothesize: i) that the edaphic characteristics on epiphytic soil are different from those of the forestal soil, due to the conditions specific to this microsite (i.e. less water retention, more exposition to solar radiation) and the contribution in organic matter the epiphytic plants do on the former; and ii) in associated with this, the composition of edaphic invertebrates of the epiphytic soil is different from that of the forestal soil. The research was carried out in a coastal sclerophyllous forest, located in Hualpén, Chile. Samples of the epiphytic soil of 10 mature trees of the dominant species (*Cryptocarya alba*) and forestal soil under each tree were taken (me gusta más: We took samples of the epiphytic soil of 10 mature trees of the dominant species (*Cryptocarya alba*) and forestal soil under each tree), to determine the edaphic parameters (Carbon, Nitrogen, C/N, pH, humidity, light, fine and thick organic matter) and extract and identify the invertebrates through the Berlese funnels. The tabulated data were compared through t tests and multivariate analyzes, which were statistically tested using analysis of variance based on permutations (PERMANOVA). The results indicate that the total Nitrogen is higher on the epiphytic soil and the C/N ratio and weight of the organic matter, are greater on the forestal soil. The invertebrates do not differ in richness, diversity or abundance between the two types of soil, but they do in composition, with a 23.3% of the taxa exclusive to the epiphytic soil. The edaphic parameters were not too variable, in comparison to the forestal soil. The ratio C/N and the amount of fine organic matter were the

edaphic parameters wich correlate positively with the invertebrates composition of the forestal soil, while the invertebrates composition of the epiphytic soil was correlated with low C/N values. The epiphytic soil is an hábitat comparable to the forestal soil in various edaphic parameters, however, some of its own chemical characteristics, wich would be determinated mainly by the contribution of organic matter made by the epiphytic plants that forms it, generates a propitious hábitat and with characteristics different from those of the forestal soil, those that allows the presence of exclusive invertebrates in this substrate.

Keywords: Edaphic parameters, epiphytic soil, *Cryptocarya alba*.



1. INTRODUCCIÓN

1.1 Suelo Epífita

En ecosistemas forestales tanto tropicales como templados, es posible encontrar sobre el fuste y las ramas de árboles añosos, un tejido orgánico grueso y áspero, producto de la descomposición y acumulación de plantas epífitas tanto vasculares como no vasculares, además de la hojarasca y los residuos del árbol que actúa como forófito, el cual es denominado suelo epífita (Nadkarni, 1984; Nadkarni *et al.* 2002). En algunos casos, la hojarasca del forófito es clave para la formación y el contenido nutricional de este suelo (Tejo *et al.* 2014), sin embargo, también se ha registrado que las hojas del forófito muchas veces no aportan a la formación de éste, ya que al ser interceptadas, son removidas por factores como viento, caída de ramas o incluso tránsito de mamíferos y aves (Nadkarni & Matelson, 1991). Además, un trabajo experimental con hojas marcadas mostró que el tiempo de residencia para hojas interceptadas es extremadamente corto (menos de 16 semanas), y que los nutrientes presentes en las hojas no alcanzan a mineralizarse, por lo que no están disponibles para la captación de epífitas (Nadkarni & Matelson 1991), nutriéndose casi exclusivamente de la materia orgánica que éstas aportan y de fuentes atmosféricas. Muchas de estas plantas (particularmente plantas no vasculares y helechos epífitos) son extremadamente eficientes en la captura e incorporación de nutrientes en suspensión (niebla y lluvia) a su biomasa (Nadkarni & Matelson, 1991), por lo que cuando estas plantas mueren y se descomponen in situ (Clark *et al.* 1998), terminan formando la mayor parte del suelo epífita. La materia orgánica resultante también retiene nutrientes de manera eficiente; los sitios cargados negativamente presentes en este suelo captan los cationes que llegan de fuentes atmosféricas para su posterior absorción por plantas o microbios (Nadkarni *et al.* 2002). Debido a la ausencia de partículas arcillosas y a su alto contenido de materia orgánica vegetal, estos suelos se componen de compuestos nitrogenados y sustancias húmicas ricas en ácidos orgánicos que al disociarse, liberan H⁺ al medio, dándole un pH ácido característico a estos suelos (Campillo & Sadzawka, 2006).

1.2 Similitud con el suelo forestal en relación a su composición química

Si bien el mecanismo de formación del suelo epífita es el mismo para todos los ecosistemas donde está presente, en el hemisferio norte, Tejo *et al.* 2014 encontraron que la conífera *Picea sitchensis* (Bong.) Carrière (siempreverde) presenta un suelo epífita más ácido y con una alta relación C/N en comparación al de la especie caducifolia *Acer macrophyllum* Pursh (Tabla 1a). Explican que estas diferencias químicas dependen de la calidad nutricional de la distinta hojarasca interceptada por las epífitas, además de las condiciones de luz y humedad modeladas por la altura del forófito. La naturaleza orgánica, textura y permeabilidad de este suelo es totalmente comparable con el horizonte O del suelo del bosque, por lo que puede ser considerado como un Histosol arbóreo (Enloe *et al.* 2006). Presenta similitudes como las tasas de mineralización del Carbono, que son muy similares a las de los horizontes superiores del suelo forestal (Vance & Nadkarni 1990). Sin embargo, la materia orgánica epífita tiene tasas significativamente más bajas de nitrificación neta que su contraparte terrestre, lo que sugiere que el nitrógeno se conserva más estrictamente en el suelo epífita que en el suelo forestal (Vance & Nadkarni 1990). También hay antecedentes en los trópicos que indican que el suelo epífita retiene menos agua (Bohlman *et al.* 1995) y que presenta significativamente una mayor acidez y mayor porcentaje de Carbono que el suelo forestal (Nadkarni *et al.* 2002) (Tabla 1b), así como también, en suelos epífitos del hemisferio norte, el pH también es más ácido, y la retención de agua se ve afectada en los horizontes más superficiales debido a que existen estaciones secas (Enloe *et al.* 2006). Para el hemisferio sur, el pH también es más ácido y el contenido de carbono es mayor que en el suelo forestal (Tabla 1c), pero a diferencia de lo anteriormente mencionado, el porcentaje de humedad en el suelo epífita es significativamente mayor (Pérez *et al.* 2005). En general, la falta de contacto con un horizonte mineral puede contribuir a la tendencia del suelo epífita a perder agua, a diferencia del suelo forestal, donde existe un horizonte inferior (A), el que al estar casi saturado, puede ayudar a mantener el contenido de humedad y nutrientes del horizonte superior (O) teniendo un pH más alcalino en comparación al suelo epífita (Bohlman *et al.* 1995).

Tabla 1: Valores de parámetros edáficos de distintos suelos orgánicos descritos en literatura. La diferencia entre las letras muestra diferencias significativas (extraído y modificado de Nadkarni *et al.* 2002; Pérez *et al.* 2005; Tejo *et al.* 2014).

Casos de Estudio	Tipo de suelo	pH	Ctotal	Ntotal	C/N	% Humedad
a) Entre suelos epífitos (EE.UU.)	Epífito (<i>Acer macrophyllum</i>)	4.8a	424a	19a	22 a	–
Tejo <i>et al.</i> 2014	Epífito (<i>Picea sitchensis</i>)	4.1b	452a	15b	30 b	–
b) Suelo epífito y forestal (Costa Rica)	Epífito	3.7a	37.4a	2.4a	15.5a	–
Nadkarni <i>et al.</i> 2002	Forestal (0-10 cm)	4.6b	27.0b	1.4a	19.2a	–
	Forestal (10-20 cm)	5.4c	25.3b	0.9b	28.1b	–
c) Suelo epífito y forestal (Chile)	Epífito	3.9a	48.6a	1.4a	34.47a	78a
Pérez <i>et al.</i> 2005	Forestal	4.2b	40.5b	1.2b	34.81a	75b

1.3 Suelo epífito como hábitat para invertebrados edáficos

Las plantas epífitas involucradas en la formación del suelo epífito, sirven como refugio, como lugar de apareamiento y sustrato para la postura de huevos para diversos invertebrados, además de ser alimento para una serie de animales herbívoros, como defoliadores, minadores y rizófagos, entre otros (Schmidt & Zotz 2000). Para el caso de las angiospermas epífitas, estas atraen un diverso número de polinizadores, tanto invertebrados como vertebrados (Wittman, 2000). Por otra parte, el suelo epífito también proporciona un hábitat para una diversa y abundante fauna de invertebrados, que incluye muchos de los principales grupos de descomponedores que se encuentran en el suelo forestal (Nadkarni & Longino 1990). Funciona también como fuente de alimento para estos organismos

descomponedores, su textura genera refugios o escondites, protegiendo a los invertebrados contra depredadores como aves u otros animales del dosel (Ellwood & Foster, 2004; Díaz *et al.* 2012). Existen registros de que varios invertebrados edáficos son especialistas del suelo epífita, por lo que nunca pueden encontrarse en el suelo forestal (Longino & Nadkarni 1990). Una de las posibles razones, es la especificidad de estos animales a distintas condiciones ambientales. Como se mencionó con anterioridad, el suelo epífita tiene características fisicoquímicas distintas a las del suelo forestal, generando una oferta de hábitat con características exclusivas que serán aprovechados por los animales especialistas. Por ejemplo, el pH es un factor edáfico que difiere significativamente entre los suelos epífitos y forestales estudiados (Nadkarni *et al.* 2002) y que condiciona a algunas especies de invertebrados según sus rangos de tolerancia a la acidez. Rusek (1993) observó el reemplazo de especies de colémbolos basicofílicos por acidofílicos frente a la acidificación del suelo en un ecosistema agrícola. Este grupo de animales tiene un sistema de hidratación ventral, que difiere entre especies. En medios con pH muy ácido, limita la absorción de agua, causando deshidratación y la posterior muerte del artrópodo (Eisenbeis, 1982), junto con ver afectada su fecundidad y longevidad producto de la variación de pH (Hutson, 1978). Además de los colémbolos, existen estudios que afirman la presencia exclusiva de ciertos taxa en el dosel arbóreo solo cuando existe suelo epífita, como por ejemplo, las lombrices de tierra y los ácaros del suelo, que son diferentes de los que habitan en el follaje del árbol (Yanoviak *et al.* 2003; Ellwood & Foster 2004; Diaz *et al.* 2012). El tipo de bosque, estructura comunitaria, y microclima, determinan las propiedades fisicoquímicas del suelo epífita, ofreciendo oportunidades para la diversificación de nicho y la estratificación vertical (Ozzane *et al.* 2003), proporcionando distintos micrositios para el desarrollo de distintas especies de invertebrados. En los Trópicos, alrededor de un 20 a 25 % de estos animales, son exclusivos del suelo epífita (Sørensen, 2003). Investigaciones relacionadas contribuyen de distintas maneras; Nadkarni & Longino (1990) muestrearon 5 especies arbóreas representativas en un bosque montano neotropical de Costa Rica y encontraron los mismos grupos taxonómicos en ambos suelos (Ácaros, Coleópteros adultos, larvas de insectos holometábolos, Formícidos, Colémbolos, y Crustáceos), destacando

mayores abundancias de invertebrados en el suelo forestal que en el suelo epífita. Rodgers & Kitching (1998) muestrearon el suelo epífita de una especie de epífita en particular, sin discriminar la especie arbórea y registran estratificación vertical en cuanto a la composición de colémbolos en una selva lluviosa subtropical en Australia. A mayor altura del árbol, la composición de estos invertebrados es menos similar a la del suelo forestal. Wunderle (1992) en una selva tropical en Perú, encontró que el 40% de ácaros eran comunes en ambos suelos, y que el 22% eran exclusivos del suelo epífita. Para ecosistemas templados no hay muchos estudios como los antes señalados. Uno de ellos (Lindo & Winchester, 2006) encontraron resultados similares a los de Wunderle (1992) para ácaros en la Isla de Vancouver (bosque caducifolio templado), donde el 40% de especies fueron compartidas en ambos suelos, y el 20% fue exclusivo del suelo epífita de cedros rojos, entendiendo así, que el suelo epífita aporta a la biodiversidad de las comunidades forestales en que está presente (Ceja *et al.* 2008). Todos estos estudios se concentran en la composición de invertebrados, pero las características edáficas atribuidas a su presencia en el suelo epífita no están bien detallados. Pauletti *et al.* (1991) además de los invertebrados, caracterizaron las propiedades químicas del suelo forestal y epífita, pero éste último fue extraído de los tanques generados en bromeliáceas y no precisamente del fuste. La mayoría de estas investigaciones comparativas entre ensambles de invertebrados de suelo epífita y suelo forestal han sido en ecosistemas tropicales y subtropicales, principalmente selvas lluviosas. Una menor proporción de estos trabajos se han desarrollado en los bosques templados del hemisferio norte (Lindo & Winchester, 2006), pero para los bosques templados del hemisferio sur, no existe ningún estudio comparativo de este tipo.

