



UNIVERSIDAD DE CONCEPCIÓN
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y OCEANOGRÁFICAS
Programa de Doctorado en Ciencias Biológicas área Botánica

DISTRIBUCIÓN DE LA DIVERSIDAD DE EPÍFITAS
VASCULARES EN CHILE:
APROXIMACIONES TAXONÓMICA Y FUNCIONAL

TESIS PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
ÁREA BOTÁNICA

Por: María de los Ángeles Moreno Chacón

Profesor Guía: Dr. Alfredo Oliver Saldaña Mendoza

Concepción, Chile 2020

Se autoriza la reproducción total o parcial, con fines académicos, por cualquier medio o procedimiento, incluyendo la cita bibliográfica del documento.



AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, agradezco a mi tutor el Dr. Alfredo Saldaña, quién me guio durante el doctorado y compartió generosamente su experiencia y conocimientos. Al mismo tiempo agradecer a David, Bartolo, Daniela y Rocío, mis colegas del laboratorio de Ecología Funcional por su amistad, apoyo. Un reconocimiento especialmente a Fernando Carrasco y Letizzia Vecchi por hacer tan entretenido el intenso trabajo de campo y por dar su mayor esfuerzo para alcanzar las exigentes metas. A David Rodríguez y Fernando Carrasco por sus valiosos comentarios que ayudaron a mejorar este manuscrito.

A la Corporación Nacional Forestal que permitió el trabajo en diferentes Áreas Silvestres Protegidas y a los administradores del Monumento Nacional Contulmo, las Reservas Nacionales Los Ruiles y Altos de Lircay y los Parques Nacionales Tolhuaca, Puyehue, Hornopirén y Queulat que facilitaron la ubicación de las zonas de muestreo. A la Facultad de Ciencias de la Universidad Austral que permitió el muestreo en la Estación experimental Bosque San Martín y al Departamento de Botánica de la Universidad de Concepción por la autorización para trabajar en la Estación de Biología terrestre de Hualpén.

Agradezco a CONICYT-Beca Doctorado Nacional N° 21130186, el financiamiento para el desarrollo del programa de doctorado y los gastos de operación del proyecto de tesis. A la Dirección de Postgrado de la Universidad de Concepción, por el apoyo a la realización del programa y el financiamiento para la asistencia a congresos y pasantías en el extranjero, así como al proyecto FONDECYT 1140455.

Finalmente, me gustaría agradecer a mi madre Susana, a mis hermanas Paula, Susana y Macarena, a mis sobrinitos Valentina, Florencia, Gabriel, Baltazar, Matías, Lucas y Rafaela, así como a Roberto y Gonzalo, por entregarme mucho cariño y darme ánimo todo el tiempo. Especialmente quiero agradecer a Roger por ser un buen amigo y ayudarme cada vez que lo necesité. A mi querido hijo Tomás, le agradezco su cariño, apoyo y su paciencia infinita.

TABLA DE CONTENIDOS

AGRADECIMIENTOS	2
RESUMEN GENERAL	8
CAPITULO I: INTRODUCCIÓN GENERAL	11
.. DIVERSIDAD TAXONÓMICA	11
.. DIVERSIDAD FUNCIONAL.....	13
.. EPÍFITAS VASCULARES.....	17
.. INVESTIGACIÓN	23
.. OBJETIVO GENERAL.....	24
MANUSCRITOS.....	ERROR! BOOKMARK NOT DEFINED.
CAPÍTULO II: DIVERSIDAD α, β y γ DE EPÍFITAS VASCULARES A LO LARGO DEL GRADIENTE CLIMÁTICO DE CHILE CONTINENTAL.....	27
.. ABSTRACT	28
.. INTRODUCTION	30
.. MATERIALS AND METHODS.....	33
Study area.....	33
Climatic variables.....	35
Data analysis	37
.. RESULTS.....	37
.. DISCUSSION.....	45
CAPÍTULO III: VARIACIÓN DE LA DIVERSIDAD FUNCIONAL DE HELECHOS EPÍFITOS A LO LARGO DEL GRADIENTE MEDITERRÁNEO-TEMPLADO DE CHILE CONTINENTAL.....	50
.. RESUMEN	51
.. ABSTRACT	53

.. **INTRODUCCIÓN** 55

.. **MATERIALES Y MÉTODOS** 58

Sitios de estudio y especies 58

Abundancia relativa y rasgos funcionales 59

Índices de diversidad funcional 62

.. **RESULTADOS** 64

.. **DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES** 72

DISCUSIÓN GENERAL76

CONCLUSIONES GENERALES79

BIBLIOGRAFÍA GENERAL82



INDICE DE FIGURAS

Figura 1.1. Esquema de la diversidad alfa (α), beta (β) y gamma (γ) a lo largo de un gradiente ambiental. Los círculos representan sitios con diferentes especies (figuras).	13
Figura 1.2. Variación latitudinal de los factores ambientales en el gradiente de Chile continental. Datos obtenidos de Worldclime versión 2.....	19
Figure 2.1. α and $\beta\tau$ -diversity distribution of vascular epiphytes along the latitudinal gradient ($^{\circ}$ S). Cubic function adjustment for α -diversity distribution; $R^2 = 0.7244$, $P < 0.0001$, and quadratic function curve for $\beta\tau$ -diversity distribution; $R^2 = 0.5289$, $P < 0.001$	39
Figure 2.2. The relationship of γ -diversity with α and $\beta\tau$ -diversity. The values of $\log(\beta\tau)$ close to 0 indicate that the dissimilarity in species composition increases. $\log(\alpha$ -diversity) $R^2 = 0.97$, $P = 0.0003$. $\log(\beta\tau)$ $R^2 = 0.5645$, $P = 0.0003$	41
Figure 2.3. CCA ordination diagram with epiphyte species (circles) and climatic variables (lines). APP: annual precipitation, SPP: precipitation seasonality, AMT: annual mean temperature, TMAX: maximum temperature of warmest month, TMIN: minimum temperature of coldest month, STM: temperature seasonality	44
Figura 3.1. Ubicación de los sitios de muestreo.....	59
Figura 3.2: Fotografías de algunas especies de helechos epífitos encontradas en los sitios de muestreo: A) <i>Asplenium dareoides</i> , B) <i>Grammitis magellanica</i> , C) <i>Hymenoglossum cruentum</i> , D) <i>Hymenophyllum caudiculatum</i> , E) <i>Hymenophyllum dentatum</i> , F) <i>Hymenophyllum dicranotrichum</i> , G) <i>Hymenophyllum ferrugineum</i> , H) <i>Hymenophyllum pectinatum</i> , I) <i>Hymenophyllum plicatum</i> , J) <i>Serpyllopsis caespitosa</i> , K) <i>Pleopeltis macrocarpa</i> y L) <i>Synammia feuillei</i>	67
Figura 3.3. Distribución de la diversidad alfa y beta para los seis sitios de muestreo	68
Figura 3.4. Componentes de la diversidad funcional (CWM, FDvar y FRO) para LMA (a, b y c) y CCI (d, e y f) a lo largo del gradiente latitudinal.	69
Figura 3.5. Distribución de FDis a lo largo del gradiente latitudinal.....	70

Figura 3.6. Partición de la diversidad funcional total (barra completa) entre la diversidad funcional entre (barra negra) y dentro (barra gris) de las especies en seis sitios de muestreo a lo largo del gradiente latitudinal. La diversidad total se expresa como variación del rasgo para CCI (a y c) y LMA (b y d). La varianza se obtiene utilizando datos de presencia de especies y datos de abundancia relativa de la especie.71



INDICE DE TABLAS

Tabla 1.1. Especies epífitas vasculares presentes en Chile continental.	21
Tabla 2.1. List of vascular epiphytes in continental Chile.	36
Table 2.2. Values of the partial coefficients of multiple regression models (β) between climatic variables and α -diversity (standardised by the area of the latitudinal band). Model $R^2 = 0.56$, $F_{(4, 34)} = 14.18$, $P < 0.0001$. APP: annual precipitation, SPP: precipitation seasonality, AMT: annual mean temperature, TMAX: maximum temperature of warmest month, TMIN: minimum temperature of coldest month, STM: temperature seasonality. (*) Significant data.	40
Table 2.3. Values of the INTERSET correlations between the environmental variables and the first and second axes obtained in CCA. APP: annual precipitation, SPP: precipitation seasonality, AMT: annual mean temperature, TMAX: maximum temperature of warmest month, TMIN: minimum temperature of coldest month, STM: temperature seasonality. (*) Best correlation.	42
Tabla 3.1. Sinopsis descriptiva de los sitios de muestreo. TMA=temperatura media anual, PMA= precipitación anual, ETM=estacionalidad de la temperatura (CV), EPP=estacionalidad de la precipitación (CV). CV=Coeficiente de variación.	61
Tabla 3.2. Índices de diversidad funcional.	63
Tabla 3.3. Composición del ensamble de helechos epífitos en los distintos sitios de muestreo.	66

RESUMEN GENERAL

Describir los patrones de distribución geográfica de la diversidad y determinar los procesos que la controlan son parte de los objetivos principales en ecología. Generalmente esta problemática se aborda desde un enfoque taxonómico, ya que permite describir, comparar y analizar los patrones de distribución espacial de la diversidad de especies. Sin embargo, esta aproximación tiene un uso limitado para determinar y evaluar los factores asociados con estos patrones, ya que supone que las especies son equivalentes, enmascarando las diferencias que provienen de sus historias evolutivas, su filogenia o su ecología. Esta falencia del enfoque taxonómico se puede suplir al incorporar una aproximación funcional en el análisis de distribución, que permite medir las características morfológicas, fisiológicas o fenológicas que reflejan cómo las especies capturan y usan los recursos.

En esta investigación doctoral, se evaluó la distribución geográfica de los componentes de la diversidad taxonómica y funcional de las epífitas vasculares en un gradiente latitudinal amplio y se describió la relación de los patrones de distribución con factores climáticos que covarían con el gradiente latitudinal. En el primer artículo, se utilizó el enfoque taxonómico para describir los cambios en la diversidad alfa (α), beta (β) y gamma (γ) de las epífitas vasculares a lo largo del gradiente climático de Chile continental. Además, se evaluó el efecto de variables climáticas sobre dichos patrones de distribución latitudinal. En el segundo artículo, utilizando un el enfoque funcional, se describió la diversidad de seis ensamblajes de helechos epífitos distribuidos a lo largo del

gradiente mediterráneo templado de Chile (aproximadamente 800 km). Los índices funcionales utilizados permitieron describir en cada ensamble el Promedio ponderado de la comunidad (CVM), la Diversidad funcional (FDvar), la Regularidad funcional (FRO) y la Dispersión funcional (FDis) de dos rasgos foliares (LMA, masa foliar por área y CCI, índice de contenido de clorofila). Al mismo tiempo, se evaluó la importancia de la variación intra e interespecífica de la diversidad utilizando el índice de diversidad funcional de Rao.

Nuestros resultados muestran que la diversidad α , $\beta\tau$ y γ varía ampliamente a lo largo del gradiente y presenta patrones complejos que dependen de variables climáticas que varían con la latitud. La diversidad α presentaba un patrón de distribución unimodal con valores máximos entre 38°S y 47°S. La diversidad $\beta\tau$ mostró cambios abruptos en la zona norte del gradiente (zona árida 17°S-28°S) asociada con epífitas cuya distribución está restringida a sitios aislados donde la disponibilidad de agua depende de la niebla. Más al sur del gradiente, en la zona de clima templado, la distribución de las especies se superpone ampliamente, lo que conduce a una disminución en los valores de $\beta\tau$. La diversidad α aumenta con la latitud, alcanzando un máximo en el bosque templado (38°S y 47°S). El análisis de ordenación sugiere que las especies con mayor tolerancia a los cambios de temperatura y precipitación pueden distribuirse desde los bosques templados hasta el clima mediterráneo, mientras que las especies más sensibles a las condiciones climáticas restringen su distribución a las zonas templadas. Estos resultados coinciden con la hipótesis de Brown, que propone una correlación entre la amplitud del nicho y el tamaño del rango geográfico.

En el enfoque funcional, los resultados obtenidos indican que los índices de diversidad funcional no presentan un cambio significativo con el aumento de la latitudinal (a excepción de CWM_{LMA}) que permita relacionar la distribución de la diversidad funcional con el efecto del filtro ambiental. La disminución latitudinal significativa de CWM_{LMA} , sugiere que frente a filtros ambientales (e.g. precipitación y estacionalidad) los helechos epífitos responden restringiendo los valores del rasgo, de acuerdo a estrategias ecológicas relacionadas con la seguridad de las hojas y la longevidad. Los datos de partición de la diversidad apoyan parcialmente esta conclusión, ya que en la mayoría de los sitios la diversidad funcional total esta explicada principalmente por variación dentro de las especies. Para CCI, los valores similares de CWM_{CCI} y la baja divergencia funcional en la zona templada, pueden interpretarse como convergencia de rasgos asociado a la presencia de un filtro ambiental. Sin embargo, la variación entre especies explicó el 70% de la variación total de la diversidad funcional, lo que refleja una diferenciación entre especies en la adquisición de recursos ligada a la captación de luz y no la restricción de valores del rasgo.

CAPITULO I: INTRODUCCIÓN GENERAL

Comprender el patrón de distribución de la riqueza de especies y los mecanismos que lo mantienen continúan siendo temas centrales en dentro de las preguntas ecológica (Qian & Ricklefs 2007, Melo et al. 2009, Wang et al. 2009, Kraft et al. 2011, Meynard et al. 2011).

A macro escala, el uso de gradientes latitudinales para la descripción de patrones geográficos, permite obtener información sobre lo que ocurre con las especies o la comunidad cuando se presenta un cambio gradual de factores ambientales que covarían con la latitud (Riesh et al. 2018), ayudando a comprender los procesos asociados tanto a la distribución de las especies como al ensamblaje comunitario. En este sentido, la descripción del patrón geográfico de la diversidad taxonómica es el punto de inicio para establecer las relaciones entre la distribución de especies y variación de factores ambientales (Storch et al. 2007). Sin embargo, para investigar los mecanismos asociados a dicha distribución se requiere un enfoque funcional, que permita describir la distribución de rasgos morfológicos, fisiológicos y ecológicos dentro de las comunidades (Petchey & Gaston 2006). Ambas aproximaciones (taxonómica y funcional) se complementan permitiendo tener una visión amplia de los patrones geográficos de la diversidad de especies.

.. DIVERSIDAD TAXONÓMICA

La forma clásica para describir patrones de distribución es a través de la diversidad de especies considerando sus componentes (Figura 1-2) diversidad alfa (α), beta (β) y

gamma (γ). La diversidad α ha sido definida como diversidad de inventario ya que deriva de la riqueza de especies en un sitio o nivel espacial dado, mientras que la diversidad γ evalúa la proporción de la diversidad total encontrada en diferentes hábitat, paisajes o regiones (Jurasinski et al. 2009). La diversidad β proviene de los cambios en la composición de especies de un sitio o nivel espacial a otro (Whittaker 1960, 1972, Cody 1986, Crist et al. 2003) y se calcula utilizando datos de disimilitud o rotación de especies entre pares de muestras (Magurran 1988, Vellend 2001).

La aproximación taxonómica de la diversidad ha sido utilizada en el desarrollo de importantes teorías en ecología de comunidades como en la de Biogeografía de Islas (MacArthur & Wilson 1967), la Teoría de Perturbación Intermedia (Connell 1978) y la Teoría neutral (Hubbell 2001) y ha permitido establecer patrones de distribución en varios grupos taxonómicos a distintas escalas ecológicas (e.g. Willig et al. 2003, Mutke & Barthlott 2005, Barthlott et al. 2007), siendo el más llamativo el denominado Gradiente Latitudinal de la Diversidad (GLD) por su consistencia a través del espacio, escalas y grupos taxonómicos (Hillenbrand 2004). El GLD plantea que la riqueza de especies disminuye con el aumento de la latitud (Kraft 2011), como consecuencia del cambio en factores que covarían con la latitud (e.g. variables históricas, geográficas, bióticas, abióticas y estocásticas) y que limitan la distribución de especies desde el ecuador a los polos (Willig et al. 2003). Por su parte el incremento de la diversidad β se interpretan como cambios en procesos ecológicos que ocurren a lo largo del gradiente (e.g. habilidad de dispersión, filtros ambientales) (Qian & Ricklefs 2007), y cuyos valores más altos se producen cuando la comunidad ocupa un ambiente heterogéneo

(Wiersma & Urban 2005, Crist & Veech 2006). Al mismo tiempo se ha descrito que la diversidad α y β pueden tener patrones latitudinales similares (Qian & Rickefs 2007, Zhang et al. 2014) y que el comportamiento de la diversidad β pueda diferir entre grupos taxonómicos como ocurre con helechos, musgos, hepáticas y espermatofitos en el gradiente latitudinal de Europa (Mateo et al. 2016).

A pesar de su utilidad en la descripción de patrones ecológicos, la diversidad taxonómica no permite inferir los mecanismos ecológicos asociados a dichos patrones debido a que no se consideran las diferencias que provienen de las historias evolutivas, la filogenia o la ecología funcional de las especies (Hooper et al. 2002, Marquet et al. 2004, Cornwell et al. 2006, Villéger et al. 2008, Gotelli & Chao 2013, Purschke et al. 2013) ya que estas son tratadas como unidades equivalentes.

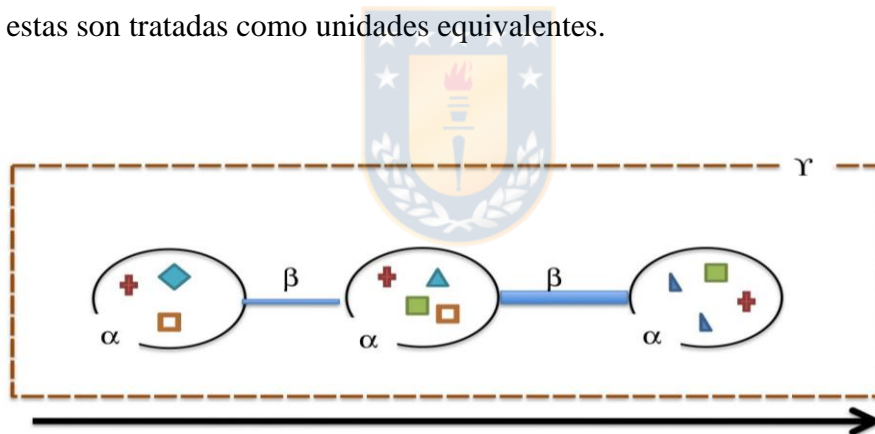


Figura 1-1. Esquema de la diversidad alfa (α), beta (β) y gamma (γ) a lo largo de un gradiente ambiental. Los círculos representan sitios con diferentes especies (figuras).

.. **DIVERSIDAD FUNCIONAL**

El patrón de diversidad taxonómica se puede ampliar considerando las diferencias entre las especies a partir de la descripción de la diversidad funcional (Gotelli & Chao 2013), que consiste en medir rasgos morfológicos, fisiológicos o de la historia de la vida relacionados con la adecuación biológica (Violle et al. 2007), que determinan diferencias entre las especies en su productividad y rendimiento afectando su distribución natural (Wright et al. 2004). Estos rasgos influyen en la respuesta de las especies a cambios en condiciones ambientales (Villéger et al. 2010) y reflejan la forma en que las especies capturan y utilizan los recursos (Cornelissen et al. 2003, Westoby & Wright 2006). Además, permite una comprensión amplia e integrada de la ecología a grandes escalas temporales y espaciales ya que, a partir de rasgos medidos a nivel de individuo, se puede describir la diversidad funcional en poblaciones, comunidades y ecosistemas (Violé et al. 2014).

La aproximación funcional es útil para responder preguntas relacionadas con las normas que rigen en ensamble comunitario (e.g. McGill et al., 2006, Shipley, 2010, Suding et al., 2008, Cornwell & Ackerly 2009, Mason et al. 2012, Spasojevic & Suding 2012) o bien con la distribución de organismos a lo largo de gradientes ambientales (Chapin et al., 1993, Grime, 1979, Westoby et al., 2002). En una comunidad o un conjunto de especies, la diversidad funcional puede ser descrita usando diferentes índices que permiten estimar el valor medio de un rasgo o describir su variabilidad en la comunidad (riqueza funcional, divergencia funcional y equidad funcional) (Mouchet et al. 2010, garnier, Navas & Grigulis 2016). La selección del índice de diversidad depende

de la pregunta de investigación, pero se sugiere utilizar una combinación de índices ya la información que entregan es complementaria (Villéger, Mason & Mouillot 2008).

En un gradiente climático amplio (e.g. gradiente latitudinal de varios cientos de kilómetros), la presencia de filtros ambientales puede restringir los valores de un rasgo funcional (van der Valk 1981, Keddy 1992, Weiber & Keddy 1995, 1999, Díaz et al 1998, Cornwell et al 2006, Shipley et al 2006, Cornwell et al 2009, Weiher et al 1998) cambiando el valor promedio comunitario de este rasgo (Kraft et al 2008), disminuyendo la divergencia funcional (Kraft et al .2008) y la riqueza o espacio funcional ocupado por la comunidad (Weither & Keddy 1995, Cornwell et al. 2006). Estas diferencias pueden reflejar el recambio y la variación de la abundancia relativa de las especies (Leps et al. 2011, Violle et al. 2012), así como la variabilidad intraespecífica, principalmente cuando hay una baja rotación de en la composición de especies (Albert et al. 2011). Si bien aún no está claro en qué medida la variación intraespecífica modifica la cuantificación de la diversidad funcional, algunos datos muestran que este factor puede explicar hasta un 25% de la variación de los rasgos comunitarios (Albert et al. 2010, 2012, Hulshof & Swenson, 2010, Jung et al. 2010, Messier et al. 2010, de Bello et al. 2011). Por lo tanto, determinar la contribución de la variabilidad intraespecífica puede ser esencial para comprender cómo reaccionan las comunidades a los cambios ambientales.

