



UNIVERSIDAD DE CHILE -FACULTAD DE CIENCIAS -ESCUELA DE PREGRADO

“Sucesión ecológica de briófitas en un gradiente de perturbación de hábitat”

Seminario de Título entregado a la Universidad de Chile en cumplimiento parcial de los requisitos para optar al Título de Bióloga con mención Medio Ambiente

Valentina Paz Riffo Donoso

Director del Seminario de Título: Dr. Francisco E. Fontúrbel

Patrocinante del Seminario de Título: Dra. Alejandra Paola González Vásquez

03 de marzo de 2020.

Santiago – Chile



INFORME DE APROBACIÓN SEMINARIO DE TÍTULO

Se informa a la Escuela de Pregrado de la Facultad de Ciencias, de la Universidad de Chile que el Seminario de Título, presentado por la **Srta. Valentina Paz Rifo Donoso**

“Sucesión ecológica de briófitas en un gradiente de perturbación de hábitat”

Ha sido aprobado por la Comisión de Evaluación, en cumplimiento parcial de los requisitos para optar al Título de Bióloga con mención Medio Ambiente.

Director del Seminario de Título _____

Patrocinante del Seminario de Título _____

Comisión Revisora y Evaluadora

Presidente comisión _____

Evaluador _____

Santiago de Chile,

BIOGRAFÍA

El día 16 de febrero del año 1994, en la ciudad de Temuco, nace Valentina Paz Riffo Donoso, hermana menor de Carol Andrea Riffo Donoso y Javier Eduardo Riffo Donoso, con quienes tuvo la suerte de crecer y aprender, cometer locuras y tomar los primeros riesgos de su vida.

Su madre, Carmen Gloria Donoso Villalobos, resiliente, una mujer increíblemente dedicada y fuerte, le enseñó su valor. Le enseñó a ser una mujer fuerte, la más fuerte.

Su padre, Luis Eduardo Riffo Muñoz, el hombre más hermoso que ha conocido, el más sacrificado y amoroso, le enseñó a disfrutar las cosas más simples de la vida, porque son las que más felices nos hacen.

Valentina nació en Temuco, pero su vida fue en Puerto Montt, donde partió en una escuelita pobre de la ciudad y continuó en el Colegio Arriarán Barros, donde conoció a su otra familia, esa que se elige. A esa familia la ama profundamente.

Desde muy pequeña Valentina sintió un profundo amor por la naturaleza, que se vio multiplicado por programas de Animal Planet – incluso soñaba con hablar con los animales como Eliza Thornberry (lástima que solo eran dibujos animados)- y fue ese amor el que la llevó a irse del Sur que tanto ama, para comenzar su carrera de bióloga en el año 2014.

Hoy solo puede reafirmar que ha tenido la mejor vida. Que es verdaderamente feliz.



DEDICATORIA

Gracias a la vida que me ha dado tanto;
me dio dos luceros que, cuando los abro,
perfecto distingo lo negro del blanco,
y en el alto cielo su fondo estrellado,
y en las multitudes al hombre que yo amo.

Gracias a la vida que me ha dado tanto;
me ha dado el oído que en todo su ancho
graba noche y días, grillos y canarios,
martillos, turbinas, ladridos, chubascos,
y la voz tan tierna de mi bien amado.

Gracias a la vida que me ha dado tanto;
me ha dado el sonido y el abecedario;
con él las palabras que pienso y declaro:
madre, amigo, hermano y luz alumbrando
la ruta del alma del que estoy amando.

Gracias a la vida que me ha dado tanto;
me ha dado la marcha de mis pies cansados;
con ellos anduve ciudades y charcos,
playas y desiertos, montañas y llanos,
y la casa tuya, tu calle y tu patio.

Gracias a la vida
Violeta Parra

A mi madre, Gloria,

A mi padre, Luis,

Son los mejores padres que la vida me pudo dar.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco hoy y todos los días a mis padres, Gloria y Luis, por haberme hecho el regalo más grande al permitir que me fuese a estudiar a Santiago. Todos los sacrificios que hicieron y siguen haciendo para que cumpla mis sueños no han pasado desapercibidos, son esos mismos y el amor que siento hacia ustedes mi motor para luchar y seguir adelante a pesar de las dificultades que se han presentado. Los amo profundamente, y agradezco tenerlos a mi lado.

A mi profesor y mentor Francisco Fontúrbel, a quien tuve la suerte de conocer un día de clases y cuya motivación y pasión por lo que hace me llevó a ir a su laboratorio a pedir una oportunidad para trabajar con él -de eso han pasado cuatro años- solo puedo decir gracias por todo lo que me has enseñado y por las oportunidades que me has dado de crecer como científica. Eres de esos profesores que quedarán siempre en el corazón de quienes hemos tenido la oportunidad de aprender contigo. Te considero un gran científico, mentor y amigo.

A Felipe Osorio, mejor conocido como “Musgo man”, le agradezco haber confiado en mí y haber invertido tanto tiempo en esta tesis. Tu simpatía y motivación fueron otra gran motivación para trabajar con ganas este y otros proyectos que como grupo hemos desarrollado. Te deseo siempre el mayor éxito, eres un gran briólogo.

A la profesora Alejandra González le agradezco la oportunidad de ser patrocinadora de esta tesis y su buena disposición para revisar el proceso en múltiples oportunidades. También le agradezco por ser la docente que es y por ser la científica que es, ella y muchas más nos demuestran que no existen límites.

A mis amigas, o mejor dicho hermanas, que me han amado tal como soy y me han dado su apoyo incondicional desde que nos conocimos en esa salita subterránea, en cuarto básico. Gracias por todo.

A mi amado. Gracias por tu amor infinito, por acompañarme y cuidarme. Gracias por amar la tierra y la vida, y por querer dar todo para cuidarla. Este camino no hubiese sido tan hermoso si no hubieses aparecido en mi vida, casi que de accidente.

Finalmente agradezco a todo el equipo de la Reserva Costera Valdiviana por recibimos cada año con las puertas abiertas, siempre con la mejor disposición e interés por que este y otros estudios salgan y aporten al cuidado de su querido paraíso.

ÍNDICE DE CONTENIDOS

BIOGRAFÍA.....	ii
DEDICATORIA.....	iii
AGRADECIMIENTOS.....	iv
ÍNDICE DE CONTENIDOS.....	v
ÍNDICE DE TABLAS.....	vi
ÍNDICE DE FIGURAS.....	vii
RESUMEN.....	ix
ABSTRACT.....	x
INTRODUCCIÓN.....	1
Hipótesis.....	5
Objetivo general y específicos.....	5
MATERIALES Y MÉTODOS.....	7
Sitio de estudio.....	7
Selección de sitios de muestreo.....	9
Colección de muestras.....	10
Tratamiento de muestras.....	11
Análisis de datos.....	12
RESULTADOS.....	14
Composición de especies.....	17
Recambio de especies.....	20
DISCUSIÓN.....	25
CONCLUSIÓN.....	30
REFERENCIAS.....	32
ANEXO	41

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Coordenadas sitios de muestreo de briófitas en la Reserva Costera Valdiviana (UTM WGS84).....	9
Tabla 2. Riqueza de especies de musgos y hepáticas por tipo de hábitat.....	13
Tabla 3. Riqueza de especies de musgos y hepáticas por tipo de sustrato	13
Tabla 4. Resultados análisis de similitud (ANOSIM) de dos vías por ambiente y por sustrato para los tres años de estudio (2016-2018) en la Reserva Costera Valdiviana, Chile	17
Tabla 5. Análisis de similitud (ANOSIM) de una vía por ambiente y por sustrato para los tres años de estudio (2016-2018) en la Reserva Costera Valdiviana, Chile.	17
Tabla 6. Recambio (β_{sim}), anidamiento (β_{nes}) y disimilitud (β_{sor}) de especies por sustrato y por hábitat.	21

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Briófitas a) Musgo, b) Hepáticas, c) Antocerotes.	3
Figura 2. Ubicación geográfica del área de estudio Reserva Costera Valdiviana, región de Los Ríos, Chile.	7
Figura 3. Gradiente de perturbación identificado dentro de la RCV, de mayor grado de perturbación a menor grado de perturbación (de izquierda a derecha). La plantación de eucalipto se ubica fuera del gradiente por ser escenario desconocido a nivel de briófitas. (a) Corta, b) Renoval, c) Nativo maduro, d) Plantación de eucalipto).	8
Figura 4. Tipos de sustratos de muestreo de briófitas dentro de la RCV. a) Madera viva, b) Roca, c) Suelo, d) Madera Muerta.	10
Figura 5. Representación gráfica de la asociación ecológica de las briófitas presentes en los distintos tipos de hábitat (C= corta, E= eucalipto, R= renoval, N= bosque nativo maduro) en los tres años de estudio (2016-2018). Círculos verdes corresponden a musgos y círculos amarillos corresponden a hepáticas.	14
Figura 6. Representación gráfica de la asociación ecológica de las briófitas presentes en los distintos sustratos (r= roca, s= suelo, mv= madera viva, mm= madera muerta) en los tres años de estudio (2016-2018). Círculos verdes corresponden a musgos y círculos amarillos corresponden a hepáticas.	15
Figura 7. Interpretación gráfica de similitudes entre Sustratos (r: roca, s: suelo, mv: madera viva, mm: madera muerta) derivadas de ANOSIM de una vía (Bray- Curtis) para todas las briófitas (musgos+hepáticas), sólo musgos y sólo hepáticas.	18
Figura 8. Interpretación gráfica de similitudes entre Hábitats (C: corta, E: eucalipto, R: renoval, N: nativo) derivadas de ANOSIM de una vía (Bray- Curtis) para todas las briófitas (musgos+hepáticas), sólo musgos y sólo hepáticas.	19
Figura 9. Gráfica de índice de diversidad beta por recambio de especies (β_{sim}) por tipo de hábitat (corta, eucalipto, renoval y nativo) y por tipo de sustrato (roca, suelo, madera viva y madera muerta) en los periodos de estudio (2016-2017, 2017-2018). (a) Musgos y hepáticas (hábitat), b) Musgos (hábitat), c) Hepáticas (hábitat), d) Musgos y hepáticas (sustrato), e) Musgos (sustrato), f) Hepáticas (sustrato).	22

RESUMEN

La perturbación de hábitat, y específicamente el cambio de uso de suelo por actividades productivas (e.g., plantaciones forestales, agroindustria y expansión urbana), ha llevado a una rápida pérdida de la biodiversidad de los bosques templados. Dentro de estos bosques están presentes las briófitas, que son plantas terrestres no vasculares que constituyen un componente clave de los bosques templados. Las briófitas están presentes a lo largo de los procesos de sucesión ecológica, cumpliendo distintos roles en cada una de las etapas sucesionales. Las perturbaciones ambientales pueden afectar la riqueza y diversidad de la comunidad de briófitas, siendo menor en ambientes más perturbados, mientras que la sucesión del bosque de las briófitas seguirá el camino del gradiente de mayor a menor perturbación. Con el objetivo de identificar dichos cambios, se evaluó la respuesta y dinámica de las briófitas en el bosque templado lluvioso de la Reserva Costera Valdiviana, compuesto por un gradiente de perturbación que va desde bosque nativo maduro, bosque secundario, zonas de corta (i.e., tala rasa) y plantaciones forestales abandonadas. El presente estudio se realizó mediante muestreo de briófitas, en un periodo de tres años consecutivos, en el gradiente de perturbación del bosque, y mediante determinación de los distintos sustratos del ambiente. Posteriormente, se evaluaron las diferencias y dinámicas de recambio de las especies de briófitas por medio de un análisis de similitud (ANOSIM) y de diversidad beta. Los hábitats de mayor perturbación del gradiente presentaron la menor riqueza de especies de briófitas y los mayores valores de recambio. Por el contrario, los sitios con menor perturbación presentaron mayor riqueza de briófitas y menor grado de recambio. Las hepáticas fueron el componente más sensible a cambios, presentando su mayor riqueza en hábitats nativos del estudio. La disponibilidad de distintos sustratos (roca, suelo, madera viva y madera muerta) es un factor clave para la comunidad de

briófitas, dado que las especies no se distribuyen de forma aleatoria. En conclusión, la perturbación de hábitat afecta de forma directa la comunidad de briófitas del bosque templado, cambiando la composición y dinámicas de sucesión de las especies, y disminuyendo su riqueza en cuanto mayor sea el grado de perturbación. Esto, considerando el rol clave que cumple este grupo de plantas dentro del ecosistema, podrá afectar a especies de aves y mamíferos que dependen de ellas para su uso en distintos estadios de su desarrollo.

ABSTRACT

Habitat disturbance, and particularly land-use change due to productive activities (e.g., forest plantations, croplands, and urban expansion), has caused a rapid biodiversity loss in temperate rainforests. In those forests, bryophytes are very common. Bryophytes are non-vascular terrestrial plants that constitute a crucial component of those forests, being present throughout the processes of ecological succession, playing different roles in each one of the successional stages. Environmental disturbances can affect the richness and complexity of the bryophyte community, being lower in more disturbed environments, while the succession of the bryophyte forest will follow the gradient path from higher to lesser disturbance. To identify such changes, in this study, we evaluated the response and succession dynamics of bryophytes in the temperate rainforest of the Reserva Costera Valdiviana, composed of a gradient of disturbance that goes from primary native forest, secondary forest, areas of short (i.e., clear cut) and abandoned forest plantations. In this study, we sampled bryophytes along a forest disturbance gradient, and by determining the different substrates that use. Then, the differences and dynamics of species turnover were evaluated by means analysis of similarity (ANOSIM) and beta diversity. Most disturbing habitats presented the lowest species and the highest replacement values. Contrary the less disturbed sites presented greater bryophyte richness and a lower degree of species replacement. Liverworts were the most sensitive component to changes, presenting their highest diversity in native habitats of the study. The availability of different substrates (i.e., rock, soil, live wood, and deadwood) is a key factor for the bryophyte community since they are non-randomly distributed in the environment. In conclusion, habitat disturbance affects the temperate forest bryophyte community, by changing the composition and dynamics of the species and decreasing their wealth by the higher the degree of disturbance. Considering the crucial role

played by this group of plants within the ecosystem, their changes can affect species of birds and mammals that depend on them for use at different stages of their development.