1.4 Suelo Epífita en el Hemisferio Sur

Para los Bosques templados del Hemisferio Sur, solo existe una investigación publicada que compara el suelo epífita con el forestal. Pérez *et al.* (2005), en un bosque lluvioso dominado por la conífera *Fitzroya cupressoides* (Molina) I.M. Johnst., caracterizó el suelo epífita del dosel de estos árboles y

lo comparó con el suelo forestal, donde encontró diferencias significativas para el pH, porcentaje de humedad, Carbono total y Nitrógeno total (Tabla 1c). Al igual que en los trópicos, en el suelo epífita del bosque templado el pH es más ácido y su textura es menos densa que el suelo forestal, pero al contrario de lo que ocurre en las selvas, en este bosque lluvioso el suelo epífita retiene mejor la humedad (Pérez *et al.* 2005). Esto se explica por la mayor presencia de briófitas, epífitas no vasculares que tienden a ser más abundantes a altas latitudes (Rozzi *et al.* 2008), las que tienen gran capacidad de retener agua. Estas se concentran a lo largo del tronco principal, protegido por las ramas y el follaje, evitando la exposición directa de luz y ayudando a conservar la humedad, generando un micro hábitat para invertebrados edáficos más dependientes de la humedad.

1.5 Suelo epífita y su relación con invertebrados en el Hemisferio sur

En cuanto a la relación de invertebrados asociados a suelos epífitos, en Chile solo existe una investigación al respecto. Díaz *et al.* (2012) evaluaron la contribución de las plantas epífitas a la riqueza de invertebrados del dosel en los bosques templados de Chile, y concluyen que estos animales aportan a la diversidad total de invertebrados que hay en el bosque. Sus resultados coincidieron con los de otras investigaciones en el trópico (e.g. Cruz-Angón *et al.* 2009), en donde la riqueza y abundancia de invertebrados del dosel aumenta significativamente con la presencia de epífitas. En cuanto a la composición de invertebrados del suelo epífita, Díaz *et al.* (2012) informan que los más abundantes fueron los Miriápodos (Chilopoda), Oligoquetos e Isópodos, patrón que también se ha registrado en los trópicos (Yanoviak *et al.* 2003, Elwood & Foster, 2004). Díaz *et al.* (2012) señala además que existen diferencias en la composición de invertebrados de suelo epífita y follaje de un mismo árbol. Sin embargo, en los bosques templados de América del Sur no se ha evaluado si existe una diferencia en la composición de invertebrados entre el suelo epífita y el suelo forestal, ni si las características edáficas de estos suelos modelarían esta diferencia composicional, por lo que en esta investigación propone determinar la relevancia del suelo epífita, como microhábitat modelado por las

características funcionales de la vegetación epífita, en su contribución a la diversidad de especies de invertebrados edáficos en un ecosistema forestal.

1.6 Hipótesis:

H1: Debido a las características funcionales de la vegetación epífita y como eso influye en la formación del suelo epífita, este presenta diferencias con el suelo forestal en características edáficas como el Carbono Total, Nitrógeno Total, C/N, pH, porcentaje de humedad, temperatura (medida indirectamente a través de la disponibilidad lumínica), materia orgánica fina y gruesa.

H2: Debido a las preferencias de hábitat de algunos grupos de invertebrados (e.g. características químicas del suelo), se propone que existen diferencias en la composición de los invertebrados que habitan en ambos tipos de suelo (epífita y forestal), encontrándose especies exclusivas del suelo epífita.

1.7 Objetivos:

Determinar si existen diferencias en las características edáficas de ambos tipos de suelos, e inferir si estas pueden ser explicadas por las diferencias en el tipo de vegetación que más contribuye con materia orgánica muerta en cada uno de ellos (i.e. epifitas v/s plantas del sotobosque y arbóreas).

Determinar si la composición taxonómica, abundancia y diversidad de los invertebrados asociados en ambos suelos será distinta.

Identificar qué parámetros edáficos (pH, humedad relativa, Carbono total, Nitrógeno total, C/N, disponibilidad lumínica, materia orgánica fina y gruesa) se relacionan con los patrones de composición y diversidad de invertebrados.

2. METODOLOGÍA

2.1 Área de Estudio y Diseño de Muestreo

El experimento se llevó a cabo en la Estación Botánica de Hualpén, ubicada en la península del mismo nombre, provincia de Concepción, Región del Biobío (36°47'S y 73°10'O). El sitio se encuentra en la región de transición entre las zonas mesomórficas e higromórficas de la vegetación chilena (Pisano, 1956) y corresponde a un bosque relictos esclerófilo mediterráneo costero de *Lithrea caustica* Hook. et Arn. y *Azara integrifolia* Ruiz et Pav. (sensu Luebert & Pliscoff 2006). Es una de las pocas áreas protegidas en la zona que mantiene muchas de las características estructurales del bosque original. Por otro lado, debido a que la zona del bosque mediterráneo costero de Chile corresponde actualmente a un área fragmentada y de alta presión antrópica, los estudios ecológicos de las especies de epífitas que en ellos habitan pueden ser claves para su conservación (Pincheira-Ulbrich 2011). Según Polyméris (1995), en el bosque de la Península de Hualpén, la especie dominante es *Cryptocarya alba* (Molina) Looser (peumo), árbol que lleva una gran carga epífita y que en algunos sectores forman un suelo epífita de aproximadamente 1 a 2 cm de profundidad. Por otra parte, Taylor *et al.* 2016 registran que en este tipo de bosque no existe preferencia de epífitas a forófitos determinados, por lo que, con la finalidad de estandarizar el muestreo a una sola especie de árbol, se utilizó *C. alba* como unidad experimental. El muestreo se realizó en el mes de noviembre del año 2016, transición entre las estaciones primavera y verano, periodo para el cual se ha reportado que los invertebrados presentan mayor diversidad y abundancia (Herrera & Cuevas, 2003), y porque justamente lo que esta investigación quiere abordar, es la expresión de la máxima diversidad posible en los microhábitats seleccionados. Las muestras de suelo epífita se extrajeron de los fustes de 10 árboles, a una altura de entre 1,5 m y 2 m. Con una espátula se obtuvieron 3 muestras de suelo (cuadrantes de 15x15x1 cm incluyendo material epífita). Las muestras de suelo forestal se extrajeron del suelo que rodea al árbol, a 50 cm desde la base del fuste. Con una pala de mano, se extrajeron 3 muestras, (cuadrantes de 15x15x1 incluyendo hojarasca) teniendo así, 30 muestras de suelo epífita y 30 muestras de suelo

forestal. Las muestras fueron almacenadas en bolsas con cierre hermético, con el etiquetado correspondiente y se transportaron al laboratorio en un recipiente donde no les llegue luz directa. En el laboratorio se procesaron las muestras para la extracción de invertebrados, mediante una modificación del embudo Berlese-Tullgren, método dinámico que consta de poner la muestra de tierra sobre un embudo y bajo una fuente de calor, para generar un gradiente de temperatura en la porción de tierra y hacer migrar a los invertebrados lucífugos hacia las zonas donde hay menos calor (base inferior del embudo), donde se coloca un frasco para capturarlos (Tullgren, 1918). Se confeccionó un mueble con capacidad para 30 embudos, cada uno de ellos llevó en su interior un cilindro de pvc que en su base tiene una malla con un diámetro de celda de 3 mm, donde irá la muestra. En la parte superior del mueble, va una instalación eléctrica con 20 ampolletas de 60 watts, las que proporcionaron la fuente de calor. En la base de cada embudo, se colocó un frasco con alcohol al 20% para fijar los invertebrados obtenidos.

En el mueble se colocaron las primeras 30 muestras (15 del suelo epífita y 15 del suelo del bosque), una en cada embudo y la iluminación quedó funcionando por 4 días. Los invertebrados que excedieron los 3 mm de diámetro, fueron retirados manualmente con pinzas y depositados en el frasco correspondiente. Posteriormente y de la misma manera se procesaron las siguientes 30 muestras. El material obtenido fue separado y posteriormente cuantificado e identificado, la mayoría hasta nivel de orden y otros pocos a nivel de familia, agrupándolos en morfoespecies y caracterizando en lo posible su rol trófico mediante el uso de literatura especializada (Artigas, 1994a; Artigas, 1994b; Conama, 2008; Krantz, 2009; Zhang, 2013). Los individuos fueron almacenados en alcohol desnaturalizado para posteriores investigaciones. Se graficó una curva acumulativa de especies en función de la riqueza de Invertebrados para cada tipo de suelo (Figura 1 y 2) y se ajustó a una función logarítmica, dando como resultado en ambos casos, un coeficiente de determinación cercano a 1. Esto significa que la curva cumple con el supuesto de saturación al llegar a un determinado valor de riqueza

(Sobs), lo que sugiere que el esfuerzo de muestreo consideró la mayor cantidad de las especies en cada tipo de suelo dentro del área de estudio.

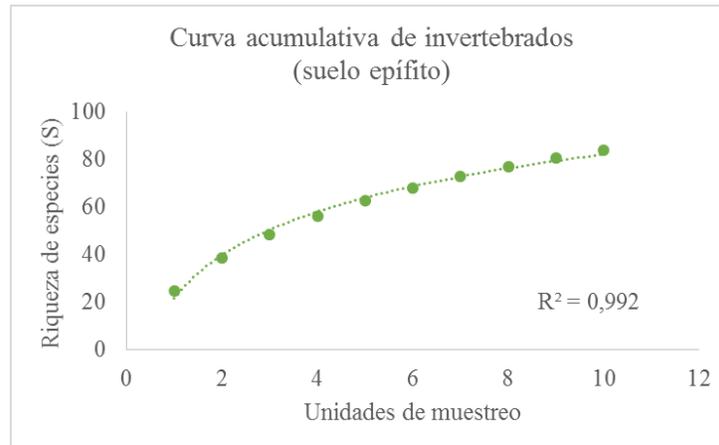


Figura 1: Curva acumulativa de especies del suelo epífita ajustada a la función logarítmica. El eje x representa el número de muestreos realizados y el eje Y representa el número de morfo-especies encontradas para cada nivel de muestreo dado. Sobs=84; R2=0.992 (Fuente: Elaboración propia).

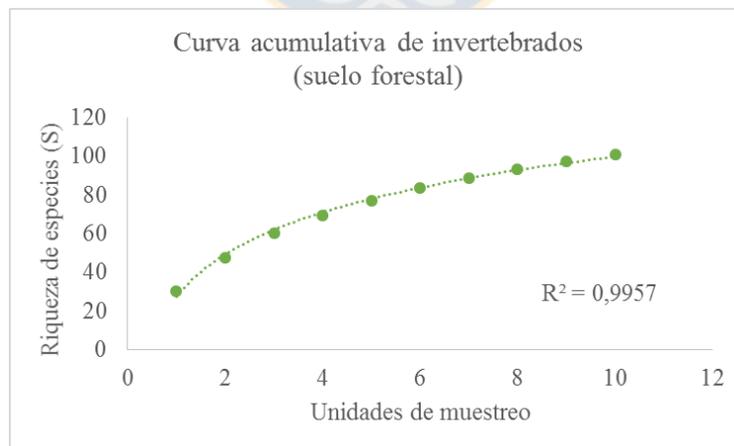


Figura 2: Curva acumulativa de especies del suelo forestal ajustada a la función logarítmica. El eje x representa el número de muestreos realizados y el eje Y representa el número de especies encontradas para cada nivel de muestreo dado. Sobs=101; R2=0.9957 (Fuente: Elaboración propia).