Un grupo de rasgos funcionales ampliamente utilizados son aquellos relacionados con características foliares (e.g. Reich et al. 1992, 1997, Westoby & Wright 2006, Wright et al. 2004), que permiten describir un patrón a escala global que se denomina “espectro de economía foliar” (LES, del inglés Leaf Economics Spectrum), el

cual muestra el compromiso que existe entre la adquisición y conservación de recursos, relacionando los rasgos foliares, el desempeño y la distribución de las especies (Wright et al. 2004). Dentro del espectro de economía foliar, la masa foliar por unidad de área (LMA gm^{-2} , del inglés Leaf Mas per Area) es un rasgo que varía ampliamente entre especies (Poorter et al. 2009, Villar et al. 2013) y que se considera clave para explicar las estrategias de crecimiento de las plantas (Lambers & Poorter 1992, Westoby et al. 2002, Porter et al. 2009). A pesar de ser un rasgo morfológico, el LMA se relaciona con características fisiológicas a nivel foliar (Niinemets & Sack 2006, Poorter et al. 2009) como la tasa fotosintética máxima (A_{max}) que disminuye mientras que el LMA aumenta (Wright et al. 2004). Esta tendencia también se observa con otros rasgos que se asocian positivamente a la actividad fotosintética como el contenido de clorofila foliar ($\text{Chl } \mu\text{g cm}^{-2}$) (Gitelson et al. 2003, Matsubara et al. 2009, Coste et al. 2010, de la Riva et al. 2016).

Para los rasgos asociados a la adquisición de recursos (LES) es posible predecir el comportamiento de su distribución a lo largo de gradientes regionales y globales de precipitación y temperatura (Wright et al. 2004). Para LMA, el valor promedio del rasgo para un conjunto de especies aumenta frente al incremento de la temperatura media anual (Wright et al. 2004), mientras que rasgos relacionados positivamente con la fotosíntesis, como la concentración de clorofila foliar, disminuyen frente al mismo gradiente.

.. EPÍFITAS VASCULARES

Las epífitas vasculares son especies que germinan y desarrollan todo su ciclo de vida sobre hojas, ramas o tronco de árboles y arbustos, para conseguir un soporte mecánico, sin tener ningún tipo de contacto metabólico con la planta hospedera (forófito) ni con el suelo (Benzing 1990, Zotz & Andrade 2002, Zotz 2013). A nivel mundial se han descrito 27.614 especies epífitas vasculares, las que representan el 9% de la diversidad global de cormófitos (Zotz 2013). La máxima diversidad de epífitas se encuentra en la zona tropical, donde pueden llegar a representar el 35% de las especies de plantas vasculares (Gentry & Dodson 1987, Zotz & Hietz 2001). A partir de la zona tropical se describe una fuerte disminución latitudinal en la diversidad de epífitas (Benzing 1990, Zotz 2005) que estaría vinculado a la baja disponibilidad de agua y al aumento de eventos con temperaturas bajo cero (Zotz 2005).

En el hemisferio sur existen sitios, donde la riqueza de epífitas es mayor a la que se presenta a la misma latitud en el hemisferio norte e incluso puede ser comparable a lo que se observa en los trópicos en términos de biomasa (Dawson & Sneddon 1969, Johansson 1974, Zotz 2005). Esta alta diversidad se ha observado en el bosque templado de Nueva Zelanda y Chile (Gentry & Dodson 1987, Benzing 1990, Arroyo et al. 1997, Zotz 2005), donde la comunidad de forófitos corresponde a bosques siempre verdes y caducifolios, y el clima presenta una alta humedad ambiental y heladas poco frecuentes (Zotz 2005). En Chile existen 31 especies vasculares (Tabla 1-1) con representantes en Angiospermas (Bromeliaceae y Gesneriaceae) y Pteridófitas (Polypodiaceae,

Hymenophyllaceae, Aspleniaceae y Grammitidaceae), siendo Hymenophyllaceae la familia más diversa (Marticorena et al. 2010).

Los estudios a escala macro ecológica que describen la distribución de especies vasculares en Chile continental incluyen a las epífitas como parte de las especies herbáceas (Bannister et al. 2012) o como especies del dosel (Villagrán & Hinojosa 1997), por lo que el patrón de distribución de la forma de vida queda enmascarado y no ha sido bien estudiada como un grupo funcional independiente. En estos estudios, se observa que en general la distribución geográfica de la vegetación coincide con los diferentes Bioclima continentales revelando una fuerte conexión con el gradiente climático norte-sur (Luebert & Plischoff 2017, Bannister et al. 2012). Al mismo tiempo, los cambios en riqueza y composición de especies vasculares son más evidentes en las zonas de transición climática, mientras que dentro de cada Bioclima la variación es menor (mayor homogeneidad climática) (Moreira-Muñoz 2011). Los datos de distribución potencial de especies epífitas muestran que hay representantes de esta forma de vida a lo largo de casi todo el territorio (ver Marticorena et al. 2010). En este rango geográfico la variación de los factores ambientales genera una combinación de condiciones que cambian gradualmente de norte a sur (Figura 1-2), y si consideramos que las epífitas se desarrollan en condiciones ambientales estrictas (Lugo & Scatena 1992, Benzing 1998, Zotz & Bader 2009), resulta interesante evaluar si el conjunto de epífitas presenta variación de rasgos funcionales frente a los filtros ambientales que se presenta a lo largo del gradiente, que le permitan tener una distribución geográfica amplia.

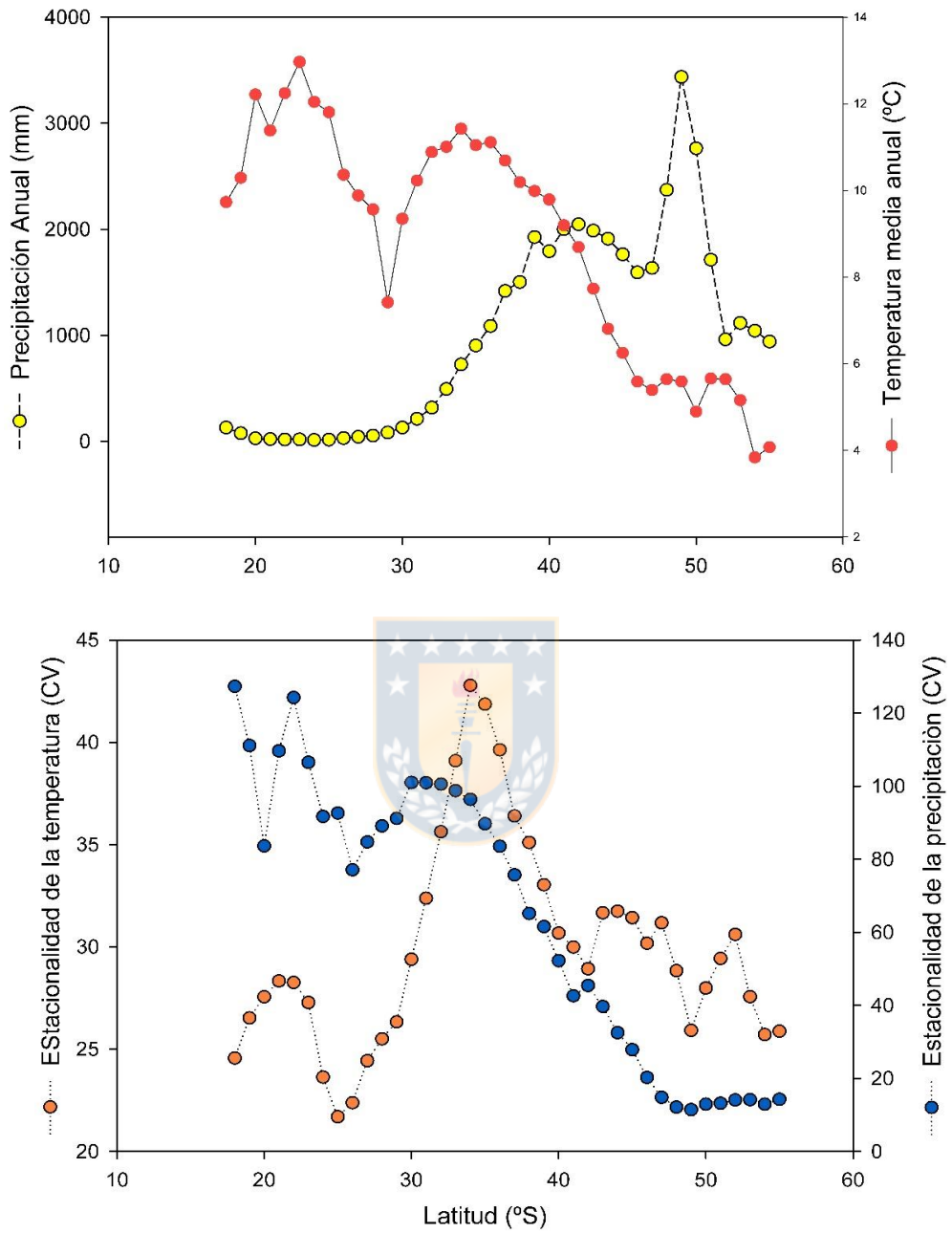


Figura 1-2. Variación latitudinal de los factores ambientales en el gradiente de Chile continental. Datos obtenidos de Worldclime versión 2.



Tabla 1-1. Especies epífitas vasculares presentes en Chile continental.

FAMILIA	ESPECIE	NOMBRE COMÚN	ORIGEN
ASPLENIACEAE	<i>Asplenium dareoides</i> Desv.	Filu-lahuén	Nativa
	<i>Asplenium trilobum</i> Cav.	--	Nativo
BROMELIACEAE	<i>Fascicularia bicolor</i> (Ruiz et Pav.) Mez	Chupalla	Endémica
	<i>Tillandsia capillaris</i> Ruiz et Pav.	Calachunca	Nativa
	<i>Tillandsia geissei</i> Phil.	--	Endémica
	<i>Tillandsia landbeckii</i> Phil.	Clavel del aire	Nativa
	<i>Tillandsia usneoides</i> (L.) L.	Barbón	Nativa
GESNERIACEAE	<i>Sarmienta scandens</i> (J.D.Brandis) Pers.	Medallita	Endémica
GRAMMITIDACEAE	<i>Grammitis magellanica</i> Desv.	--	Nativa
	<i>Grammitis Patagonica</i> Parris	--	Nativa
	<i>Grammitis poeppigiana</i> (Mett.) Pic. Serm.	--	Nativa
HYMENOPHYLLACEAE	<i>Hymenoglossum cruentum</i> (Cav.) C. Presl	Helecho película	Nativa
	<i>Hymenophyllum caudiculatum</i> Mart.	Pallante chilote	Nativa
	<i>Hymenophyllum cuneatum</i> Kunze	--	Endémica
	<i>Hymenophyllum darwinii</i> Hook. f. ex Bosch	--	Nativa
	<i>Hymenophyllum dentatum</i> Cav.	Shushu-lahuén	Nativa
	<i>Hymenophyllum dicranotrichum</i> (C. Presl) Sadeb.	--	Endémica
	<i>Hymenophyllum falklandicum</i> Baker	--	Nativa
HYMENOPHYLLACEAE	<i>Hymenophyllum ferrugineum</i> Colla	--	Nativa
	<i>Hymenophyllum fuciforme</i> Sw.	--	Nativa
	<i>Hymenophyllum krauseanum</i> Phil.	--	Nativa
	<i>Hymenophyllum pectinatum</i> Cav.	--	Nativa
	<i>Hymenophyllum peltatum</i> (Poir.) Desv.	--	Nativa
	<i>Hymenophyllum plicatum</i> Kaulf.	--	Nativa
	<i>Hymenophyllum secundum</i> Hook. & Grev.	--	Nativa
	<i>Hymenophyllum seselifolium</i> C. Presl	--	Nativa

FAMILIA	ESPECIE	NOMBRE COMÚN	ORIGEN
	<i>Hymenophyllum tortuosum</i> Hook. & Grev.	--	Nativa
	<i>Hymenophyllum umbratile</i> Diem & J.S. Licht.	--	Nativa
	<i>Serpyllopsis caespitosa</i> C. Chr.	--	Nativa
POLYPODIACEAE	<i>Pleopeltis macrocarpa</i> (Bory ex Willd.) Kaulf.	--	Nativa
	<i>Synammia feuillei</i> (Bertero) Copel.	Pillavilcún	Nativa



.. INVESTIGACIÓN

Esta tesis describe la variación espacial de los componentes de la diversidad taxonómica y funcional de las epífitas vasculares el gradiente latitudinal de Chile continental y evalúa su relación con factores que covarían con el gradiente, como temperatura media anual, precipitación, temperatura máxima y mínima.

El primer artículo de esta tesis, a partir de datos de herbario, describe de la distribución de la diversidad taxonómica de epífitas vasculares, considerando los componentes alfa, beta y gama de la diversidad. Además, se describió el cambio de las variables climáticas que covarían con en el gradiente latitudinal de Chile continental para determinar su relación con los cambios de diversidad. Las preguntas centrales en este capítulo fueron (a) ¿Cómo cambian la diversidad α , β y γ a lo largo del gradiente latitudinal?; (b) ¿Qué relación muestra la diversidad α con las variables climáticas a lo largo del gradiente ambiental? y (c) ¿Qué variables ambientales están relacionadas con el cambio en la composición de epífitas?

El segundo artículo, se describió la distribución de la diversidad funcional en seis ensamblajes de helechos epífitos que se distribuyen en el gradiente latitudinal de Chile continental, y se evaluó la relación de la distribución funcional con factores ambientales que covarían con la latitud. A lo largo del gradiente y se estimó la diversidad funcional de dos rasgos foliares; la Masa foliar por área (LMA) y el Índice del contenido de clorofila (CCI), a través de índices de diversidad funcional que reflejan la media del rasgo funcional a nivel comunitario (Community-weighted mean, CWM), la extensión

del espacio del rasgo de acuerdo a la heterogeneidad en el valor de los atributos (Divergencia funcional FD_{var}), la regularidad de la abundancia para los valores del rasgo (FRO) y la distancia media en el espacio de rasgos multidimensionales de especies individuales al centroide de todas las especies ($FDis$) (Petchey et al. 2002, Mason et al. 2003, Garnier et al. 2004, Mouilllot et al 2005, Cornwell et al. 2006, Díaz et al. 2007, Villéger et al. 2008, Laliberté & Legendre 2010, Sonnier et al. 2010, Garnier et al. 2016). Además, se determinó la importancia de la variabilidad entre y dentro de cada ensamble utilizando el Índice de Rao (Rao 1982). Las preguntas centrales de esta investigación fueron a) ¿Cómo varía la diversidad funcional de helechos epífitos a lo largo del gradiente latitudinal y b) A lo largo del gradiente ¿Cambia la importancia de la variabilidad entre y dentro de las especies en la diversidad funcional del rasgo?



.. **OBJETIVO GENERAL**

Evaluar la variación geográfica de los componentes de la diversidad taxonómica y funcional de las epífitas vasculares en un gradiente latitudinal amplio y describir la relación de los patrones de distribución con factores que covarían con el gradiente latitudinal.

Testeamos específicamente las siguientes hipótesis:

Aproximación taxonómica

H1: Teniendo en cuenta que en las epifitas vasculares de Chile continental están dominados por helechos, se esperaban un aumento de la diversidad α hacia el sur en el gradiente climático, donde la precipitación es mayor.

H2: Los valores de diversidad β aumentan en las zonas de transición climática.

Aproximación funcional

H3: El fuerte cambio latitudinal de las condiciones climáticas actúa como un filtro ambiental que restringe los valores de los rasgos funcionales en epifitas vasculares.

Esta influencia se refleja en los cambios de la media del rasgo funcional a nivel comunitario (Community-weighted mean, CWM), así como en la disminución de los valores de variación funcional, representados en este estudio por tres índices funcionales; la extensión del espacio del rasgo de acuerdo a la heterogeneidad en el valor de los atributos (Divergencia funcional FDvar, la regularidad de la abundancia para los valores del rasgo (FRO) y la distancia media en el espacio de rasgos multidimensionales de especies individuales al centroide de todas las especies (FDis).

H4: Frente al efecto del filtro ambiental, la variación dentro de las especies predomina sobre la variación entre especies, limitando la similitud ecológica de las especies.

CAPITULOS

Diversidad α β y γ de epífitas vasculares a lo largo del gradiente climático de Chile continental

MORENO-CHACÓN, M., SALDAÑA, A. 2019. α , β and γ -diversity of vascular epiphytes along the climatic gradient of continental Chile. *New Zealand Journal of Botany* 57:18-31, DOI: 10.1080/0028825X.2018.1538050

....

Variación de la diversidad funcional de helechos epífitos a lo largo del gradiente mediterráneo-templado de Chile continental.

Moreno-Chacón & A. Saldaña. Variación de la diversidad funcional de helechos epífitos a lo largo del gradiente mediterráneo-templado de Chile continental. *Enviado Gayana Botánica*, junio 2020.

***Capítulo II: Diversidad α , β y γ de epífitas vasculares a lo largo
del gradiente climático de Chile continental***



.. **ABSTRACT**

The global diversity of vascular plants markedly decreases from the tropics to temperate zones; however, along the South American climatic gradient from Mediterranean to temperate climates, vascular epiphytes exhibit a secondary pattern in which species richness increases towards temperate rainforest. In this region, large-scale ecological studies have usually not recognised epiphytes as a distinct floristic element, so relationships of epiphyte community composition and diversity with regional climate are poorly understood. We used georeferenced herbarium data to describe the richness (α and γ -diversity) and turnover ($\beta\tau$ -diversity) of vascular epiphytes, and evaluated the relationship of species richness and community composition with climatic variables in the arid, Mediterranean and temperate zones of Chile. Our results indicate that α , $\beta\tau$ and γ -diversity patterns vary widely along the environmental gradient. α -diversity has a unimodal distribution curve with maximum values between 38°S and 47°S. In the arid region occupying the northern part of the gradient (17S - 28S), abrupt changes in species composition ($\beta\tau$ -diversity) reflect the environmental heterogeneity of the zone, where epiphyte occurrence is restricted to isolated sites where water availability depends on fog. In temperate climates further south, where spatial and temporal availability of water is more continuous, species' distributions overlap widely, leading to a decrease in $\beta\tau$ values. Calculated as the product of the α -diversity and $\beta\tau$ values, γ -diversity increases with latitude, reaching its maximum in the temperate forest region between 38°S and 47°S, in accordance with previous descriptions for vascular epiphytes. The influence of α and $\beta\tau$ -diversity on γ -diversity changes along the gradient: $\beta\tau$ -diversity is

more critical in desert and Mediterranean climates, while the contribution of α -diversity increases towards temperate climates.

Keywords: Vascular epiphytes, epiphytic ferns, temperate forest, environmental gradient, latitudinal gradient.



.. INTRODUCTION

Vascular holo-epiphytes obtain mechanical support from trees and shrubs to germinate and develop their entire life cycle, with neither physical contact with the ground, nor metabolic contact with the host plant (Benzing 1990; Zotz & Andrade 2002; Zotz 2013). The global epiphyte richness distribution shows a substantial decrease from the tropics to the temperate zones in both hemispheres (Benzing 1990; Zotz 2005). This decrease is attributed to the sensitivity of epiphytes to the environmental changes related to increasing latitude, such as the decrease in water availability (Gentry & Dodson 1987; Zotz 2005) and the increase in the frequency of sub-zero temperatures (Nieder et al. 2000; Zotz 2005). However, some southern hemisphere sites register higher epiphyte richness that described in the northern hemisphere at the same latitude, and a biomass comparable to that observed in the tropics (Dawson & Sneddon 1969; Johansson 1974; Dawson 1980; Zotz 2005). This secondary pattern cannot be explained by the general assumptions of the hypothesis related to the global distribution of vascular epiphytes (Benzing 1990; Nieder et al. 2000) because they do not consider changes in species composition associated with different regions (e.g. most tropical epiphytes are mainly Orchidaceae, whereas ferns dominate most temperate epiphyte), or the environmental variability that occurs within and between broad climatic zones (see Zotz 2005).

Large-scale patterns of epiphyte diversity in the temperate zone have not been fully explored. To advance the understanding of the patterns and processes that control epiphyte distribution along broad geographic gradients in the middle latitudes, it is

necessary to use variables that describe diversity at multiple spatial scales (α , γ and β -diversity) (Loreau 2000; Kattan & Franco 2004; Zhang et al. 2014) because their changes are associated with environmental gradients that exhibit large-scale energy constraints (O'Brien 1993; Hawkins et al. 2003) and environmental filters at the community level (Leibold et al. 2004; Cottenie 2005; Tuomisto & Ruokolainen 2006). Both α and γ -diversity are defined as diversity inventories at different scales (Jurasinski et al. 2009): α -diversity describes species richness at the local level, and γ diversity indicates the diversity of a set of communities. On the other hand, β -diversity quantifies the magnitude of change in species composition that occurs between spatial units (Whittaker 1972; Magurran 1988; Koleff & Gaston 2002; Anderson et al. 2011).