INTRODUCCIÓN

El cambio de uso de suelo es una de las principales causas de pérdida de biodiversidad a nivel mundial (Sala y col., 2000; Berthrong y col., 2009). En este contexto, las actividades productivas (e.g., plantaciones forestales, agroindustria y expansión urbana) son las principales responsables de una rápida homogenización de la biota, como consecuencia de la pérdida, fragmentación y degradación de los hábitats naturales (Huxel & Hastings, 1999; Fahrig, 2003; Hanski, 2005; Krauss y col., 2010). Particularmente, el cambio de uso de suelo por plantaciones de monocultivo provoca cambios en las condiciones químicas de los suelos, tales como cambios en pH, humedad y disponibilidad de nutrientes (Rhoades & Binkley, 1996; Jaiyeoba, 1998; Binkley & Resh, 1999; Berthrong y col., 2009; Petrášová y col., 2014), lo que tiene consecuencias directas en la biodiversidad de los ecosistemas (Michelsen y col., 1993; Kourtev y col., 2002; Kanowski y col., 2005; Cordero-Rivera y col., 2017).

Las briófitas son un grupo de plantas no vasculares compuestas de tres linajes: musgos, hepáticas y antocerotes (Figura 1). Sin embargo, a pesar de formar parte del mismo grupo de plantas no vasculares, se diferencian morfológica, ecológica y genéticamente (MMA 2018). A nivel ecológico, los musgos son el grupo más diverso de las briófitas y se encuentran en todos los continentes y en una gran variedad de ecosistemas. Las hepáticas prefieren ambientes de mayor humedad siendo también muy diversas. Mientras que los antocerotes son el grupo menos diverso de las briófitas y los que poseen mayores requerimientos de humedad. Así, la presencia y persistencia de los distintos grupos de briófitas en el ambiente está determinado principalmente por la disponibilidad de nutrientes, agua y sombra (Rastorfer, 1970; Li & Vitt, 1994, 1995; Sundberg & Rydin, 2002; Van der Wal y col., 2005; Robroek y col., 2007; Callaghan & Ashton, 2008; Štechová y col., 2008; Caners y col., 2010; Caners y col., 2013; Paciorek y col., 2016). De hecho, la distribución de las distintas especies

tiene total relación con las propiedades bióticas y abióticas del medio (Söderström, 1989; Frego & Carleton, 1995; Suren, 1996), incluyéndose las variables estructura de los bosques y sustratos (Evansy col., 2012; Halpern y col., 2014). En este sentido, a pesar del alto parentesco que poseen los tres linajes de briófitas, se ha encontrado que musgos y hepáticas difieren en sus respuestas a las condiciones ambientales (Fenton y col., 2003; Nelson & Halpern, 2005).

A nivel ecosistémico, además de formar parte del ciclo del agua, carbono y nitrógeno (Busby & Whitfield, 1978; Turetsky, 2003), las briófitas sirven de sustrato para la germinación y establecimiento de semillas nativas (Hörnberg y col., 1997; Parker y col., 1997; Wheeler y col., 2011). Por lo tanto, son especies pioneras de los ecosistemas, que capturan la humedad ambiental (Busby & Whitfield, 1978; Hayward & Clymo, 1982; Luken, 1985; Hájek & Beckett, 2007), contribuyen en la provisión de nutrientes y microhábitats favorables para una amplia diversidad de animales (Smith y col., 2001; Okuyama y col., 2018), así como también con importante material de anidamiento (Wood, 1955; Breil & Moyle, 1976; Blem & Blem, 1994; Torres-Dowdall y col., 2007). De esta manera se ha descrito que ante algún tipo de perturbación, las briófitas tienen un rol clave en la recuperación de suelos y asentamiento de otras especies vegetales (Rovere & Calabrese, 2011; Pharo y col., 2013; Silva y col., 2019).

Específicamente, en bosques templados, las briófitas constituyen un componente clave cumpliendo distintos roles en cada una de las etapas sucesionales. Así, en una primera etapa sucesional, las briófitas actúan como especies pioneras, cambiando las condiciones de suelo y facilitando el establecimiento de angiospermas tempranas. Por otro lado, también son un componente importante y muy diverso de los bosques maduros (i.e., estado sucesional climax) estando fuertemente asociados con las

especies arbóreas (sucesionales tardías) ya establecidas (Fritz y col., 2009; Mežaka y col., 2012).



Figura 1. Briófitas a) Musgo, b) Hepática, c) Antocerote.

Debido a su importancia ecológica, la respuesta y regeneración de la comunidad de briófitas ha sido bien estudiada ante eventos tales como incendios, ya sea de origen natural o antropogénico (Duncan & Dalton, 1982; Esposito y col., 1999; Boudreault y col., 2000; Benscoter, 2006; Bradbury, 2006; Hylander & Johnson, 2010; Pharo y col., 2013; Smith y col., 2014; Lukenbach y col., 2016; Paquette y col., 2016; Hernández-Hernández y col., 2017; Barbé y col., 2017). El otro foco de estudio ha sido la respuesta a distintos grados de fragmentación (Zartman, 2003; Pharo y col., 2004; Bradfield, 2007; Oishi, 2009; Malombe y col., 2016; Baldwin & Löbel y col., 2018). Por ejemplo, en un estudio pionero realizado sobre un bosque fragmentado por plantación de *Pinus radiata*, Pharo y col. (2004) concluye que es necesario conservar los troncos nativos dentro de las plantaciones exóticas para mantener la biodiversidad de briófitas. Fenton & Frego (2005) concluyen la importancia de la existencia ya sea de dosel o refugios que provean sombra y condiciones climáticas favorables para las briófitas. La importancia o rol de los troncos como sustrato también ha sido probada en otros estudios de sucesión ecológica a nivel de briófitas (Browning y col., 2010).

Baker y col. (2014) evaluó el efecto de la cercanía de bosques intervenidos con bosques nativos maduros, encontrando que bosques nativos maduros operan sustancialmente en la regeneración de este grupo de plantas. No obstante lo anterior, la regeneración y recuperación de las briófitas posterior a eventos de perturbación por acción natural o antrópica distinto a los escenarios anteriores sigue siendo poco estudiada, haciéndose necesario evidenciar el efecto en la matriz de biodiversidad, que implica la perturbación de bosques nativos y particularmente, el efecto en componentes clave de un bosque templado nativo considerado un *hotspot* de biodiversidad. Por ejemplo, la Reserva Costera Valdiviana (Región de los Ríos), es un área protegida privada del bosque templado lluvioso Valdiviano que es considerado un *hotspot* de biodiversidad internacional (Myers y col., 2000).

Basado en lo anterior, en esta investigación nos enfocamos en cuantificar cómo afectan los procesos de perturbación antrópica sobre la diversidad de briófitas, como componentes críticos de la biodiversidad, en un bosque templado lluvioso del sur de Chile. La mayor limitación para el estudio de la regeneración de bosques, posterior a un evento de perturbación natural o antrópica, es el tiempo que tarda un bosque nativo en alcanzar un estado maduro. Para subsanar esta situación, realizamos un estudio de sucesión ecológica a nivel de briófitas por medio del método de cronosecuencia (Walker y col., 2010), que permite realizar un reemplazo de tiempo por espacio en un gradiente de perturbación. El sitio del estudio posee la característica de presentar variados escenarios de perturbación por su historia de incendios forestales, tala de especies arbóreas nativas y por acción de la actividad forestal de monocultivo de eucalipto (*Eucalyptus globulus*).

Hipótesis

Hipótesis 1. Debido a la homogeneidad tanto arbórea como de sustratos disponibles del ambiente intervenido, en los sitios de mayor perturbación antrópica, por encontrarse en un estado sucesional temprano, mostrarán: a) menor riqueza y una composición de especies de briófitas distinta de los hábitats nativos o con menor perturbación y b) mayor grado de recambio de especies.

Hipótesis 2. Los sitios de menor perturbación (nativos), cuya diversidad es mayor, presentarán una alta riqueza y una composición de especies de briófitas semejante al estadio sucesional intermedio del gradiente (renewal de bosque nativo). Por tratarse de hábitats en estado sucesional clímax, presentarán menor grado de recambio de especies de briofitas.

Hipótesis 3. El hábitat exótico (plantación de eucalipto) mostrará menor riqueza de especies cuya composición se asemeje a los estadios temprano e intermedio de sucesión del estudio.

Objetivo general y específicos

Objetivo general

Cuantificar el cambio en la composición de especies de briófitas en un bosque con un gradiente de perturbación antrópica caracterizado por contener dentro de este la etapa sucesional inicial de un bosque intervenido (tala rasa), la etapa intermedia

(bosque nativo secundario) y la etapa clímax (bosque nativo maduro); además de una plantación abandonada de eucalipto (*Eucalyptus globulus*).

Objetivos específicos

- Identificar la sucesión ecológica de briófitas en el gradiente de perturbación de hábitat presente en la Reserva Costera Valdiviana.
- Caracterizar la composición y riqueza de especies de briofitas en el gradiente de perturbación.
- Determinar y comparar el grado de recambio de las especies en los hábitats con distintos niveles de perturbación.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitio de estudio

El presente estudio fue realizado en la Reserva Costera Valdiviana (39°57'S,73°34'O; RCV) ubicada en la Comuna de Corral, Región de los Ríos, Chile (Figura 2). Se trata de un área protegida privada administrada por The Nature Conservancy, que llega a proteger casi el 50% del bosque templado lluvioso Valdiviano de la Región, siendo una de las reservas más grande de remanentes de estos bosques, con una superficie aproximada de 50,500 ha. Dentro de la RCV es posible encontrar cuatro hábitats contrastantes: bosque nativo maduro, bosque nativo de renoval, bosque transformado hace 12-20 años, consistente en plantaciones abandonadas de eucalipto (*Eucalyptus globulus*) con abundante vegetación nativa de sotobosque y sitios de tala rasa de plantaciones de eucalipto (Figura 3). La actividad forestal dentro de la reserva fue finalizada hace aproximadamente 20 años atrás, como consecuencia de su protección como Reserva Natural.

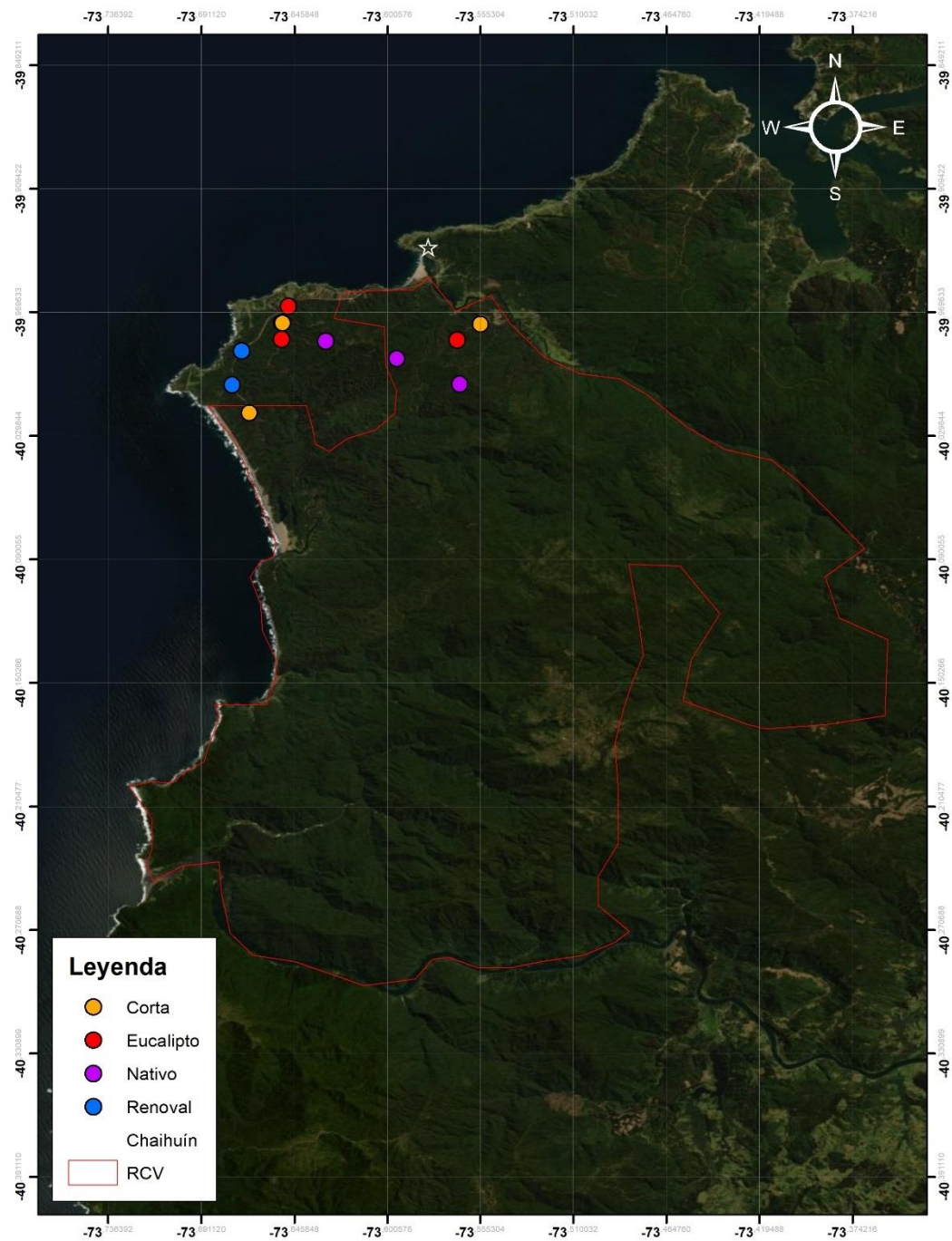


Figura 2. Ubicación geográfica del área de estudio Reserva Costera Valdiviana, Región de Los Ríos, Chile.