2.2 Análisis de suelos

De las muestras anteriormente procesadas, para el caso de las epífitas, se separaron con cuidado las plantas (lavando los rizomas de ser necesario) del resto de la materia orgánica, se identificó a nivel de especie con ayuda de literatura especializada (Marticorena, 2010) y se generó una tabla con la composición de plantas epífitas registradas en los forófitos analizados. En las muestras de suelo forestal, se asume que la composición de hojarasca será dominada por las hojas del forófito *C. alba*. Finalmente, para las muestras de ambos suelos, la materia orgánica (MO) se separó en fina y gruesa, utilizando un tamiz con un diámetro de rejilla de 3 mm. Posteriormente, epífitas, MO_{FINA} y MO_{GRUESA}, fueron puestas a secar en la estufa a 75°C durante 48 hrs. para obtener su peso seco. Se extrajeron muestras extra de cada suelo, 2 de suelo epífito y 2 de suelo forestal por árbol, de las cuales se obtuvieron los parámetros edáficos. Las muestras fueron almacenadas a -20°C hasta ser procesadas. Para ello, se siguió el siguiente protocolo (Sadzawka *et al.* 2006): las muestras fueron esparcidas sobre bandejas y se taparon con una lámina de plástico a temperatura ambiente durante 24 hrs. Posteriormente, fueron tamizadas para obtener una fracción fina del suelo (<2 mm). De cada muestra, se tomaron tres submuestras para diferentes mediciones. De ellas, se analizó el porcentaje de humedad retenido en la muestra como la diferencia entre el peso fresco y el peso seco; el peso seco se obtuvo secando las muestras en una estufa a 75°C durante 48 hrs. Además, se midió el pH utilizando 3 g de suelo orgánico mezclado con 50 ml de agua a una temperatura de entre 20° y 25°C. La solución de suelo se homogeneizó en un agitador magnético durante 5 minutos y se dejó reposar al menos 2 hrs y no más de 24 hrs. La medición de pH se hizo posterior a la agitación con un medidor digital de pH con calibración manual, marca Wassertech. También se midió el Carbono y Nitrógeno total de las submuestras mediante el método de Dumas, a través de un Espectrometro de Masas con un sistema de preparación de muestras solidas GSL (compañía SERCON), en el laboratorio de Suelos de la Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de Concepción, Concepción. Finalmente, en terreno se midió la disponibilidad de luz que incidía en los puntos de muestreo del suelo epífito como forestal,

a través de fotografías hemisféricas. Las fotografías se tomaron usando una cámara digital nivelada horizontalmente (CoolPix 995, Nikon, Tokio, Japón), utilizando un lente ojo de pez con un campo de visión de 180 ° (FCE8, Nikon). Las fotografías se analizaron utilizando el software de análisis de dosel Hemiview Versión 2.1 (1999, Delta-T Devices Ltd, Reino Unido).

2.3 Análisis estadísticos

Para determinar diferencias entre los parámetros edáficos seleccionados de ambos suelos (Carbono total, Nitrógeno total, C/N, porcentaje de humedad, disponibilidad lumínica, pH, materia orgánica fina y gruesa), se compararon entre sí a través de la prueba paramétrica t-Student, luego de revisar la normalidad de las variables. Con la información obtenida, se generó una matriz de similitud (distancia euclidiana) para cada variable obtenida de las muestras de suelo (epífita y forestal), y se analizó mediante análisis multivariados. Se creó un gráfico MDS (escalamiento multidimensional) para visualizar las diferencias entre las variables edáficas entre el suelo epífita y el suelo forestal. Para verificar la significancia en la diferencia de estos grupos, la matriz de similitud se testeó con un análisis de varianza basada en permutaciones (PERMANOVA).

Una vez identificadas y tabuladas las morfo-especies de invertebrados edáficos, para los dos tipos de suelos, se calculó la riqueza (S), abundancia (N) y diversidad de invertebrados de los distintos suelos mediante el índice de Shannon-Wiener (H'). Con la finalidad de evaluar diferencias significativas entre los parámetros de diversidad de invertebrados entre ambos suelos, se realizó la prueba paramétrica t-Student para cada uno de los parámetros (los datos de abundancia fueron transformados a raíz cuadrada para ser normalizados). La transformación a raíz cuadrada, otorga más poder de explicación a las especies raras (Clarke & Gorley, 2006), con el objetivo de que la dominancia de algunas morfo-especies no opacara a las menos representadas. Se generó una matriz de similitud usando distancia de Bray-Curtis y se creó un gráfico MDS para visualizar los grupos obtenidos y si

existe diferencias entre la composición basada en abundancia de invertebrados edáficos de suelo epífita y los de suelo forestal. Para verificar la significancia de estos grupos, la matriz de similitud se testeó con un análisis de varianza basada en permutaciones (PERMANOVA). Para identificar los parámetros edáficos que explicarían la presencia de determinadas morfo-especies en los distintos tipos de suelos, se realizó un análisis de redundancia basado en distancia, utilizando distancia de Bray-Curtis, donde se incorporaron las ocho variables edáficas y se utilizarán como variables explicativas de la estructura comunitaria de invertebrados de los distintos suelos. Finalmente, a través del modelo de selección de Akaike, se determinó la combinación de variables que maximiza la explicación de los datos, evitando correlaciones. Todos los análisis se llevaron a cabo en los programas PRIMER v.6.1.22 (Clarke & Gorley 2006), STATISTICA versión 6.0 y R (R Development Core Team 2013).



3. RESULTADOS

3.1 Características edáficas en ambos tipos suelos

Se registró un total de 8 especies de plantas epífitas tanto vasculares como no vasculares en las muestras de suelo epífito, siendo las briófitas el grupo más representativo en términos de biomasa (Tabla 2).

Tabla 2: Composición de líquenes y plantas epífitas vasculares y no vasculares presentes en las muestras de suelo epífito en los forófitos analizados. Se indica además, el peso seco promediado por especie y su equivalencia en porcentaje de las plantas presentes en las muestras de suelo epífito analizado (Fuente: Elaboración propia).

División	Especie	\bar{X} Peso seco	%
Ascomycota	<i>Leptogium sp.</i>	0.03	0.3
Ascomycota	<i>Pseudocyphellaria sp.</i>	0.45	3.7
Bryophyta	<i>Bryophyta sp</i>	5.97	49.3
Pteridophyta	<i>Asplenium daredeoides</i>	0.43	3.5
Pteridophyta	<i>Asplenium trilobum</i>	1.1	9.1
Pteridophyta	<i>Hymenophyllum plicatum</i>	0.6	5
Pteridophyta	<i>Pleopeltis macrosorum</i>	1.9	15.6
Magnoliophyta	<i>Sarmienta scandens</i>	1.64	13.5

De las ocho variables que representan las características edáficas evaluadas en ambos tipos de suelo, solo el Nitrógeno total, C/N, materia orgánica fina y gruesa presentan diferencias significativas (Tabla 3). En general, los valores promedio de las variables edáficas evaluadas, son mayores en el suelo forestal que en el epífito, a excepción del Carbono y el Nitrógeno, cuyos valores promedio son mayores en el suelo epífito, pero sus rangos de variación son mayores en el suelo forestal, sobre todo el Carbono. También está el pH, la única variable que tuvo valores promedio similares entre ambos tipos de suelo, pero el rango de variación de estos valores es mucho mayor en el suelo epífito. Los valores de las variables fueron en promedio mayores en el suelo forestal que en el epífito, pero solo

el porcentaje de humedad y el pH tuvieron un rango de variación mayor en este último. De las variables restantes, la disponibilidad lumínica, la relación C/N, la materia orgánica fina y gruesa presentaron valores promedios y rangos de variación mayores en el suelo forestal que en el epífito.

Los parámetros graficados espacialmente en el gráfico MDS de mejor ajuste (Figura 3; stress: 0.03) separan dos grupos, uno forestal y otro epífito, donde las muestras de suelo epífito se encuentran más agrupadas en comparación a las de suelo forestal. El análisis PERMANOVA arrojó diferencias significativas (Pseudo-F = 26.66; p = 0.001; df = 2) entre los dos grupos, indicando disimilitud entre el suelo epífito y el forestal en base al conjunto de sus variables edáficas.

Tabla 3: Promedios de los parámetros edáficos para suelo Epífito y Forestal (Fuente: Elaboración propia).

	Suelo Epífito	Suelo Forestal	Valor p
% Humedad	32.7 ± 8.6	37.0 ± 6.6	0.22
pH	5.5 ± 0.7	5.6 ± 0.5	0.99
C total	37.7 ± 1.8	36.4 ± 14.0	0.77
N total	3.5 ± 0.4	1.6 ± 0.5	<0.001
C/N	11.1 ± 1.2	21.9 ± 4.7	<0.001
MO_Fina	11.5 ± 8.0	26.5 ± 45.4	<0.001
MO_Gruesa	9.3 ± 9.6	42.8 ± 349.7	<0.001
% Luz	18.4 ± 5.1	20.8 ± 6.3	0.37

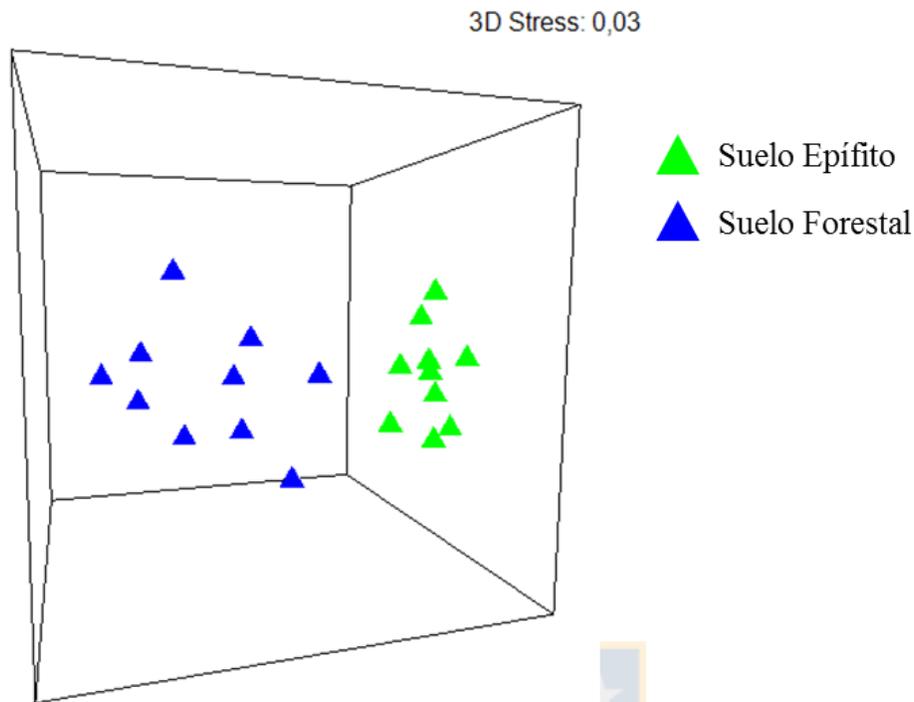


Figura 3: Escalamiento multidimensional para el conjunto de variables edáficas analizadas en las muestras de suelo epífito y forestal (Fuente: Elaboración propia).

3.2 Diversidad y composición de invertebrados asociados a ambos suelos:

Se identificó en total 4231 individuos de 130 morfo-especies para ambos suelos. Para el suelo epífito, se registró un total de 84 morfo-especies y 2086 individuos de invertebrados, repartidos en 8 clases y 18 órdenes, mientras que para el suelo Forestal se cuantificaron 101 morfo-especies y 2145 individuos, repartidos en 7 clases y 17 órdenes (Anexo 1). Del total de morfo-especies, el 22,3% fueron exclusivas del suelo epífito ($S=29$), y se reparten en 4 clases y 11 órdenes, siendo Insecta la clase más representativa pero con bajas abundancias, mientras que Arachnida, representada por 2 órdenes, obtuvo la mayor abundancia de morfo-especies. El 35,4% fueron exclusivas del suelo forestal ($S=46$), y se reparten en 3 clases y 8 órdenes, siendo Insecta y Arachnida las más

representativas. Insecta está mayormente representada por el orden Coleoptera, con morfo-especies poco abundantes ($N < 4$) a excepción de Ptiliidae sp, representada por 31 individuos. Las larvas de Diptera también fueron abundantes (49 individuos). Arachnida está dominada por el orden Acari, donde se concentra la mayor abundancia de invertebrados para este suelo (206 individuos repartidos en 16 morfo-especies). El 42,3% restante ($S=55$) corresponde a invertebrados edáficos que habitan en ambos tipos de suelo. Acá registramos 7 clases y 14 órdenes. Insecta y Arachnida también fueron las clases más representativas. Acari fue el orden con mayor riqueza de morfo-especies ($S=18$) y el orden más abundante. Morfo-especies como Eremaeoidea sp1, Eremaeoidea sp2, Liodoidea sp1, Nothroidea sp1 y Phthiracaroida sp fueron notoriamente más abundantes en el suelo epífita que en el forestal, mientras que morfo-especies como Uropodidae sp7 y Galumnoidea sp fueron más abundantes para en el suelo forestal que en el epífita (Figura 4). Las 4 morfo-especies de Collembola fueron más abundantes en el suelo forestal que en el epífita, siendo Onychiuridae sp e Hypogastruridae sp las más representativas. Insecta en general, presentó valores bajos de abundancias, que no superaron los 18 individuos por morfo-especie, a excepción de las larvas de Coleoptera y Chironomidae, las cuales fueron muy abundantes en el suelo forestal ($N=146$ y $N=50$ respectivamente).