In the northern hemisphere, for both plants and animals in general, the values of these three diversity components decrease as latitude increases (Qian 1998; Qian 1999; Hawkins et al. 2003; Willing et al. 2003; Qian et al. 2005; García et al. 2007; McKnight et al. 2007; Qian & Ricklefs 2007; Chen et al. 2011; Ramos & Palmeirim 2013; Kinlock et al. 2018). However, groups like gymnosperms (Fragnière et al. 2015) and bryophytes (liverworts and hornworts) (Rozzi et al. 2008; Geffert et al. 2013; Mateo et al. 2016; Wang et al. 2017) show opposite trends to the global pattern of species richness (α -diversity) and species turnover (β -diversity). Ferns offer another example of a different latitudinal distribution trend: they show a peak in species richness in the tropics, but are also diverse in temperate zones (see Zuloaga et al. 2008a; Kreft et al. 2010). Their distribution patterns could be explained by the existence of ecological

opportunities for the development and diversification of these taxa, as described by the centres of endemism hypothesis, and appropriate adaptations to the climatic conditions in those areas (Feldberg et al. 2014; Fragnière et al. 2015).

Along its continental territory, Chile has four bioclimatic zones (tropical, Mediterranean, temperate and antiboreal) (Luebert & Pliscoff 2006), throughout which an increase in precipitation and a decrease in temperature are observed (di Castri & Hajek 1976; Bannister et al. 2012). This large climatic gradient allows the description of the epiphyte diversity distribution and the evaluation of the effects of environmental factors on that distribution on a large scale. In this area, the highest epiphyte species richness is found in the Valdivian Forest (Arroyo et al. 1995; Villagrán & Hinojosa 1997), which has an oceanic climate characterised by high precipitation and few frosts (Zotz 2005; Luebert & Pliscoff 2006). However, the available data on the species' potential distribution (Marticorena et al. 2010) show that vascular epiphytes are not restricted to the Valdivian Forest and have representatives in the different climate and vegetation types along the latitudinal gradient of continental Chile (4,700 km). Until now, studies analysing the latitudinal distribution of vascular species in Chile have grouped epiphytes within canopy species, such as lianas, vines, and hemiparasites (Villagrán & Hinojosa 1997), or within herbaceous species (Bannister et al. 2012). The inclusion of epiphytes in other groups is probably due to the imprecise definitions of the epiphyte concept (Zotz 2013), as well as their low representation in the Chilean vascular flora (1.5%) (Moreno & Saldaña unpublished data). Therefore, the latitudinal epiphyte

distribution pattern has not been described, and the effect of the marked north–south climatic gradient of continental Chile on their distribution has not been determined.

In the present study, we describe changes in the α , β and γ –diversity of epiphytes along the Chilean continental climate gradient using herbarium data to answer the following questions: (a) How do α , γ and β –diversity change along the latitudinal gradient?, (b) What relationship does α –diversity show with climatic variables along the environmental gradient?; and (c) Which environmental variables are related to the change in epiphyte composition? considering that in continental Chile epiphyte communities are generally dominated by ferns, increases in α and γ diversity were expected southward in the climatic gradient, where precipitation is higher, while β –diversity values were expected to increase in climatic transition zones.

.. MATERIALS AND METHODS

Study area

This study was conducted on the west coast of South America in continental Chile (17°35'S–56°S). Along the latitudinal gradient, a marked climatic gradient is observed where precipitation increases and temperature decreases from north to south (di Castri & Hajek 1976). The information used to describe the geographic distribution of all holo-epiphytes species in continental Chile (31 species, Table 2-1), was obtained from the georeferenced herbarium database of the Universidad de Concepción (CONC). Massive and verifiable herbarium data are useful for answering ecological questions about species distribution (see Pyke & Ehrlich 2010; Lavoie 2013). The CONC Herbarium is

the main biological plant collection in Chile, and the information obtained from the georeferenced specimen's database reflects the distribution of vascular species along the latitudinal gradient of continental Chile. The data have been recently used to describe the distribution of both native and alien species in Chile (e.g. Marticorena et al. 2010; Bannister et al. 2012; Fuentes et al. 2013). The database comprises 2,053 registers of vascular epiphytes, where 61% of the species have more than 30 records, and 32% have between 10 and 30 records. The latitudinal distribution database from the herbarium was complemented with an exhaustive bibliographical review that allowed corroborating the information obtained from CONC (Muñoz 1966; Muñoz 1980; Pisano 1982; Rodríguez 1989; Marticorena 1990; Baeza et al. 1998; Muñoz et al. 2003; Arroyo et al. 2005; Teiller et al. 2005; Luebert & Pliscoff 2006; Rodríguez et al. 2008; Zuloaga et al. 2008a, 2008b, 2008c; Parra et al. 2009; Rodríguez et al. 2009; Zizka et al. 2009; Marticorena et al. 2010; Pincheira-Ulbrich 2010; Bannister et al. 2012; Novoa 2013; Riedemann et al. 2014; Saldaña et al. 2014; Parra et al. 2015). With the distribution data, a binary matrix was constructed, considering one-degree latitudinal bands as geographical units (38 in total). From the data, the values of α , γ and $\beta\tau$ -diversity were estimated along the latitudinal gradient. First, α -diversity was calculated by adding the number of species present in each latitudinal band. Second, β -diversity (species turnover) was estimated using the Wilson-Shmida Index with the formula $\beta\tau = (g(H) + l(H))/2a$ (Wilson & Shmida 1984, Koleff et al. 2003), where $g(H)$ is the number of species present in latitudinal band j but not in band i , and $l(H)$ is the number of species present in latitudinal band i but not in band j . Finally, γ -diversity was estimated as the α -diversity

of two latitudinal bands multiplied by the value of the $\beta\tau$ index between those bands (Whittaker 1972).

Climatic variables

...

The current climatic information available in Worldclim Version 2 was used to obtain the averages for six climatic variables (<http://worldclim.org/version2>, Fick & Hijmans 2017) along the latitudinal gradient: annual precipitation (APP), precipitation seasonality (SPP), annual mean temperature (AMT), maximum temperature of warmest month (TMAX), minimum temperature of coldest month (TMIN) and temperature seasonality (STM). All the climatic variables used had a spatial resolution of 10 arc-minutes. The average data for each latitudinal band was obtained using the raster and rgdal packages in the R environment under RStudio Version 1.1.453 (RStudio, Inc., Boston, MA).

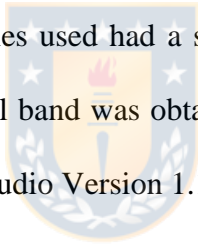


Table N° 2-1. List of vascular epiphytes in continental Chile.

FAMILY	SPECIES
ASPLENIACEAE	<i>Asplenium dareoides</i> Desv. <i>Asplenium trilobum</i> Cav.
BROMELIACEAE	<i>Fascicularia bicolor</i> (Ruiz et Pav.) Mez <i>Tillandsia capillaris</i> Ruiz et Pav. <i>Tillandsia geissei</i> Phil. <i>Tillandsia landbeckii</i> Phil. <i>Tillandsia usneoides</i> (L.) L.
GESNERIACEAE	<i>Sarmienta scandens</i> (J.D. Brandis ex Molina) Pers.
GRAMMITIDACEAE	<i>Grammitis magellanica</i> Desv. <i>Grammitis patagonica</i> (C.Chr.) Parris <i>Grammitis poeppigiana</i> (Mett.) Pic. Serm.
HYMENOPHYLLACEAE	<i>Hymenoglossum cruentum</i> (Cav.) C. Presl <i>Hymenophyllum caudiculatum</i> Mart. <i>Hymenophyllum cuneatum</i> Kunze <i>Hymenophyllum darwinii</i> Hook. f. ex Bosch <i>Hymenophyllum dentatum</i> Cav. <i>Hymenophyllum dicranotrichum</i> (C. Presl) Hook. ex Sadeb. <i>Hymenophyllum falklandicum</i> Baker <i>Hymenophyllum ferrugineum</i> Colla <i>Hymenophyllum fuciforme</i> Sw. <i>Hymenophyllum krauseanum</i> Phil. <i>Hymenophyllum pectinatum</i> Cav. <i>Hymenophyllum peltatum</i> (Poir.) Desv. <i>Hymenophyllum plicatum</i> Kaulf. <i>Hymenophyllum secundum</i> Hook. & Grev. <i>Hymenophyllum seselifolium</i> C. Presl <i>Hymenophyllum tortuosum</i> Hook. & Grev. <i>Hymenophyllum umbratile</i> Diem & J.S. Licht. <i>Serpyllopsis caespitosa</i> (Gaudich.) C. Chr.
POLYPODIACEAE	<i>Pleopeltis macrocarpa</i> (Bory ex Willd.) Kaulf. <i>Synammia feuillei</i> (Bertero) Copel.

Data analysis

The change in α , γ and $\beta\tau$ -diversity and their relationship along the latitudinal gradient was explored using quadratic and cubic functions. A multiple regression analysis was performed to evaluate the effect of climatic variables (APP, SPP, AMT, TMAX, TMIN and STM) on α -diversity distribution. The variables incorporated into the regression models were determined first by the Stepwise method, considering the Akaike Information Criterion (AIC) that evaluates the goodness of fit of the models (Johnson & Omland 2004). Subsequently, the significant variables were included in a regression analysis to describe their effect on α -diversity distribution. The Statistical Software JMP version 10 (SAS Institute, Inc., Cary, NC) was used to conduct these analyses.

A Canonical Correspondence Analysis (CCA) was used to evaluate the effect of climatic variables (APP, SPP, AMT, TMAX, TMIN, and STM) on species composition (Ter Braak & Prentice 1988). This analysis is an appropriate direct gradient analysis that avoids the problems caused by the unequal distribution of species and the effect of correlations between species or environmental variables (Palmer 1993). To test the significance of the axes, a global permutation test was performed to estimate the type I error with an alpha value of $P = 0.005$. The analysis was performed using the statistical program Past.12. (Hammer et al. 2001).

.. RESULTS

...

Different trends were found along the latitudinal gradient for α and $\beta\tau$ -diversity. On one hand, α -diversity was best fit by a cubic function ($R^2 = 0.7244$; $P < 0.0001$), showing a

unimodal distribution curve with a maximum number of species at 39°S and a pronounced decrease at <36°S (Mediterranean and desert climates) (Figure 2-1). On the other hand, the values of $\beta\tau$ in the north of the territory (<27° S, desert zone) indicated that adjacent latitudinal bands were very different in composition ($\beta\tau = 1$), while towards higher latitudes, the decrease in $\beta\tau$ values (<0.4) indicated similar species composition between adjacent bands (Figure 2-1). The γ -diversity values increased with latitude (quadratic polynomial function $R^2 = 0.8492$; $P < 0.0009$) and showed a positive relationship with α -diversity and a negative relationship with $\beta\tau$ -diversity (Figure 2-2). The multiple regression models for α -diversity (standardised by the area of each latitudinal band) included the variables SPP, TMIN and STM. The obtained model was highly significant ($P < 0.0001$) and explained 56% of the variation in epiphyte diversity along the latitudinal gradient (Table 2-2).

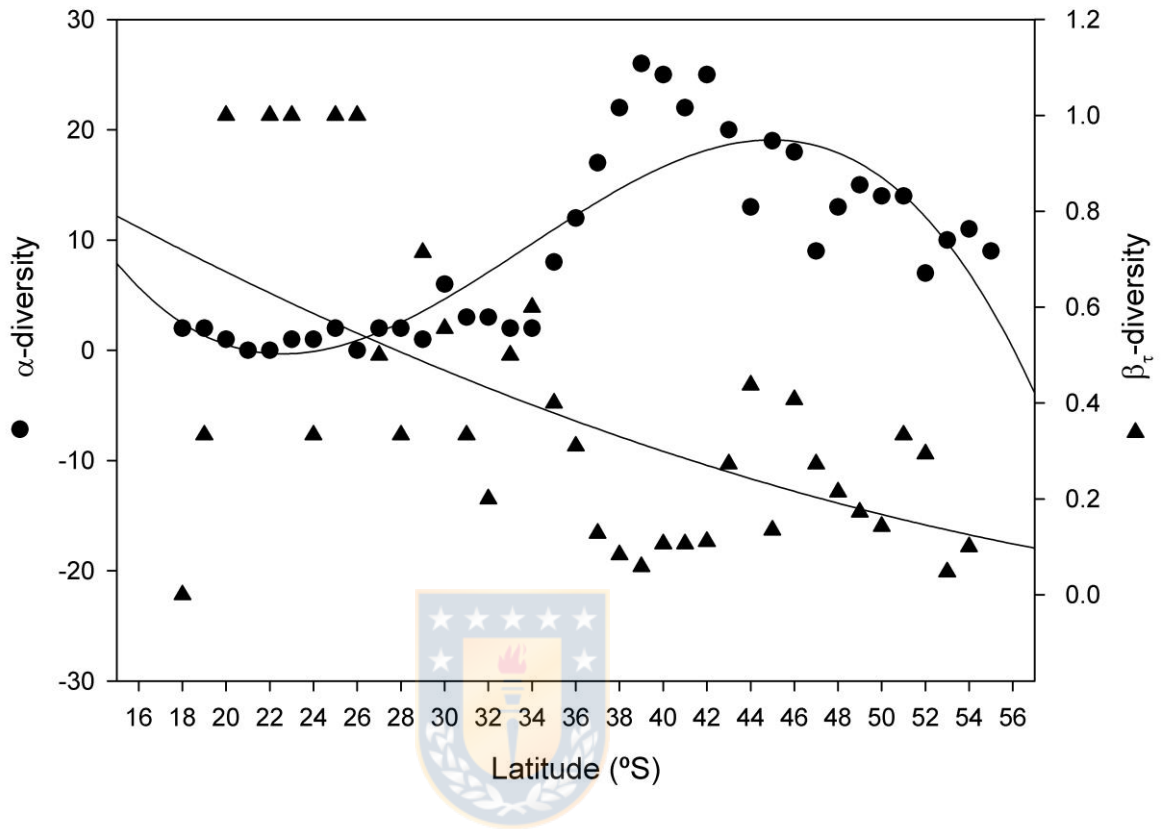
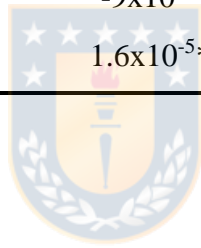


Figure 2-1. α and $\beta\tau$ -diversity distribution of vascular epiphytes along the latitudinal gradient ($^{\circ}$ S). Cubic function adjustment for α -diversity distribution; $R^2 = 0.7244$, $P < 0.0001$, and quadratic function curve for $\beta\tau$ -diversity distribution; $R^2 = 0.5289$, $P < 0.001$.

Table 2-2. Values of the partial coefficients of multiple regression models (β) between climatic variables and α -diversity (standardised by the area of the latitudinal band). Model $R^2 = 0.56$, $F_{(4, 34)} = 14.18$, $P < 0.0001$. APP: annual precipitation, SPP: precipitation seasonality, AMT: annual mean temperature, TMAX: maximum temperature of warmest month, TMIN: minimum temperature of coldest month, STM: temperature seasonality. (*) Significant data.

Climatic variables	β	$P <$
APP	-	-
SPP	-7×10^{-6} *	0.0001
AMT	-	-
TMAX	-	-
TMIN	-9×10^{-5}	0.0750
STM	1.6×10^{-5} *	0.0088



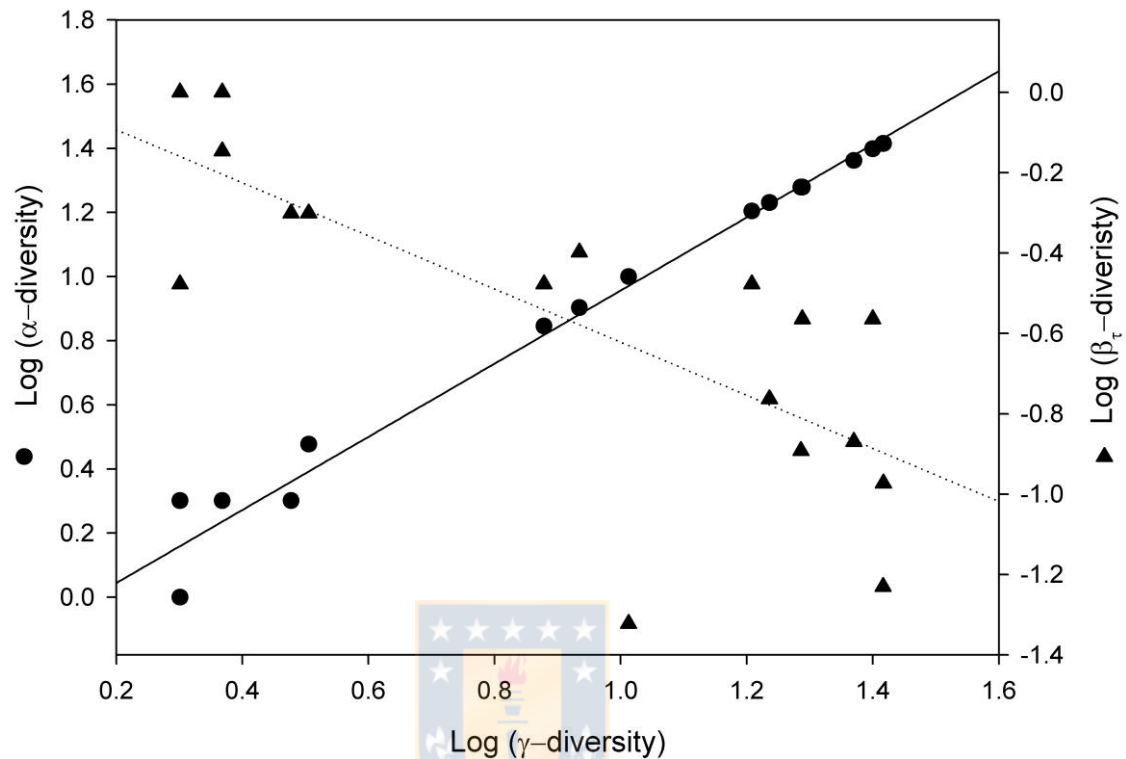


Figure 2-2. The relationship of γ -diversity with α and $\beta\tau$ -diversity. The values of $\log(\beta\tau)$ close to 0 indicate that the dissimilarity in species composition increases. $\text{Log}(\alpha\text{-diversity}) R^2 = 0.97, P = 0.0003$. $\text{Log}(\beta\tau) R^2 = 0.5645, P = 0.0003$.

The Canonical Correspondence Analysis (CCA) ordination eigenvalues of the first and second axes were higher than those of the third and fourth axes. The first and second axes accounted for 66.93% and 20.82% of the variation in species composition data respectively. The permutation test showed that both axes explained significantly more variation than would be expected by chance ($P = 0.001$). The first CCA axis represented annual precipitation (APP, Table 2-3), which was higher from left to right along the axis (Figure 2-3). The second axis showed the best correlation with

temperature seasonality (STM, Table 2-3), which increased from the top to the bottom. Species composition varied from left to right and three groups of epiphytes were observed: temperate forest species, species with a latitudinal distribution from Mediterranean to temperate climates, and species restricted to the desert (Figure 2-3).

Table 2-3. Values of the INTERSET correlations between the environmental variables and the first and second axes obtained in CCA. APP: annual precipitation, SPP: precipitation seasonality, AMT: annual mean temperature, TMAX: maximum temperature of warmest month, TMIN: minimum temperature of coldest month, STM: temperature seasonality. (*) Best correlation.

		Correlation coefficients	
		First axis	Second axis
% of variance explained		66.93	20.82
Climatic variables	APP	0.646*	5.5×10^{-6}
	SPP	0.587	0.053
	AMT	0.076	0.433
	TMAX	0.150	0.280
	TMIN	0.042	0.109
	STM	0.238	0.661*

The first group of epiphytes (quadrant II), included species mainly distributed in temperate forests (40°S–55°S); the group occupied a narrow range in the first axis – associated with APP – but it had a dispersion associated with the second axis explained by STM. The second group of epiphytes (quadrants III and IV) was composed of species with a northern distribution limit at the ecotone of the Mediterranean-temperate

vegetation (35°S–36°S). However, their distribution extended into the temperate climate (45°S), including species with disjunct distribution (*Synammia feuillei*, *Asplenium dareoides*, *Hymenophyllum dicranotrichum*, *H. peltatum* and *Sarmienta scandens*), associated with forest remnants distributed along the coast of central Chile. Finally, the epiphytes *Tillandsia capillaris*, *T. geissei* and *T. landbeckii* were restricted to the desert zone north of 30°S (quadrant I).