Selección de sitios de muestreo

Dentro de la RCV se seleccionaron 12 sitios de muestreo representativos de los cuatro tipos de ambientes que se encuentran en la Reserva, con tres réplicas de cada uno: tala rasa reciente de plantación de eucalipto (C: Corta), plantación de eucalipto (E: Eucalipto), renoval de bosque nativo (R: Renoval) y bosque nativo maduro (N: Nativo). La distancia entre los sitios de estudio varió entre 2 y 6 km (Figura 2, Tabla 1).

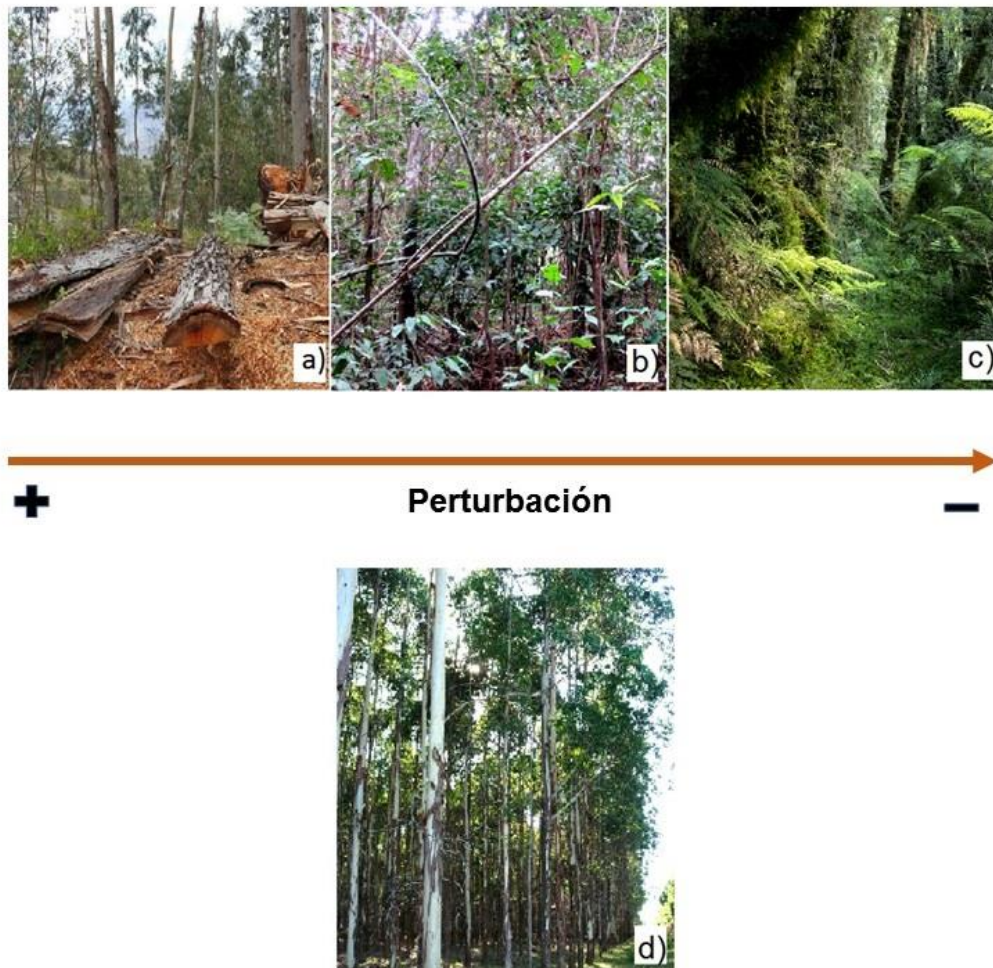


Figura 3. Gradiente de perturbación identificado dentro de la RCV, de mayor grado de perturbación a menor grado de perturbación (de izquierda a derecha). La plantación de eucalipto se ubica fuera del gradiente por ser escenario desconocido a nivel de briófitas. a) Corta, b) Renoval, c) Nativo maduro, d) Plantación de eucalipto.

Tabla 1. Coordenadas sitios de muestreo de briófitas en la Reserva Costera Valdiviana (UTM WGS84).

Hábitat	Sitio	UTM_E	UTM_N
Corta	C1	623381	5573975
	C2	613699	5569314
	C3	615143	5574159
Eucalipto	E1	615091	5573308
	E2	622384	5573151
	E3	615409	5575075
Renoval	R1	613417	5572686
	R2	612995	5570853
	R3	615096	5574194
Nativo	N1	616926	5573167
	N2	619872	5572167
	N3	622465	5570754

Colección de muestras

Durante tres años consecutivos (2016 a 2018) en temporada de verano (mediados de enero), realizamos la colecta de briófitas en cada uno de los tipos de ambientes. Por cada sitio, el muestreo fue realizado en 3 transectos de 50 m de largo por dos metros de ancho, y hasta 1,5 m de altura sobre el nivel del suelo. El muestreo consistió en tomar todas las briofitas presentes dentro de cada transecto. Cada una de las muestras se separó según el hábitat donde se colectó y según el sustrato en el que fue encontrada: suelo (“s”), roca (“r”), madera viva (“mv”) y madera muerta (“mm”) (Figura 4).

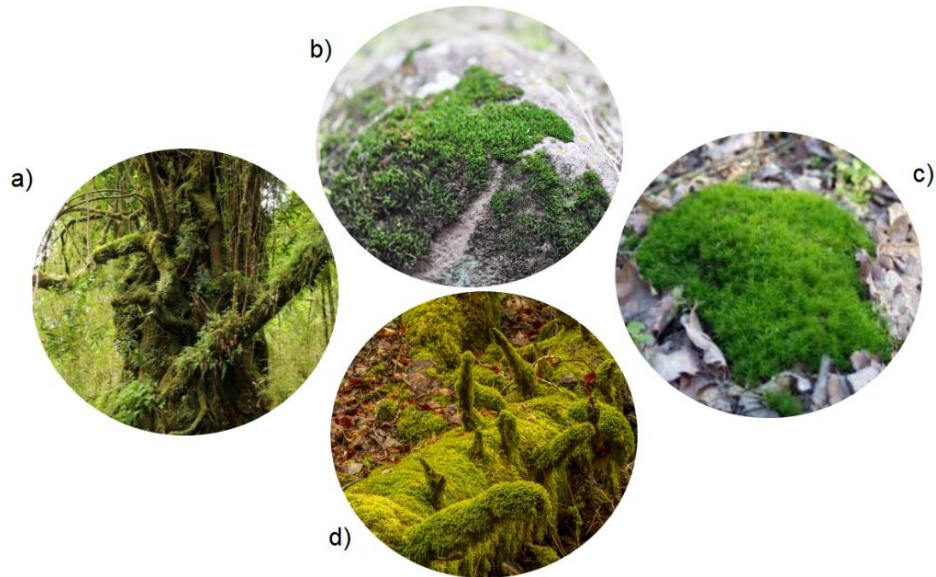


Figura 4. Tipos de sustratos de muestreo de briófitas dentro de la RCV. a) Madera viva, b) Roca, c) Suelo, d) Madera Muerta.

Tratamiento de las muestras

Una vez en el laboratorio, la identificación de los ejemplares colectados en terreno contempló las siguientes etapas: (i) Secado a temperatura ambiente o estufa de secado: Los ejemplares colectados fueron ordenados según el sitio de muestreo y el sustrato. En caso de ser necesario se sometieron a secado en estufa por 3 días a 30 ° C. (ii) Identificación de las muestras: Los ejemplares fueron observados a través de una lupa estereoscópica, atendiendo a la disposición de filoides, su forma y una serie de caracteres morfológicos de importancia para la determinación de su respectivo grupo taxonómico (tamaño de filoides, forma ápices, forma base, tipo inserción al caulidio, borde de la lámina, presencia y tipo de costa). A partir de cortes a mano alzada en distintas zonas del gametofito o esporofito, se presta atención a caracteres celulares anatómicos (disposición de las células, paredes celulares, existencia de prolongaciones de su superficie, etc.). Posteriormente, se traspasó la muestra en observación a microscopio óptico para obtener mayores detalles celulares de la

anatomía en las diferentes zonas de los filoides y caulidios (zona basal de filoides, borde evidente de la lámina, costa o nervio medio en corte transversal diferenciado por tamaños o formas celulares, etc.). Luego se procedió a la determinación de la identidad de los ejemplares a nivel de especie, siguiendo el criterio sistemático según Stech & Frey (2008). La nomenclatura para las especies de briófitas siguió la propuesta por Goffinet & Buck (2018) para musgos y Söderström y col. (2016) para hepáticas y antocerotes.

Análisis de datos

La diversidad de briófitas se documenta mediante la riqueza de especies, dado que en este grupo es muy complejo poder distinguir individuos y cuantificar su abundancia. Los datos obtenidos con el muestreo en cada tipo de hábitat y sustrato fueron ordenados en una matriz de presencia/ausencia de cada especie de briófita, por sitio y por sustrato. Con el fin de evaluar aquellas especies que ocurrían exclusivamente en un tipo de ambiente o de sustrato, y aquellas especies compartidas por tipo de ambiente o de sustrato, se graficó la ocurrencia de interacciones briófita-sustrato y briófita-hábitat con los datos de los tres años. Para realizar la comparación de la composición de especies de briófitas entre sustrato, entre sitios y entre años, se realizó el análisis de similitud ANOSIM (Clarke, 1993) que compara la similitud de las comunidades entre grupos usando un estadístico R (calculado a partir de las matrices de similitud de Bray Curtis) y un valor de P estimado mediante permutaciones (en este caso se utilizaron 9999 permutaciones), mediante el software PAST 3.20 (Hammer y col., 2001). Lo anterior se hizo mediante ANOSIM de una vía, que considera sustrato y ambiente por separado, y ANOSIM de dos vías, que anida dentro del factor ambiente al sustrato y dentro del factor sustrato al

ambiente. Además, para determinar el nivel de recambio de especies ocurrido entre años y en las distintas condiciones, realizamos un análisis de Diversidad Beta mediante el paquete betapart (Baselga y col., 2018) en R 3.4.3 (R Core Team 2017). Este análisis se compone de tres elementos sobre la variación de las especies: β_{sor} (diversidad beta, disimilitud de la composición de especies), β_{nes} (disimilitud debido al efecto de anidamiento) y β_{sim} (disimilitud por *turnover* o recambio de especies). Estos índices de cambio en los patrones de composición de especies se calcularon por sustrato y por hábitat, considerando tanto todas las muestras de briófitas, como también musgos y hepáticas por separado.

RESULTADOS

En los tres años de estudio se registró un total de 74 especies de briófitas, de las cuales 52 corresponden a musgos y 22 corresponden a hepáticas (el año 2016 se registró un total de 42 especies, de las cuales 11 corresponden a hepáticas; en el año 2017 se registró 44 especies, de las cuales 8 corresponden a hepáticas; en el año 2018 se registró 38 especies, de las cuales 12 corresponden a hepáticas) (ver Anexo 1 para más detalles). En las Tablas 2 y 3 se documenta el número de especies encontradas en cada condición.

Tabla 2. Riqueza de especies de musgos y hepáticas por tipo de hábitat.

	CORTA			EUCALIPTO			RENOVAL			NATIVO		
	2016	2017	2018	2016	2017	2018	2016	2017	2018	2016	2017	2018
MUSGOS	13	12	11	12	17	10	21	19	14	13	11	12
HEPÁTICAS	0	2	1	4	4	5	5	4	9	9	6	8

Tabla 3. Riqueza de especies de musgos y hepáticas por tipo de sustrato.

	ROCA			SUELO			MADERA VIVA			MADERA MUERTA		
	2016	2017	2018	2016	2017	2018	2016	2017	2018	2016	2017	2018
MUSGOS	2	4	2	15	14	14	14	19	13	23	21	13
HEPÁTICAS	1	0	1	3	2	3	6	9	9	8	4	7

En los distintos hábitats estudiados (corta, plantación de eucalipto, renoval de nativo y bosque maduro nativo) es posible observar especies comunes y exclusivas de cada tipo (Figura 5). El hábitat de corta tiene un total de siete especies exclusivas, todos musgos. El hábitat de monocultivo de eucalipto tiene nueve especies de briófitas exclusivas, todos musgos. El hábitat de renoval tiene ocho especies de briófitas exclusivas, de las cuales cuatro son hepáticas y cuatro son musgos. El bosque nativo

tiene 10 especies exclusivas, de las cuales tres son musgos y siete son hepáticas. Un total de seis especies de briófitas fueron encontradas en todos los tipos de hábitats estudiados, de las cuales cinco son musgos y una es hepática. Entre los hábitats corta y plantación de eucalipto poseen de manera exclusiva sólo especies de musgos (19 especies en total) de las cuales tres son compartidas únicamente por estos dos hábitats, las que además corresponden al 35,54% del total de musgos encontrados en todo el estudio (52 en total).

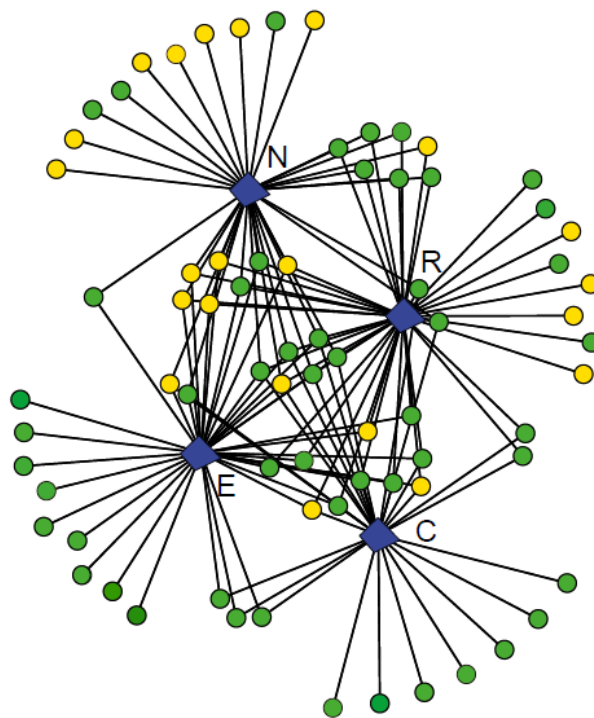


Figura 5. Representación gráfica de la asociación ecológica de las briófitas presentes en los distintos tipos de hábitat (C= corta, E= eucalipto, R= renoval, N= bosque nativo maduro) en los tres años de estudio (2016-2018). Círculos verdes corresponden a musgos y círculos amarillos corresponden a hepáticas.