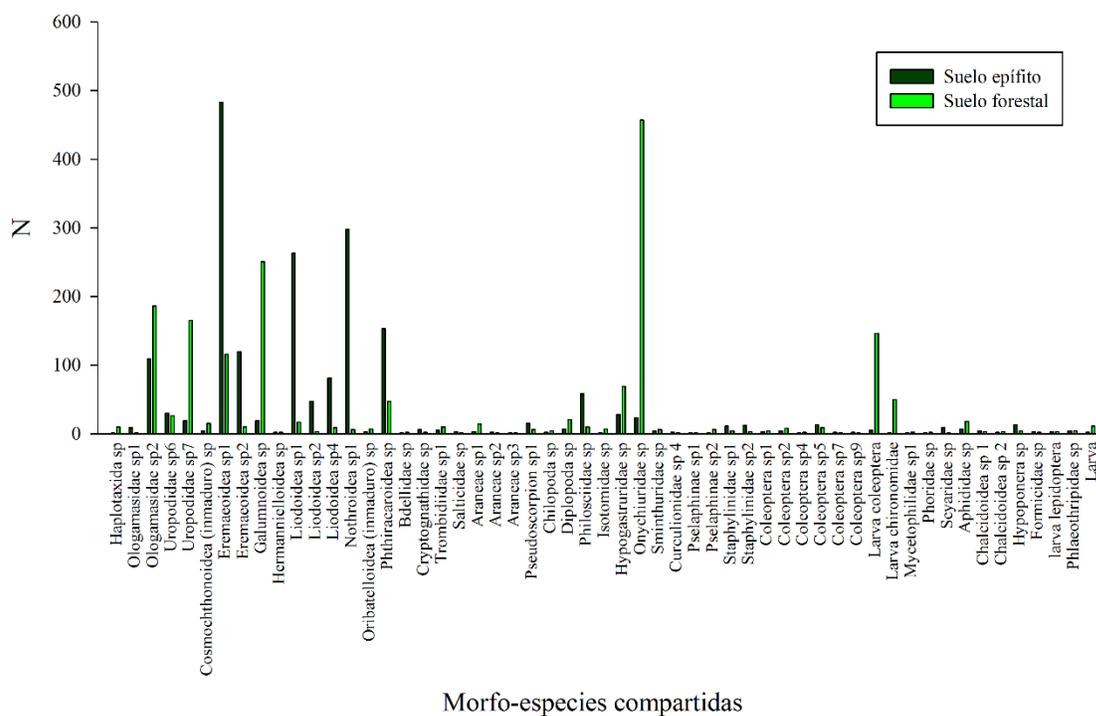


Figura 4: Histograma para las abundancias de las morfo-especies registradas en ambos suelos (Fuente: Elaboración propia).

Para el total de morfo-especies registradas en esta investigación, se identificaron 8 roles funcionales (detritívoros, depredadores, rizófagos, fitófagos, micófagos, necrófagos, nectarívoros y xilófagos), de los cuales los más abundantes en ambos suelos fueron los detritívoros, representados principalmente por ácaros, y en segundo lugar los depredadores, representados principalmente por arácnidos y algunos coleópteros (Anexo 1). Para el caso del suelo epífito, los invertebrados detritívoros corresponden al 82,7% del total de la abundancia (considerando solo invertebrados con rol trófico conocido), mientras que para el suelo forestal los detritívoros representan el 53,3%. (Tabla 4). Los depredadores compartieron porcentajes similares en ambos tipos de suelo. La abundancia de los rizófagos en el suelo forestal representa casi el 25% del total, mientras que en el suelo epífito representa escasamente el 1,1%. Nectarívoros y xilófagos no se registraron en el suelo epífito.

Tabla 4: Abundancias totales de los invertebrados edáficos con rol trófico conocido para las muestras de suelo epífita y forestal (Fuente: Elaboración propia).

Rol funcional	Suelo epífita	%	Suelo forestal	%
Detritívoro	1662	82,7	998	53,3
Depredador	286	14,2	334	17,8
Rizófago	23	1,1	457	24,4
Fitófago	25	1,2	34	1,8
Micófago	13	0,6	44	2,4
Necrófago	1	0,0	2	0,1
Nectarívoro	0	0	2	0,1
Xilófago	0	0	1	0,1
total	2010		1872	

Las comparaciones entre abundancia, riqueza y diversidad para ambos suelos no presentaron diferencias significativas. El gráfico MDS (Figura 5) muestra espacialmente como se distribuyen los grupos, con un valor de stress medianamente bueno (0.11). El análisis PERMANOVA arrojó diferencias significativas ($p=0.001$) entre los distintos grupos identificados, indicando disimilitud entre la composición de invertebrados basada en la abundancia entre suelo epífita y forestal.

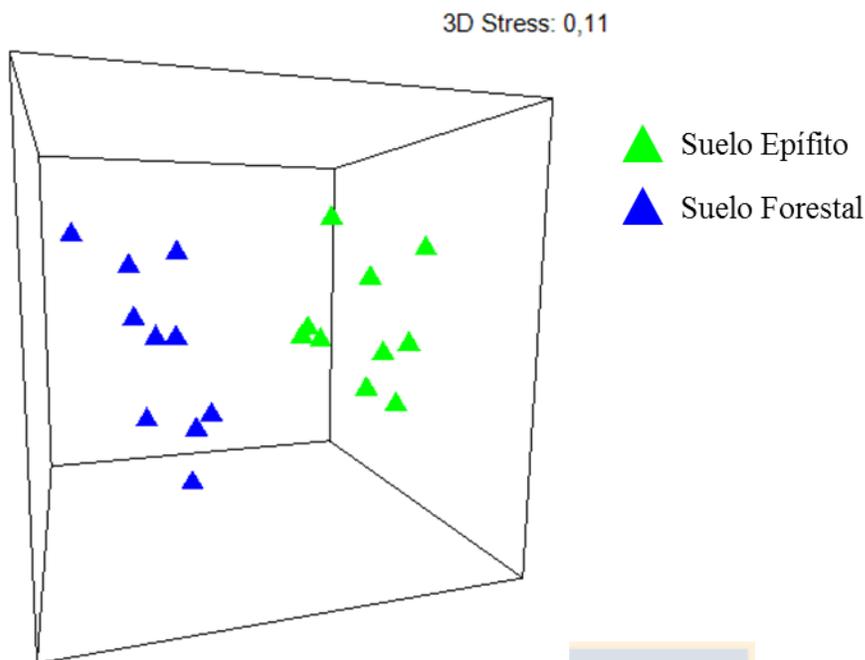


Figura 5: Escalamiento multidimensional para la composición en base a la abundancia de invertebrados edáficos en las muestras de suelo epífita y forestal analizadas (Fuente: Elaboración propia).

3.3 Análisis de Redundancia basada en Distancia

El análisis revela que las ocho variables seleccionadas (Carbono, Nitrógeno, C/N, pH, humedad, disponibilidad lumínica, MO_{FINA} y MO_{GRUESA}), explican en un 52% los resultados obtenidos del análisis de redundancia, entendiendo que el 48% restante podría ser explicado por otras variables que no fueron consideradas en este experimento. La composición de los invertebrados de suelo epífita se encuentra correlacionada principalmente con el pH y en mayor magnitud con el Nitrógeno. Por el contrario a la composición de invertebrados del suelo forestal, quienes se dividen en dos grupos, uno fuertemente explicado por la relación C/N y el otro por la materia orgánica fina (Figura 6).

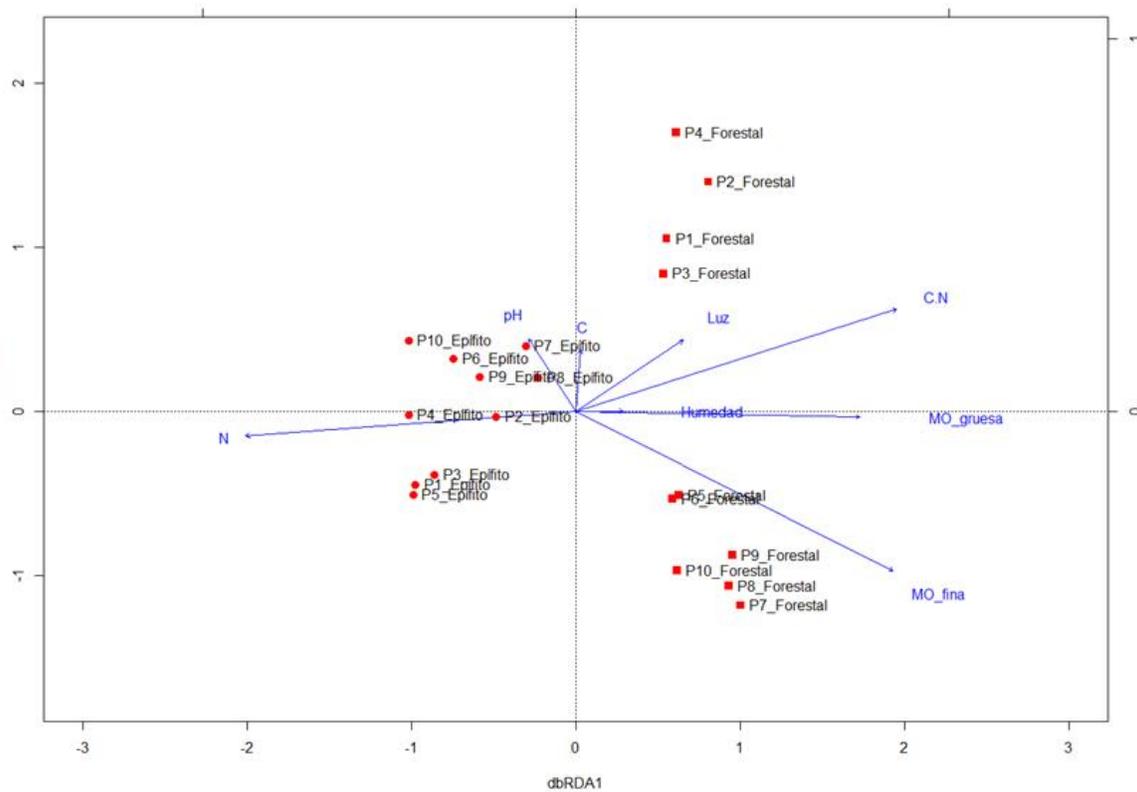


Figura 6: Gráfico resultante del análisis de redundancia basado en distancia. Las flechas indican la magnitud y el sentido de cada variable edáfica en relación a las muestras de suelo según la composición de invertebrados en base a su abundancia (Fuente: Elaboración propia).

En cuanto a la contribución de cada variable por separado al modelo (Tabla 5), las más representativas son el nitrógeno, la relación C/N, la materia orgánica fina y gruesa, siendo estas las cuatro variables que además difieren significativamente en promedio entre ambos tipos de suelo. Mediante el modelo de selección de Akaike, la combinación de variables que mejor explica la composición de invertebrados, es aquella que es función de la relación C/N y de la materia orgánica fina. La representación gráfica de este análisis muestra dos flechas casi ortogonales (Figura 7), lo que indica muy baja correlación entre ellas. La dirección, sentido y magnitud de cada una indica valores más altos que su contraparte en el mismo eje, siendo los valores de C/N y materia orgánica fina más altos, representativos y significativos (Tabla 6) en suelos forestales que en epífitos.

Tabla 5: Proporción explicativa de cada variable por separado (Fuente: Elaboración propia).