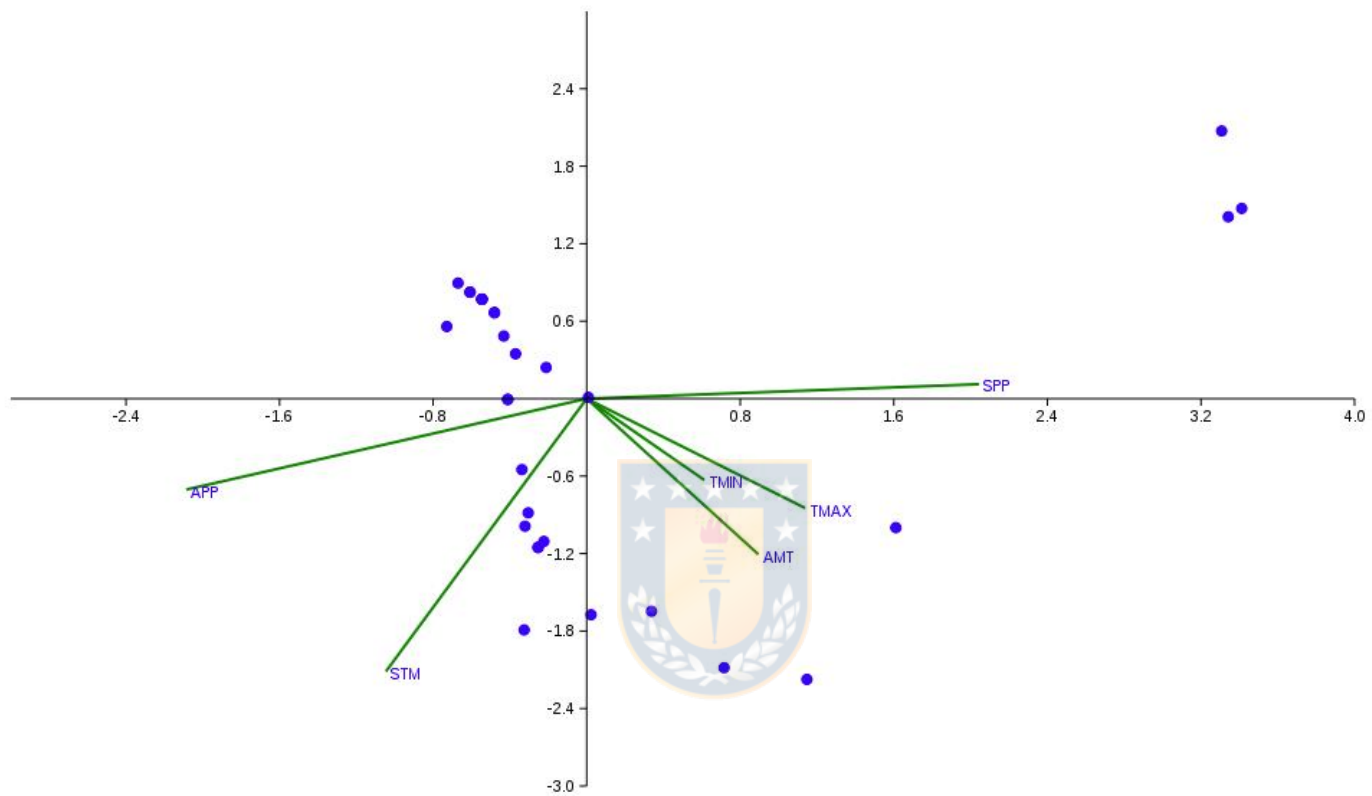


Figure 2-3. CCA ordination diagram with epiphyte species (circles) and climatic variables (lines). APP: annual precipitation, SPP: precipitation seasonality, AMT: annual mean temperature, TMAX: maximum temperature of warmest month, TMIN: minimum temperature of coldest month, STM: temperature seasonality.

.. DISCUSSION

Our results reflect the fact that environmental conditions influence the changes in vascular epiphyte diversity patterns (α , β and γ) along the bioclimatic latitudinal gradient in Chile. The α -diversity showed a unimodal latitudinal pattern (Figure 2-1), with species richness concentrated between the Mediterranean-temperate transition zone and the temperate zone (36°S–47°S), that coincides with previous descriptions of vascular epiphyte distribution (38 °S–47°S) (Arroyo et al. 1995). However, the epiphyte species peak did not converge with the geographical zone of maximum vascular species richness (including trees, grasses, and shrubs) observed in continental Chile (31°S–42°S by Bannister et al. 2012). The specific climatic preferences of epiphytic ferns can explain this result (Parra et al. 2015) because they do not coincide with the climatic characteristics of the Mediterranean zone and the lower host tree availability in the northern part of this zone (see Bannister et al. 2012).

Along the latitudinal gradient, the highest concentration of epiphytes is related to the high frequency of rainfall that maintains high humidity and water availability throughout the year (Benzing 1990; Arroyo et al. 1995; Zotz & Bader 2009). This condition also favors Hymenophyllaceae species whose distribution, both at local (Dickinson et al. 1993; Freiberg 1996; Parra et al. 2009) and regional levels (Proctor 2012), is strongly influenced by water availability and their ability to tolerate drying (Saldaña et al. 2014). The Hymenophyllaceae account for 58% of the epiphyte diversity in Chile (Table 2-1), determining the unimodal distribution of epiphyte richness along the latitudinal gradient. Data for non-vascular epiphytes, species that also have a strong water

dependence linked to spore germination and establishment (Proctor 2009; Rydin 2009), show a latitudinal unimodal distribution similar to our results, but with a maximum richness of approximately 45°S (Rozzi et al. 2008). Thereby, both distributions support the idea that there are more favourable microclimatic conditions of water availability, approximately 45°S for hygrophilic species, even if the temperature decreases.

The β -diversity (Figure 2-1) varied along the latitudinal gradient with higher values of species turnover ($\beta\tau$) to the north of the gradient, related to the desert climate (<30° S) and forest remnants between 29°S and 30°S (Pérez & Villagrán 1985). In the northern zone of the gradient (<30°S), where precipitation is absent, there are only three species of epiphytes: *Tillandsia geissei*, *T. landbeckii* and *T. capillaris*. Their populations decrease from north to south on the coast of northern Chile (Larraín et al. 2002) and also inland (Cereceda et al. 2002), limiting the distribution of these species to above 30°S because they are distributed in a fragmentary way (Rauh 1985), following the fog corridors along coastal zones where humidity increases (Pinto et al. 2006). At the same time, in forest remnants, the humidity conditions determined by fog interception allow the maintenance of epiphyte species that would otherwise only be found in higher rainfall forest environments further south (Pérez & Villagrán 1985; Francois 2004; Villagrán et al. 2004). Both situations explain the high values of $\beta\tau$ between continuous latitudinal bands in the northern zone of the latitudinal gradient.

North of 38°S the β -diversity remained practically constant, with values of $\beta\tau$ between 0.1 and 0.4 (Figure 2-1). These low replacement values are explained by the overlap of the distribution ranges in the temperate climate zone (Moreno & Saldaña

unpublished data). Thus, the community composition between pairs of latitudinal bands, 220 km along the gradient, was similar in this zone. We consider that the broad distribution ranges of epiphytic species in the temperate zone may be related to the maintenance of similar climatic conditions associated with high APP, which results in favourable water availability conditions. Also, the most extensive portion of evergreen forest in Chile is found south of 38°S, where high precipitation and the high availability of host trees provide suitable conditions for the development and establishment of epiphytic pteridophytes, which are described as generalists in relation to their host preferences (Taylor et al. 2016).

The β diversity changes were explained by the opposite latitudinal tendencies of both α and β -diversity (Figure 2-2). We observed that β -diversity determined changes in γ -diversity in heterogeneous areas in the north of the country, while α -diversity determined an increase in γ diversity in the south of the latitudinal gradient, where environmental conditions are more homogeneous (see Crist & Veech 2006; Chiarucci et al. 2010). The ordination analysis (Figure 2-3, Table 2-2), confirmed that along the latitudinal gradient the epiphyte species composition was related mainly to precipitation and temperature seasonality, separating epiphytes from the desert, Mediterranean and temperate climates. In the desert, *Tillandsia* species are highly specialised for water absorption from atmospheric humidity, having a very narrow ecological niche (Zizka et al. 2009). The clustering of the rest of the species is related to humid conditions suitable for the establishment and development of epiphyte species (mostly ferns), associated with an annual precipitation that varies between 1,000 mm and 3,500 mm per year along the latitudinal gradient. The concentration of species in zones with high precipitation that

provide the high humidity required for their growth and development, is a general pattern of epiphyte distribution described in both tropical and extra-tropical regions (Gentry & Dodson 1987; Benzing 1990; Zotz 2005; Zotz 2016).

The ordination analysis (Figure 2-3) also showed a dispersion of the species along the second axis related to STM – which decreases from 34°S to the south and indicates a latitudinal seasonality gradient – constraining the species distribution according to their niche breadth (Adams 2009). Our result suggests that species with more tolerance to temperature and precipitation changes could be distributed from the temperate forest up to the Mediterranean climate, while species more sensitive to changes in climatic conditions restrict their distribution to temperate zones. These results coincide with Brown's hypothesis, which proposes a correlation between niche breadth and geographical range size (Brown 1984).

In conclusion, our results, as in other studies of the plant distribution on the west side of the southern cone of South America (Rozzi et al. 2008; Bannister et al. 2012), contrast with the general predictions about the species distribution in temperate zones, identifying a secondary pattern in which the number of species increases with latitude. For epiphytes, our results indicate that the distribution patterns of α , γ and β diversity are complex, and depend on environmental changes along the latitudinal gradient as well as on the regional taxonomic composition. Thus, general predictions about the latitudinal diversity gradient would not explain the variation in epiphyte diversity along the latitudinal gradient, although they may agree on the existence of a higher number of species in the tropics. The description and analysis of the three levels of diversity at the

regional level allowed us to describe the contribution of environmental factors to the structure of the vascular epiphyte richness pattern along the latitudinal gradient. Knowing the diversity, distribution and species turnover along an environmental gradient could be useful for identifying sites and species that are potentially vulnerable to climate change. This statement is especially true for epiphytes, which are considered to be susceptible to the impact of global climate change due to the restricted micro-environmental conditions in which they can develop (Lugo & Scatena 1992; Benzing 1998; Zotz & Bader 2009).



***Capítulo III: Variación de la diversidad funcional de helechos
epífitos a lo largo del gradiente mediterráneo-templado de Chile
continental.***



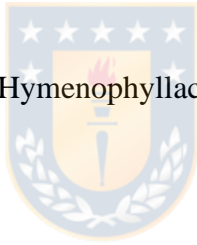
.. RESUMEN

En el gradiente mediterráneo-templado de Chile continental, los helechos epífitos muestran una amplia distribución latitudinal, a pesar de ser una forma de vida que se desarrolla en condiciones ambientales muy restringidas. En este gradiente, algunas de las condiciones climáticas relevante para el desarrollo de estas especies como la precipitación, la temperatura y la estacionalidad covarían con la latitud aparentemente sin afectar la distribución de los helechos epífitos. Nos preguntamos si la amplia distribución geográfica de los helechos epífitos responde a una estrategia ecológica que cambia en respuesta la variación climática a lo largo del gradiente latitudinal. Este trabajo describe la variación de la diversidad funcional de seis ensamblajes de helechos epífitos que se distribuyen a lo largo del gradiente climático mediterráneo-templado de Chile continental (≈ 800 km).

Se tomaron muestras de 10 individuos de cada una de las especies de helechos epífitos presentes en cada sitio para medir en ellas dos rasgos funcionales foliares; la masa foliar por área (LMA gm^{-2}) y el índice de contenido de clorofila (CCI). En cada sitio se estimó la diversidad funcional del conjunto de helechos a partir de índices que reflejan la media del rasgo funcional a nivel comunitario (Community-weighted mean, CWM), la extensión del espacio del rasgo (Divergencia funcional FDvar), la regularidad para los valores del rasgo (FRO) y la distancia media en el espacio de rasgos multidimensionales de especies individuales (FDis). Además, en cada ensamble se describió la variación de la diversidad funcional entre y dentro de las especies a través del índice de RAO.

Nuestros resultados muestran que a lo largo del gradiente se presentan un aumento de la riqueza de especies y una disminución del recambio de especies. Respecto a la diversidad funcional, solo los valores medios comunitarios para LMA (CWM_{LMA}) mostraron una relación significativa con el gradiente latitudinal, lo que sugiere un efecto del filtro ambiental para este rasgo. Los índices de diversidad para CCI muestran gran similitud en la zona templada del gradiente, lo que sugiere una fuerte convergencia de rasgos, que puede asociarse con la presencia de un filtro ambiental. Sin embargo, la alta variación entre especies (Índice de Rao), indica que existe una diferenciación en el eje del rasgo, ligada a la captación de luz, que concuerda con la distribución preferente en el gradiente vertical de algunos helechos epífitos.

Palabras claves: LMA, CCI, Hymenophyllaceae, gradiente latitudinal, rasgos funcionales foliares.



.. ABSTRACT

In the Mediterranean-temperate climatic gradient of continental Chile, epiphytic ferns show a wide latitudinal distribution, despite being a way of life that develops in very restricted environmental conditions. In this gradient, some of the relevant climatic conditions for the development of these species such as precipitation, temperature and seasonality covary with latitude apparently without affecting the distribution of epiphytic ferns. We ask if the wide geographical distribution of epiphytic ferns responds to an ecological strategy that changes in response to the climatic variation along the latitudinal gradient. Our work describes the variation in the functional diversity of six epiphytic fern assemblies that are distributed along the Mediterranean-temperate climatic gradient of continental Chile (≈ 800 km).

To measure two functional leaf traits, samples were taken from 10 individuals from each epiphytic fern species present at each site; the leaf mass per area (LMA gm^{-2}) and the chlorophyll content index (CCI). At each site, the functional diversity of epiphytic ferns was estimated from indices that reflect the mean of the functional trait at the community level (Community-weighted mean (CWM), the extent of the trait space (FDvar functional divergence), the regularity for the trait values (FRO) and the mean distance in the space of multidimensional traits of individual species (FDIs). Furthermore, in each assembly, the variation of functional diversity between and within species was described through the RAO index.

Our results show that along with the gradient species richness increases and species turnover decreases. Regarding functional diversity, only the community mean

values for LMA (CWMLMA) showed a significant relationship with the latitudinal gradient, suggesting an effect of the environmental filter for this trait. The functional indices for CCI show great similarity in the temperate zone of the gradient, suggesting a strong convergence of traits, which may be associated with the presence of an environmental filter. However, the high variation between species (Rao Index), indicates that there is a differentiation in the trait axis, linked to the light collection, which is consistent with the preferred distribution in the vertical gradient of some epiphytic ferns.

Key words: LMA, CCI, Hymenophyllaceae, latitudinal gradient, functional traits.



.. INTRODUCCIÓN

Los cambios que presenta la vegetación a lo largo de un gradiente ambiental permiten analizar lo que ocurre con la diversidad funcional en diferentes condiciones ambientales y determinar cuáles son los factores que subyacen a la distribución de las especies (ver Thakur & Chawla 2019, Moles et al. 2014, Riesch et al. 2018). En un gradiente dado, la presencia de un filtro ambiental (estrés o limitación de recursos), restringe el valor de algunos rasgos funcionales (van der Valk 1981, Keddy 1992, Weiher & Keddy 1995, 1999, Díaz et al. 1998, Cornwell et al. 2006, Shipley et al. 2006, Cornwell et al. 2009, Weiher et al. 1998) generando a nivel comunitario, baja divergencia funcional, un cambio potencial en los valores promedios (Kraft et al. 2008) y la disminución de la riqueza o espacio funcional (Weiher & Keddy 1995, Cornwell et al. 2006). El cambio en la amplitud de valores que presenta un rasgo puede ser causado por el recambio de especies y/o por la variación de la abundancia relativa de las especies afectadas por la restricción de rasgos (Leps et al. 2011, Violle et al. 2012). Al mismo tiempo, frente a una baja rotación de especies, se considera que la variación intraespecífica del rasgo puede contribuir a los cambios observados a nivel comunitario (Albert et al. 2010, 2012, Hulshof & Swenson 2010, Jung et al. 2010, Messier et al. 2010, De Bello et al. 2011), convirtiéndose así en una característica potencialmente clave en la determinación de la diversidad funcional (Des Roches et al. 2017, Hausch et al. 2018, Violle et al. 2012, Albert et al. 2012).

Existen varios rasgos funcionales que permiten definir las estrategias ecológicas en plantas en un gradiente ambiental (Westoby et al. 2002, Cornelissen et al. 2003,

Mencuccini 2003, Westoby & Wright 2006, Poorter et al. 2008, Chave et al. 2009), siendo ampliamente utilizados aquellos relacionados con el espectro de economía foliar, que describe el compromiso entre un conjunto de rasgos foliares relacionados con el balance de carbono de la plantas y el gradiente en la disponibilidad de recursos (e.g. masa foliar por unidad de área –LMA, tasa de asimilación fotosintética, contenido de nitrógeno foliar y longevidad foliar) (Chave et al. 2009, Donovan et al. 2010, Osnas et al. 2013, Kunstler et al. 2016), debido a que mantienen sus respuestas funcionales independientes de la forma de crecimiento, tipo funcional o bioma (Wright et al. 2004).

A lo largo del gradiente ambiental, la diversidad funcional puede ser descrita a través de índices que relacionan los valores de los rasgos, su variabilidad y la abundancia de las especies (Mason et al. 2013, Mouillot et al. 2005). Para rasgos individuales, entre los índices más utilizados se encuentra el Promedio Comunitario Ponderado (Community-weighted mean, CWM) que representa el valor medio del rasgo funcional en una comunidad y se interpreta como el valor dominante del rasgo en el conjunto de especies (Violle et al. 2007), la Diversidad funcional (FDvar) que indica cómo se distribuyen los valores de un rasgo estimando el grado de superposición de los valores dentro de la comunidad (Mason et al. 2005) y el índice de Regularidad Funcional (FRO) que describe la distribución en la distribución de abundancia en el espacio funcional del rasgo (Mason et al. 2005, Mouillot et al. 2005). También existen índices multirasgos, como la Dispersión funcional (FDis) el cual toma desde un espacio multivariado, las medidas de distancia de cada especie respecto al centroide obtenido para el conjunto de especies y rasgos (Laliberté & Legendre 2010). Estos índices permiten responder preguntas relacionadas con las normas que rigen en el ensamble comunitario (McGill et

al. 2006, Shipley 2010, Suding et al. 2008, Cornwell & Ackerly 2009, Mason et al. 2012, Spasojevic & Suding 2012), mostrando la ocurrencia de convergencia funcional entre especies frente a un determinado filtro ambiental (sensu Keddy 1992), así como reformular en términos funcionales hipótesis asociadas a la distribución de la riqueza de especies en un gradiente latitudinal o de estrés-recursos (Spasojevic & Suding 2012, Lamanna et al. 2014).

En Chile continental existe un amplio gradiente bioclimático que presenta un marcado aumento de la precipitación y una disminución de la temperatura de norte a sur (di Castri & Hajek 1976), y que está fuertemente ligado a la distribución de árboles, arbustos (Bannister et al. 2010) briófitas (Rozzi et al. 2008), helechos (Parra et al. 2015b) y epífitas vasculares (Moreno & Saldaña 2018). Esta última forma de vida, a pesar de desarrollarse en condiciones ambientales muy estricta (Lugo & Scatena 1992, Benzing 1998, Zotz & Bader 2009), presenta en un amplio rango de distribución geográfica, concentrando su mayor diversidad en bosques de clima mediterráneo y templado. En esta zona, cerca el 80% de la diversidad corresponde a especies de helechos epífitos, las cuales a pesar del fuerte cambio latitudinal de condiciones climáticas que afectan a su distribución (precipitación y temperatura), presentan una amplia distribución geográfica, Resulta interesante evaluar si frente a los filtros ambientales, que se presenta a lo largo del gradiente latitudinal, el conjunto de helechos epífitos presenta una variación en ciertos rasgos funcionales que les permiten tener amplios rangos de distribución latitudinal. Consideramos que la variación climática observada en el gradiente norte a sur, genera una restricción de la amplitud de los valores de los rasgos foliares seleccionados, donde los valores de LMA disminuyen en respuesta al aumento de la precipitación y la

disminución de la estacionalidad y la temperatura (ver Wright et al. 2004, Poorter et al. 2009), al mismo tiempo que los valores de CCI - que se asocia negativamente con el LMA (ver Li et al. 2018)– aumentan de norte a sur. Este compromiso entre los rasgos, se explica porque LMA es un parámetro compuesto que está relacionado con un conjunto de rasgos estructurales que pueden influir en la fotosíntesis (Matsubara et al. 2009, Poorter et al. 2009, Hassiotou et al. 2010)

En este estudio se describe la distribución de la diversidad funcional de seis ensamblajes de helechos epífitos, que se distribuyen en diferentes sitios del gradiente mediterráneo-templado de Chile continental (≈ 800 km). En cada sitio, para el conjunto de helechos epífitos, se midieron dos rasgos funcionales foliares; la masa foliar por área (LMA gm^{-2}) y el índice del contenido de clorofila (CCI, “Chlorophyll Content Index”). A través de cuatro índices de diversidad funcional, que dan cuenta de los valores promedio (CWM) y variabilidad de los rasgos (FDvar, FRO, FDis), se estimó la diversidad funcional de ambos rasgos. Al mismo tiempo, describimos la variabilidad entre y dentro de las especies del rasgo a través del método de partición de la varianza de la diversidad funcional (Índice de Rao), para evaluar su relevancia en la respuesta funcional frente al filtro ambiental.

.. MATERIALES Y MÉTODOS

Sitios de estudio y especies

Este estudio considera seis sitios que cubren aproximadamente una distancia de 880 km en el gradiente latitudinal de Chile continental (Figura 3-1), donde hay un marcado

gradiente ambiental de precipitación y temperatura (ver Tabla 3-1). Los sitios seleccionados corresponden a zonas de bosque protegido con escasa alteración antrópica, por lo que conservan características muy similares a la vegetación original. A lo largo del gradiente latitudinal se describió para cada ensamble de helechos epífitos el número de especies (diversidad α) y el recambio de especies (diversidad β -índice Wilson & Shmida 1984).