Respecto a las briófitas identificadas en cada sustrato (roca, suelo, madera viva y madera muerta), los resultados muestran que hay especies de musgos y hepáticas exclusivas de cada uno, así como otras que son capaces de colonizar varios o incluso

todos los sustratos, lo que se observa en las figuras de interacción briofita-sustrato, en los tres años de estudio (Figura 6). El sustrato roca, que posee la menor riqueza (Tabla 3), alberga de manera exclusiva tres especies de briófitas, de las cuales dos son musgos (*Cratoneuron filicinum* y *Racomitrium* sp.) y una es hepática (*Temnoma* sp). El sustrato suelo tiene nueve briófitas exclusivas, de las cuales ocho son musgos y una es hepática. El sustrato madera muerta tiene 11 especies exclusivas, de las cuales nueve son musgos y dos son hepáticas. Luego el sustrato madera viva tiene un total de 15 especies exclusivas, de las cuales nueve son musgos y seis son hepáticas. Sólo dos especies de briófitas fueron encontradas en todos los sustratos estudiados, ambos musgos y 14 especies fueron halladas en tres de los sustratos. Un total de 38 especies de musgos y hepáticas se encontraron exclusivamente en un tipo de sustrato (51,35% de las especies del estudio).

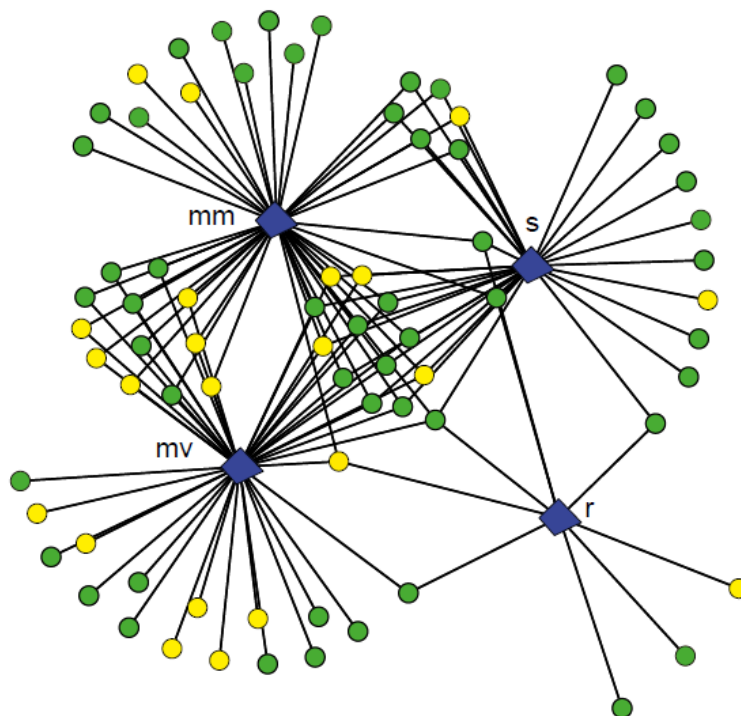


Figura 6. Representación gráfica de la asociación ecológica de las briófitas presentes en los distintos sustratos (r= roca, s= suelo, mv= madera viva, mm= madera muerta) en los tres años de estudio (2016-2018). Círculos verdes corresponden a musgos y círculos amarillos corresponden a hepáticas.

Composición de especies. - Las briófitas mostraron responder significativamente a los tipos de hábitat y a los distintos tipos de sustratos que colonizan (Tabla 4). Esto ocurre siempre excepto en el año 2017, en el escenario que considera sólo hepáticas ($P = 0,059$).

Cuando se analizó la composición de briófitas considerando los factores sustrato y hábitat por separado (Tabla 5) se tiene que, en la mayoría de los casos, hay diferencias significativas si se compara la composición de briófitas en los ambientes y los sustratos en cada año de estudio. En un caso, no existen diferencias significativas en el factor ambiente el año 2017 ($P = 0,121$). Determinamos además las similitudes y diferencias en la composición de especies de briófitas dentro de cada temporada, entre los distintos tipos de hábitats y sustratos, a través del índice de similitud de Sorensen (Figuras 7 y 8). Los resultados de los sustratos (Figura 7) muestran que las briófitas de roca sólo muestran similitud con las de sustrato suelo, en ningún caso con los otros sustratos. Cuando se observa sólo a hepáticas, se tiene un patrón donde los sustratos maderas muestran similitud entre ellas en todas las temporadas. En cambio, en musgos no se encontró un patrón para las temporadas del estudio.

Tabla 4. Resultados análisis de similitud (ANOSIM) de dos vías por ambiente y por sustrato para los tres años de estudio (2016-2018) en la Reserva Costera Valdiviana, Chile.

Musgos+ hepáticas		Ambiente		Sustrato	
Año	R	P	R	P	
2016	0,210	0,001*	0,343	<0,001*	
2017	0,261	<0,001*	0,330	<0,001*	
2018	0,289	<0,001*	0,502	<0,001*	
Musgos					
2016	0,123	0,028*	0,326	<0,001*	
2017	0,200	0,002*	0,213	<0,004*	
2018	0,260	<0,001*	0,507	<0,001*	
Hepáticas					
2016	0,302	<0,001*	0,249	<0,001*	
2017	0,108	0,059	0,212	0,002*	
2018	0,158	0,002*	0,311	<0,001*	

*Diferencias significativas a $\alpha < 0,05$.

Tabla 5. Análisis de similitud (ANOSIM) de una vía por ambiente y por sustrato para los tres años de estudio (2016-2018) en la Reserva Costera Valdiviana, Chile.

Musgos+ hepáticas		Ambiente		Sustrato	
Año	R	P	R	P	
2016	0,101	0,01*	0,271	<0,001*	
2017	0,135	0,001*	0,207	<0,001*	
2018	0,093	0,013*	0,388	<0,001*	
Musgos					
2016	0,068	0,037*	0,279	<0,001*	
2017	0,126	0,001*	0,160	<0,001*	
2018	0,074	0,029*	0,385	<0,001*	
Hepáticas					
2016	0,158	<0,001*	0,108	0,004*	
2017	0,029	0,121	0,162	<0,001*	
2018	0,053	0,044*	0,227	<0,001*	

*Diferencias significativas a $\alpha < 0,05$.

La composición de especies por tipo de hábitat (Fig. 8) muestra que, cuando se considera tanto musgos como hepáticas en conjunto, existe un patrón que indica que briófitas de sustrato corta se asemeja a los de eucalipto, el que a su vez se asemeja

a renoval, y este último a nativo. Cuando se analizó sólo musgos no ocurrió un patrón sucesional específico. Las hepáticas por su parte muestran similitud entre aquellas que componen al sustrato corta con los sustratos eucalipto y renoval, en ningún caso con nativo. Este último por su parte muestra similitud con eucalipto y renoval.

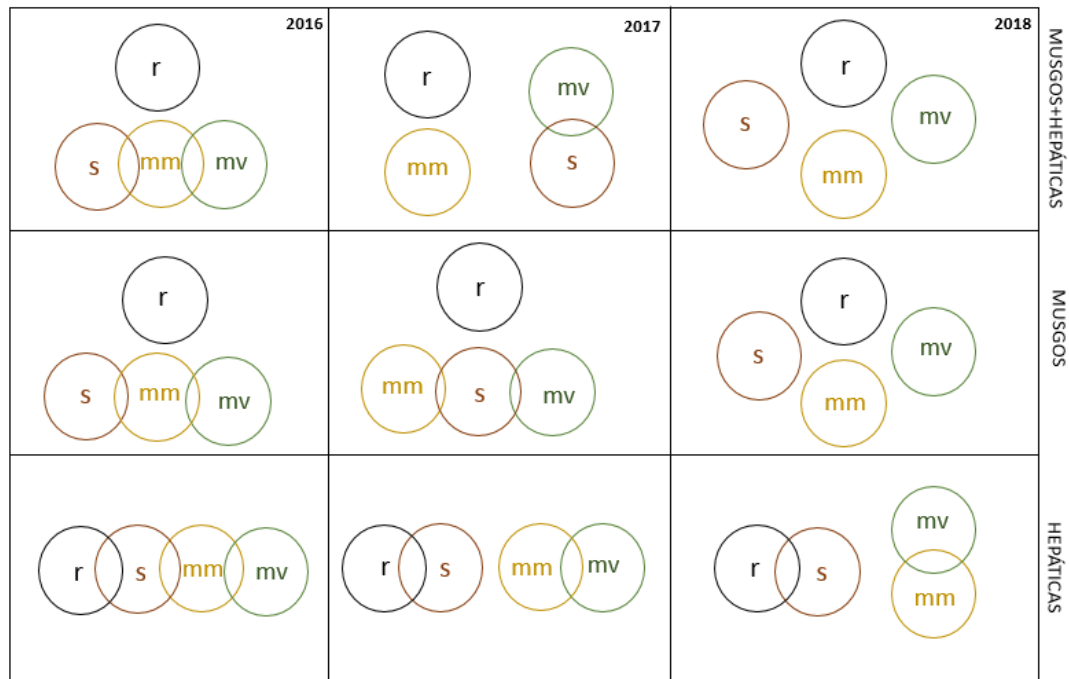


Figura 7. Interpretación gráfica de similitudes entre Sustratos (r: roca, s: suelo, mv: madera viva, mm: madera muerta) derivadas de ANOSIM de una vía (Bray-Curtis) para todas las briófitas (musgos+hepáticas), sólo musgos y sólo hepáticas.

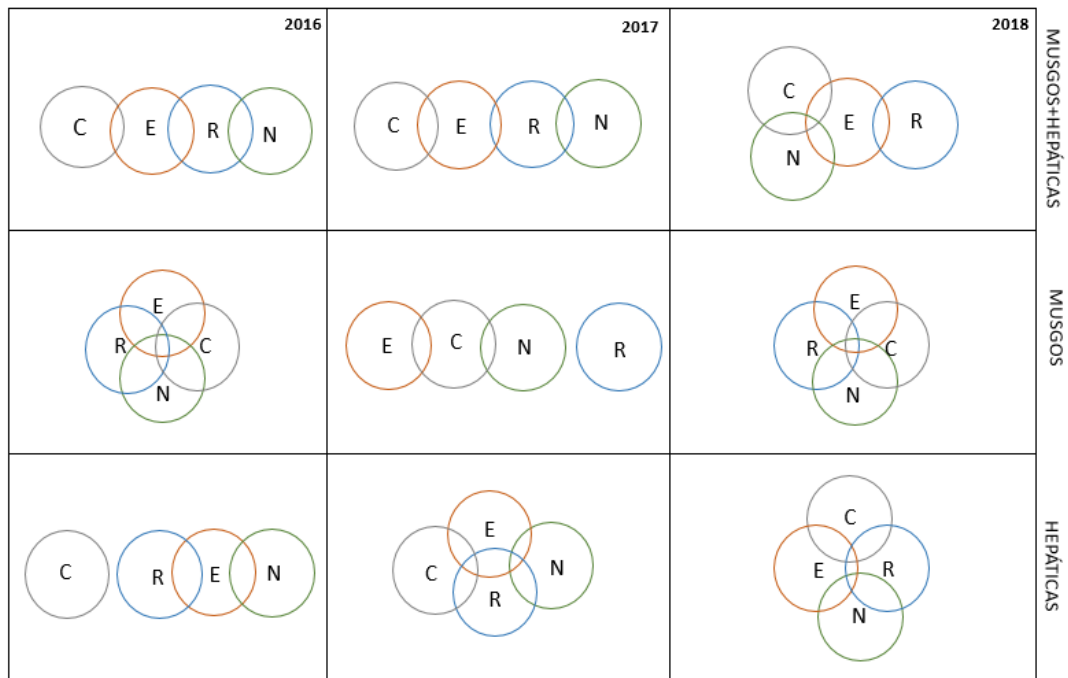


Figura 8. Interpretación gráfica de similitudes entre Hábitats (C: corta, E: eucalipto, R: renoval, N: nativo) derivadas de ANOSIM de una vía (Bray-Curtis) para todas las briófitas (musgos+hepáticas), sólo musgos y sólo hepáticas.

Recambio de especies. – El grado de recambio de especies de una temporada a otra, para el factor hábitat y para el factor sustrato se muestra en la Figura 9. Para el factor hábitat tenemos que cuando se considera tanto todas las especies de briófitas como sólo musgos, las especies ocurridas en los ambientes de corta y eucalipto son las que poseen los mayores índices de recambio de una temporada a otra (Figura 9a,b). Esto último cambia luego si sólo se considera a las hepáticas (Figura 9c), en donde las especies del ambiente nativo muestran tener incluso una mayor tasa de recambio que las de la plantación de eucalipto. Es importante tener en consideración que los hábitats corta de eucalipto y bosque de eucalipto tienen las menores riquezas de especies de hepáticas del estudio, incluso ocurriendo una temporada donde no se encontró este grupo en los sitios de corta (ver Tabla 2). El mismo análisis, ahora por sustrato, arroja los mayores valores de recambio en el sustrato roca, en todos los

escenarios analizados (Figura 9d,e,f) llegando incluso en algunos casos a un recambio completo de las especies encontradas. Cuando se analizó todas las muestras, los sustratos suelo, madera viva y madera muerta mantienen sus índices de recambio relativamente cercanos y constantes. Esto último cambia cuando sólo se analiza a las hepáticas (Figura 9f), donde el sustrato suelo se mantiene constante entre periodos y, por el contrario, ambos sustratos de maderas aumentan su recambio en el segundo periodo analizado (2017-2018) llegando a valores muy cercanos entre ellos. Los sustratos de madera viva y muerta abarcan la mayor riqueza de hepáticas entre los sustratos estudiados (ver Tabla 3).

Tabla 6. Recambio (β_{sim}), anidamiento (β_{nes}) y disimilitud (β_{sor}) de especies por sustrato y por hábitat.