Variable	Proporción
C	0.03
Luz	0.04
Humedad	0.05
pH	0.05
MO _{GRUESA}	0.13
C:N	0.17
N	0.17
MO _{FINA}	0.17

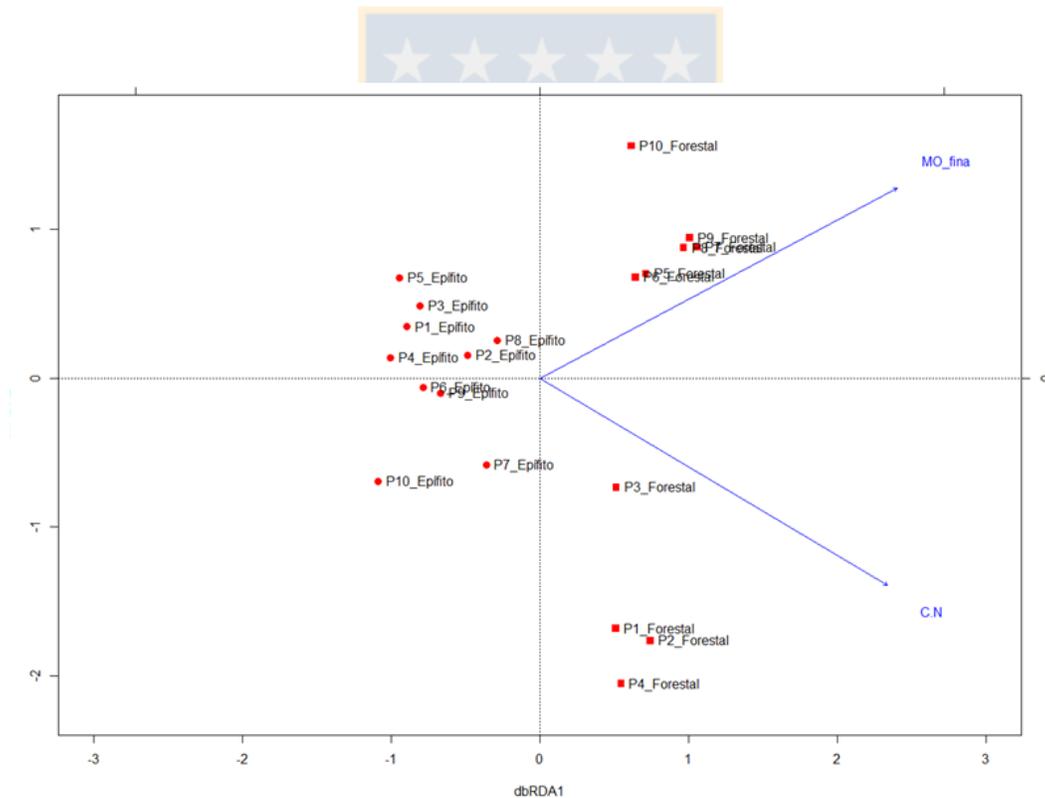


Figura 7: Gráfico resultante de la selección de Akaike del Análisis de redundancia basado en distancia. Solo dos variables (C/N y Materia orgánica fina) explican significativamente las diferencias en la composición de invertebrados en base a la abundancia entre el suelo epífito y el forestal (Fuente: Elaboración propia).

Tabla 6: Resultados del modelo de selección de Akaike. Solo las variables C/N y Materia orgánica fina fueron significativas al ser testeadas en conjunto con las demás variables (Fuente: Elaboración propia).

	Df	AIC	F	Pr (>F)
C:N	1	34.622	2.2460	0.019
Mo_fina	1	34.758	2.3775	0.009

4. DISCUSIÓN

4.1 Diferencias en características edáficas entre suelo epífita y forestal

La comparación entre los dos tipos de suelos analizados en un bosque esclerófilo costero, revela que existen diferencias entre el suelo epífita y el suelo forestal en algunas características edáficas. El suelo epífita presente sobre árboles de *C. alba*, tiene una mayor cantidad de Nitrógeno total que su contraparte forestal. Se ha reportado que esta es una de las diferencias más frecuentes entre ambos tipos de suelo (Vance & Nadkarni 1990; Nadkarni *et al.* 2002; Perez *et al.* 2005). Una de las principales razones podría ser la dominancia de briófitas y pteridófitas establecidas en el suelo epífita, plantas que mayormente aportan con la materia orgánica muerta en este suelo, las cuales son muy eficientes en la captura de Nitrógeno desde fuentes atmosféricas (alóctonas) y que además, reciclan el nitrógeno de segmentos más viejos de la misma planta para renovar nuevos tejidos (Turetsky, 2003). De esta manera, el nitrógeno disponible por acción bacteriana puede no estar siendo utilizado por estas plantas en su totalidad y queda disponible en el suelo epífita, además de considerar que su baja tasa de nitrificación neta en el suelo epífita sugiere que el nitrógeno se conserva más estrictamente en este suelo (Vance & Nadkarni 1990). El carbono total no presentó diferencias entre ambos suelos, lo cual coincide también con otros estudios de este tipo (e.g. suelos epífitos de *P. sitchensis* y *A. macrophyllum* y su contraparte forestal; Tejo *et al.* 2014). El pH tampoco presentó

diferencias significativas entre ambos suelos, contrario a lo establecido en estudios previos, los que apuntan a que una de las principales características del suelo epífita es que tiene un pH significativamente más ácido que el suelo forestal (Bohlman *et al.* 1995; Nadkarni *et al.* 2002; Pérez *et al.* 2005; Campillo & Sadzawka, 2006; Enloe *et al.* 2006). Como indican algunos autores, el pH ácido del suelo epífita se debe a la gran acumulación de ácidos orgánicos (Tejo *et al.* 2014) y/o a la falta de contacto con un horizonte mineral, el cual retiene los cationes lavados por acción del agua (Bohlman *et al.* 1995). Todos los suelos epífitos revisados en literatura, coinciden en que tienen una profundidad de mínimo 10 cm, y que para el caso de las coníferas, mientras más profundo es el estrato del suelo (más cercano a la corteza del forófito), la humedad, la descomposición y por lo tanto la liberación de ácidos orgánicos es mayor, generando un gradiente de valores de pH menos ácidos hacia la superficie externa del suelo epífita (Enloe *et al.* 2006; Tejo *et al.* 2014). Por el contrario, en el suelo forestal conforme aumenta la profundidad de éste suelo, el pH se vuelve más alcalino (Nadkarni *et al.* 2002). La poca profundidad del suelo epífita analizado (< 2 cm), podría explicar entonces la similitud en cuanto a los valores de pH con las muestras de suelo forestal analizadas (< 2 cm). Los suelos epífitos evaluados en estudios anteriores corresponden a zonas muy lluviosas (trópico y latitudes por sobre los 42°S y 47°N), lo que explica los bajos valores de pH tanto del suelo epífita como forestal. Las muestras analizadas en el bosque esclerófilo costero de la Región del Biobío (36°S), corresponden a una transición de elementos mediterráneos y templados, donde las precipitaciones anuales son menores en comparación con los trópicos y/o las latitudes más altas, manteniendo así un pH menos ácido (5,45 para ambos suelos) que las regiones más australes de Chile (Robert & Díaz, 1959-1960), como las registradas por Pérez *et al.* (2005) (4,23 suelo forestal y 3,99 suelo epífita).

Pese a que el volumen de las muestras fue el mismo, el suelo forestal presentó pequeños terrones de tierra junto con fragmentos de ramas y/o cortezas, las que le dieron un mayor peso en comparación con la materia orgánica fina del suelo epífita, que solo estaba compuesta por restos de briófitas y

pteridófitas. Para el suelo forestal, la materia orgánica gruesa está compuesta principalmente por hojarasca de la especie arbórea *C. alba* y material leñoso, mientras que en el suelo epífita se compone de briófitas en descomposición y finas ramas de trepadoras cuyo peso seco resulta significativamente menor que el suelo forestal (ver Tabla 2). La relación Carbono/Nitrógeno, fue significativamente mayor en el suelo forestal, lo que puede estar influenciado por el alto contenido de biomasa leñosa registrado en la materia orgánica gruesa y la gran abundancia de hojarasca de *C. alba*, especie esclerófila de baja concentración de N foliar y baja tasa de descomposición (Lusk *et al.* 2001). La biomasa leñosa tiene una relación C / N mayor que la del follaje u otros órganos fotosintéticos (Berg & McClaugherty, 2008), por lo que su ausencia en el suelo epífita podría también explicar su baja relación C/N.

En relación a la humedad, esta no difirió significativamente, contrario a lo que se ha reportado. Investigaciones tropicales (Bohlman *et al.* 1995) atribuyen menor retención de humedad en suelo epífita que en el forestal. Esto se debe a que el suelo epífita se forma en el dosel de los árboles, lugar donde recibe significativamente mayor incidencia lumínica y están más expuestas a la desecación. Por el contrario, en el hemisferio sur en un bosque de *Fitzroya cupressoides*, la humedad es mayor en el suelo epífita que en el forestal (Pérez *et al.* 2005). Acá el suelo se forma a lo largo del fuste, y está protegido por las ramas y el follaje, además de tener profundidades de entre 5 a 10 cm de materia orgánica compuesta principalmente por briófitas, las que debido a su naturaleza fibrosa, tanto vivas como muertas, le dan la capacidad al suelo epífita de retener la humedad del ambiente (Serrano, 1996). Los resultados obtenidos se asemejan más al segundo caso. Las plantas epífitas dominantes también son briófitas y el suelo epífita se concentra a lo largo del fuste, con la diferencia de que la profundidad del suelo epífita en el bosque esclerófilo costero, no supera los 2 cm de profundidad, por lo que está más expuesto a la desecación, a pesar de estar protegido por el dosel. La disponibilidad lumínica que llega al suelo forestal, tampoco difiere de la que llega al suelo epífita, ubicado a 1,5 metros de altura sobre el fuste, por lo que afecta de igual manera el contenido de agua en ambos

suelos. La presencia de este suelo a una determinada altura (1,5 m), con la misma exposición y una similar composición de plantas epífitas, le otorga cierta homogeneidad de hábitat, al menos en cuanto a su textura y parámetros edáficos como la disponibilidad de Carbono y Nitrógeno total, pH y porcentaje de humedad, lo que se explica por la estrecha variación de los valores en los factores edáficos analizados. Por el contrario, el suelo forestal presenta rangos de valores mucho más amplios, lo que sugiere una alta heterogeneidad según los parámetros edáficos analizados.

4.2 Diversidad y abundancia de invertebrados en ambos tipos de suelo

La clase Insecta fue la que presentó mayor número de morfo-especies ($S=68$) en ambos tipos de suelos, principalmente el orden Coleoptera ($S=38$), seguido de la clase Arachnida ($S=50$), la que estuvo representada por el orden Acari ($S=38$). Si bien la cantidad de morfo-especies de coleópteros y ácaros fue la misma, estos últimos tuvieron una abundancia total mucho más alta ($N=2861$) que los coleópteros ($N=329$). Los parámetros de diversidad, riqueza y abundancia de invertebrados edáficos en ambos tipos de suelo, no arrojan diferencias significativas. Nadkarni & Longino, (1990) hallaron en Costa Rica que la abundancia absoluta de los principales taxones de artrópodos, es significativamente mayor en el suelo forestal que en el epífita. Este patrón se observa en la mayoría de investigaciones relacionadas, tanto en selvas tropicales (Behan-Pelletier *et al.* 1993) como en bosques templados del hemisferio norte (Winchester *et al.* 1999), y es atribuida a las diferencias en el microclima del dosel. En las copas de los árboles la disponibilidad lumínica, humedad y viento entre otras variables, son opuestas a las del suelo forestal, y generalmente más perjudiciales para los invertebrados edáficos, quienes son mayormente detritívoros y prefieren hábitats húmedos y sombríos (Nadkarni & Longino, 1990; Gómez-Anaya *et al.* 2010). Para el caso de estudio, y como ya se mencionó, no se encontraron diferencias significativas entre humedad o disponibilidad lumínica, lo que podría explicar la similar abundancia, riqueza y diversidad de invertebrados en ambos tipos de suelo, lo que sugiere que el suelo epífita de este ecosistema proporciona un hábitat comparable al