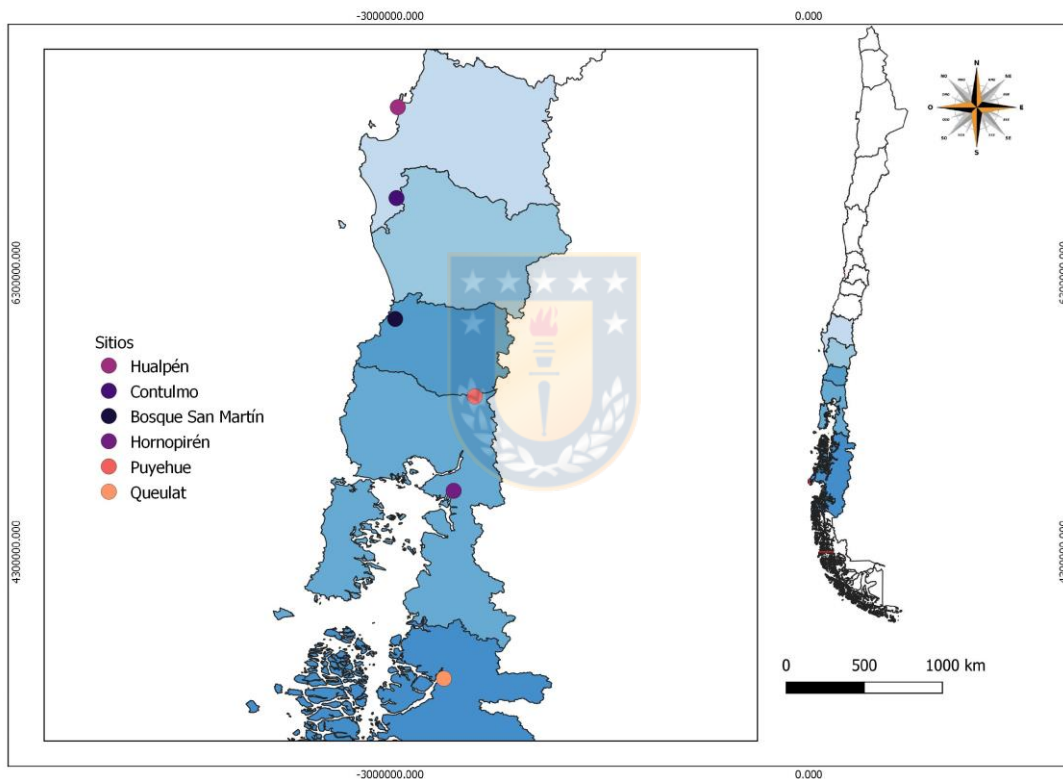


Figura 3-1. Ubicación de los sitios de muestreo.

Abundancia relativa y rasgos funcionales

El trabajo de campo se llevó a cabo durante mayo y junio de 2016. En cada sitio se estableció un muestreo sistemático no alineado, considerando 5 parcelas de 10X10 m.,

con una separación entre ellas de al menos 50 metros. Con ayuda de binoculares, se registró la presencia-ausencia de todas las especies de helechos epífitos que crecen entre los 0,5 y 10 metros de altura sobre árboles con diámetro a la altura del pecho mayor a 10 cm. Con estos datos se estimó la abundancia relativa de cada especie epífita respecto al número de árboles muestreados en cada parcela.

En cada sitio se recolectaron entre 10 y 15 frondas de cada especie completamente expandidas, sin daño aparente y creciendo entre 1 y 5 metros de altura sobre el tronco o ramas principales del árbol hospedero. Las muestras fueron puestas en bolsas plásticas y conservadas en frío hasta ser procesadas (hasta 24 horas). Con estos ejemplares, utilizando un clorofilómetro manual CCM-200 (Chlorophyll Meter SPAD-502, Minolta Camera Co.), se obtuvo del Índice de Contenido de Clorofila (CCI, "Chlorophyll Content Index"), el cual se considera un buen estimador para la concentración de clorofila, el factor más influyente en el crecimiento y respuesta nutricional de las plantas (ver Richardson et al. 2002, Coste et al. 2010, Cerovic et al. 2012, Parry et al. 2014).

Para estimar la masa foliar por área (LMA, "Leaf Mass per Area" gr/cm^2), las frondas frescas se escanearon para obtener el área foliar (cm^2) usando el programa ImageJ 1.49V (Schneider et al. 2012). Posteriormente esas frondas fueron puestas a 70°C por 48 horas en una estufa de secado eléctrica (MEMMERT Universal oven), para así obtener el peso seco utilizando una balanza analítica (Kern & Sohn GmbH, modelo ABS 120-4). El LMA, descrito como la inversión de masa seca para la intercepción de luz por unidad de área foliar (Lambers & Poorter 1992), es un rasgo robusto y ampliamente utilizado en ecología ya que captura un eje central de variación funcional en las plantas (Grime et al. 1997, Grime 2001, Westoby et al. 2002, Díaz et al. 2004).

Tabla 3-1. Sinopsis descriptiva de los sitios de muestreo. TMA=temperatura media anual, PMA= precipitación anual, ETM=estacionalidad de la temperatura (CV), EPP=estacionalidad de la precipitación (CV). CV=Coeficiente de variación.

Variables bioclimáticas ¹					Bioclima ²	Formación vegetacionales ²	Forófitos dominantes	Árboles por ha (DAP >10cm)	Localidad
Latitud	TMA (°C)	PMA (mm)	ETM (CV)	EPP (CV)					
36°47'S-73°10'W	12,87	1072	290	86,14	Mediterráneo pluviestacional oceánico	Bosque esclerófilo mediterráneo costero	<i>Cryptocarya alba</i> , <i>Peumus boldus</i>	236	Estación de Biología Hualpén
38°01'S-73°12'W	11,16	1431	300	68,94	Templado hiperoceánico	Bosque caducifolio templado costero	<i>Laurelia sempervirens</i> <i>Eucryphia cordifolia</i>	174	Monumento Nacional Contulmo Estación
39°44'S-73°12'W	10,57	2098	303	64,02	Templado oceánico	Bosque laurifolio templado	<i>Laureliopsis philippiana</i> , <i>Eucryphia cordifolia</i>	368	Experimental Bosque San Martín
40°39'S-72°11'W	9,69	2796	373	46,12	Templado oceánico	Bosque laurifolio templado lluvioso	<i>Laureliopsis philippiana</i> , <i>Eucryphia cordifolia</i> , <i>Nothofagus dombeyi</i>	346	Parque Nacional Puyehue
41°56'S-72°24'W	5,22	1709	377	47,40	Templado oceánico	Bosque siempreverde templado lluvioso	<i>Laureliopsis philippiana</i> , <i>Amomyrtus luma</i> , <i>Nothofagus nitida</i> ,	558	Parque Nacional Hornopirén
44°28'S-72°32'W	3,75	1563	380	36,07	Templado oceánico	Bosque siempreverde templado lluvioso	<i>Laureliopsis philippiana</i> , <i>Eucryphia cordifolia</i>	718	Parque Nacional Queulat

¹Variables climáticas obtenidas de Worldclim Version 2 (<http://worldclim.org/version2>, Fick & Hijmans 2017). ²Luebert & Pliscoff 2017. Ha= hectáreas, DAP =Diámetro a la altura del pecho.

Índices de diversidad funcional

Para caracterizar el ensamble de helechos epífitos en cada sitio, se utilizaron cuatro índices de diversidad funcional, que indican la media del rasgo funcional a nivel comunitario (Community-weighted mean, CWM), la extensión del espacio del rasgo de acuerdo a la heterogeneidad en el valor de los atributos (Divergencia funcional, FDvar), la regularidad de la abundancia para los valores del rasgo (FRO) y la distancia media en el espacio de rasgos multidimensionales de especies individuales al centroide de todas las especies (FDis) (ver Tabla 3-2). Para calcular los índices de diversidad se utilizó el programa F Diversity (Casanoves et al. 2011). Se evaluó la relación entre cada índice de diversidad funcional con en el gradiente latitudinal mediante el ajuste de modelos lineales.

Por otra parte, para determinar la importancia de la variación intra e interespecífica en cada sitio, se descompuso la diversidad funcional total (FD) del ensamble de epífitas en la varianza entre especies y la varianza dentro de las especies (Índice de Rao, Rao 1982), de acuerdo a la metodología propuesta por de Bello et al. (2011). La varianza puede ser calculada utilizando la presencia-ausencia de las especies (especies equivalentes) o bien ponderando las especies por su abundancia relativa, lo que permite darles mayor importancia a las especies dominantes (de Bello et al. 2007). Para obtener en cada sitio el valor del índice de Rao se utilizó la función la función “RaoRel.r” y el paquete ade4 (Dray & Dufour 2007) en el ambiente R versión 3.5.1 (R Core Team 2015).

Tabla 3-2. Índices de diversidad funcional.

Índice	Descripción	Fórmula	Basado en	Incluye abundancia
Media comunitaria ponderada (Garnier et al. 2004, Ricotta & Moretti 2011)	CWM _t Suma la media del rasgo de las especies ponderado por la abundancia relativa de la especie	$CWM_t = \sum_{i=1}^S W_i \times X_i$	Valores promedio del rasgo por especie (rasgos individuales)	Si
Divergencia funcional (Rao 1982 modificada por Masson et al. 2005)	FDvar determina la distribución de los valores de los rasgos en el ensamble	$FD_{var} = \frac{2}{\pi} \arctan \left[5 \times \sum_{i=1}^S W_i (\ln x_i - \overline{\ln x})^2 \right]$	Valores del rasgo (rasgo individual)	Si
Regularidad funcional (Mouillot et al. 2005)	FRO Mide de la uniformidad funcional de un rasgo	$FRO = \sum_{i=1}^{S-1} \min \left(PEW_{i+i+1}, \frac{1}{S-1} \right)$	Valores del rasgo (rasgo individual)	Si
Dispersión funcional (Laliberté & Legendre 2010)	FDIs Mide la distancia promedio en el espacio multidimensional del rasgo de una especie individual al centroide de todas las especies.	$FDIs = \sum_{i=1}^S W_i Z_i$	Matriz especie X rasgo (multi rasgo)	Si

W_i = abundancia relativa de la especie i , X_i = valor del rasgo para la especie i , S =número de especies, t = rasgo, min = valor mínimo entre el porcentaje de la diferencia ponderada y el espacio igualmente probable $1/(S-1)$, PEW = uniformidad parcial ponderada, Z_i = la distancia de la especie i al valor del centroide.

.. RESULTADOS

En los seis sitios de muestreo se registraron un total de 17 especies (ejemplos Figura 3-2), las cuales representan el 68% de la riqueza de helechos epífitos presentes en Chile. A lo largo del gradiente se observó que de norte a sur hay un aumento de la diversidad α y una disminución de la diversidad β (Figura 3-3), siendo muy marcado el cambio de composición de especies entre la zona mediterránea donde desaparece un gran parte de las especies de helechos película (Hymenophyllaceae) (ver Tabla 3-3).

A lo largo del gradiente, la diversidad funcional no presentó cambios significativos en la mayoría de los índices utilizados (Figura 3-4). Para CCI, entre los 38°S y los 41°S, donde se presenta la mayor diversidad de helechos epífitos y el menor recambio de especies, los cuatro ensamblajes presentes dentro de esta zona mostraron valores similares de CWM_{CCI} y $FDvar_{CCI}$, mientras que hacia los extremos norte y sur del gradiente (36°S y 44°S, respectivamente) los ensamblajes mostraron valores más altos de estos índices (Figura 3-4d y e). Por otra parte, la regularidad funcional (FRO_{CCI}) presentó una disminución de norte a sur (Figura 3-4f). Los índices de diversidad para LMA muestran comportamientos distintos a los de CCI. Los índices $FDvar_{LMA}$ y FRO_{LMA} no mostraron una relación significativa con el gradiente latitudinal (Figura 3-4b y c), mientras que el valor del CWM_{LMA} disminuyó significativamente de norte a sur (Figura 3-2a, $R^2=0,722$, $P= 0,032$). La dispersión funcional (índice multirasgo) fue similar entre los ensamblajes que se encuentran en la zona de mayor diversidad (38-41°S) donde los sitios muestran valores cercanos a 1, mientras que, en los extremos del gradiente, los

valores se incrementaron llegando a 7,16 y 3,3 en los 36° y 44° respectivamente (Figura 3-5).

En el índice de Rao se observó que para LMA la variación entre especies explica menos diversidad funcional en tres de los seis sitios considerados (Figura 3-6c y d). Para CCI, a lo largo del gradiente, la diversidad funcional entre las especies fue mucho mayor que la diversidad funcional dentro las especies (Figura 3-6a y b). En ambos rasgos, cuando se pondera por la abundancia, la diversidad funcional total de los ensambles disminuye frente a los valores obtenidos a partir de datos de presencia ausencia (Figura 3-6).



Tabla 3-3. Composición del ensamble de helechos epífitos en los distintos sitios de muestreo.

FAMILIA	ESPECIES	LATITUD (°S)					
		36	38	39	40	41	44
ASPLENIACEAE	<i>Asplenium dareoides</i> Desv.	○	○	○	○	○	○
	<i>Asplenium trilobum</i> Cav.	○	○	○	○	○	○
GRAMMITIDACEAE	<i>Grammitis magellanica</i> Desv.	–	–	○	○	○	○
HYMENOPHYLLACEAE	<i>Hymenophyllum caudiculatum</i> Mart.	–	○	○	○	○	○
	<i>Hymenoglossum cruentum</i> (Cav.) C. Presl	–	○	○	○	○	○
	<i>Hymenophyllum dentatum</i> Cav.	–	○	○	○	○	○
	<i>Hymenophyllum dicranotrichum</i> (C. Presl) Hook. ex Sadeb.	–	○	○	○	○	○
	<i>Hymenophyllum ferrugineum</i> Colla*	–	–	–	–	○	–
	<i>Hymenophyllum umbratile</i> Diem & J. Licht. *	–	–	○	–	–	–
	<i>Hymenophyllum krauseanum</i> Phil.	–	○	○	○	○	○
	<i>Hymenophyllum pectinatum</i> Cav.	–	○	○	○	○	○
	<i>Hymenophyllum peltatum</i> (Poir.) Desv.	○	○	○	○	○	○
	<i>Hymenophyllum plicatum</i> Kaulf.	○	○	○	○	○	○
	<i>Hymenophyllum tortuosum</i> Hook. et Grev.*	–	–	–	○	○	○
	<i>Serpyllopsis caespitosa</i> (Gaudich.) C. Chr.	–	–	–	○	○	○
POLYPODIACEAE	<i>Pleopeltis macrocarpa</i> (Bory ex Willd.) Kaulf.*	○	–	–	○	–	–
	<i>Synammia feuillei</i> (Bertero) Copel.	○	○	○	○	○	○

○= presente, – =ausente, *= especie no incluidas en los índices de diversidad funcional

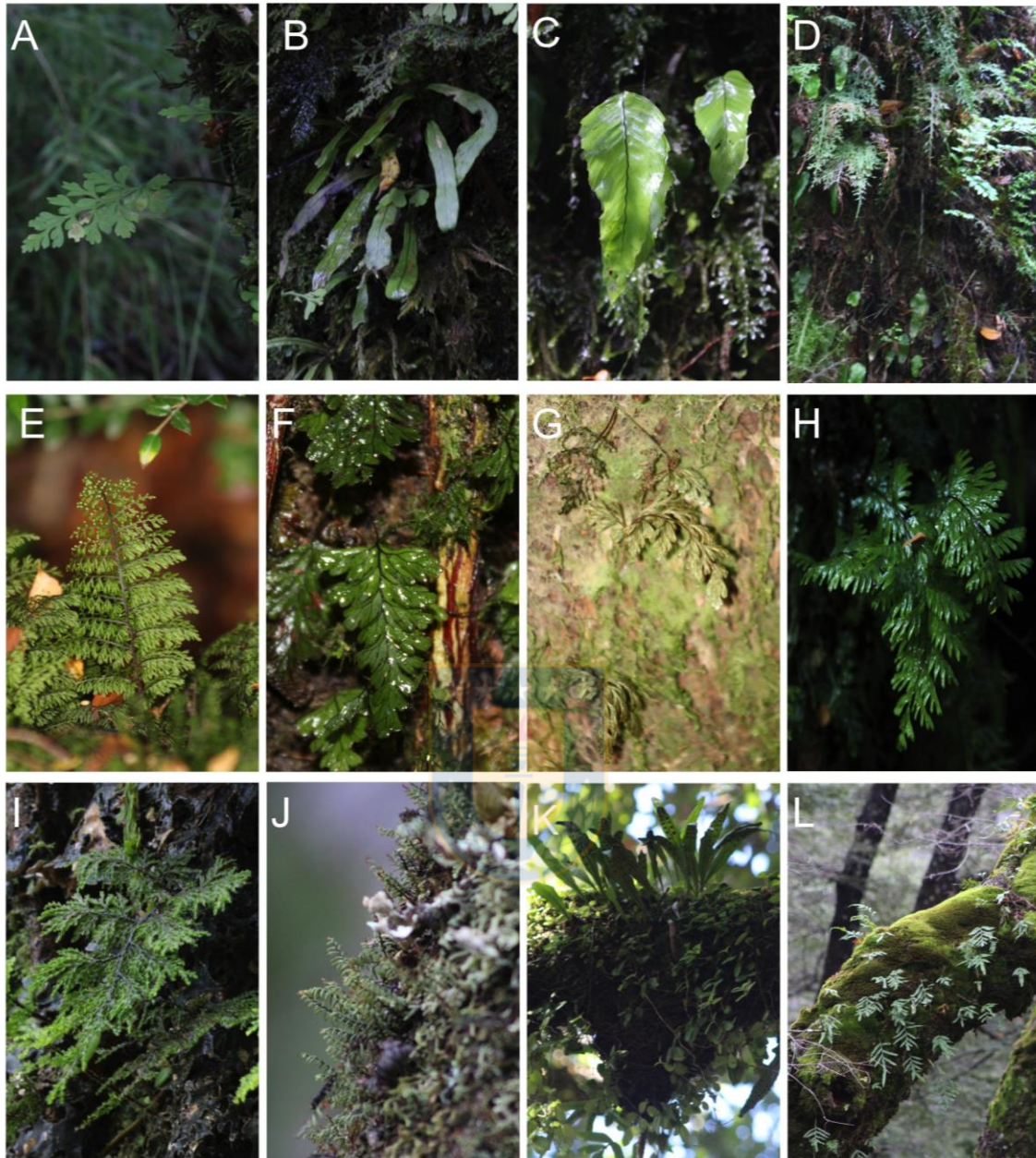


Figura 3-2: Fotografías de algunas especies de helechos epífitos encontradas en los sitios de muestreo: A) *Asplenium dareoides*, B) *Grammitis magellanica*, C) *Hymenoglossum cruentum*, D) *Hymenophyllum caudiculatum*, E) *Hymenophyllum dentatum*, F) *Hymenophyllum dicranotrichum*, G) *Hymenophyllum ferrugineum*, H) *Hymenophyllum pectinatum*, I) *Hymenophyllum plicatum*, J) *Serpyllopsis caespitosa*, K) *Pleopeltis macrocarpa* y L) *Synammia feuillei*.