		SUSTRATO			
		ROCA	SUELO	M. VIVA	M. MUERTA
MUSGOS + HEPÁTICAS	Recambio	0,889	0,535	0,481	0,426
	Anidamiento	0,011	0,021	0,067	0,097
	Disimilitud	0,900	0,556	0,548	0,523
MUSGOS	Recambio	0,833	0,514	0,382	0,297
	Anidamiento	0,042	0,013	0,093	0,149
	Disimilitud	0,875	0,526	0,475	0,446
HEPÁTICAS	Recambio	1,000	0,667	0,632	0,643
	Anidamiento	0,000	0,048	0,052	0,079
	Disimilitud	1,000	0,714	0,682	0,722
		HÁBITAT			
		CORTA	EUCALIPTO	RENOVAL	NATIVO
MUSGOS + HEPÁTICAS	Recambio	0,676	0,667	0,492	0,467
	Anidamiento	0,018	0,042	0,025	0,053
	Disimilitud	0,694	0,708	0,516	0,520
MUSGOS	Recambio	0,645	0,607	0,297	0,407
	Anidamiento	0,022	0,079	0,112	0,041
	Disimilitud	0,667	0,686	0,409	0,448
HEPÁTICAS	Recambio	1,000	0,750	0,692	0,556
	Anidamiento	0,000	0,019	0,085	0,063
	Disimilitud	1,000	0,769	0,778	0,619

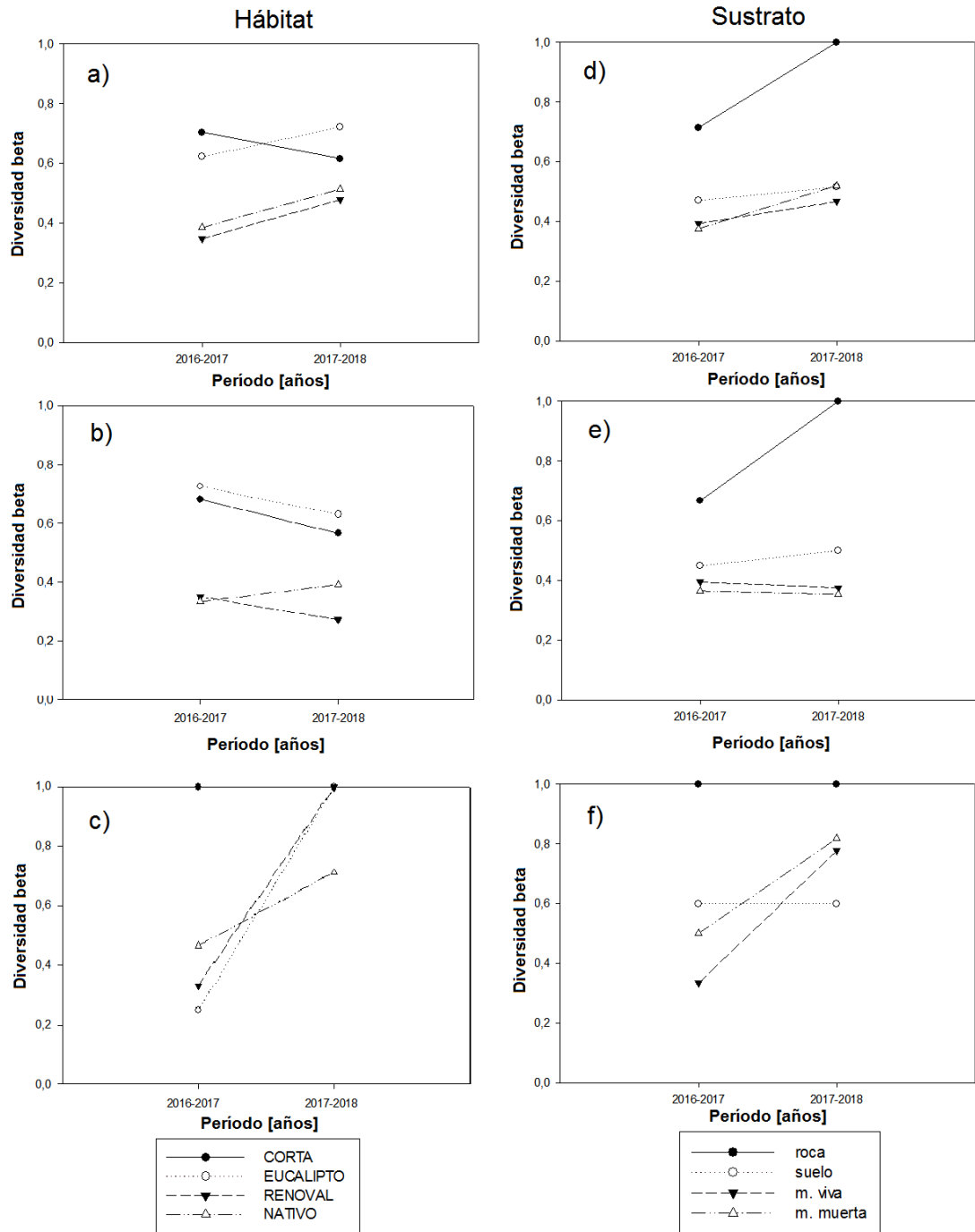


Figura 9. Gráfica de índice de diversidad beta por recambio de especies (β_{sim}) por tipo de hábitat (corta, eucalipto, renoval y nativo) y por tipo de sustrato (roca, suelo, madera viva y madera muerta) en los periodos de estudio (2016-2017, 2017-2018). (a) Musgos y hepáticas (hábitat), b) Musgos (hábitat), c) Hepáticas (hábitat), d) Musgos y hepáticas (sustrato), e) Musgos (sustrato), f) Hepáticas (sustrato).

El componente hepáticas sería el grupo más sensible y el que explica en mayor grado los valores de recambio de briófitas analizados en la Figura 9, puesto que sus índices de reemplazo de especies son mayores a los obtenidos para musgos solamente (ver Tabla 6). Para todos los casos, es decir tanto para sustratos y hábitats, considerando todas las briófitas del estudio o bien separándolas entre musgos y hepáticas, es el recambio de especies (*turnover*) lo que explica en mayor proporción la variación de especies entre temporadas.

DISCUSIÓN

Nuestros resultados sobre la diversidad de briófitas, en los distintos tipos de hábitats y sustratos, indican que musgos y hepáticas se distribuyen de manera específica dentro del bosque y de las condiciones analizadas. El tipo de hábitat estaría influyendo en la ocurrencia de musgos y hepáticas, lo que se pudo ver en los mapas de interacción briófita-ambiente (ver Fig. 5), donde hay especies que claramente se encuentran de forma exclusiva en alguno de los hábitats del gradiente y otras tantas capaces de colonizar más de un tipo de hábitat. Los ambientes más perturbados por la actividad humana (i.e., corta y plantación de eucalipto) poseen especies pioneras, que desaparecen rápidamente y son reemplazadas conforme avanza la sucesión ecológica, todas las cuales corresponden a musgos. La disponibilidad de microhábitats favorables beneficia la ocurrencia de briófitas (Frego & Carleton, 1995; Cole y col., 2008; Fritz & Heilmann-Clausen, 2010) de modo que la escasez o falta de esos espacios, en ambos hábitats, puede explicar la riqueza y distribución encontrada. La deforestación ha demostrado tener efectos significativos en las propiedades físicas y químicas del suelo (Hajabbasi y col., 1997; Jaiyeoba, 1998; Berihu y col., 2017), lo que afecta la comunidad de briófitas que se puedan encontrar en un ecosistema (Fenton y col., 2003; Baisheva y col., 2018). Por otra parte, la transformación de hábitat, que corresponde al reemplazo de bosque nativo por plantación de otras especies arbóreas -por lo general exóticas y de interés económico- también provoca cambios en las propiedades físicas y químicas de los suelos y en la comunidad de briófitas (Michelsen y col., 1993; Binkley & Resh, 1999; Berthrong y col., 2009; Kantvilas y col., 2015; Ingerpuu y col., 2019) y más aún, cambia las condiciones bióticas del medio por introducir especies arbóreas que no formaban parte de la red de interacción de las briófitas. Respecto a esto último, a pesar de la gran capacidad que tienen las briófitas de colonizar diversos ambientes y

sustratos, su interacción con especies arbóreas del bosque ha demostrado no ser aleatoria y, más bien, responde a factores tales como la edad del árbol, especie, altitud y tamaño del dosel (Fritz, 2009; Fritz y col., 2009; Benitez y col., 2015). Es más, estudios recientes que han evaluado la interacción briófita-árbol han encontrado que la biomasa de briófitas varía conforme cambia la altitud de los árboles (Fritz, 2009; Mellado-Mansilla y col., 2017), lo que también se evaluó en otro estudio realizado en el bosque templado lluvioso de la Selva Valdiviana, donde se demostró que la ocurrencia de briófitas además de no ser aleatoria es altamente estructurada, ocurriendo interacciones briófita-árbol específicas y donde además su distribución cambia conforme varía la altura de los árboles (Fontúrbel et al. in prep).

La disponibilidad de distintos tipos de sustratos en los hábitats estudiados nos indica que la ocurrencia y diversidad de briófitas depende de las condiciones de microhábitats y nutrientes que ellos entregan (ver Fig. 6). Particularmente las maderas concentraron la mayor cantidad de especies de musgos y hepáticas, lo que era de esperar según otros estudios que lograron situar la importancia que tiene, para las briófitas, la madera muerta (Jonsson & Esseen, 1990; Andersson & Hytteborn, 1991; Crites & Dale, 1998; Berg y col., 2002; ; Jonsson y col., 2005; Paltto y col., 2008; Caruso & Rudolphi, 2009; Dittrich y col., 2014) y la madera viva nativa (árboles) y diversa (Cleavitt y col., 2009). De hecho, cabe destacar que durante las tres temporadas de colecta ninguna de las muestras fue encontrada en árboles o troncos de eucalipto, sino más bien sólo las especies arbóreas nativas sirvieron de hábitat para su colonización. Es más, según la evidencia recopilada en las campañas de este estudio, en los ambientes más perturbados la variedad de sustratos disponibles es escasa y consta principalmente de tocones y troncos de eucalipto, suelo cubierto de hojas de eucalipto y rocas. A pesar de ello, fue posible evidenciar la presencia y crecimiento entre temporadas de un sotobosque con especies arbóreas pioneras

nativas tales como *Drimys winteri*, *Ugni molinae*, *Luma apiculata* y *Rhaphithamnus spinosus*. Los resultados de este estudio son altamente significativos puesto que apoyan la idea de que la tala y las plantaciones de monocultivos provocan pérdida de biodiversidad no sólo de árboles, sino de otras especies clave de los bosques -en este caso de briófitas- cuya presencia depende de la disponibilidad de distintos sustratos y hábitats (Štechová y col., 2008; Berglund y col., 2009; Caners y col., 2013; Caners y col., 2013; Yu y col., 2019).

El gradiente de sucesión ecológica evaluado mostró que las briófitas responden al tipo de ambiente y de sustrato (Tabla 2 y Tabla 3). Estos resultados ya habían sido probados en otros estudios similares, donde las especies presentes en los ambientes dependen del estadio sucesional en el que se encuentra el bosque (Bliss & Linn, 1955; Cooper-Ellis, 1998; Da Costa, 1999; Browning y col., 2010). Así mismo, encontramos una composición que sitúa a los sitios más perturbados (corta o tala rasa y plantación de eucalipto) como estados sucesionales primarios -dominados por especies pioneras- que conforme pasa el tiempo se van haciendo más semejantes a los estados sucesionales secundario y terciario (bosque de renoval y bosque nativo maduro, respectivamente) (Figs. 4 y 5). Lo anterior se suma a los resultados del análisis de diversidad beta, donde los hábitats con mayor perturbación, que tuvieron el mayor recambio de especies respecto a los sitios menos perturbados, se encontrarían en pleno proceso de transformación de la comunidad de briófitas presentes en tales condiciones (cf. Tabla 6, Fig. 9) con las hepáticas como el componente más sensible (Fig. 9). En la RCV nos encontramos con un paisaje donde los hábitats más perturbados se encuentran rodeados de bosque nativo, de modo que tales resultados se podrían explicar, según la literatura recopilada, por la cercanía del bosque nativo como un “banco” o fuente que recluta briófitas hacia los bosques perturbados, lo que es evidente en los bordes donde hay “contacto” directo de estos

ambientes (Baldwin & Bradfield, 2005; Baker y col., 2016). A pesar que los sitios menos perturbados tuvieron los menores valores de recambio de especies, estos aun así son mayores a los que esperábamos considerando que el bosque nativo maduro debiese estar muy próximo al estado clímax.

A nivel mundial, el bosque de la RCV es considerado un *hotspot* de biodiversidad debido a su alto nivel de endemismo (Myers y col., 2000). Dentro de este ecosistema se ha encontrado interacciones de alta especificidad de briófitas con especies clave del bosque templado lluvioso. Una de ellas es el monito del monte (*Dromiciops gliroides*), marsupial relictivo, arbóreo, y endémico de los bosques templados de Sudamérica austral (Hershkovitz, 1999; Fontúrbel y col., 2012) que elabora sus nidos en base a briófitas, helechos y hojas de bambú nativo (*Chusquea* spp.). Otro ejemplo es el del picaflor chico (*Sephanoides sephaniodes*), el cual elabora sus nidos a partir de al menos siete especies de briófitas (Osorio-Zuñiga y col., 2014), sirviendo de vector dispersor de esas especies en un rango espacial mucho mayor al que alcanzarían sin esta ave nativa. Cinco de las siete especies de musgos encontradas en el estudio de Osorio-Zuñiga y col. (2014) fueron también encontradas en los sitios del presente estudio en la RCV (en orden descendente según porcentaje de composición en nidos): *Ancistrodes genuflexa*, *Weymouthia mollis*, *Weymouthia cochearifolia*, *Dicranoloma robustum* y *Rigodium toxarion*. *A. genuflexa* fue encontrada sólo en bosque de renoval; ambas *Weymouthias* en bosques de renoval, eucalipto y nativo; *D. robustum* en corta y eucalipto; y *R. toxarion* en bosque de renoval y nativo. Dos especies (*A. genuflexa* y *R. toxarion*) sólo se encontraron en los ambientes menos perturbados, y una de ellas compone la mayor biomasa de los nidos. Por otro lado, a nivel comunitario, se ha evidenciado que dentro de este bosque existe una red de interacción de *D. gliroides* y *S. sephaniodes* que determina la dispersión y polinización de un muérdago hemiparásito (*Tristerix corymbosus*), cuya

flor y fruto sirven de alimento para el picaflor y el marsupial, respectivamente (Amico & Aizen, 2000; Aizen, 2003). Dentro de tal interacción altamente específica, los musgos podrían jugar un rol clave, puesto que forman parte de los nidos de ambas especies y según estudios realizados en otras especies, los musgos proveen condiciones ambientales apropiadas para el desarrollo de crías y huevos (Blem & Blem, 1994; Franco y col., 2011). Tal nivel de interacciones sirve de evidencia para apoyar la importancia que briófitas tienen dentro de los ecosistemas y especialmente apoya su rol clave en el bosque templado lluvioso.