suelo forestal para los invertebrados edáficos. Paoletti *et al.* (1991) registró en Venezuela que los ácaros del suelo epífita son diez veces más abundantes que en su contraparte forestal, pero no se explica por las variables ambientales, sino por la ausencia de ácaros depredadores en el dosel. Nuestros resultados informan que la abundancia de los depredadores del suelo epífita y forestal son similares (Tabla 4), y entendiendo que esta no difiere significativamente entre ambos tipos de suelo, existe una relación depredador-presa proporcional en estos dos ambientes, contrario a lo que registró Paoletti *et al.* (1991), y reforzando la idea de que el suelo epífita presente en el bosque esclerófilo aporta un hábitat comparable con el suelo forestal no solo a nivel de abundancia, sino también a nivel de roles tróficos. Paoletti *et al.* (1991) además, proponen que las plantas epifitas y sus suelos asociados se pueden comparar a una matriz tridimensional de islas interconectadas, donde la dispersión y la extinción jugarían un papel importante en la composición de éstos, y que además la variación anual de las variables edáficas obligaría a los organismos más específicos a migrar a otros parches. Si bien, en este trabajo no se caracterizó la vagilidad de las morfoespecies registradas, la idea de Paoletti *et al.* (1991) sugiere que la capacidad de colonizar nuevos ambientes con las características de hábitat requeridas por los invertebrados edáficos es clave para entender la estructura comunitaria en ambos tipos de suelo. Nuestra investigación se realizó a una baja altura (1,5 m) en comparación con el resto de trabajos del trópico y el hemisferio Norte (>10 m), y aun así, el porcentaje de especies en común que nosotros registramos, coincide con el de investigaciones a mayor altura, por lo que se podría inferir que la colonización no sería un problema para los invertebrados edáficos. Sin embargo, la falta de un trabajo experimental no permite confirmar dicha aseveración. La composición de Invertebrados en base a la abundancia entre ambos suelos, sí presentó diferencias significativas, encontrando un 42,3% de invertebrados compartidos entre ambos suelos. Sobre estimaciones cuantitativas, la mayoría de investigaciones que comparan invertebrados del suelo epífita con el suelo forestal, se centran mayormente en ácaros oribátidos, y entre ellas podemos encontrar a Wunderle, (1992); Behan-Pelletier *et al.* (1993); Winchester *et al.* (1999) y Lindo & Winchester, (2006), quienes en distintos ecosistemas tropicales y templados promedian un 40% de

invertebrados edáficos compartidos, similar al porcentaje obtenido en esta investigación. Para el caso de especies de ácaros oribátidos exclusivos del suelo epífita, Wunderle, (1992) y Lindo & Winchester, (2006) registraron un 22% y un 20% respectivamente, además de lo propuesto por Sørensen, 2003, quien afirma que el promedio de la exclusividad de invertebrados de suelo epífita oscila entre un 20% y un 25%, similar al que obtuvimos sobre los invertebrados exclusivos de este suelo pero para un bosque esclerófilo costero (22,3%), resultado significativo que revela que la composición en base a la abundancia de invertebrados edáficos del suelo epífita es claramente diferente del suelo forestal y no solo un subconjunto aleatorio del ensamble de este último.

Los resultados del MDS para invertebrados (Figura 5), coincide en parte con el MDS de los factores edáficos (Figura 3). Los invertebrados del suelo epífita también presentan un grupo con una alta similitud en su composición basada en la abundancia, contrario a los invertebrados edáficos del suelo forestal, donde existe una mayor distancia entre las muestras. Esto sugiere una alta heterogeneidad en la composición de estos invertebrados a lo largo de la zona de muestreo, entendiendo que el suelo forestal es un sustrato extenso y continuo, con buena conectividad para la colonización y preferencia de hábitats de los invertebrados analizados, al contrario de los aislados y pequeños parches de suelo epífita.

4.3 Correlaciones entre parámetros edáficos e invertebrados asociados a suelo epífita y forestal

En base a los resultados obtenidos según el modelo de selección de Akaike del análisis de redundancia basado en distancia, encontramos que la materia orgánica fina y la relación C/N son, según nuestras variables evaluadas, las únicas que se correlacionan positiva y significativamente con el ensamble de invertebrados edáficos del suelo forestal. Nuestros resultados muestran una segregación del ensamble forestal en dos grupos, uno asociado a la relación C/N, donde las morfo-especies más representativas son colémbolos como Onychiuridae sp e Hypogastruidae sp además de larvas de dípteros y

coleópteros, mientras que el otro grupo asociado a la materia orgánica fina, está representada principalmente por Galumoida sp, Uropodidae sp3 y larvas de chironomidae, lo que reforzaría la idea de que los invertebrados edáficos del suelo forestal forman un grupo heterogéneo a lo largo del área muestreada. Los invertebrados del suelo epífita por el contrario, se muestran agrupados, apoyando la idea de que este sustrato representa un hábitat homogéneo en cuanto a factores edáficos, y están correlacionados negativamente con la relación C/N. Los bajos valores de esta relación, están dados por la cantidad de Nitrógeno total, parámetro que fue significativamente mayor en el suelo epífita y que a pesar de no ser significativo según el criterio de Akaike (probablemente porque se correlaciona con la relación C/N), si muestra una correlación positiva con el ensamble de invertebrados asociados al suelo epífita. Los atributos funcionales de las plantas epífitas como su capacidad de obtener Nitrógeno de fuentes alóctonas (Nadkarni & Matelson, 1991), además de las variables abióticas como la humedad y la disponibilidad lumínica a lo largo del fuste, modelará el contenido nutricional del suelo formado por estas, dándole características físico químicas distintas al suelo forestal, cuyo estrato orgánico está formado principalmente por hojarasca de la especie esclerófila *C. alba*. Las hojas de este árbol presentan mayor área foliar y son más gruesas que las plantas epífitas, degradándose más lentamente que estas últimas y aportando de manera desigual nutrientes a cada tipo de suelo (Saldaña & Lusk, 2003). Estas diferencias en la calidad nutricional y textura, ofrecen ambientes distintos en cuanto a calidad y cantidad de nutrientes, los que son aprovechados por distintos tipos de invertebrados, con distintas preferencias alimenticias y con rangos de tolerancia específicos a ciertas variables ambientales, lo que explica entonces las diferencias en cuanto a la composición de invertebrados en ambos suelos.

Este trabajo entrega una primera aproximación sobre la caracterización química del suelo epífita en un bosque templado del hemisferio sur, además del ensamble de sus invertebrados asociados. Cabe destacar, que este bosque presenta una estacionalidad marcada, donde la temperatura y la pluviosidad varían a lo largo del año (Luebert & Pliscoff, 2006). Estas diferencias de humedad y temperatura

afectan los procesos edáficos del suelo epífita a lo largo de las estaciones, como por ejemplo, la tasa de mineralización neta del Nitrógeno, la cual tiende a fluctuar mensualmente, tanto en los trópicos (Vance & Nadkarni, 1990) como en los bosques templados (Pérez *et al.* 2005), alterando los valores de nitrógeno total y con ello la relación C:N, factor edáfico que se correlacionó positivamente con un determinado grupo de invertebrados en esta investigación. Para el caso de la fauna edáfica, también se han registrado fluctuaciones anuales en cuanto a la composición, riqueza y sobre todo, la abundancia (Covarrubias, 1991). Los ácaros por ejemplo, se caracterizan por preferir hábitats con alto contenido de humedad (Mitchell, 1978), siendo más abundantes en invierno, mientras algunos colémbolos necesitan ciertos rangos de pH en el ambiente, por lo que con el cambio de acidez en el suelo a lo largo del año, existe un recambio en las especies de este grupo (Rusek, 1993). Esta información hace necesaria la idea de replicar esta investigación por lo menos en dos estaciones del año, con la finalidad de averiguar si la identidad de los invertebrados exclusivos del suelo epífita se mantiene o fluctúa, y así conocer con certeza si existen especies estrictas a este microhábitat.

En el contexto de que las características físico-químicas del suelo epífita varían en función del tipo de plantas epífitas y en algunos casos, de la hojarasca del forófito, se proyecta la idea de que la calidad nutricional de este suelo variará según el árbol, así como también dependiendo de la altura en el caso de los bosques maduros, donde se ha encontrado estratificación tanto de plantas epífitas (Díaz *et al.* 2010; Saldaña *et al.* 2014) como de invertebrados edáficos (Rodgers & Kitching, 1998), por lo que en cada especie de árbol, las características edáficas serán distintas y por ende, la composición de invertebrados asociados. Tomando como referencia las extrapolaciones de Ellwood & Foster (2004), se podría considerar además, que estas diferencias variarán incluso en los distintos tipos forestales, como los bosques caducifolios y laurifolios presentes en la Región del Biobío, entendiendo que la presencia de suelo epífita (ligada únicamente a árboles longevos) aportará a la diversidad de invertebrados en los ecosistemas donde esté presente.

5. CONCLUSIONES

El suelo epífita presente sobre el fuste de *C. alba*, en el Bosque Esclerófilo Costero de Hualpén, contiene más nitrógeno y una menor relación C/N que su contraparte forestal, además de presentar el mismo pH. Además, y como está descrito en investigaciones desarrolladas en diferentes ecosistemas forestales en el mundo, en nuestro estudio el suelo epífita también es un reservorio de agua y nutrientes para el bosque.

La estrecha variación de los valores medidos para los factores edáficos sugiere una alta homogeneidad en ese microambiente, a pesar del aislamiento entre los parches, contrario a lo encontrado en el suelo forestal, que pese a su gran conectividad, estos valores fueron muy variables dentro del área de estudio, sugiriendo una mayor heterogeneidad ambiental.

El suelo epífita contiene el 22,3% de especies de invertebrados edáficos presentes en el área de estudio, los cuales se correlacionaron principalmente con bajos valores de C/N.

La similitud entre las abundancias de invertebrados en ambos suelos, sugiere que el epífita proporciona un hábitat comparable al forestal, pero debido a su distinta formación y aporte nutricional, favorece la presencia de fauna característica, entendiendo que la existencia de suelo epífita ofrece un nicho para la diversificación de invertebrados edáficos, contribuyendo a la biodiversidad del ecosistema donde esté presente.

6. REFERENCIAS

Artigas, J. 1994a. Entomología Económica. Insecta de Interés Agrícola, Forestal, Médico y Veterinario (Nativos, Introducidos y Susceptibles de ser Introducidos). Vol 1. Ediciones Universidad de Concepción: 1.126 pp.

Artigas, J. 1994b. Entomología Económica. Insecta de Interés Agrícola, Forestal, Médico y Veterinario (Nativos, Introducidos y Susceptibles de ser Introducidos). Vol 2. Ediciones Universidad de Concepción: 943 pp.

Behan-Pelletier VM, MG, Paoletti., B, Bissett., RB, Stinner. 1993. Oribatid mites of forest habitats in northern Venezuela. Tropical Zoology Special Issue. 1:39–54

Berg B. y C, McClaugherty. 2008. Plant litter: Decomposition, humus formation, Carbon sequestration, 2a edición. Springer, Berlin. 338pp

Bohlman, S., T.J, Matelson & N.M. Nadkarni. 1995 Moisture and temperature patterns of canopy humus and forest floor soils of a montane cloud forest, Costa Rica. Biotropica 27:13–19

Campillo, R., A, Sadzawka. 2006. La acidificación de los suelos. Origen y mecanismos involucrados, in: Campillo, R. (Ed.). Manejo de los recursos naturales en el Sistema de Incentivos para la Recuperación de Suelos Degradados de la Araucanía. Instituto de Investigaciones Agropecuarias– Centro Regional de Investigación Carillanca, Temuco, Chile. Serie Actas. 38:44-60

Ceja, J., A, Espejo-Serna., A, López-Ferari., C.J, García., R.A. Mendoza, & G.B. Pérez. 2008. Las plantas epífitas, su diversidad e importancia. Ciencias 91:5-42

Clarke KR & RN Gorley. 2006. PRIMER v6: User manual/Tutorial. Plymouth, United Kingdom. PRIMER-E. 190 pp

Clark, K.L., N.M, Nadkarni., H.L, Gholz. 1998. Growth, net production, litter decomposition, and net nitrogen accumulation by epiphytic bryophytes in a tropical montane forest. Biotropica 30:12–23

Conama, 2008. Biodiversidad de Chile Patrimonio y desafíos. 2° Edición. Editorial Ocho Libros. Santiago, Chile. 640pp

Covarrubias, R. 1991. Fluctuaciones estacionales de microartrópodos edáficos bajo especies vegetacionales en la Reserva Nacional Río Clarillo (Región Metropolitana, Chile). *Acta Entomológica Chilena*, 16: 81-96

Cruz-Angón, A., M.L. Baena, & R. Greenberg. 2009. The contribution of epiphytes to the abundance and species richness of canopy insects in a Mexican coffee plantation. *Journal of Tropical Ecology* 25:453–463

Díaz, I.A., K.E. Sieving., M, Peña-Foxon., J, Larraín, & J.J, Armesto. 2010. Epiphyte diversity and biomass loads of canopy emergent trees in Chilean temperate rain forests: A neglected functional component. *Forest Ecology and Management* 259:1490–1501

Díaz, I.A., K.E, Sieving., M, Peña-Foxon, & J.J, Armesto. 2012. A field experiment links forest structure and biodiversity: epiphytes enhance canopy invertebrates in Chilean forests. *Ecosphere* 3(1):5