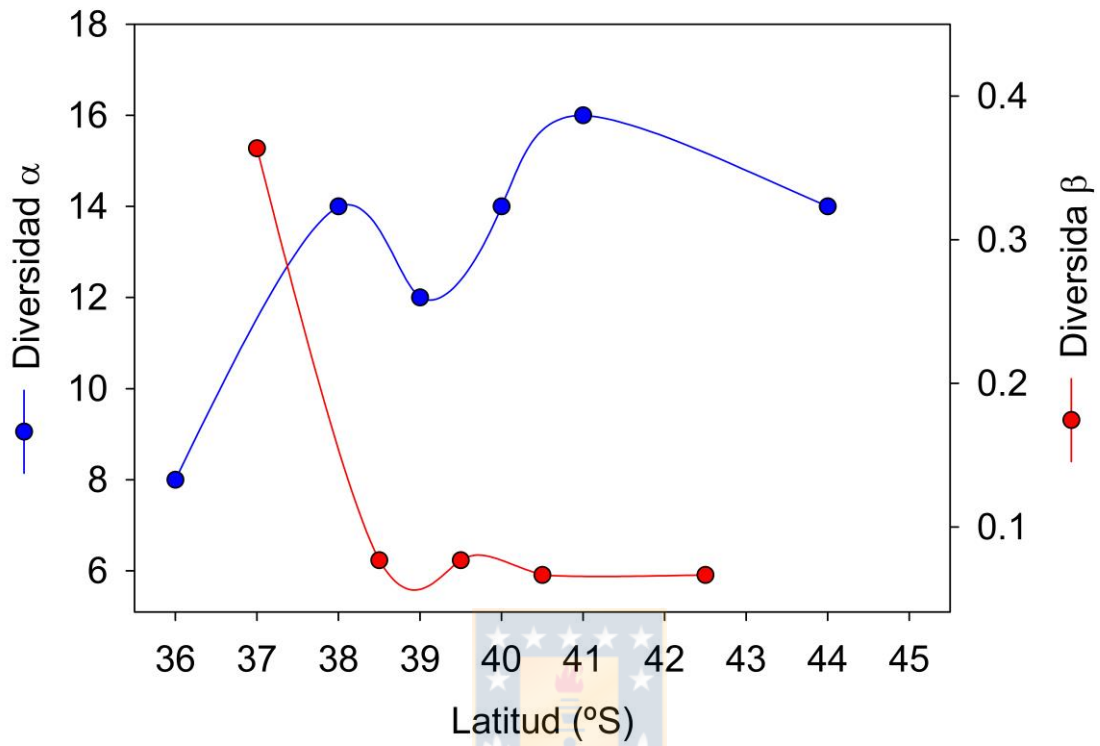


Figura 3-3. Distribución de la diversidad alfa y beta para los seis sitios de muestreo

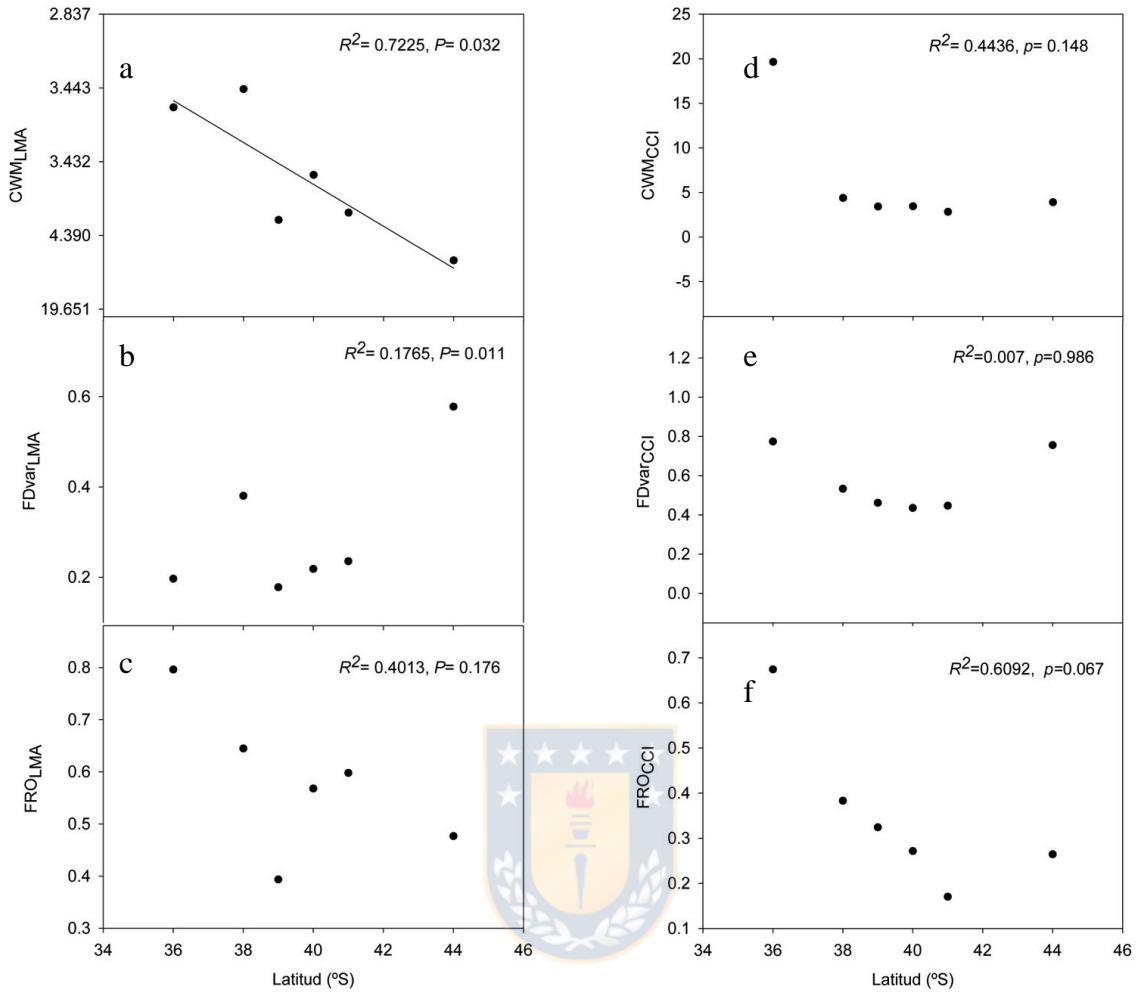


Figura 3-4. Componentes de la diversidad funcional (CWM, FDvar y FRO) para LMA (a, b y c) y CCI (d, e y f) a lo largo del gradiente latitudinal.

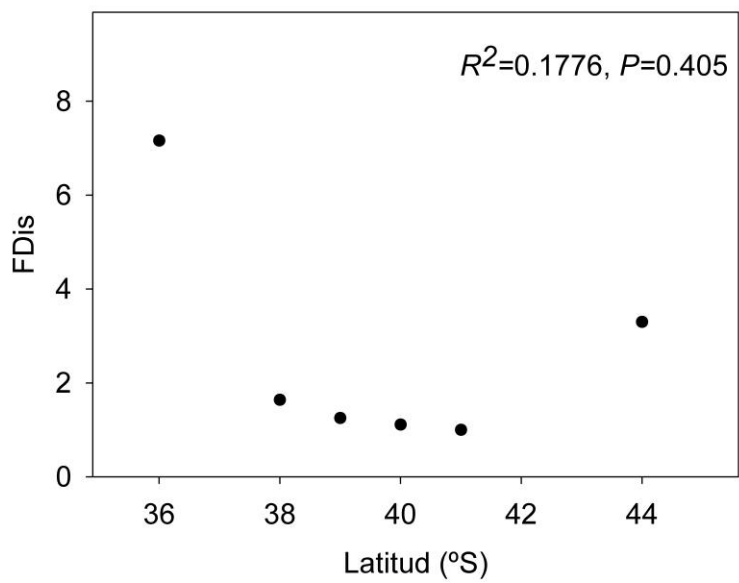


Figura 3-5. Distribución de FDis a lo largo del gradiente latitudinal.



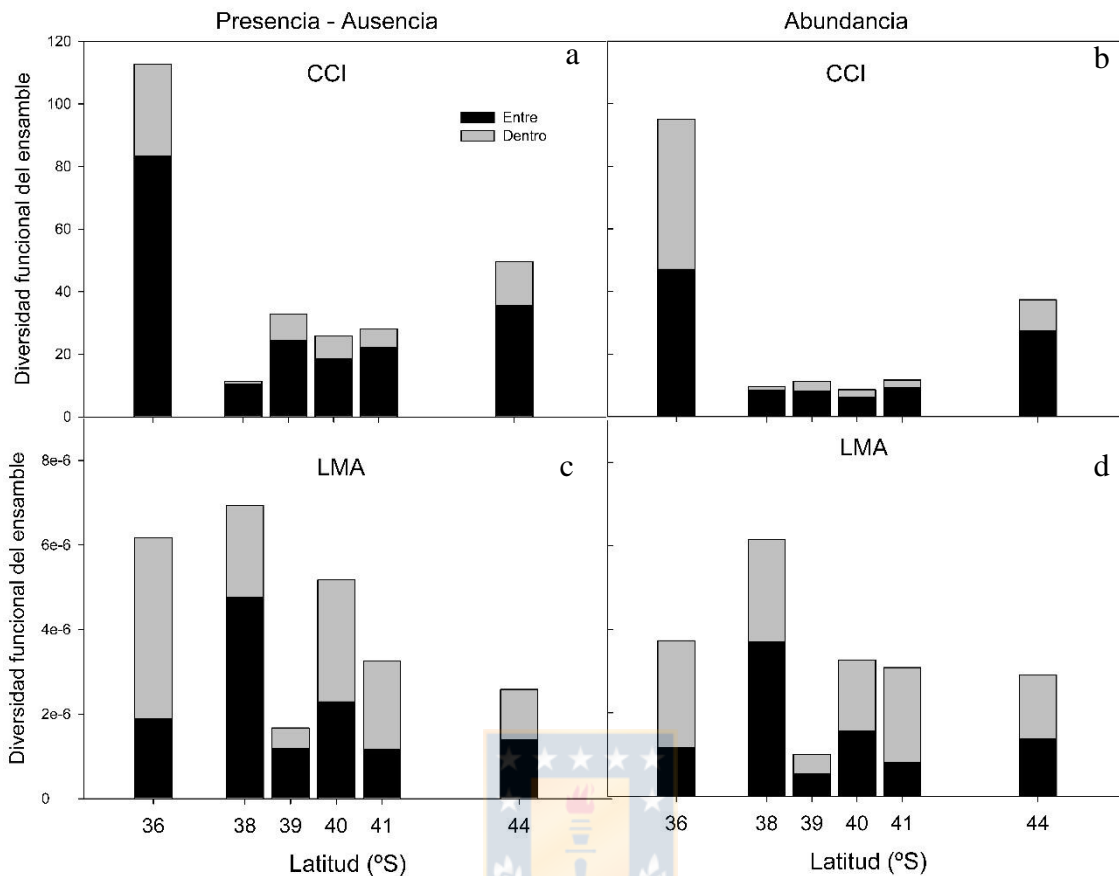


Figura 3-6. Partición de la diversidad funcional total (barra completa) entre la diversidad funcional entre (barra negra) y dentro (barra gris) de las especies en seis sitios de muestreo a lo largo del gradiente latitudinal. La diversidad total se expresa como variación del rasgo para CCI (a y c) y LMA (b y d). La varianza se obtiene utilizando datos de presencia de especies y datos de abundancia relativa de la especie.

.. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Nuestra predicción inicial considera que la presencia de un filtro ambiental, el cual aumenta su intensidad a lo largo del gradiente latitudinal (dado el aumento de la precipitación y la disminución de la estacionalidad), restringe la expresión de los rasgos funcionales en el conjunto de helechos epífitos, generando menor variabilidad funcional y un cambio potencial en los valores medios. Sin embargo, los resultados obtenidos indican que, a macro escala, los índices de diversidad funcional no presentan un cambio significativo con el aumento de la latitudinal (a excepción de CWM_{LMA}) que permita relacionar la distribución de la diversidad funcional con el efecto del filtro ambiental. Al mismo tiempo, no observamos un compromiso en la variación de LMA y CCI

El aumento de CWM_{LMA} al norte del gradiente, puede asociarse a la disminución en la disponibilidad de agua (menor precipitación y mayor estacionalidad), un factor que se considera determinante en el comportamiento de LMA (Wright et al. 2004, Chave et al. 2009, Poorter et al. 2009). Frente a una menor disponibilidad de agua, el aumento del LMA en las especies permite mantener la integridad foliar en condiciones de sequía (Poorter et al. 2009). Si observamos de manera conjunta el aumento del CWM_{LMA} y los bajos valores de $FDvar_{LMA}$, podríamos concluir que el filtro ambiental reduce el rango de estrategias exitosas para LMA en los helechos epífitos sugiriendo una baja diferenciación en el patrón de adquisición de recursos asociado a LMA (ver Keddy 1992, Weiher et al. 1998, Weiher & Keddy, 1995). Esta variación estaría asociada principalmente a cambios funcionales y no a variación de especies ya que la diversidad β indica que los ensamblajes son muy similares en composición, además las especies que marcan estas diferencias no

fueron consideradas para el cálculo de diversidad funcional en el ensamble. Los datos de partición de la diversidad apoyan parcialmente esta conclusión, ya que en varios de los sitios la variación entre especies es menor que la variación dentro de las especies, indicando que las especies son muy similares entre si respecto a este rasgo. Al mismo tiempo, la disminución de la diversidad funcional total, cuando se incluye la abundancia de la especie, sugiere que no hay patrones de diferenciación entre epífitas dominantes y subdominantes, que pueden ser importantes en la diferenciación de la adquisición de recursos.

Por otro lado, valores similares de CWM_{CCI} y una baja divergencia funcional en la zona templada, pueden interpretarse como convergencia de rasgos asociado a la presencia de un filtro ambiental (e.g. clima, características del suelo, temperatura ver Li et al. 2018). Al mismo tiempo, la disminución de los valores de FRO_{CCI} indica que una alta proporción de abundancia está concentrada en una parte reducida del eje funcional del rasgo, reflejando el estrecho rango de ambientes lumínicos en el que se desarrollan los helechos epífitos y que caracteriza el ambiente bajo dosel de la zona templada dominada por latifoliadas siempreverdes (Lusk 2002, 2004). Sin embargo, cuando analizamos la partición de diversidad funcional, encontramos que la importancia de la variación funcional entre especies tiende a ser mayor que la variación dentro de las especies, incluso cuando se pondera por la abundancia relativa (Figura 3-6a, c), lo que refleja una diferenciación entre especies en la adquisición de recursos ligada a la captación de luz.

Nuestros resultados concuerdan con la descripción que se tiene de los helechos epífitos dominantes en la zona templadas (Hymenophyllaceae), los cuales son descritos como especies de sombra o adaptadas a baja intensidad lumínica (Gessner 1940, Proctor

2003), que se distribuyen en el gradiente vertical del bosque a diferentes alturas asociadas a la variación del ambiente lumínico (Parra et al. 2009), y donde aquellas especies que se encuentran en puntos contrastantes presentan diferencias el funcionamiento fotosintético (Parra et al. 2015a). Esta distribución vertical de las especies permite su coexistencia sin que exista una jerarquía competitiva (*sensu* Grime 2001) que disminuya la diversidad funcional de las especies (Bernard-Verdier et al. 2012), en este caso la coexistencia de especies puede estar asociada a diferencias en la estabilidad de nichos (HilleRisLambers et al. 2012), micro-heterogeneidad espacial (Ravel et al. 2012) o interacciones positivas (Boulangeat et al. 2012) que permiten mantener valores de rasgo divergente (Weiher & Keddy 1995, Weiher et al. 2011).

En el gradiente latitudinal evaluado, los factores ambientales (precipitación, temperatura y estacionalidad) restringen la diversidad en la transición climática mediterráneo-templada, donde la menor precipitación y el aumento de la estacionalidad impiden el establecimiento de la mayoría de los helechos película que son dominantes en la zona templada y principalmente en el bosque templado lluvioso (Parra et al. 2015a, 2015b, Moreno & Saldaña 2019). En la zona norte del gradiente (36°S), correspondiente al límite sur de la zona Mediterránea, los helechos película (Hymenophyllaceae) quedan restringidos al bosque cerrado y a la parte más bajas de los fustes donde las condiciones de luz y humedad específica permiten su desarrollo (Fernández et al. 2016). Por su parte, especies de las familias Aspleniaceae y Polypodiaceae, que dominan el ensamble de helechos epífitos al norte del gradiente (sitio en clima mediterráneo), tiene una mayor amplitud de nicho en relación a la humedad del sustrato y presentan una mayor variación en rasgos funcionales como el contenido relativo de clorofila que las Hymenophyllaceae

presentes en la zona (Fernández et al. 2016). El alto valor del índice de dispersión funcional (Figura 3-5) coincidió con la disminución de la precipitación y el aumento de la estacionalidad. En este punto la ampliación del espacio funcional se puede asociar a un aumento de la abundancia para ciertos valores de los rasgos o bien a presencia de especies con valores de rasgos en los extremos del espacio funcional (Laliberté & Legendre 2010, Boersma et al. 2016, Arruda-Almeida et al. 2018).



DISCUSIÓN GENERAL

En contraposición a lo que predice el patrón global (Benzing 1990), nuestros resultados muestran que, en Chile continental, la distribución latitudinal de las epífitas vasculares presenta un patrón secundario en el que se observa un aumento de la diversidad hacia la zona templada del gradiente ($>23^{\circ}\text{S}$). De esta manera, concluimos que las predicciones generales sobre la distribución global de epífitas no son aplicables a los cambios en la diversidad de epífitas que se observan en Chile, aunque si concuerdan con la existencia de un mayor número de especies en los trópicos.

Dentro del gradiente estudiado, los patrones de distribución de la diversidad (α, γ) de las epífitas no presentan características que coincidan con los patrones de distribución de otros grupos de plantas vasculares como por ejemplo árboles y arbustos (ver Bannister et al 2012), lo que se explica por las condiciones micro ambientales restringidas en las que pueden establecerse y desarrollarse las epífitas (Benzing 1990). La diversidad γ , tiende a ser más baja en la zona norte del gradiente ($< 30^{\circ}\text{S}$), dónde las epífitas se desarrollan en sitios con condiciones de humedad muy particulares (e.g. *Tillandsia*) o bien en remanentes de vegetación como el bosque Fray Jorge. A lo largo del gradiente la diversidad α presenta una distribución unimodal con un máximo de especies en la zona templada, donde la alta precipitación y baja estacionalidad permite mantener una alta disponibilidad de agua (ver Benzing 1990, Arroyo et al. 1995, Zotz & Bader 2009), lo que favorece el establecimiento de las Hymenophyllaceae (helechos película) (Dickinson et al. 1993, Freiberg 1996, Parra et al. 2009), familia que representa el 58% de la diversidad de epífitas en Chile. Los helechos película alcanzan su máxima

diversidad a partir de los 40°S, donde las condiciones climáticas favorecen una alta disponibilidad de agua, incluso si la temperatura disminuye, limitando la importancia a las bajas temperatura como factor determinante en la distribución de las epífitas en latitudes altas (ver Zotz 2005).

La ampliación de la descripción del patrón taxonómica utilizando una aproximación funcional, permite describir la respuesta de las especies a cambios ambientales (Villéger et al. 2010), reflejando la forma en que las especies capturan y utilizan los recursos (Cornelissen et al. 2003, Westoby & Wright 2006). En nuestra hipótesis consideramos que el cambio gradual de una o más variables climáticas, puede actuar como un filtro ambiental que impide el establecimiento de algunas especies o bien pueden restringir la expresión de ciertos rasgos, modificando los valores promedio (Kraft et al 2008) y/o disminuyendo la variabilidad del rasgo (Weither & Keddy 1995, Cornwell et al. 2006, Kraft et al. 2008) en el conjunto de epífitas. Nuestros resultados muestran que, a lo largo del gradiente, los cambios ambientales (filtros) restringen los valores medios de LMA (CWM_{LMA}), coincidiendo con las estrategias ecológicas relacionadas con la seguridad y longevidad foliar frente a cambios disponibilidad de agua, donde la disminución de los valores de LMA se considera una consecuencia primaria al estrés por sequía (Wright et al. 2004). Para el caso de CCI nuestros resultados no muestran una diferencia significativa en los índices de diversidad a lo largo del gradiente ambiental. Al mismo tiempo, observamos que en el amplio rango geográfico de la zona templada (>38°S) los ensambles presentan valores de CCI muy similares y en un estrecho rango de valores. Esta similitud puede interpretarse como convergencia de rasgo asociado a un factor ambiental que actúa como filtro para la concentración de clorofila a macro escala

(e.g. temperatura media anual y la precipitación media anual Li et al. 2008), o bien que a nivel local las especies se desarrollen en un estrecho rango de ambiente lumínico. En este último caso, cuando se analiza la partición de la variabilidad en el índice de diversidad funcional, se observa una mayor variación dentro de las especies que entre las especies, incluso cuando se pondera por la abundancia relativa, lo que sugiere una diferenciación entre especies en la adquisición de recursos ligada a la concentración de clorofila. Este resultado, coincide con los datos de distribución vertical para helechos epífitos dominantes en la zona templadas (Hymenophyllaceae), que se distribuyen en el gradiente vertical del bosque a diferentes alturas asociadas a la variación del ambiente lumínico (Parra et al. 2009). Esta distribución vertical de las especies permite su coexistencia sin que exista una jerarquía competitiva (*sensu* Grime 2001) que disminuya la diversidad funcional de las especies (Bernard-Verdier et al. 2012), en este caso la coexistencia de especies puede estar asociada a diferencias en la estabilidad de nichos (HilleRisLambers et al. 2012), micro-heterogeneidad espacial (Ravel et al. 2012) o interacciones positivas (Boulangeat et al. 2012) que permiten mantener valores de rasgo divergente (Weiher & Keddy 1995, Weiher et al. 2011).

CONCLUSIONES GENERALES

En este trabajo las aproximaciones taxonómica y funcional, se utilizaron de forma complementaria permitiendo tener una visión amplia de los patrones geográficos de la distribución de las epífitas que se encuentran en Chile. Junto al enfoque taxonómico, el analizar aspectos de la diversidad como el enfoque funcional, permite obtener información sobre la respuesta de las especies a cambios en condiciones ambientales que reflejan la forma en que las especies capturan y utilizan los recursos.

Las principales conclusiones de este trabajo son:

- I. Los resultados de la aproximación taxonómica contrastan con las predicciones globales sobre la distribución epífitas vasculares en zonas templadas. Identificamos un patrón secundario en el cual el número de epífitas vasculares aumenta con la latitud, tal como ocurre con otras especies vasculares en el gradiente de Chile aunque el máximo de diversidad coincide con el comportamiento de la riqueza en especies no vasculares. La predominancia de helechos película de la familia Humenophyllaceae en el pool regional de especies epífitas vasculares, explica la similitud de la distribución de la diversidad entre epifitas vasculares y especies no vasculares. Los helechos película carecen de cutículas, epidermis diferenciadas y estomas, por lo que no tienen barrera para prevenir la pérdida no regulada de agua lo que las hace especies fuertemente higrófilas, dependientes de la alta humedad ambiental.

- II. A lo largo del gradiente latitudinal, no se observó aumento de la diversidad β en todas las zonas de transición climática a lo largo del gradiente. La zona de máximo recambio de especies se encuentra en el norte del gradiente ($<30^{\circ}\text{S}$), donde las especies epífitas se encuentran en sitios de condiciones altamente contrastantes. Por una parte, poblaciones de *Tillandsia geissei*, *T. landbeckii* y *T. capillaris*, se distribuyen de manera fragmentada, siguiendo los corredores de niebla a lo largo de las zonas costeras donde aumenta la humedad. Al mismo tiempo, en los remanentes de los bosques, las condiciones de humedad determinadas por la intercepción de niebla permiten el mantenimiento de especies de epífitas que de otro modo solo se encontrarían en entornos de bosque de mayor precipitación al sur. Ambas situaciones explican los altos valores de β entre bandas latitudinales continuas en la zona norte del gradiente latitudinal. En el resto del gradiente la amplia distribución de la mayoría de las especies epífitas, mantiene valores de recambio bajos a lo largo del gradiente.
- III. Respecto al enfoque funcional encontramos que, a macro escala, los índices de diversidad funcional no presentan un cambio significativo con el aumento de la latitudinal (a excepción de CWM_{LMA}) que permita relacionar la distribución de la diversidad funcional con el efecto del filtro ambiental. En el rango de distribución del bosque mediterráneo y templado, la covariación de la diversidad funcional de los helechos epífitos con el gradiente latitudinal sugiere la presencia filtros ambientales (precipitación, temperatura y

estacionalidad) que restringen los valores de LMA de acuerdo a estrategias ecológicas relacionadas con la seguridad y longevidad foliar frente a cambios disponibilidad de agua.