Nuestros resultados respaldan que la presencia de especies de briófitas en los bosques no es aleatoria y responde a condiciones específicas del medio. Debido a que las especies encontradas en hábitats con diferente grado de perturbación son significativamente distintas, consideramos que este grupo de plantas además de merecer más atención -considerando además las múltiples funciones que cumplen dentro de los ecosistemas- debiesen ser consideradas como bioindicadores (Frego, 2007).

CONCLUSIÓN

Los resultados de los múltiples análisis realizados en este estudio a factores claves del bosque para la comunidad de briófitas presente en la RCV, nos han llevado a las siguientes conclusiones:

1. Los sitios de mayor perturbación mostraron tener menor diversidad de briófitas, tratándose principalmente de musgos por sobre hepáticas, además de altos valores de recambio de especies. No existe evidencia para rechazar la Hipótesis 1.
2. Los sitios de menor perturbación presentaron la mayor riqueza de briófitas, especialmente de hepáticas, junto con un recambio menor a los sitios más perturbados. Se asemejaron al hábitat más perturbado del estudio en los casos en que se consideró a los musgos, pero sólo al considerar hepáticas no hubo semejanza con los sitios de corta. No existe evidencia para rechazar Hipótesis 2.
3. El hábitat construido de plantación de eucalipto fue semejante a los ambientes más perturbados y a los menos perturbados. Se rechaza la Hipótesis 3.
4. El bosque nativo presentó la mayor diversidad de especies arbóreas y sustratos disponibles para colonización de musgos y hepáticas.
5. La disponibilidad de sustratos distintos determina la ocurrencia de briófitas dentro del bosque, pudiendo perderse diversidad clave de no estar todos estos presentes. Los sustratos madera muerta y madera viva son los que abarcan la mayor diversidad de musgos y hepáticas del bosque templado lluvioso, seguido del sustrato suelo y en menor proporción roca.
6. Hepáticas y musgos, a pesar de formar parte del mismo grupo de plantas no vasculares, responden de manera distinta a la perturbación de hábitat y a la disponibilidad de sustratos variados en el medio ambiente.

7. La tala de árboles y el reemplazo de bosque nativo por plantaciones de monocultivo de eucalipto provocan pérdida de biodiversidad de briófitas dentro del bosque templado. Ambos escenarios corresponden a un estadio sucesional primario con una baja disponibilidad de sustratos disponibles y con predominio de especies pioneras de musgos, que son reemplazados conforme avanza la sucesión ecológica de briófitas. Además, estos hábitats presentan los mayores valores de recambio de especies por encontrarse expuestos a cambios constantes en las condiciones del suelo.

REFERENCIAS

- Aizen, M. A. (2003). Influences of animal pollination and seed dispersal on winter flowering in a temperate mistletoe. *Ecology*, *84*(10), 2613-2627.
- Amico, G., & Aizen, M. A. (2000). Ecology: Mistletoe seed dispersal by a marsupial. *Nature*, *408*(6815), 929.
- Andersson, L. I., & Hytteborn, H. (1991). Bryophytes and decaying wood—a comparison between managed and natural forest. *Ecography*, *14*(2), 121-130.
- Baisheva, E., Shirokikh, P., Martynenko, V., & Mirkin, B. (2018). Influence of clear fellings on the bryophyte component of the broad-leaved forests of the Bashkir Cis-Ural region. *Russian Journal of Ecology*, *49*(1), 21-29.
- Baker, T. P., Baker, S. C., Dalton, P. J., Fountain-Jones, N. M., & Jordan, G. J. (2016). Temporal persistence of edge effects on bryophytes within harvested forests. *Forest Ecology and Management*, *375*, 223-229.
- Baker, T. P., Jordan, G. J., Dalton, P. J., & Baker, S. C. (2014). Impact of distance to mature forest on the recolonisation of bryophytes in a regenerating Tasmanian wet eucalypt forest. *Australian Journal of Botany*, *61*(8), 633-642.
- Baldwin, L., & Bradfield, G. (2007). Bryophyte responses to fragmentation in temperate coastal rainforests: a functional group approach. *Biological Conservation*, *136*(3), 408-422.
- Baldwin, L. K., & Bradfield, G. E. (2005). Bryophyte community differences between edge and interior environments in temperate rain-forest fragments of coastal British Columbia. *Canadian Journal of Forest Research*, *35*(3), 580-592.
- Barbé, M., Fenton, N. J., & Bergeron, Y. (2017). Are post-fire residual forest patches refugia for boreal bryophyte species? Implications for ecosystem based management & Conservation. *Biodiversity and conservation*, *26*(4), 943-965.
- Baselga, A., Orme, D., Villeger, S., Bortoli, J. D., & Leprieur, F. (2018). betapart: Partitioning Beta diversity into turnover and nestedness components (Version R package version 1.5.1).
- Benitez, A., Prieto, M., & Aragon, G. (2015). Large trees and dense canopies: key factors for maintaining high epiphytic diversity on trunk bases (bryophytes and lichens) in tropical montane forests. *Forestry*, *88*(5), 521-527.
- Benscoter, B. W. (2006). Post-fire bryophyte establishment in a continental bog. *Journal of Vegetation Science*, *17*(5), 647-652.
- Berg, Å., Gärdenfors, U., Hallingbäck, T., & Norén, M. (2002). Habitat preferences of red-listed fungi and bryophytes in woodland key habitats in southern Sweden—analyses of data from a national survey. *Biodiversity & Conservation*, *11*(8), 1479-1503.

- Berglund, H., O'Hara, R. B., & Jonsson, B. G. (2009). Quantifying habitat requirements of tree-living species in fragmented boreal forests with Bayesian methods. *Conservation Biology*, 23(5), 1127-1137.
- Berihu, T., Girmay, G., Sebhatleab, M., Berhane, E., Zenebe, A., & Sigua, G. C. (2017). Soil carbon and nitrogen losses following deforestation in Ethiopia. *Agronomy for Sustainable Development*, 37(1), 1.
- Berthrong, S. T., Jobbágy, E. G., & Jackson, R. B. (2009). A global meta-analysis of soil exchangeable cations, pH, carbon, and nitrogen with afforestation. *Ecological Applications*, 19(8), 2228-2241.
- Binkley, D., & Resh, S. C. (1999). Rapid changes in soils following Eucalyptus afforestation in Hawaii. *Soil Science Society of America Journal*, 63(1), 222-225.
- Blem, C. R., & Blem, L. B. (1994). Composition and microclimate of *Prothonotary warbler* nests. *The Auk*, 111(1), 197-200.
- Bliss, L., & Linn, R. M. (1955). Bryophyte communities associated with old field succession in the North Carolina, Piedmont. *Bryologist*, 58(2), 120-131.
- Boudreault, C., Gauthier, S., & Bergeron, Y. (2000). Epiphytic lichens and bryophytes on *Populus tremuloides* along a chronosequence in the southwestern boreal forest of Québec, Canada. *Bryologist*, 725-738.
- Bradbury, S. (2006). Response of the post-fire bryophyte community to salvage logging in boreal mixedwood forests of northeastern Alberta, Canada. *Forest Ecology and Management*, 234(1-3), 313-322.
- Breil, D. A., & Moyle, S. M. (1976). Bryophytes used in construction of bird nests. *Bryologist*, 95-98.
- Browning, B., Jordan, G., Dalton, P., Grove, S., Wardlaw, T., & Turner, P. (2010). Succession of mosses, liverworts and ferns on coarse woody debris, in relation to forest age and log decay in Tasmanian wet eucalypt forest. *Forest Ecology and Management*, 260(10), 1896-1905.
- Busby, J., & Whitfield, D. (1978). Water potential, water content, and net assimilation of some boreal forest mosses. *Canadian Journal of Botany*, 56(13), 1551-1558.
- Callaghan, D. A., & Ashton, P. A. (2008). Knowledge gaps in bryophyte distribution and prediction of species-richness. *Journal of Bryology*, 30(2), 147-158.
- Caners, R. T., Macdonald, S. E., & Belland, R. J. (2010). Responses of boreal epiphytic bryophytes to different levels of partial canopy harvest. *Botany*, 88(4), 315-328.
- Caners, R. T., Macdonald, S. E., & Belland, R. J. (2013). Bryophyte assemblage structure after partial harvesting in boreal mixedwood forest depends on residual canopy abundance and composition. *Forest Ecology and Management*, 289, 489-500.

- Caners, R. T., Macdonald, S. E., & Belland, R. J. (2013). Linking the biological traits of boreal bryophytes to forest habitat change after partial harvesting. *Forest Ecology and Management*, 303, 184-194.
- Caruso, A., & Rudolphi, J. (2009). Influence of substrate age and quality on species diversity of lichens and bryophytes on stumps. *Bryologist*, 520-531.
- Clarke, K. R. (1993). Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*, 18(1), 117-143.
- Cleavitt, N. L., Dibble, A. C., & Werier, D. A. (2009). Influence of tree composition upon epiphytic macrolichens and bryophytes in old forests of Acadia National Park, Maine. *Bryologist*, 112(3), 467-488.
- Cole, H. A., Newmaster, S. G., Bell, F. W., Pitt, D., & Stinson, A. (2008). Influence of microhabitat on bryophyte diversity in Ontario mixedwood boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 38(7), 1867-1876.
- Cooper-Ellis, S. (1998). Bryophytes in old-growth forests of western Massachusetts. *Journal of the Torrey Botanical Society*, 117-132.
- Cordero-Rivera, A., Alvarez, A. M., & Alvarez, M. (2017). Eucalypt plantations reduce the diversity of macroinvertebrates in small forested streams. *Animal Biodiversity and Conservation*, 40(1), 87-97.
- Crites, S., & Dale, M. R. (1998). Diversity and abundance of bryophytes, lichens, and fungi in relation to woody substrate and successional stage in aspen mixedwood boreal forests. *Canadian Journal of Botany*, 76(4), 641-651.
- Da Costa, D. P. (1999). Epiphytic bryophyte diversity in primary and secondary lowland rainforests in southeastern Brazil. *Bryologist*, 102, 320-326.
- Dittrich, S., Jacob, M., Bade, C., Leuschner, C., & Hauck, M. (2014). The significance of deadwood for total bryophyte, lichen, and vascular plant diversity in an old-growth spruce forest. *Plant Ecology*, 215(10), 1123-1137.
- Duncan, D., & Dalton, P. (1982). Recolonisation by bryophytes following fire. *Journal of Bryology*, 12(1), 53-63.
- Esposito, A., Mazzoleni, S., & Strumia, S. (1999). Post-fire bryophyte dynamics in Mediterranean vegetation. *Journal of Vegetation Science*, 10(2), 261-268.
- Evans, S. A., Halpern, C. B., & McKenzie, D. (2012). The contributions of forest structure and substrate to bryophyte diversity and abundance in mature coniferous forests of the Pacific Northwest. *Bryologist*, 115(2), 278-295.
- Fahrig, L. (2003). Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 34(1), 487-515.
- Fenton, N. J., & Frego, K. A. (2005). Bryophyte (moss and liverwort) conservation under remnant canopy in managed forests. *Biological Conservation*, 122(3), 417-430.

- Fenton, N. J., Frego, K. A., & Sims, M. R. (2003). Changes in forest floor bryophyte (moss and liverwort) communities 4 years after forest harvest. *Canadian Journal of Botany*, 81(7), 714-731.
- Fontúrbel, F. E., Franco, M., Rodríguez-Cabal, M. A., Rivarola, M. D., & Amico, G. C. (2012). Ecological consistency across space: a synthesis of the ecological aspects of *Dromiciops gliroides* in Argentina and Chile. *Naturwissenschaften*, 99(11), 873-881.
- Franco, M., Quijano, A., & Soto-Gamboa, M. (2011). Communal nesting, activity patterns, and population characteristics in the near-threatened monito del monte, *Dromiciops gliroides*. *Journal of Mammalogy*, 92(5), 994-1004.
- Frego, K. A. (2007). Bryophytes as potential indicators of forest integrity. *Forest Ecology and Management*, 242(1), 65-75.
- Frego, K. A., & Carleton, T. J. (1995). Microsite conditions and spatial pattern in a boreal bryophyte community. *Canadian Journal of Botany*, 73(4), 544-551.
- Fritz, Ö. (2009). Vertical distribution of epiphytic bryophytes and lichens emphasizes the importance of old beeches in conservation. *Biodiversity & Conservation*, 18(2), 289.
- Fritz, Ö., & Heilmann-Clausen, J. (2010). Rot holes create key microhabitats for epiphytic lichens and bryophytes on beech (*Fagus sylvatica*). *Biological Conservation*, 143(4), 1008-1016.
- Fritz, Ö., Niklasson, M., & Churski, M. (2009). Tree age is a key factor for the conservation of epiphytic lichens and bryophytes in beech forests. *Applied Vegetation Science*, 12(1), 93-106.
- Goffinet, B., & Buck, W.R. (2018). Classification of the Bryophyta.
- Hajabbasi, M. A., Jalalian, A., & Karimzadeh, H. R. (1997). Deforestation effects on soil physical and chemical properties, Lordegan, Iran. *Plant and Soil*, 190(2), 301-308.
- Halpern, C. B., Dovčiak, M., Urgenson, L. S., & Evans, S. A. (2014). Substrates mediate responses of forest bryophytes to a gradient in overstory retention. *Canadian Journal of Forest Research*, 44(8), 855-866.
- Hammer, Ø., Harper, D. A., & Ryan, P. D. (2001). PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4(1), 9.
- Hanski, I. (2005). Landscape fragmentation, biodiversity loss and the societal response. *EMBO Reports*, 6(5), 388-392.
- Hayward, P., & Clymo, R. (1982). Profiles of water content and pore size in *Sphagnum* and peat, and their relation to peat bog ecology. *Proceedings of the Royal Society of London. B.*, 215(1200), 299-325.