Eisenbeis, G. 1982. Physiological absorption of liquid water by Collembola: absorption by the ventral tube at different salinities. *Journal of Insect Physiology* 28:11-20

Eisenbeis, G. & W, Wichard. 1987. Atlas on the biology of soil arthropods. Springer Verlag. Berlín. Alemania, 437 pp

Ellwood, M.D. & W.A. Foster. 2004. Doubling the estimate of invertebrate biomass in a rainforest canopy. *Nature* 429:549–551

Enloe, H.A., R.C, Graham. & S.C, Sillett. 2006. Arboreal Histosols in oldgrowth redwood forest canopies, northern California. *Soil Science Society of America Journal* 70:408–418

Gómez-Ayana, J., J. Palacios Vargas & G. Castaño-Meneses. 2010. Abundancia de colémbolos (Hexapoda: Collembola) y parámetros edáficos de una selva baja caducifolia. *Revista Colombiana de Entomología*. 36:96-105

Gotsch, G., N. Nadkarni. & A. Amici. 2016. The functional roles of epiphytes and arboreal soils in tropical montane cloud forests. *Journal of Tropical Ecology* 32:455–468

Herrera, F.F. & E. Cuevas. 2003. Artrópodos del suelo como bioindicadores de recuperación de sistemas perturbados. *Venezuelos*, 11(1-2): 67-78

Hutson, B.R. 1978. Influence of pH, temperature and salinity on the fecundity and longevity of four species of Collembola. *Pedobiologia* 18, 163-179

Krantz, G.W. & D.E. Walter. 2009. *A Manual of Acarology*. Third Edition. Texas Tech University Press. Lubbock. Texas. 807 pp

Lindo, Z & N.N. Winchester, 2006. A comparison of microarthropod assemblages with emphasis on oribatid mites in canopy suspended soils and forest floors associated with ancient western redcedar trees. *Pedobiologia* 50. 31-41

Lindo, Z. & J.A. Whiteley. 2011. Old trees contribute bio-available nitrogen through canopy bryophytes. *Plant Soil* 342:141–148

Longino, J.T. & Nadkarni, N.M. 1990. A comparison of ground and canopy leaf litter ants (Hymenoptera: Formicidae) in a Neotropical Montane Forest. *Psyche*. 97:81-93

Luebert, F. & P. Plissock. 2006. *Sinopsis Bioclimática y Vegetacional de Chile*. Editorial Universitaria, Santiago de Chile. 316 pp

Lusk, Ch., Donoso, C., Jiménez, M, Moya, C, Oyarce, G, Reinoso, R, Saldaña, A, Villegas, P & Matus, F. 2001. Descomposición de hojarasca de *Pinus radiata* y tres especies arbóreas nativas. *Revista Chilena de Historia Natural*. 74:705-710

Marticorena, A., D. Alarcón., L. Abello, & C. Atala. 2010. Plantas trepadoras, epífitas y parásitas nativas de Chile. Guía de Campo. Editorial Corporación Chilena de la Madera, Concepción, Chile. 290 pp

Mitchell, M. 1978. Vertical and horizontal distributions of oribatid mites (Aari: Cryptostigmata) in an aspen woodland soil. *Ecology*. 5(3):516-525

Nadkarni, N.M. 1984. Biomass and mineral capital of epiphytes in an *Acer macrophyllum* community of a temperate moist coniferous forest, Olympic Peninsula, Washington state. *Canadian Journal of Botany* 62:2223–2228

Nadkarni, N.M. & Longino, J.T., 1990. Invertebrates in canopy and ground organic matter in a neotropical montane, Costa Rica. *Biotropica* 22, 286–289

Nadkarni, N.M. & t. J. Matelson. 1991. Fine litter dynamics within the tree canopy of a tropical cloud forest. *Ecology* 72: 849-890

Nadkarni, N.M., D. Schaefer., T.J. Matelson., & R. Solano. 2002. Comparison of arboreal and terrestrial soil characteristics in a lower montane forest, Monteverde, Costa Rica. *Pedobiologia* 46:24–33

Ozanne, C.M., D. Anhuf., S.L. Boulter., M. Keller., R. L. Kitching., C. Korner., F.C. Meinzer., A.W. Mitchell., T. Nakashizuka., P.L. Silva-Dias., N.E. Stork., S.J. Wright., M. Yoshimura. 2003. Biodiversity Meets the Atmosphere: A Global View of Forest Canopies. *Science*, 301:183-186

Paoletti, M.G., Taylor, R.A.J., Stinner, B.R., Stinner, D.H., Benzing, D.H., 1991. Diversity of soil fauna in the canopy and forest floor of a Venezuelan cloud forest. *Journal Tropical Ecology*. 7:373–383

Peña, L.E. 1986. Introducción al estudio de los insectos de Chile. Editorial Universitaria. Santiago, Chile. 253 pp

- Pérez, C.A., R. Guevara., M.R. Carmona, & J.J. Armesto. 2005. Nitrogen mineralization in epiphytic soils of an old-growth *Fitzroya cupressoides* forest, southern Chile. *Ecoscience* 12:210–215
- Pincheira-Ulbrich J. 2011. Patrones de diversidad de plantas trepadoras y epífitas vasculares en el bosque lluvioso valdiviano de Sudamérica: Una síntesis entre los años 2000 y 2010. *Phyton* 80: 9-18
- Pisano, E. 1956. Esquema de clasificación de las comunidades vegetales de Chile. Universidad de Chile. *Agronomía* 2(1): 30-33
- Polymeris, C.M. 1995. Vegetación actual de la península de Hualpén: Clasificación y dinámica. Tesis de Magíster, Departamento de Botánica, Universidad de Concepción, Chile. 190 pp
- R Development Core Team 2013. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0. (Disponible en: <http://www.R-project.org/>. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria)
- Roberts, C & Díaz, C. 1959-1960. Los grandes grupos de suelos de Chile. *Agricultura Técnica (Chile)* XIX y XX: 7-36
- Rodgers, D.J. & R.L. Kitching. 1998. Vertical stratification of rainforest collembolan (Collembola: Insecta) assemblages: description of ecological patterns and hypotheses concerning their generation. *Ecography* 21: 392-400
- Rozzi, R., J. Armesto., B. Goffinet., W. Buck., F. Massardo., J. Silander., M. Arroyo., S. Russell., Ch. Anderson., L. Cavieres., & J. Callicott. 2008. Changing lenses to assess biodiversity: patterns of species richness in sub-Antarctic plants and implications for global conservation. *Frontiers Ecology Environment*. 6(3): 131–137
- Rusek, J. 1993. Air-Pollution-Mediated Changes in Alpine Ecosystems and Ecotones. *Ecological Applications*, 3 (3): 409-416

Saldaña, A., M.J, Parra., A, Flores-Bavestrello., L.J Corcuera, & L, Bravo. 2014. Effects of forest successional status on microenvironmental conditions, diversity, and distribution of filmy fern species in a temperate rainforest. *Plant Species Biology* 29:253–262

Sadzawka, A., Carrasco, M.A., Grez, R., Mora, M.L., Flores, H., Neaman, A. 2006. Métodos de análisis de suelos recomendados para los suelos de Chile. Revisión 2006. Instituto de Investigaciones Agropecuarias, Serie Actas INIA N° 34, Santiago, Chile, 164 p

Schmidt, G & G, Zotz. 2000. Herbivory in the epiphyte, *Vriesea sanguinolenta* Cogn. & Marchal (Bromeliaceae). *Journal of Tropical Ecology* 16: 829-839

Schmidt, G & G, Zotz, 2000. Herbivory in the epiphyte, *Vriesea sanguinolenta* Cogn. & Marchal (Bromeliaceae). *Journal of Tropical Ecology*. 16:829–839

Serrano, R., 1996. Contribución de la flora epífita al ciclo de nutrientes de un bosque de alerce en el Parque Nacional Chiloé. M.Sc. thesis, Universidad de Chile, Santiago

StatSoft, Inc. 2001. Statistica (data analysis software system), version 6.0. www.statsoft.com

Sørensen, L.L. 2003. in *Arthropods of Tropical Forests: Spatio-Temporal Dynamics and Resource Use in the Canopy*, Y. Basset, V. Novotny, S. E. Miller, R. L. Kitching, Eds. Cambridge Univ. Press, Cambridge. pp. 92–101

Taylor, A., A, Saldaña., G, Zotz., C, Kirby., I, Díaz & K, Burns. 2016. Composition patterns and network structure of epiphyte–host interactions in Chilean and New Zealand temperate forests. *New Zealand Journal of Botany* 54:204-222

Tejo, C., D, Zabowski, & N, Nadkarni. 2014. Canopy Soils of Sitka Spruce and Bigleaf Maple in the Queets River Watershed, Washington. *Soil Science Society of America Journal* 78:118–124

Tullgren, A. 1918. Ein sehr einfacher Ausleseapparat für terrestrische Tierfaunen. *Z. Angewandte Entomologie*. 4: 149-50

Turetsky, M. 2003. The Role of Bryophytes in Carbon and Nitrogen Cycling. *The Bryologist* 106:395-409

Vance, E., & Nadkarni, N. M. 1990. Microbial biomass and activity in canopy organic matter and the forest floor of a tropical cloud forest. *Soil Biology and Biochemistry* 22:677–684

Winchester, N.N., Behan-Pelletier, V.M., Ring, R.A., 1999. Arboreal specificity, diversity and abundance of canopy-dwelling oribatid mites (Acari: Oribatida). *Pedobiologia* 43:391–400

Wittman, P.K. 2000. The animal community associated with canopy bromeliads of the lowland Peruvian Amazon rain forest. *Selbyana* 21:48-51

Wunderle, I., 1992. Arboricolous and edaphic oribatids (Acari) in the lowland rainforest of Panguana, Peru. *Amazoniana* 12, 119–142 (translated from German to English by the Government of Canada)

Yanoviak, S.P., N.M. Nadkarni, & J.C. Gering. 2003. Arthropods in epiphytes: a diversity component that is not effectively sampled by canopy fogging. *Biodiversity and Conservation* 12:731–741

Zhang, Z.Q. 2013. Animal Biodiversity: An Outline of Higher-level Classification and Survey of Taxonomic Richness. *Zootaxa*, 3703:1–82.

7. Anexo 1: Composición taxonómica de la fauna edáfica recolectada con sus respectivas abundancias en las muestras de suelo epífita y forestal (Fuente: Elaboración propia).

a)	Phylum	Clase	Orden	Suborden	Super Familia	Familia	Morfo-especie	Rol trófico	Abundancia
	Mollusca	Gastropoda	Stylommatophora			Endodontidae	Endodontidae sp	Detritívoro	6
	Artropoda	Arachnida	Acari	Mesostigmata		Ichthyostomatogasteridae	Ichthyostomatogasteridae sp2	-	24
	Artropoda	Arachnida	Acari	Oribatida	Liidoidea		Liidoidea sp3	Detritívoro	15
	Artropoda	Arachnida	Acari	Oribatida	Nothroidea		Nothroidea sp2	Detritívoro	3
	Artropoda	Arachnida	Acari	Prostigmata		Eupodidae	Eupodidae sp	Depredador	84
	Artropoda	Arachnida	Araneae				Araneae sp8	Depredador	2
	Artropoda	Arachnida	Pseudoscorpionida				Pseudoscorpion sp2	Depredador	4
	Artropoda	Collembola	Entomobryomorpha			Entomobryidae	Entomobryidae sp1	Detritívoro	1
	Artropoda	Collembola	Entomobryomorpha			Entomobryidae	Entomobryidae sp2	Detritívoro	2
	Artropoda	Insecta	Blattodea				Blattodea sp	Detritívoro	7
	Artropoda	Insecta	Coleoptera			Anthicidae	Anthicidae sp	Detritívoro	8
	Artropoda	Insecta	Coleoptera			Crysmelidae	<i>Dictyoneis sp</i>	Fitófago	1
	Artropoda	Insecta	Coleoptera			Curculionidae	Curculionidae sp 2	Fitófago	2
	Artropoda	Insecta	Coleoptera			Curculionidae	Curculionidae sp 3	Fitófago	3
	Artropoda	Insecta	Coleoptera			Curculionidae	Curculionidae sp 5	Fitófago	1
	Artropoda	Insecta	Coleoptera			Erotylidae	Erotylidae	Detritívoro	1
	Artropoda	Insecta	Coleoptera			Sphindidae	<i>Protosphindus chilensis</i>	Micófago	1
	Artropoda	Insecta	Coleoptera			Staphylinidae	Staphylinidae 3	Depredador	1
	Artropoda	Insecta	Coleoptera			Staphylinidae	Staphylinidae 4	Depredador	1
	Artropoda	Insecta	Coleoptera				Coleoptera sp3	-	3
	Artropoda	Insecta	Coleoptera				Coleoptera sp6	-	1
	Artropoda	Insecta	Coleoptera				Coleoptera sp8	-	1
	Artropoda	Insecta	Diptera			Mycetophilidae	Mycetophilidae sp2	Micófago	1
	Artropoda	Insecta	Diptera			Mycetophilidae	Mycetophilidae sp3	Micófago	1
	Artropoda	Insecta	Diptera			Psychodidae	Psychodidae sp	Detritívoro	1
	Artropoda	Insecta	Hemiptera				Coccoidea sp	Fitófago	1
	Artropoda	Insecta	Hemiptera				Hemiptera sp	Fitófago	1
	Artropoda	Insecta	Hymenoptera			Chalcidoidea	Chalcidoidea sp 3	-	1
	Artropoda	Insecta	Psocoptera				Psocoptera sp	Detritívoro	1