- IV. Los datos de partición de la diversidad apoyan parcialmente la presencia de un filtro ambiental para LMA a lo largo del gradiente, ya que solo en algunos de los sitios de muestreo la variación dentro de las especies fue mayor a la variación entre las especies, indicando que el conjunto de especies presenta valores muy similares entre si respecto a este rasgo.



BIBLIOGRAFÍA GENERAL

- Adams J. 2009. Species richness. Patterns in the diversity of life. Berlin: Springer.
- Albert CH, de Bello F, Boulangeat I, Pellet G, Lavorel S, Thuiller W. 2012. On the importance of intraspecific variability for the quantification of functional diversity. *Oikos* 121: 116–126.
- Albert CH, Thuiller W, Yoccoz NG, Soudant A, Boucher F, Saccone P, et al. 2010. Intraspecific functional variability: extent, structure and sources of variation. *Journal of Ecology* 98: 604–613.
- Anderson MJ, Crist TO, Chase JM, Vellend M, Inouye BD, Freestone AL, Sanders NJ, Cornell HV, Comita LS, Davies KF, Harrison SP, Kraft NJB, Stegen JC, Swenson NG. 2011. Navigating the multiple meanings of β diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters*. 14:19–28.
- Armesto JJ, León P, Arroyo MK. 1997. Los bosques templados del sur de Chile y Argentina, una isla biogeográfica. En: J.J. Armesto, C. Villagrán & M.T.K. Arroyo (eds.), *Ecología de los bosques nativos de Chile* pp. 23-28. Universidad de Chile, Santiago de Chile, Chile.
- Arruda Almeida B, Green AJ, Sebastián-González E, dos Anjos L. 2018. Comparing species richness, functional diversity and functional composition of waterbird communities along environmental gradients in the neotropics. *PloS ONE* 13(7): e0200959. h
- Arroyo MTK, Cavieres L, Peñaloza A, Riveros M, Faggi AM. 1995. Relaciones fitogeográficas y patrones regionales de riqueza de especies en la flora del bosque lluvioso templado de Sudamérica. In: Armesto JJ, Villagrán C, Arroyo MTK, editors. *Ecología de los bosques nativos de Chile*. Santiago: Universidad de Chile; p. 71–99.
- Arroyo MTK, Matthei O, Muñoz-Schick M, Armesto JJ, Plischoff P, Pérez F, Marticorena C. 2005. Flora de cuatro reservas nacionales en la Cordillera de la Costa de la VII Región (35°–36°S), Chile, y su papel en la protección de la biodiversidad regional. In: Smith-Ramírez C, Armesto JJ, Valdovinos C, editors. *Historia, biodiversidad y ecología de los bosques costeros de Chile*. Santiago. Editorial Universitaria; p. 245–252.

- Baeza M, Barrera E, Flores J, Ramírez C, Rodríguez R. 1998. Categorías de conservación de Pteridophyta nativas de Chile. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural*. 47:23–46.
- Bannister JR, Vidal OJ, Teneb E, Sandoval V. 2012. Latitudinal patterns and regionalization of plant diversity along a 4270–km gradient in continental Chile. *Austral Ecology*. 37:500–509.
- Benzing DH. 1990. *Vascular epiphytes. General biology and related biota*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Benzing DH. 1998. Vulnerabilities of tropical forests to climate change: the significance of resident epiphytes. *Climatic Change*. 39:519–540.
- Bernard-Verdier M, Navas ML, Vellend M, Violle C, Fayolle A, Garnier, E. 2012. Community assembly along a soil depth gradient: contrasting patterns of plant trait convergence and divergence in a Mediterranean rangeland. *Journal of Ecology* 100: 1422–1433.
- Boersma KS, Dee LE, Miller SJ, Bogan MT, Lytle DA, Gitelman AI. 2016. Linking multidimensional functional diversity to quantitative methods: a graphical hypothesis-evaluation framework. *Ecology* 97(3): 583–93
- Boulangeat I, Gravel D, Thuiller W. 2012. Accounting for dispersal and biotic interactions to disentangle the drivers of species distributions and their abundances. *Ecology Letters* 15: 584–593.
- Brown JH. 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. *The American Naturalist*. 124:255–279.
- Casanoves F, Pla L, Di Rienzo JA, Diaz S. 2011. Fdiversity: a software package for the integrated analysis of functional diversity. *Methods in Ecology Evolution* 2: 233–237.
- Cereceda P, Osses P, Larraín H, Farias M, Pinto R, Schemenauer RS. 2002. Advective, orographic and radiation fog in the Tarapacá region, Chile. *Atmospheric Research*. 64:261–271.
- Cerovic ZG, Masdoumier G, Ben Ghazlen N, Latouche G. 2012. A new optical leaf-clip meter for simultaneous non-destructive assessment of leaf chlorophyll and epidermal flavonoids. *Physiologia Plantarum* 146: 251– 260.

- Chapin FS. 2003. Effects of plant traits on ecosystem and regional processes: a conceptual framework for predictiong the consequences of global change. *Annals of Botany* 91: 455-463.
- Chapin FS. 1993. Functional role of growth forms in ecosystem and global processes. In J. R. Ehleringer & C. B. Field (eds), *Scaling Physiological Processes. Leaf to Globe* (pp. 287–312). San Diego: Academic Press, Inc.
- Chave J, Coomes D, Jansen S, Lewis SL, Swenson NG, Zanne AE. 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters* 12: 351–366.
- Chen S, Ouyang Z, Zheng H, Xiao Y, Xu W. 2011. Latitudinal gradient in beta diversity of forest communities in America. *Acta Ecologica Sinica*. 31:1334-1340.
- Chiarucci A, Bacaro G, Arevalo JR, Delgado JD, Fernández-Palacios JM. 2010. Additive partitioning as a tool for investigating the flora diversity in oceanic archipelagos. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics*. 12:83–91.
- Cody ML. 1986. Diversity, rarity, and conservation in Mediterranean-climate regions. Pages 123–152 in M. Soulé, editor. *Conservation biology: the science of scarcity and diversity*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, USA.
- Connell, J.H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199: 1302-1310.
- Cornwell WK, Ackerly DD., 2009. Community assembly and shifts in plant traitdistributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monograph* 79: 109–126.
- Cornwell WK, Schwilk LDW, Ackerly DD. 2006. A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. *Ecology* 87: 1465–1471.
- Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, Díaz S, Buchmann N, Gurvich DE, Reich H, Ter Steege HD, Morgan MGA, Van Der Heijden JG, Pausas JG. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51: 335–380
- Coste S, Baraloto C, Leroy C, Marcon E, Renaud A, Richardson AD, Roggy JC, Schimann H, Uddling J, Hérault B. 2010. Assessing foliar chlorophyll contents with the SPAD-502 chlorophyll meter: a calibration test with thirteen tree species of tropical rainforest in French Guiana. *Annals of Forest Science* 67 (6):1–5
- Cottenie K. 2005. Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecology Letters*. 8:1175–1182.

- Crist TO, Veech JA. 2006. Additive partitioning of rarefaction curves and species-area relationships: unifying α -, β - and γ -diversity with sample size and habitat area. *Ecology Letters*. 9:923 - 932.
- Dawson JW. 1980. Middle-latitude rainforests in the Southern hemisphere. *Biotropica*. 12:159–160.
- Dawson JW, Sneddon BV. 1969. The New Zealand rain forest: A comparison with Tropical Rain Forest. *Pacific Science*. 23:131–147.
- de Bello F, Lavorel S, Albert CH, Thuiller W, Grigulis K, Dolezal J, Janecek S, Leps J. 2011. Quantifying the relevance of intraspecific trait variability for functional diversity. *Methods in Ecology and Evolution* 2: 163–174.
- de Bello F, Leps J, Lavorel S, Moretti M. 2007. Importance of species abundance for assessment of trait composition: an example based on pollinator communities. *Community Ecology* 8: 163–170.
- Des Roches S, Post DM, Turley NE, Bailey JK, Hendry AP, Kinnison MT. et al. 2017. The ecological importance of intraspecific variation. *Nature Ecology & Evolution* 2: 57–64.
- de la Riva, E., Olmo, M., Poorter, H., Ubera, J.L. & Villar, R. 2016. Leaf Mass per Area (LMA) and Its Relationship with Leaf Structure and Anatomy in 34 Mediterranean Woody Species along a Water Availability Gradient. *PLoS ONE* 11(2): e0148788
- di Castri F, Hajek E. 1976. *Bioclimatología de Chile*. Santiago: Vicerrectoría Académica de la Universidad Católica de Chile.
- Díaz S, Cabido M, Casanoves F. 1998. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science* 9:113–122.
- Díaz S, Hodgson J, Thompson K, Cabido M, Cornelissen J, Jalili A, et al. 2004. The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science* 15:295–304.
- Díaz S, et al. 2016. The global spectrum of plant form and function. *Nature* 529: 167–171.
- Díaz S, Lavorel S, de Bello F, Quétier F, Grigulis K, Robson TM. 2007. Incorporating plant functional Diversity effects in ecosystem service assessments. *PNAS* 104:20684-20689

- Dickinson KJM, Mark AF, Dawkins B. 1993. Ecology of lianoid/epiphytic communities in coastal podocarp rain forest, Haast Ecological District, New Zealand. *Journal of Biogeography*. 20:687–705.
- Donovan LA, Maherali H, Caruso CM, Huber H, Kroon H. 2010. The evolution of the worldwide leaf economics spectrum. *Trends in Ecology and Evolution* 26 (2): 88–95.
- Dray S, Dufour A. 2007. The ade4 Package: Implementing the Duality Diagram for Ecologists. *Journal of Statistical Software* 22 (4):1–20.
- Echeverría C, Coomes D, Salas J, Rey-Benayas JM, Lara A, Newton A. 2006. Rapid deforestation and fragmentation of Chilean Temperate Forests. *Biological Conservation* 130: 481 – 494
- Feldberg K, Schneider H, Stadler T, Schafer-Verwimp A, Schmidt AR, Heinrichs J. 2014. Epiphytic leafy liverworts diversified in angiosperm-dominated forests. *Scientific Reports*. 4:5974.
- Fernández R, Moreno-Chacón M, Canessa R, Mardones D, Viveros N, Saldaña A. 2016. Relación entre la amplitud ecológica de epífitas vasculares y sus respuestas ecofisiológicas a la disponibilidad de luz y humedad en el bosque esclerófilo mediterráneo costero de Chile. *Gayana Botánica* 73(1): 68-76.
- Fick SE, Hijmans RJ. 2017. WorldClim 2: new 1–km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*. 37:4302–4315.
- Fortunel C, Garnier E, Joffre R, Kazakou E, Quested H, Grigulis K, Lavorel S, consortium, V. 2009. Plant functional traits capture the effects of land use change and climate on litter decomposability of grasslands across Europe. *Ecology* 90: 598–611
- Fragnière Y, Betrisey S, Cardinaux L, Stoffel M, Kozłowski G. 2015. Fighting their last stand? A global analysis of the distribution and conservation status of gymnosperms. *Journal of Biogeography*. 42:809–820.
- Francois JP. 2004. Eslabones de una cadena rota: el caso del bosque relicto de Santa Inés. In: Squeo FA, Gutiérrez JR, Hernández IR, editors. *Historia natural del Parque Nacional Bosque Fray Jorge*. La Serena: Ediciones Universidad de La Serena; p. 205–218.
- Freiberg M. 1996. Spatial distribution of vascular epiphytes on three emergent canopy trees in French Guiana. *Biotropica*. 28:345–355.

- Fuentes N, Pauchard A, Sánchez P, Esquivel J, Marticorena A. 2013. A new comprehensive database of alien plant species in Chile based on herbarium records. *Biological Invasions*. 15:847–858.
- García A, Solano–Rodríguez H, Flores–Villega O. 2007. Patterns of alpha, beta and gamma diversity of the herpetofauna in Mexico’s Pacific lowlands and adjacent interior valleys. *Animal Biodiversity and Conservation*. 30:169–177.
- Garnier E, Cortez J, Billes G, Navas ML, Roumet C, Debussche M, Laurent G, Blanchard A, Aubry D, Bellmann A, Neill C, Toussaint JP. 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85: 2630–2637.
- Garnier E, Lavorel S, Ansquer P, Castro H, Cruz P, Dolezal J. et al. 2007. A standardized methodology to assess the effects of land use change on plant traits, communities and ecosystem functioning in grasslands. *Annals of Botany* 99: 967–985.
- Garnier E, Navas ML, Grigulis K. 2016. *Plant Functional Diversity. Organism Traits, Community Structure and Ecosystem Properties*. Oxford University Press, Oxford, 231 PP.
- Geffert JL, Frahm JP, Barthlott W, Mutke J. 2013. Global moss diversity: Spatial and taxonomic patterns of species richness. *Journal of Bryology*. 35:1–11.
- Gentry AH, Dodson CH. 1987. Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 74:205–233.
- Gessner F. 1940. Die Assimilation der Hymenophyllaceen. *Protoplasma* 34: 102–116.
- Gitelson, A.A., Gritz Y., Merzlyak, M.N. 2003. Relationships between leaf chlorophyll content and spectral reflectance and algorithms for non-destructive chlorophyll assessment in higher plant leaves. *Journal of Plant Physiology* 160:271–82.
- Gotelli NJ, Chao A. 2013. Measuring and Estimating Species Richness, Species Diversity, and Biotic Similarity from Sampling Data. En: S.A. Levin (ed.), *Encyclopedia of Biodiversity*, second edition, Volume 5, pp. 195-211. Academic Press. Waltham, Massachusetts.
- Grime JP. 1979. *Plant Strategies and Vegetation Processes*. Chichester: John Wiley & Sons.
- Grime J. 2001. *Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties*. John Wiley and Sons, Chichester and New York.

- Grime JP, Thompson K, Hunt R, Hodgson J, Cornelissen J, Rorison I, et al. 1997. Integrated screening validates primary axes of specialisation in plants. *Oikos* 79:259–281.
- Hammer Ø, Harper DAT, Ryan PD. 2001. Past: Paleontological statistic software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*. 4:4–9.
- Hausch S, Vamosi SM, Fox JW. 2018. Effects of intraspecific phenotypic variation on species coexistence. *Ecology* 99: 1453–1462.
- Härtel O. 1940. Physiologische Studien an Hymenophyllaceen. II. Wasserhaushalt und Resistenz. *Protoplasma* 34: 489–514.
- Hassiotou F, Renton M, Ludwig M, Evans JR, Veneklaas EJ. 2010. Photosynthesis at an extreme end of the leaf trait spectrum: how does it relate to high leaf dry mass per area and associated structural parameters? *Journal of experimental botany*. 61:3015 - 3028.
- Hawkins BA, Field R, Cornell HV, Currie DJ, Guégan JF, Kaufman DM, Kerr JT, Mittelbach GG, Oberdorff T, O'Brien EM, Porter EE, Turner JRG. 2003. Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology*. 84:3105–3117.
- Herault, B. 2010. Assessing foliar chlorophyll contents with the SPAD-502 chlorophyll meter: a calibration test with thirteen tree species of tropical rainforest in French Guiana. *Annals of Forest Science* 67: 607.
- Hietz P & Hietz-Seifert U. 1995. Composition and ecology of epiphyte communities along an altitudinal gradient in central Veracruz, Mexico. *Journal of Vegetation Science* 6: 487–498.
- HilleRisLambers J, Adler PB, Harpole WS, Levine JM, Mayfield MM. 2012. Rethinking Community Assembly through the Lens of Coexistence Theory. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 43: 227–248.
- Hubbell, S. P. 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, N. J.
- Hulshof CM, Swenson NG. 2010. Variation in leaf functional trait values within and across individuals and species: an example from a Costa Rican dry forest. *Functional Ecology* 24: 217–223.
- Johansson D. 1974. Ecology of vascular epiphytes in West African rain forest. *Acta Phytographica Suecica*. 59:1–136.

- Johnson JB, Omland KS. 2004. Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution*. 19:101-108.
- Jung V, Violle C, Mondy C, Hoffmann L, Muller S. 2010. Intraspecific variability and trait-based community assembly. *Journal Ecology* 98: 1134–1140.
- Jurasinski G, Retzer V, Beierkuhnlein C. 2009. Inventory, differentiation, and proportional diversity: a consistent terminology for quantifying species diversity. *Oecologia*. 159:15–26.
- Kattan GH, Franco P. 2004. Bird diversity along elevational gradients in the Andes of Colombia: area and mass effects. *Global Ecology and Biogeography*. 13:451–458.
- Kraft NJB, Valencia R, Ackerly DD. 2008. Functional traits and niche-based tree community assembly in an amazonian forest. *Science* 332: 580–582.
- Kraft NJB, et al. 2011. Disentangling the drivers of β diversity along latitudinal and elevational gradients. *Science* 333: 1755-1758.
- Keddy PA. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3: 157–164.
- Kinlock NL, Prowant L, Herstoff EM, Foley CM, Akin-Fajiye M, Bender N, Umarani M, Ryu HY, Sen B, Gurevitch J. 2018. Explaining global variation in the latitudinal diversity gradient: Meta-analysis confirms known patterns and uncovers new ones. *Global Ecology and Biogeography* 27:125-141.
- Koleff P, Gaston KJ. 2002. The relationship between local and regional species richness and spatial turnover. *Global Ecology Biogeography*. 11:363–375.
- Koleff P, Gaston KJ, Lennon JJ. 2003. Measuring beta diversity for presence-absence data. *Journal of Animal Ecology*. 72:367-382.
- Kreft H, Jetz W, Mutke J, Barthlott W. 2010. Contrasting environmental and regional effects on global pteridophyte and seed plant diversity. *Ecography*. 33:408–419.
- Kunstler G. et al. 2016. Plant functional traits have globally consistent effects on competition. *Nature* 529:204-207.
- Laliberté E, Legendre P. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91(1): 299–305.

- Lamanna C, Blonder B, Violle C, Kraft N, Dandel B, Simova I, Donoghue JC, Svenning J, McGill BJ, Boyle B, Buzzard V, Dolins S, Jorgensen PM, Marcuse A, Morueta N, Peet R, Piel WH, Regetz J, Schildhauer M, Spencer N, Thiers B, Wiser SK, Enquist B. 2014. Functional trait space and the latitudinal diversity gradient. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111(38):13745– 13750.
- Lambers H, Poorter H. 1992. Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. *Advances in Ecological Research* 23: 187–261.
- Larraín H, Velasquez F, Cereceda P, Espejo R, Pinto R, Osses P, Schemenauer RS. 2002. Fog measurements at the site “Falda Verde” north of Chanaral compared with other fog stations of Chile. *Atmospheric Research*. 64:273–284.
- Laughlin DC, Messier J. 2015 Fitness of multidimensional phenotypes in dynamic adaptive landscapes. *Trends Ecol. Evol.* 30, 487–496.
- Lavoie C. 2013. Biological collections in an ever-changing world: Herbaria as tools for biogeographical and environmental studies. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics*. 15:68–75.
- Lavorel S, Grigulis K, McIntyre S, Garden D, Williams N, Dorrough J, Berman S, Quétier F, Thébault A, Bonis A. 2008. Assessing functional diversity in the field – methodology matters! *Functional Ecology* 22: 134–147.
- Leibold MA, Holyoak M, Mouquet N, Amarasekare P, Chase JM, Hoopes MF, Holt RD, Shurin JB, Law R, Tilman D, Loreau M, González A. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*. 7:601–613.
- Lepš J, de Bello F, Šmilauer P, Doležal J. 2011. Community trait response to environment: disentangling species turnover vs intraspecific trait variability effects. *Ecography*: 34: 856- 863.
- Levins JM. 2016. A trail map for trait-based studies. *Nature* 529:163-164.
- Li Y, He H, Hou J, Xu L, Liu C, Zhang J, Wang Q, Zhang X, Wu X. 2018. Factors Influencing Leaf Chlorophyll Content in Natural Forests at the Biome Scale
- Loreau M. 2000. Are communities saturated? On the relationship between alpha, beta and gamma diversity. *Ecology Letters*. 3:73–76.

- Luebert F, Pliscoff P. 2017. Sinopsis bioclimática y vegetacional de Chile. Santiago: Editorial Universitaria.
- Lugo AE, Scatena FN. 1992. Epiphytes and climate change research in the Caribbean: a proposal. *Selbyana*. 13:123–130.
- Lusk CH. 2004. Leaf area and growth of juvenile temperate evergreens in low light: species of contrasting shade tolerance change rank during ontogeny. *Functional Ecology* 18:820–828.
- Lusk CH, Del Pozo A. 2002. Survival and growth of seedlings of 12 Chilean rainforest trees in two light environments: gas exchange and biomass distribution correlates. *Austral Ecology* 27:173– 182.
- MacArthur, R.H., Wilson, E.O. 1967. The theory of island biogeography. *Monographs in Population Biology* 1:1-203.
- Magurran A. 1988. Ecological diversity and its measurement. New Jersey: Princeton University Press.
- Hooper, D., Solan, M., Symstad, A., Días, S., Gessner, M., Buchmann, N. Degrange, V., Grime, J.P. Hulot, F., Mermillod-Blondin, F., Roy, J., Spehn, E., Van Peer, L. 2002. Species diversity, functional diversity, and ecosystem functioning. En: M. Loreau, S. Naeem & P. Inchausti (eds), *Biodiversity and Ecosystem Functioning: Synthesis and Perspectives*, pp. 195-208. Oxford University Press, Oxford.
- Martcorena C. 1990. Contribución a la estadística de la flora vascular de Chile. *Gayana Botánica*. 47:85–113.
- Martcorena A, Alarcón D, Abello L, Atala C. 2010. Plantas trepadoras, epífitas y parásitas nativas de Chile. *Guía de campo*. Concepción: Corporación Chilena de la Madera.
- Mason NW, de Bello F. 2013. Functional diversity: a tool for answering challenging ecological questions. *Journal of Vegetation Science*. 24:
- Mason NWH, Richardson SJ, Peltzer DA, Wardle DA, de Bello F, Allen RB. 2012. Changes in co-existence mechanisms along a long-term soil chronosequence revealed by functional trait diversity. *Journal of Ecology* 100: 678–689.