- Hernández-Hernández, R., Castro, J., Arco-Aguilar, D., Fernández-López, Á., & González-Mancebo, J. M. (2017). Post-fire salvage logging imposes a new disturbance that retards succession: the case of bryophyte communities in a Macaronesian laurel forest. *Forests*, 8(7), 252.
- Herskovitz, P. (1999). *Dromiciops gliroides* Thomas, 1894, last of the Microbiotheria (Marsupialia), with a review of the family Microbiotheriidae/; Philip Herskovitz. *Fieldiana.; Zoology.; 0015-0754; new ser., no. 93 Publication; 1502.*
- Huxel, G. R., & Hastings, A. (1999). Habitat loss, fragmentation, and restoration. *Restoration Ecology*, 7(3), 309-315.
- Hylander, K., & Johnson, S. (2010). In situ survival of forest bryophytes in small-scale refugia after an intense forest fire. *Journal of Vegetation Science*, 21(6), 1099-1109.
- Hájek, T., & Beckett, R. P. (2007). Effect of water content components on desiccation and recovery in *Sphagnum* mosses. *Annals of Botany*, 101(1), 165-173.
- Hörnberg, G., Ohlson, M., & Zackrisson, O. (1997). Influence of bryophytes and microrelief conditions on *Picea abies* seed regeneration patterns in boreal old-growth swamp forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 27(7), 1015-1023.
- Ingerpuu, N., Kupper, T., Vellak, K., Kupper, P., Söber, J., Tullus, A., Zobel, M., Liira, J. (2019). Response of bryophytes to afforestation, increase of air humidity, and enrichment of soil diaspore bank. *Forest Ecology and Management*, 432, 64-72.
- Jaiyeoba, I. (1998). Changes in soil properties related to conversion of savannah woodland into pine and eucalyptus plantations, Northern Nigeria. *Land Degradation & Development*, 9(3), 207-215.
- Jonsson, B. G., & Esseen, P.-A. (1990). Treefall disturbance maintains high bryophyte diversity in a boreal spruce forest. *Journal of Ecology*, 924-936.
- Jonsson, B. G., Kruys, N., & Ranius, T. (2005). Ecology of species living on dead wood—lessons for dead wood management. *Silva Fennica*, 39(2), 289-309.
- Kanowski, J., Catterall, C. P., & Wardell-Johnson, G. W. (2005). Consequences of broadscale timber plantations for biodiversity in cleared rainforest landscapes of tropical and subtropical Australia. *Forest Ecology and Management*, 208(1-3), 359-372.
- Kantvilas, G., Jarman, S. J., & Minchin, P. R. (2015). Early impacts of disturbance on lichens, mosses and liverworts in Tasmania's wet eucalypt production forests. *Australian Forestry*, 78(2), 92-107.
- Kourtev, P. S., Ehrenfeld, J. G., & Häggblom, M. (2002). Exotic plant species alter the microbial community structure and function in the soil. *Ecology*, 83(11), 3152-3166.

- Krauss, J., Bommarco, R., Guardiola, M., Heikkinen, R. K., Helm, A., Kuussaari, M., Lindborg, R., Öckinger, E., Pärtel, M., & Pino, J. (2010). Habitat fragmentation causes immediate and time-delayed biodiversity loss at different trophic levels. *Ecology Letters*, 13(5), 597-605.
- Li, Y., & Vitt, D. H. (1994). The dynamics of moss establishment: temporal responses to nutrient gradients. *Bryologist*, 357-364.
- Li, Y., & Vitt, D. H. (1995). The dynamics of moss establishment: temporal responses to a moisture gradient. *Journal of Bryology*, 18(4), 677-687.
- Luken, J. O. (1985). Zonation of Sphagnum mosses: interactions among shoot growth, growth form, and water balance. *Bryologist*, 374-379.
- Lukenbach, M., Devito, K., Kettridge, N., Petrone, R., & Waddington, J. (2016). Burn severity alters peatland moss water availability: implications for post-fire recovery. *Ecohydrology*, 9(2), 341-353.
- Löbel, S., Mair, L., Lönnell, N., Schröder, B., & Snäll, T. (2018). Biological traits explain bryophyte species distributions and responses to forest fragmentation and climatic variation. *Journal of Ecology*, 106(4), 1700-1713.
- Malombe, I., Matheka, K. W., Pócs, T., & Patiño, J. (2016). Edge effect on epiphyllous bryophytes in Taita Hills fragmented afro-montane forests. *Journal of Bryology*, 38(1), 33-46.
- Mellado-Mansilla, D., León, C. A., Ortega-Solís, G., Godoy-Güinao, J., Moreno, R., & Díaz, I. A. (2017). Vertical patterns of epiphytic bryophyte diversity in a montane Nothofagus forest in the Chilean Andes. *New Zealand Journal of Botany*, 55(4), 514-529.
- Mežaka, A., Brūmelis, G., & Piterāns, A. (2012). Tree and stand-scale factors affecting richness and composition of epiphytic bryophytes and lichens in deciduous woodland key habitats. *Biodiversity & Conservation*, 21(12), 3221-3241.
- Michelsen, A., Lisanework, N., & Friis, I. (1993). Impacts of tree plantations in the Ethiopian highland on soil fertility, shoot and root growth, nutrient utilisation and mycorrhizal colonisation. *Forest Ecology and Management*, 61(3-4), 299-324.
- Ministerio del Medio Ambiente (MMA). 2018. Biodiversidad de Chile. Patrimonio y Desafíos. Tercera Edición. Tomo I 430 páginas., Briófitas: Musgos, Hepáticas y Antocerotes. pp 229-239. Santiago de Chile.
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Da Fonseca, G. A., & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772), 853.
- Nelson, C. R., & Halpern, C. B. (2005). Short-term effects of timber harvest and forest edges on ground-layer mosses and liverworts. *Canadian Journal of Botany*, 83(6), 610-620.

- Oishi, Y. (2009). A survey method for evaluating drought-sensitive bryophytes in fragmented forests: a bryophyte life-form based approach. *Biological Conservation*, 142(12), 2854-2861.
- Okuyama, Y., Okamoto, T., Kjærandsen, J., & Kato, M. (2018). Bryophytes facilitate outcrossing of *Mitella* by functioning as larval food for pollinating fungus gnats. *Ecology*, 99(8), 1890–1893.
- Osorio-Zuñiga, F., Fontúrbel, F. E., & Rydin, H. (2014). Evidence of mutualistic synzoochory between cryptogams and hummingbirds. *Oikos*, 123(5), 553-558.
- Paciorek, T., Stebel, A., Jankowska-Blaszczuk, M., & Wojciechowska, A. (2016). Bryophyte species diversity in human-influenced habitats within protected areas - a case study from the Swietokrzyski National Park in Poland. *Herzogia*, 29(2), 668-687.
- Paltto, H., Norden, B., & Götmark, F. (2008). Partial cutting as a conservation alternative for oak (*Quercus* spp.) forest—Response of bryophytes and lichens on dead wood. *Forest Ecology and Management*, 256(4), 536-547.
- Paquette, M., Boudreault, C., Fenton, N., Pothier, D., & Bergeron, Y. (2016). Bryophyte species assemblages in fire and clear-cut origin boreal forests. *Forest Ecology and Management*, 359, 99-108.
- Parker, W. C., Watson, S. R., & Cairns, D. W. (1997). The role of hair-cap mosses (*Polytrichum* spp.) in natural regeneration of white spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss). *Forest Ecology and Management*, 92(1-3), 19-28.
- Petrášová, A., Hrivnák, R., & Slezák, M. (2014). Bryophyte responses to a moisture gradient within two different spatial scales in mown meadows and mesic pastures. *Grassland Science*, 61(1), 28-33.
- Pharo, E. J., Lindenmayer, D. B., & Taws, N. (2004). The effects of large-scale fragmentation on bryophytes in temperate forests. *Journal of Applied Ecology*, 41(5), 910-921.
- Pharo, E. J., Meagher, D. A., & Lindenmayer, D. B. (2013). Bryophyte persistence following major fire in eucalypt forest of southern Australia. *Forest Ecology and Management*, 296, 24-32.
- Rastorfer, J. R. (1970). Effects of light intensity and temperature on photosynthesis and respiration of two East Antarctic mosses, *Bryum argenteum* and *Bryum antarcticum*. *Bryologist*, 544-556.
- Rhoades, C., & Binkley, D. (1996). Factors influencing decline in soil pH in Hawaiian Eucalyptus and Albizia plantations. *Forest Ecology and Management*, 80(1-3), 47-56.
- Robroek, B. J., Limpens, J., Breeuwer, A., & Schouten, M. G. (2007). Effects of water level and temperature on performance of four *Sphagnum* mosses. *Plant Ecology*, 190(1), 97-107.

- Rovere, A. E., & Calabrese, G. M. (2011). Moss diversity in degraded environments under restoring in the Lago Puelo National Park (Chubut, Argentina). *Revista Chilena de Historia Natural*, 84(4), 571-580.
- Sala, O. E., Chapin, F. S., Armesto, J. J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L. F., Jackson, R. B., & Kinzig, A. (2000). Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 287(5459), 1770-1774.
- Silva, F. C., Vieira, D. C. S., van der Spek, E., & Keizer, J. J. (2019). Effect of moss crusts on mitigation of post-fire soil erosion. *Ecological Engineering*, 128, 9-17.
- Smith, R., Young, M. R., & Marquiss, M. (2001). Bryophyte use by an insect herbivore: does the crane-fly *Tipula montana* select food to maximise growth? *Ecological Entomology*, 26(1), 83-90.
- Smith, R. J., Abella, S. R., & Stark, L. R. (2014). Post-fire recovery of desert bryophyte communities: effects of fires and propagule soil banks. *Journal of Vegetation Science*, 25(2), 447-456.
- Stech, M., & Frey, W. (2008). A morpho-molecular classification of the mosses (Bryophyta). *Nova hedwigia*, 86(1-2), 1-21.
- Sundberg, S., & Rydin, H. (2002). Habitat requirements for establishment of *Sphagnum* from spores. *Journal of Ecology*, 90(2), 268-278.
- Suren, A. M. (1996). Bryophyte distribution patterns in relation to macro-, meso-, and micro-scale variables in South Island, New Zealand streams. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 30(4), 501-523.
- Söderström, L. (1989). Regional distribution patterns of bryophyte species on spruce logs in northern Sweden. *Bryologist*, 349-355.
- Söderström, L., Hagborg, A., von Konrat, M., Bartholomew-Began, S., Bell, D., Briscoe, L., Brown, E., Cargill, D. C., Costa, D. P., & Crandall-Stotler, B. J. (2016). World checklist of hornworts and liverworts. *PhytoKeys*(59), 1- 828.
- Štechová, T., Hajek, M., Hajkova, P., & Navratilova, J. (2008). Comparison of habitat requirements of the mosses *Hamatocaulis vernicosus*, *Scorpidium cossonii* and *Warnstorfia exannulata* in different parts of temperate Europe. *Preslia*, 80(4), 399-410.
- Team, R. C. (2017). R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria.
- Torres-Dowdall, J., Osorio, F., & Suárez, G. M. (2007). Materiales utilizados por el Picaflor Rubí (*Sephanoides sephaniodes*) para la construcción de nidos en la selva valdiviana, Chile. *Ornitología Neotropical*, 18, 433-437.
- Turetsky, M. R. (2003). The role of bryophytes in carbon and nitrogen cycling. *Bryologist*, 106(3), 395-410.

- Van der Wal, R., Pearce, I. S., & Brooker, R. W. (2005). Mosses and the struggle for light in a nitrogen-polluted world. *Oecologia*, 142(2), 159-168.
- Walker, L. R., Wardle, D. A., Bardgett, R. D., & Clarkson, B. D. (2010). The use of chronosequences in studies of ecological succession and soil development. *Journal of Ecology*, 98(4), 725-736.
- Wheeler, J. A., Hermanutz, L., & Marino, P. M. (2011). Feathermoss seedbeds facilitate black spruce seedling recruitment in the forest–tundra ecotone (Labrador, Canada). *Oikos*, 120(8), 1263-1271.
- Wood, J. T. (1955). The nesting of the four-toed salamander, *Hemidactylium scutatum* (Schlegel), in Virginia. *American Midland Naturalist*, 381-389.
- Yu, J., Shen, L., Zang, C., Cai, J. R., & Guo, S. L. (2019). Geographical, anthropogenic and climatic determinants of bryophyte species composition and richness in the Shengsi archipelago, East China Sea. *Journal of Bryology*, 41(2), 107-120.
- Zartman, C. E. (2003). Habitat fragmentation impacts on epiphyllous bryophyte communities in central Amazonia. *Ecology*, 84(4), 948-954.

ANEXO

En las Tablas A1-A3 se presenta el listado de las 74 especies de briófitas identificadas dentro de las distintas condiciones estudiadas en la RCV. Además de categorizarlas por tipo de briófito, se las clasificó según el tipo de morfología: musgo pleurocárpico, musgo acrocárpico, hepática foliosa o hepática talosa. Los musgos pleurocárpicos son aquellos en los que el esporofito emerge de forma lateral en los caulidios, al contrario de los musgos acrocárpicos, donde el esporofito emerge al final o en el ápice del caulidio. En el caso de las hepáticas, están las foliosas, que son aquellas que presentan un talo (semejante a un tallo) en donde se insertan estructuras semejantes a hojas (filidios) y las talosas, donde hay un talo que luce como una lámina.