b)	Phylum	Clase	Orden	Suborden	Super Familia	Familia	Morfo-especie	Rol trófico	Abundancia
	Artropoda	Arachnida	Acari	Mesostigmata		Ichthyostomatogasteridae	Ichthyostomatogasteridae sp1	-	1
	Artropoda	Arachnida	Acari	Mesostigmata		Polyaspididae	Polyaspididae sp	-	1
	Artropoda	Arachnida	Acari	Mesostigmata		Uropodidae	Uropodidae sp1	Detritívoro	16
	Artropoda	Arachnida	Acari	Mesostigmata		Uropodidae	Uropodidae sp2	Detritívoro	53
	Artropoda	Arachnida	Acari	Mesostigmata		Uropodidae	Uropodidae sp3	Detritívoro	72
	Artropoda	Arachnida	Acari	Mesostigmata		Uropodidae	Uropodidae sp4	Detritívoro	5
	Artropoda	Arachnida	Acari	Mesostigmata		Uropodidae	Uropodidae sp5	Detritívoro	2
	Artropoda	Arachnida	Acari	Oribatida	Eremaeioidea		Eremaeioidea sp3	Detritívoro	3
	Artropoda	Arachnida	Acari	Oribatida	Eremaeioidea		Eremaeioidea sp4	Detritívoro	4
	Artropoda	Arachnida	Acari	Oribatida	Liidoidea		Liidoidea sp5	Detritívoro	1
	Artropoda	Arachnida	Acari	Oribatida	Nothroidea		Nothroidea sp3	Detritívoro	6
	Artropoda	Arachnida	Acari	Prostigmata		Labidostomatidae	Labidostomatidae sp1	Depredador	2
	Artropoda	Arachnida	Acari	Prostigmata		Labidostomatidae	Labidostomatidae sp2	Depredador	21
	Artropoda	Arachnida	Acari	Prostigmata		Smarididae	Smarididae sp	Depredador	9
	Artropoda	Arachnida	Acari	Prostigmata		Trombididae	Trombididae sp2	Depredador	1
	Artropoda	Arachnida	Acari	Prostigmata		Trombididae	Trombididae sp3	Depredador	9
	Artropoda	Arachnida	Araneae				Araneae sp4	Depredador	2
	Artropoda	Arachnida	Araneae				Araneae sp5	Depredador	3
	Artropoda	Arachnida	Araneae				Araneae sp6	Depredador	1
	Artropoda	Arachnida	Araneae				Araneae sp7	Depredador	1
	Artropoda	Arachnida	Pseudoscorpionida				Pseudoscorpion sp3	Depredador	31
	Artropoda	Chilopoda	Scolopendromorpha			Scolopendridae	<i>Akymnopeltis chilensis</i>	Depredador	3
	Artropoda	Insecta	Coleoptera			Cryptophagidae	<i>Chiliotis formosa</i>	Micófago	2
	Artropoda	Insecta	Coleoptera			Curculionidae	Curculionidae sp 1	Fitófago	3
	Artropoda	Insecta	Coleoptera			Curculionidae	Curculionidae sp 6	Fitófago	2
	Artropoda	Insecta	Coleoptera			Elateridae	Elateridae sp	Fitófago	1
	Artropoda	Insecta	Coleoptera			Ptilidae	Ptilidae sp	Micófago	39
	Artropoda	Insecta	Coleoptera			Scolitidae	Scolitidae sp	Xilófago	1

Anexo 1. (Continuación).

Artrópoda	Insecta	Coleoptera		Staphylinidae	Tachyporinae sp	Depredador	1
Artrópoda	Insecta	Coleoptera		Staphylinidae	Staphylinidae 5	Depredador	1
Artrópoda	Insecta	Coleoptera		Staphylinidae	Staphylinidae 6	Depredador	1
Artrópoda	Insecta	Coleoptera		Staphylinidae	Staphylinidae 7	Depredador	1
Artrópoda	Insecta	Coleoptera		Staphylinidae	Staphylinidae 8	Depredador	1
Artrópoda	Insecta	Coleoptera			Coleoptera sp10	-	5
Artrópoda	Insecta	Coleoptera			Coleoptera sp11	-	2
Artrópoda	Insecta	Coleoptera			Coleoptera sp12	-	2
Artrópoda	Insecta	Diptera		Acroceridae	Acroceridae sp	Nectarívoro	1
Artrópoda	Insecta	Diptera		Drosophilidae	Drosophilidae sp	Detritívoro	2
Artrópoda	Insecta	Diptera			Diptera sp1	-	1
Artrópoda	Insecta	Diptera			Diptera sp2	-	1
Artrópoda	Insecta	Diptera			Larva Diptera	-	49
Artrópoda	Insecta	Diptera			Pupa Diptera	-	4
Artrópoda	Insecta	Homoptera			nifa Homoptera	-	2
Artrópoda	Insecta	Hymenoptera	Chalcidoidea		Chalcidoidea sp 4	-	1
Artrópoda	Insecta	Hymenoptera		Mutillidae	Mutillidae sp	Nectarívoro	1
Artrópoda	Insecta	Hymenoptera			Hymenoptera sp	-	1

c) Phylum	Clase	Orden	Suborden	Super Familia	Familia	Morfo-especie	Rol trófico	Abundancia	
								Epfito	Forestal
Annelidae	Oligochaeta	Haplotaxida				Haplotaxida sp	Detritívoro	1	10
Artrópoda	Arachnida	Acari	Mesostigmata		Ologamasidae	Ologamasidae sp1	Depredador	9	1
Artrópoda	Arachnida	Acari	Mesostigmata		Ologamasidae	Ologamasidae sp2	Depredador	109	186
Artrópoda	Arachnida	Acari	Mesostigmata		Uropodidae	Uropodidae sp6	Detritívoro	30	26
Artrópoda	Arachnida	Acari	Mesostigmata		Uropodidae	Uropodidae sp7	Detritívoro	19	165
Artrópoda	Arachnida	Acari	Oribatida	Cosmochthonoidea		Cosmochthonoidea (inmaduro) sp	Detritívoro	4	15
Artrópoda	Arachnida	Acari	Oribatida	Eremaeioidea		Eremaeioidea sp1	Detritívoro	483	116
Artrópoda	Arachnida	Acari	Oribatida	Eremaeioidea		Eremaeioidea sp2	Detritívoro	120	10
Artrópoda	Arachnida	Acari	Oribatida	Galumnoidea		Galumnoidea sp	Detritívoro	19	251
Artrópoda	Arachnida	Acari	Oribatida	Hermannielloidea		Hermannielloidea sp	Detritívoro	2	2
Artrópoda	Arachnida	Acari	Oribatida	Liidoidea		Liidoidea sp1	Detritívoro	263	17
Artrópoda	Arachnida	Acari	Oribatida	Liidoidea		Liidoidea sp2	Detritívoro	47	3
Artrópoda	Arachnida	Acari	Oribatida	Liidoidea		Liidoidea sp4	Detritívoro	81	9
Artrópoda	Arachnida	Acari	Oribatida	Nothroidea		Nothroidea sp1	Detritívoro	298	6
Artrópoda	Arachnida	Acari	Oribatida	Oribatelloidea		Oribatelloidea (inmaduro) sp	Detritívoro	3	7
Artrópoda	Arachnida	Acari	Oribatida	Phthiracaroida		Phthiracaroida sp	Detritívoro	153	47
Artrópoda	Arachnida	Acari	Prostigmata		Bdellidae	Bdellidae sp	Depredador	1	2
Artrópoda	Arachnida	Acari	Prostigmata		Cryptognathidae	Cryptognathidae sp	Depredador	6	2
Artrópoda	Arachnida	Acari	Prostigmata		Trombididae	Trombididae sp1	Depredador	5	10
Artrópoda	Arachnida	Araneae			Salticidae	Salticidae sp	Depredador	3	1
Artrópoda	Arachnida	Araneae			Araneae sp1	Araneae sp1	Depredador	3	14
Artrópoda	Arachnida	Araneae			Araneae sp2	Araneae sp2	Depredador	2	1
Artrópoda	Arachnida	Araneae			Araneae sp3	Araneae sp3	Depredador	1	1
Artrópoda	Arachnida	Pseudoscorpionida			Pseudoscorpion sp1	Pseudoscorpion sp1	Depredador	15	6
Artrópoda	Chilopoda				Chilopoda sp	Chilopoda sp	Depredador	2	4
Artrópoda	Diplopoda				Diplopoda sp	Diplopoda sp	Detritívoro	7	21
Artrópoda	Malacostraca	Isopoda			Philosciidae	Philosciidae sp	Detritívoro	58	10
Artrópoda	Collembola	Entomobryomorpha			Isotomidae	Isotomidae	-	1	7
Artrópoda	Collembola	Poduromorpha			Hypogastruridae	Hypogastruridae	Detritívoro	28	69
Artrópoda	Collembola	Poduromorpha			Onychiuridae	Onychiuridae	Rizófago	23	457
Artrópoda	Collembola	Symphyleona			Sminthuridae	Sminthuridae	Fitófago	4	6
Artrópoda	Insecta	Coleoptera			Curculionidae	Curculionidae sp 4	Fitófago	2	1
Artrópoda	Insecta	Coleoptera			Staphylinidae	Pselaphinae sp1	Depredador	1	1
Artrópoda	Insecta	Coleoptera			Staphylinidae	Pselaphinae sp2	Depredador	1	6
Artrópoda	Insecta	Coleoptera			Staphylinidae	Staphylinidae sp1	Depredador	11	4
Artrópoda	Insecta	Coleoptera			Staphylinidae	Staphylinidae sp2	Depredador	12	3
Artrópoda	Insecta	Coleoptera				Coleoptera sp1	-	3	4
Artrópoda	Insecta	Coleoptera				Coleoptera sp2	-	4	8
Artrópoda	Insecta	Coleoptera				Coleoptera sp4	-	1	2
Artrópoda	Insecta	Coleoptera				Coleoptera sp5	-	13	9
Artrópoda	Insecta	Coleoptera				Coleoptera sp7	-	2	1
Artrópoda	Insecta	Coleoptera				Coleoptera sp9	-	2	1
Artrópoda	Insecta	Coleoptera				Larva coleoptera	-	5	146
Artrópoda	Insecta	Diptera			Chironomidae	Larva chironomidae	Detritívoro	1	50
Artrópoda	Insecta	Diptera			Mycetophilidae	Mycetophilidae sp1	Micófago	1	2
Artrópoda	Insecta	Diptera			Phoridae	Phoridae sp	Necrófago	1	2
Artrópoda	Insecta	Diptera			Scyridae	Scyridae sp	Micófago	9	1
Artrópoda	Insecta	Hemiptera			Aphididae	Aphididae sp	Fitófago	7	18
Artrópoda	Insecta	Hymenoptera			Chalcidoidea	Chalcidoidea sp 1	-	4	3
Artrópoda	Insecta	Hymenoptera			Chalcidoidea	Chalcidoidea sp 2	-	2	3
Artrópoda	Insecta	Hymenoptera			Formicidae	<i>Hypoponera</i> sp	Depredador	13	4
Artrópoda	Insecta	Hymenoptera			Formicidae	Formicidae sp	-	3	2
Artrópoda	Insecta	Lepidoptera				larva lepidoptera	Fitófago	3	3
Artrópoda	Insecta	Thysanoptera			Phlaeothripidae	Phlaeothripidae sp	-	4	4
Artrópoda	Insecta					Larva	-	2	11