- Mason NWH, Mouillot D, Lee WG, Wilson B. 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: The primary components of functional diversity. *Oikos* 111: 112-118.
- Mateo RG, Broennimann O, Normand S, Petitpierre B, Araújo MB, Svenning JC, Baselga A, Fernández-González F, Gómez-Rubio V, Muñoz J, Suarez GM, Luoto M, Guisan A, Vanderpoorten A. 2016. The mossy north: an inverse latitudinal diversity gradient in European bryophytes. *Scientific Reports*. 6:25546.
- Matsubara S, Krause G, Aranda J, Virgo A, Beisel K, Jahns P, Winter K. 2009. Sun-shade patterns of leaf carotenoid composition in 86 species of neotropical forest plants. *Functional Plant Biology*. 36. 20-36.
- McGill B, Enquist BJ, Weiher E, Westoby M. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution* 21:178-185.
- McKnight MG, White PS, McDonald RI, Lamoreux JF, Sechrest W, Ridgely RS, Stuart SN. 2007. Putting beta-diversity on the map: Broad-Scale congruence and coincidence in the extremes. *PLoS Biology*. 5:2424-2432.
- Meynard CN, Devictor V, Mouillot D, Thuiller W, Jiguet F, et al. 2011. Beyond taxonomic diversity patterns: how do alpha, beta and gamma components of bird functional and phylogenetic diversity respond to environmental gradients across France? *Global Ecology And Biogeography* 20: 893–903.
- Melo, A.S, Rangel, T.F.L.V.B., Diniz-Filho, J.A.F. 2009. Environmental drivers of beta-diversity patterns in New-World birds and mammals. *Ecography* 32: 226–236.
- Mencuccini M. 2003. The ecological significance of long-distance water transport: short-term regulation, long-term acclimation and the hydraulic costs of stature across plant life forms. *Plant, Cell and Environment* 26: 163–182.
- Messier J, McGill BJ, Lechowicz MJ. 2010. How do traits vary across ecological scales? A case for trait-based ecology. *Ecology Letters* 13: 838–848.
- Moles AT, Perkins SE, Laffan SW, Flores - Moreno H, Awasthy M, Tindall ML, et al. 2014. Which is a better predictor of plant traits: Temperature or precipitation? *Journal of Vegetation Science*, 25, 1167 - 1180.
- Moreira-Muñoz, A. 2011. *Plant Geography of Chile*. Springer. Series: Plant and vegetation, Volumen 5, Nueva York, 343 p

- Moreno-Chacón M, Saldaña A. 2019. α , β and γ -diversity of vascular epiphytes along the climatic gradient of continental Chile. *New Zealand Journal of Botany* 57:18-31.
- Mouillot D, Mason WHN, Dumay O, Wilson JB. 2005. Functional regularity: A neglected aspect of functional diversity. *Oecologia*. 142:353-359.
- Muñoz C. 1966. Sinopsis de la de flora chilena. Santiago: Editorial Universitaria.
- Muñoz AA, Chacón P, Pérez F, Barnert ES, Armesto JJ. 2003. Diversity and host tree preferences of vascular epiphytes and vines in a temperate rainforest in southern Chile. *Australian Journal of Botany*. 51:381–391.
- Muñoz M. 1980. Flora del Parque Nacional Puyehue. Santiago: Editorial Universitaria.
- Muscarella R, Uriarte M. 2016. Do community-weighted mean functional traits reflect optimal strategies? *Proc. R. Soc. B* 283: 20152434.
- Nieder J, Engwald S, Klawun M, Barthlott W. 2000. Spatial distribution of vascular epiphytes including hemiepiphytes in a lowland Amazonian rain forest Surumoni Crane Plot of Southern Venezuela. *Biotropica*. 32:385–396.
- Niinemets, U. & Sack, L. 2006. Structural determinants of leaf light-harvesting capacity and photosynthetic potentials. *Prog Bot* 67:383–419.
- Novoa P, Matus M. 2013. Flora de la Región de Valparaíso. Patrimonios y estado de conservación. Catálogo documentado y fotográfico. Valparaíso: Ediciones Fundación Jardín Botánico Nacional.
- O'Brien EM. 1993. Climatic gradients in woody plant species richness: towards an explanation based on an analysis of southern Africa's woody flora. *Journal of Biogeography*. 20:181–98.
- Osnas JDL, Lichstein JW, Reich PB, Pacala SW. 2013. Global Leaf Trait Relationships: Mass, Area, and the Leaf Economics Spectrum. *Science* 340:741-744.
- Pakeman RJ, Garnier E, Lavorel S, Ansquer P, Castro H, Cruz P, Vile D. 2008. Impact of abundance weighting on the response of seed traits to climate and land use change. *Journal of Ecology* 96: 355–366.
- Palmer MW. 1993. Putting things in even better order: The advantages of canonical correspondence analysis. *Ecology*. 74:2215–2230.

- Parra M, Acuña K, Corcuera L, Saldaña A. 2009. Vertical distribution of Hymenophyllaceae species among host tree microhabitats in a temperate rain forest in Southern Chile. *Journal of Vegetation Science*. 20:588–595.
- Parra MJ, Acuña KI, Sierra-Almeida A, Sanfuentes C, Saldaña A, Corcuera LJ, et al. 2015a. Photosynthetic Light Responses May Explain Vertical Distribution of Hymenophyllaceae Species in a Temperate Rainforest of Southern Chile. *PLoS ONE* 10(12): e0145475
- Parra M, Rodríguez J, Cavieres L, Muñoz-Tapia L, Atala C. 2015b. Latitudinal patterns in Pteridophyte distribution of continental Chile. *Gayana Botánica*. 72:58–69.
- Parry C, Blonquist JM, Bugbee B. 2014. In situ measurement of leaf chlorophyll concentration: analysis of the optical/absolute relationship. *Plant, Cell and Environment* 37: 2508–2520.
- Pérez C, Villagrán C. 1985. Distribución de abundancias de especies en bosques relictos de la zona mediterránea de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*. 58:157–170.
- Petchey OL, Casey T, Jiang L, McPhearson PT, Price J. 2002. Species richness, environmental fluctuations, and temporal change in total community biomass. *Oikos* 99(2): 231–240.
- Petchey OW, Gaston K. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters*. 9: 741-758:
- Pincheira-Ulbrich J. 2010. Patrones de diversidad de plantas trepadoras y epífitas vasculares en el bosque lluvioso Valdiviano de Sudamérica: una síntesis entre los años 2000 y 2010. *Φ YTON*. 80:9 – 18.
- Pinto R, Barría I, Marquet P. 2006. Geographical distribution of *Tillandsia lomas* in the Atacama Desert, northern Chile. *Journal of Arid Environments*. 65:543–552.
- Pisano E. 1982. Comunidades vegetales vasculares de la Isla Hornos (Archipiélago del Cabo de Hornos, Chile). *Anales del Instituto de la Patagonia*. 13:125–143.
- Proctor MCF. 2003. Comparative ecophysiological measurements on the light responses, water relations and desiccation tolerance of the filmy ferns *Hymenophyllum wilsonii* Hook. And *H. tunbridgense* (L.) Smith. *Annals of Botany* 91: 717–727.
- Proctor MCF. 2009. Physiological ecology. In: Goffinet B, Shaw AJ, editors. *Bryophyte biology*. United Kingdom: Cambridge University Press; p. 237–268.

- Proctor MCF. 2012. Light and desiccation responses of some Hymenophyllaceae (filmy ferns) from Trinidad, Venezuela and New Zealand: poikilohydry in a light-limited but low evaporation ecological niche. *Annals of Botany*. 109:1019–1026.
- Poorter H, Niinemets U, Poorter L, Wright IA, Villar R. 2009. Poorter Causes and Consequences of Variation in Leaf Mass Per Area (LMA): A Meta-Analysis. *New Phytologist* 182:565-588.
- Poorter L. et al. 2008. Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five neotropical forests. *Ecology* 89: 1908–1920.
- Purschke O, Schmid BC, Sykes MT, Poschold P, Michalski SG, Durka W, Kuhn I, Winter M, Prentice HC. 2013. Contrasting changes in taxonomic, phylogenetic and functional diversity during a longterm succession: insights into assembly processes. *Journal of Ecology* 101(4): 857–866.
- Pyke GH, Ehrlich PR. 2010. Biological collections and ecological/environmental research: a review, some observations and a look to the future. *Biological Reviews*. 85:247–266.
- Qian H. 1998. Large-scale biogeographic patterns of vascular plant richness in North America: an analysis at the generic level. *Journal of Biogeography*. 25:829–836.
- Qian H. 1999. Spatial pattern of vascular plant diversity in North America North of Mexico and its floristic relationship with Eurasia. *Annals of Botany*. 83:271–283.
- Qian H, Ricklefs RE. 2007. A latitudinal gradient in large-scale beta diversity for vascular plants in North America. *Ecology Letters*. 10:737–744.
- Qian H, Ricklefs RE, White PS. 2005. Beta diversity of angiosperms in temperate floras of eastern Asia and eastern North America. *Ecology Letters*. 8:15–22.
- Raevel V, Violle C, Munoz F. 2012. Mechanisms of ecological succession: insights from plant functional strategies. *Oikos* 121: 1761–1770.
- Ramos MJ & Palmeirim JM. 2013. Latitudinal Diversity Gradients in New World Bats: Are They a Consequence of Niche Conservatism? *PLoS ONE* 8(7): e69245.
- Rao CR. 1982. Diversity and dissimilarity coefficients: a unified approach. *Theoretical Population Biology* 21: 24-43.

- Rauh W. 1985. Chile and its bromeliads, part II. *Journal of the Bromeliad Society*. 35: 208–214.
- Richardson AD, Duigan SP, Berlyn GP. 2002. An evaluation of noninvasive Methods to estimate foliar chlorophyll content. *The New Phytologist* 153: 185–194.
- Ricotta C, Moretti M. 2011. CWM and Rao's Quadratic Diversity: A Unified Framework for Functional Ecology. *Oecologia*. 167:181-188.
- Riedemann P, Aldunate G, Teillier S. 2014. Arbustos nativos de la zona centro-sur de Chile. Guía de campo. Concepción: Corporación Chilena de la Madera.
- Riesch R, Martin R, Diamond S, Jourdan J, Plath M, Langerhans B. 2018. Thermal regime drives a latitudinal gradient in morphology and life history in a livebearing fish. *Biological Journal of the Linnean Society*. 125:126-141.
- Reich, P.B., Walters, M.B., Ellsworth, D.S. 1992. Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs* 62:365–392.
- Reich, P.B., Walters, M.B., Ellsworth, D.S. 1997. From tropic to tundra: Global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 94: 13730–13734.
- Rodríguez R. 1989. Pteridophyta de Chile continental amenazados de extinción. In: Benoit I, editor. *Libro rojo de la flora terrestre de Chile*. (Chile): Corporación Nacional Forestal; p. 129–146.
- Rodríguez R, Alarcón D, Espejo J. 2009. Guía de campo: Helechos nativos del centro y sur de Chile. Concepción: Corporación Chilena de la Madera.
- Rodríguez R, Marticorena A, Teneb E. 2008. Plantas vasculares de los ríos Baker y Pascua, Región de Aisén, Chile. *Gayana Botánica*. 65:39–70.
- Rozzi R, Armesto JJ, Goffinet B, Buck W, Massardo F, Silander J, Arroyo MTK, Russell S, Anderson CB, Cavieres LA, Callicott JB. 2008. Changing lenses to assess biodiversity: patterns of species richness in sub-Antarctic plants and implications for global conservation. *Frontiers in Ecology and the Environment*. 6:131–137.

- Rydin H. 2009. Population and community ecology of bryophytes in: Goffinet B, Shaw A.J. Bryophyte biology. (United Kingdom): Cambridge University Press; p. 393–446.
- Saldaña A, Parra MJ, Flores-Bavestrello A, Corcuera LJ, Bravo LA. 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.
- Schneider CA, Rasband WS, Eliceiri KW. 2012. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature methods* 9(7): 671-675.
- Shipley B. 2007. Comparative plant ecology as a tool for integrating across scales. – *Annals of Botany* 99: 965–966.
- Shipley B. 2010. *From Plant Traits to Vegetation Structure. Chance and Selection in the Assembly of Ecological Communities*. Cambridge: Cambridge University Press
- Shipley B, Vile D, Garnier E. 2006. From plant traits to plant communities: A statistical mechanistic approach to biodiversity. *Science* 314:812–814
- Sonnier G, Shipley B, Navas ML. 2010. Plant traits, species pools and the prediction of relative abundance in plant communities: a maximum entropy approach. *Journal of Vegetation Science* 21: 318–331.
- Spasojevic MJ, Suding KN. 2012. Inferring community assembly mechanisms from functional diversity patterns: the importance of multiple assembly processes. *Journal of Ecology* 100: 652–661
- Suding KN, Lavorel S, Chapin,FS, Cornelissen JHC, Díaz S, Garnier E, Navas ML. 2008. Scaling environmental change through the community level: a trait-based response-and-effect framework for plants. *Global Change Biology* 14: 1125–1140.
- Storch, D., Marquet, P.A. & Brown, J. 2007. Part I. Spatial scaling of species richness and distribution. En: D. Storch, P. Marquet, J.H. Brown. (eds), *Scaling Biodiversity, Ecological Review* pp. 13-126. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- Stubbs WJ, Wilson JB. 2004. Evidence for limiting similarity in a sand dune community. *Journal of Ecology* 92: 557–567.
- Thakur D, Chawla A. 2019. Functional diversity along elevational gradients in the high altitude vegetation of the western Himalaya. *Biodiversity and Conservation*. 28: 1977–1996.

- Taylor A, Saldaña A, Zotz G, Kirby C, Díaz I, Burns K. 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.
- Teiller S, Aldunate G, Riedemann P, Niemeyer H. 2005. Flora de la Reserva Nacional Río Clarillo. Santiago: Universidad de Chile–CONAF.
- Ter Braak CJF, Prentice IC. 1988. The theory of gradient analysis. *Advances in Ecological Research*. 34:235–282.
- Tuomisto H, Ruokolainen K. 2006. Analyzing or explaining beta diversity? Understanding the targets of different methods of analysis. *Ecology*. 87: 2697–2708.
- Van der Valk A.G. 1981. Succession in wetlands: a Gleasonian approach. *Ecology* 62:688–696.
- Vellend, M. 2001. Do commonly used indices of β diversity measure species turnover? *Journal of Vegetation Science* 12:545–552.
- Villagrán C, Armesto JJ, Hinojosa F, Cuverino J, Pérez C, Medina C. 2004. El enigmático origen del bosque relicto de Fray Jorge. In: Squeo FA, Gutiérrez JR, Hernández IR, editors. *Historia natural del Parque Nacional Bosque Fray Jorge*. La Serena: Ediciones Universidad de La Serena; p. 3–43.
- Villagrán C, Hinojosa F. 1997. Historia de los bosques del sur de Sudamérica, II: Análisis fitogeográfico. *Revista Chilena de Historia Natural*. 70:241–267.
- Villar, R., Ruiz-Robledo, J., Uberta, J.L., Poorter, H. 2013. Exploring variation in leaf mass per area (LMA) from leaf to cell: An anatomical analysis of 26 woody species. *American Journal of Botany* 100 (10): 1969–1980.
- Villéger S, Mason NWH, Mouillot D. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89: 2290–2301.
- Villéger S, Ramos Miranda J, Flores Hernandez D, Mouillot D. 2010. Contrasted changes in taxonomic and functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecological Applications*. 20:1512–1522.
- Violle C, Enquist BJ, McGill BJ, Jiang L, Albert CH, Hulshof C, Jung V, Messier J. 2012. The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 27: 244–252.

- Violle C, Navas ML, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos*. 116: 882-892.
- Violle, C., Reich, P., Pacala, S., Enquist, B.J., Kattge, J. 2014. The emergence and promise of functional biogeography. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111 (38): 13690-13696.
- Wang, Z., Brown, J.H., Tang, Z., Fang, J. 2009. Temperature dependence, spatial scale, and tree species diversity in eastern Asia and North America. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106: 13388.
- Wang J, Vanderpoorten A, Hagborg A, Goffinet B, Laenen B, Patiño J. 2016. Evidence for a latitudinal diversity gradient in liverworts and hornworts. *Journal of Biogeography*. 44:487–488.
- Weiherr E, Clarke GDP, Keddy PA. 1998. Community assembly rules, morphological dispersion, and the coexistence of plant species. *Oikos* 81:309–322.
- Weiherr E, Keddy PA. 1995. Assembly rules, null models, and trait dispersion: New questions front old patterns. *Oikos* 74(1): 159–164.
- Weiherr E, Keddy PA. 1999. *Ecological Assembly Rules. Perspectives, Advances, Retreats*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Weiherr E, Freund D, Bunton T, Stefanski A, Lee T, Bentivenga S. 2011. Advances, challenges and a developing synthesis of ecological community assembly theory. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 366:2403–13
- Westoby M, Falster DS, Moles AT, Vesk PA, Wright IJ. 2002. Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 125–159.
- Westoby M, Wright IJ. 2006. Land-plant ecology on the basis of functional traits. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 261-268.
- Whittaker RH. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*. 21:213–251.
- Wiersma YF, Urban DL. 2005. Diversidad Beta y Diseño del Sistema de Reservas Naturales en el Yukon, Canadá. *Conservation Biology*. 19: 1262-1272.

- Williams CJR. 2017. Climate Change in Chile: An Analysis of State-of-the-Art Observations, Satellite-Derived Estimates and Climate Model Simulations. *Journal of Earth Science & Climatic Change* 8:5.
- Willing MR, Kaufman DM, Stevens RD. 2003. Latitudinal Gradients of Biodiversity: Pattern, Process, Scale, and Synthesis. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*.
- Wilson MV, Shmida A. 1984. Measuring beta diversity with presence-absence data. *Journal of Ecology*. 72:1055-1064.
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M, Ackerly DD, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen JHC, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom PK, Gulias J, Hikosaka K, Lamont BB, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley JJ, Navas ML, Niinemets U, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov VI, Roumet C, Thomas SC, Tjoelker MG, Veneklaas EJ, Villar R. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428: 821-827.
- Zhang Q, Hou X, Li FY, Niu J, Zhou Y, Ding Y, Zhao L, Li X, Ma W, Kang S. 2014. Alpha, beta and gamma diversity differ in response to precipitation in the inner Mongolia grassland. *PLOS ONE* 9: e93518.
- Zizka G, Schmidt M, Schulte K, Novoa P, Pinto R, Köning K. 2009. Chilean Bromeliaceae: diversity, distribution and evaluation of conservation status. *Biodiversity Conservation*. 18:2449–2471.
- Zotz G. 2005. Vascular epiphytes in the temperate zones – a review. *Plant Ecology*. 176:173–183.
- Zotz G. 2013. The systematic distribution of vascular epiphytes – a critical update. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 171:453–481.
- Zotz G. 2016. *Plants on plants- The biology of vascular epiphytes*. Switzerland: Springer International Publishing.
- Zotz G, Andrade JL. 2002. La ecología y la fisiología de las epífitas y las hemiepífitas. In: Guariguata MR, Kattan GH, editors. *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. San José: Libro Universitario Regional del Instituto Tecnológico de Costa Rica; p. 271–296.
- Zotz G, Bader M. 2009. Epiphytic plants in a changing world: Global change effects on vascular and non-vascular epiphytes. *Progress in Botany* 70:147–170.

Zotz, G., Hietz, P. 2001. The physiological ecology of vascular epiphytes: current knowledge, open questions. *Journal of Experimental Botany* 52 (364): 2067–2078.

Zuloaga FO, Morrone O, Beltrano MJ. 2008a. Catálogo de las plantas vasculares del Cono Sur (Argentina, Sur de Brasil, Chile, Paraguay y Uruguay). Pteridophyta, Gymnospermae, Monocotyledoneae. *Monographs Systematic Botany Missouri Botanical Garden*. 107(1):1–983.

Zuloaga FO, Morrone O, Beltrano MJ. 2008b. Catálogo de las plantas vasculares del Cono Sur (Argentina, Sur de Brasil, Chile, Paraguay y Uruguay). Dicotyledoneae: Acanthaceae-Fabaceae (Abarema-Schizolobium). *Monographs Systematic Botany Missouri Botanical Garden*. 107(2):985–2286.

Zuloaga FO, Morrone O, Beltrano MJ. 2008c. Catálogo de las plantas vasculares del Cono Sur (Argentina, Sur de Brasil, Chile, Paraguay y Uruguay). Dicotyledoneae: Fabaceae (Senna-Zygia)-Zygophyllaceae. *Monographs Systematic Botany Missouri Botanical Garden*. 107(3):2287–3348.