Tabla A1. Listado de briófitas encontradas durante los tres años de campañas (2016-2018) del estudio, en la Reserva Costera Valdiviana, Chile. Se clasifica las especies según su categoría (musgos o hepáticas) y según morfología (musgo Pleurocárpico, musgo Acrocárpico, hepática Foliosa, hepática Talosa).

Especie	Código	Categoría	Morfología
<i>Ancistrodes genuflexa</i>	Ag	MUSGO	PLEUROCÁRPICO
<i>Aongstroemia gayana</i>	Aga	MUSGO	ACROCÁRPICO
<i>Balantiopsis cancellata</i>	Bc	HEPÁTICA	FOLIOSA
<i>Balantiopsis</i> sp	Bsp	HEPÁTICA	FOLIOSA
<i>Bazzania peruviana</i>	Bpe	HEPÁTICA	FOLIOSA
<i>Bazzania</i> sp	Bzsp	HEPÁTICA	FOLIOSA
<i>Brachythecium</i> sp	Brsp	MUSGO	ACROCÁRPICO
<i>Bryum argenteum</i>	Ba	MUSGO	ACROCÁRPICO
<i>Bryum billardieri</i>	Bb	MUSGO	ACROCÁRPICO
<i>Bryum pseudotriquetrum</i>	Bp	MUSGO	ACROCÁRPICO
<i>Campylopus clavatus</i>	Cc	MUSGO	ACROCÁRPICO
<i>Campylopus introflexus</i>	Ci	MUSGO	ACROCÁRPICO
<i>Chrysoblastella chilensis</i>	Chc	MUSGO	ACROCÁRPICO
<i>Cratoneuron filicinum</i>	Cf	MUSGO	PLEUROCÁRPICO
<i>Dendroligotrichum dendroides</i>	Dd	MUSGO	ACROCÁRPICO
<i>Diclanoloma billardieri</i>	Db	MUSGO	ACROCÁRPICO

Tabla A2. Segunda parte listado de briófitas encontradas durante los tres años de campañas (2016-2018) del estudio, en la Reserva Costera Valdiviana, Chile. Se clasifica las especies según su categoría (musgos o hepáticas) y según morfología (musgo Pleurocárpico, musgo Acrocárpico, hepática Foliosa, hepática Talosa).

Especie	Código	Categoría	Morfología
<i>Dicranoloma imponens</i>	Di	MUSGO	ACROCÁRPICO
<i>Dicranoloma rubustum</i>	Dr	MUSGO	ACROCÁRPICO
<i>Dicranoloma</i> sp	Disp	MUSGO	ACROCÁRPICO
<i>Dicranum</i> sp	Dsp	MUSGO	ACROCÁRPICO
<i>Fissidens</i> sp	Fisp	MUSGO	ACROCÁRPICO
<i>Frullania</i> sp	Fsp	HEPÁTICA	FOLIOSA
<i>Funaria hygrometrica</i>	Fh	MUSGO	ACROCÁRPICO
<i>Herbertus runcinatus</i>	Hr	HEPÁTICA	FOLIOSA
<i>Hymenodontopsis mnioides</i>	Hm	MUSGO	ACROCÁRPICO
<i>Hypnum chrysogaster</i>	Hch	MUSGO	PLEUROCÁRPICO
<i>Hypnum cuppresiforme</i>	Hc	MUSGO	PLEUROCÁRPICO
<i>Hypnum</i> sp	Hsp	MUSGO	PLEUROCÁRPICO
<i>Hypopterygium didictyon</i>	Hd	MUSGO	ACROCÁRPICO
<i>Jamesoniella colorata</i>	Jc	HEPÁTICA	FOLIOSA
<i>Jamesoniella</i> sp	Jsp	HEPÁTICA	FOLIOSA
<i>Kindbergia praeolonga</i>	Kp	MUSGO	PLEUROCÁRPICO
<i>Leiomitria elegans</i>	Le	HEPÁTICA	FOLIOSA
<i>Lepidozia chordulifera</i>	Lc	HEPÁTICA	FOLIOSA
<i>Lepidogyna menziesii</i>	Lm	HEPÁTICA	FOLIOSA
<i>Lepyrodon lagurus</i>	LI	MUSGO	ACROCÁRPICO
<i>Lepyrodon</i> sp	Lsp	MUSGO	ACROCÁRPICO
<i>Temnoma</i> sp	Tmn	HEPÁTICA	FOLIOSA
<i>Lopidium conccinum</i>	Lco	MUSGO	ACROCÁRPICO
<i>Matteria gracillima</i>	Mg	MUSGO	ACROCÁRPICO
<i>Metzgeria</i> sp	Msp	HEPÁTICA	TALOSA SIMPLE
<i>Noteroclada</i> sp	Nsp	HEPÁTICA	TALOSA SIMPLE
<i>Notoligotrichum minimun</i>	Nm	MUSGO	ACROCÁRPICO
<i>Notoligotrichum</i> sp	Nosp	MUSGO	ACROCÁRPICO
<i>Oligotrichum canaliculatum</i>	Oc	MUSGO	ACROCÁRPICO
<i>Plagiochila chonotica</i>	Pch	HEPÁTICA	FOLIOSA
<i>Plagiochila hookeriana</i>	Ph	HEPÁTICA	FOLIOSA
<i>Plagiochila</i> sp	Psp	HEPÁTICA	FOLIOSA
<i>Platyneuron prealtum</i>	Pp	MUSGO	ACROCÁRPICO
<i>Porella</i> sp	Posp	HEPÁTICA	FOLIOSA
<i>Porella subsquarrosa</i>	Ps	HEPÁTICA	FOLIOSA
<i>Porothamnium arbusculans</i>	Pa	MUSGO	ACROCÁRPICO
<i>Porothamnium</i> sp	Porsp	MUSGO	ACROCÁRPICO
<i>Ptychomniella ptychocarpa</i>	Pty	MUSGO	ACROCÁRPICO

Tabla A3. Tercera parte listado de briófitas encontradas durante los tres años de campañas (2016-2018) del estudio, en la Reserva Costera Valdiviana, Chile. Se clasifica las especies según su categoría (musgos o hepáticas) y según morfología (musgo Pleurocárpico, musgo Acrocárpico, hepática Foliosa, hepática Talosa).

Especie	Código	Categoría	Morfología
<i>Ptychomnion cygnisetum</i>	Pc	MUSGO	ACROCÁRPICO
<i>Ptychomnion falcatulum</i>	Pf	MUSGO	ACROCÁRPICO
<i>Pyrrobryum mnioides</i>	Pm	MUSGO	ACROCÁRPICO
<i>Racomitrium didymum</i>	Rd	MUSGO	ACROCÁRPICO
<i>Racomitrium sp</i>	Rasp	MUSGO	ACROCÁRPICO
<i>Rhaphidorrhynchium scorpiurus</i>	Rs	MUSGO	PLEUROCÁRPICO
<i>Ricardia sp</i>	Rsp	HEPÁTICA	TALOSA SIMPLE
<i>Rigodium pseudothuidium</i>	Rp	MUSGO	PLEUROCÁRPICO
<i>Rigodium toxarion</i>	Rt	MUSGO	PLEUROCÁRPICO
<i>Schistochila sp</i>	Ssp	HEPÁTICA	FOLIOSA
<i>Tayloria mirabilis</i>	Tm	MUSGO	ACROCÁRPICO
<i>Tayloria stenophysata</i>	Ts	MUSGO	ACROCÁRPICO
<i>Telaranea sp</i>	Tsp	HEPÁTICA	FOLIOSA
<i>Ulota sp</i>	Usp	MUSGO	ACROCÁRPICO
<i>Ulota sp 1</i>	Usp1	MUSGO	ACROCÁRPICO
<i>Ulota sp2</i>	Usp1	MUSGO	ACROCÁRPICO
<i>Weymouthia cochearifolia</i>	Wc	MUSGO	PLEUROCÁRPICO
<i>Weymouthia mollis</i>	Wm	MUSGO	PLEUROCÁRPICO
<i>Zygodon menziesii</i>	Zm	MUSGO	ACROCÁRPICO
<i>Zygodon sp</i>	Zsp	MUSGO	ACROCÁRPICO

Hasta el momento no hay estudios que relacionen morfología de briófitas con su distribución en los distintos ecosistemas. Un estudio de Daring & ter Horst (1983) logró encontrar un patrón donde esporas de musgos pleurocárpicos colonizadores del suelo fueron raramente encontradas en el banco de esporas de ese sustrato, en cambio, esporas de musgos acrocárpicos, poco abundantes en suelo, dominaron ese banco de esporas. Tales resultados los relacionan con posibles diferencias en las estrategias de vida que ambos grupos podrían tener.

Con el fin de evaluar si en las condiciones estudiadas en nuestro estudio (tipo de hábitat y tipo de sustrato) existe algún patrón de briófitas según tipo de morfología, realizamos los mapas de interacción briófita- hábitat (Figura A1) y briófita-sustrato (Figura A2).

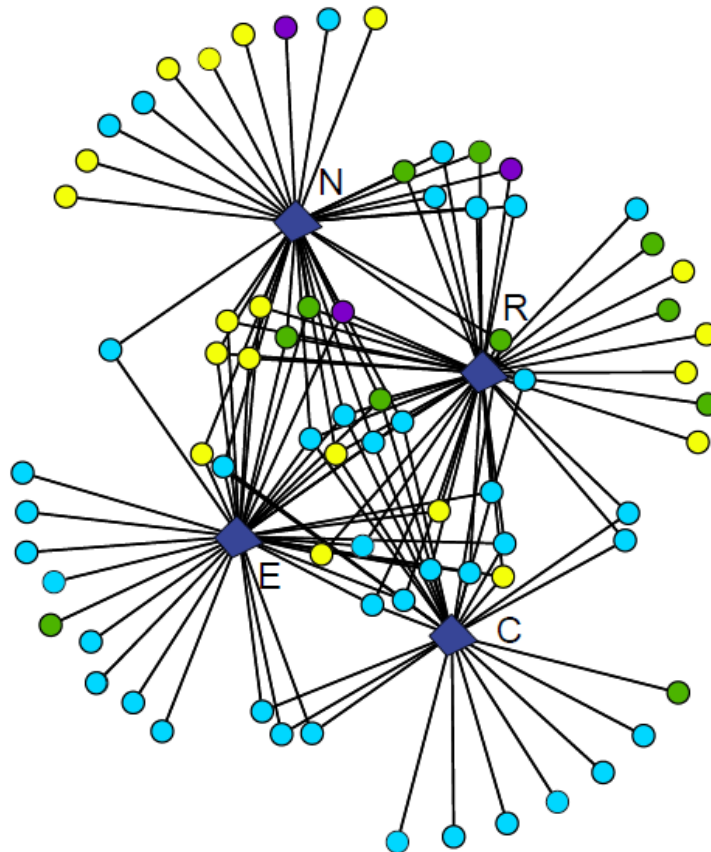


Figura A1. Representación gráfica de interacción briófita- hábitat, categorizada según morfología (Amarillo: hepática foliosa; Celeste: musgo acrocárpico; Morado: hepática talosa; Verde: musgo pleurocárpico). C= corta, E= eucalipto, R= renoval, N= nativo.

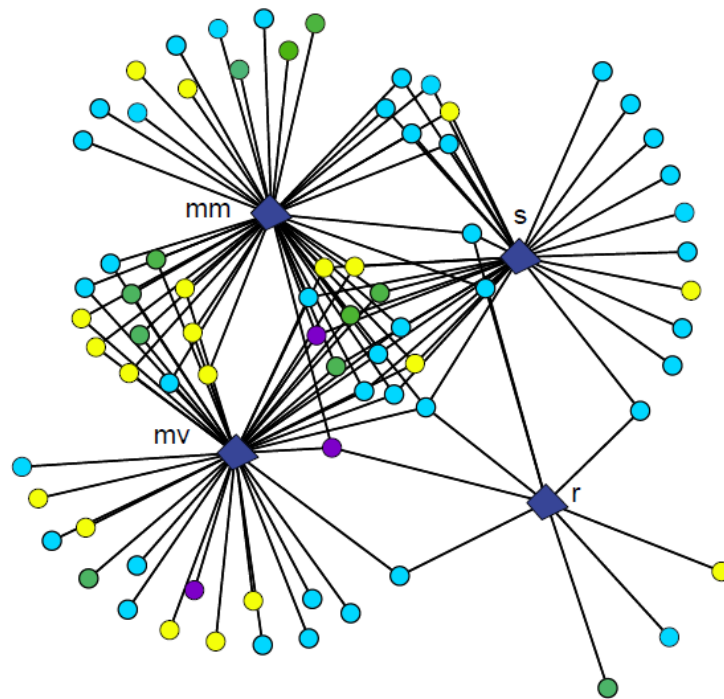


Figura A2. Representación gráfica de interacción briófita- sustrato, categorizada según morfología (Amarillo: hepática foliosa; Celeste: musgo acrocárpico; Morado: hepática talosa; Verde: musgo pleurocárpico). r= roca, s= suelo, mv= madera viva, mm= madera muerta.

Un total de tres hepáticas talosas fueron encontradas en todos los años de estudio. De ellas, ninguna apareció en los sitios de corta o tala rasa, pero sí lo hicieron en los sitios de monocultivo de eucalipto. También las hepáticas talosas colonizaron todos los sustratos del ambiente. Los ambientes con menor perturbación del gradiente (Nativo y Renoval) albergan a todos estos tipos de briófitas, lo que no se da de igual manera en los ambientes más perturbados. Tanto los monocultivos de eucalipto como los sitios de tala rasa albergan, de forma exclusiva, en su mayoría a musgos acrocárpico (17 de las 19 especies exclusivas de ambos ambientes). En cuanto a los sustratos, en el suelo la mayoría de las especies son musgos acrocárpico. Estos datos nos podrían estar indicando que, según su morfología, las briófitas se distribuyen de manera distinta dentro del ecosistema, o bien, la morfología podría ser un indicador de propiedades fisiológicas de briófitas.

REFERENCIAS ANEXO

During, H.J. & ter Horst, B. (1983) The diaspore bank of bryophytes and ferns in chalk grasslands. *Lindbergia*, 9, 57-64.