

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

Relationship between ecological breadth of vascular epiphytes and their ecophysiological responses to light availability and moisture in the Sclerophyllous Mediterranean Coastal Forest of Chile

ROCÍO FERNÁNDEZ, MARÍA MORENO-CHACÓN*, RAFAELLA CANESSA, DANIELA MARDONES, NATALY VIVEROS & ALFREDO SALDAÑA

Departamento de Botánica, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción. Casilla 160-C, Concepción, Chile.

*mmorenoc@udec.cl

RESUMEN

El microhábitat epífita se encuentra expuesto a grandes variaciones microclimáticas debido al clima local así como a la estructura y dinámica del bosque. Consecuentemente, el establecimiento y desarrollo de las epífitas, así como su amplitud ecológica, dependen de la capacidad de modificar su fisiología, morfología y fenología frente a restricciones ambientales. En este estudio se describen las diferencias en la amplitud ecológica de epífitas vasculares en un gradiente de luz y humedad del sustrato en un relicto de bosque esclerófilo mediterráneo costero que se encuentra en la Península de Hualpén, Región del Biobío (36°47'S y 73°10'O). Abarcando la variación horizontal y vertical en la disponibilidad de luz y humedad del sustrato asociada a la estructura del bosque, se cuantificó la disponibilidad de estos recursos y se estimó la abundancia de cada especie epífita. Además se midieron los rasgos funcionales foliares contenido relativo de agua foliar (CRA), contenido de clorofila foliar (Chl) y masa foliar específica (LMA) a lo largo de los dos gradientes ambientales. Se encontraron siete especies de epífitas vasculares (dos Angiospermas y cinco Pteridófitas), algunas de ellas mostraron diferencias en su amplitud ecológica en ambos gradientes ambientales. *Sarmienta scandens* (Gesneriaceae), *Asplenium trilobum* (Aspleniaceae) y *Pleopeltis macrocarpa* (Polypodiaceae) fueron las especies más abundantes en el sitio y las que presentaron mayor amplitud ecológica en ambos gradientes ambientales. Para estas especies el cambio de Chl podría ser un importante mecanismo de aclimatación bajo variación de humedad del sustrato. Finalmente, aunque no se encontró relación entre la amplitud ecológica en el gradiente de luz y los rasgos de la hoja, los resultados sugieren que la composición de las especies se relaciona con la disponibilidad de luz en los árboles hospederos.

PALABRAS CLAVE: Microhábitat epífita, rasgos funcionales foliares, helechos, gradiente ambiental.

ABSTRACT

Epiphytic microhabitat is exposed to microclimatic variations due to the local climate, forest structure and its dynamics. Consequently, the establishment, development and ecological breadth of epiphytes species depend on the ability to modify their physiology, morphology and phenology facing environmental restrictions. In this study the differences in ecological breadth of vascular epiphytes in relation with light availability and soil moisture are described in a relict stand of Mediterranean Coastal Sclerophyllous Forest located in Península de Hualpén, Biobío Region (36°47'S y 73°10'S). We quantified the field distribution of each epiphyte species along these two gradients. We measured in situ variation in leaf relative water content (RWC), leaf chlorophyll content (Chl), and specific leaf mass (LMA). Seven vascular epiphytes species (two Angiosperms and five Pteridophytes) were found and some of them showed clear differences in their ecological breadth in both environmental gradients. *Sarmienta scandens* (Gesneriaceae), *Asplenium trilobum* (Aspleniaceae) and *Pleopeltis macrocarpa* (Polypodiaceae) were the most abundant species and they also showed higher ecological breadth both in the light and soil moisture gradients. For these species the change in Chl could be an important mechanism for acclimation under variation of the moisture conditions. Finally, although no relation between the ecological breadth in the light gradient and the leaf traits was found, our results suggest that the species composition is related to the light availability in the host trees.

KEYWORDS: Epiphytic microhabitat, leaf functional traits, ferns, environmental gradient.

INTRODUCCIÓN

El epifitismo es una interacción de comensalismo (Smith & Smith 2001) entre un forófito u hospedero y una planta que se establece sobre él. En el bosque los hospederos pueden ser árboles, arbustos y enredaderas leñosas, que entregan soporte mecánico a las especies epífitas sin exponerse a daño alguno ya que, a diferencia de los parásitos, las epífitas son completamente autótrofas (Benzing 1998). Debido a que las epífitas vasculares no poseen raíces en el suelo, la restricción abiótica más relevante para su crecimiento y rendimiento metabólico son la disponibilidad de agua y nutrientes además de la radiación (Dickinson *et al.* 1993, Andrade & Nobel 1997, Zotz & Hietz 2001, Muñoz *et al.* 2003, Parra *et al.* 2009). En el ambiente epífita la disponibilidad de agua depende de la precipitación local, la morfología del árbol, la niebla interceptada por el follaje y la lluvia que escurre hacia las ramas y el tronco (Zotz & Andrade 2002). A su vez, la humedad del sustrato influye en la disponibilidad de nutrientes, ya que un sustrato poco hidratado limita la tasa de descomposición (Hietz *et al.* 1999) y la disolución de iones que la planta absorbe (Chapin 1980).

El hábitat epífita se encuentra expuesto a grandes variaciones en las condiciones microclimáticas debido a la dinámica del bosque (Minckler *et al.* 1973, Vitousek & Denslow 1986, Saldaña *et al.* 2014) y la altura de los hospederos (Johansson 1974, Denslow 1987, Brown 1993, Meinzer & Goldstein 1996, Parra *et al.* 2009). Estos cambios microambientales, combinados con otras variables como la identidad del árbol hospedero y características del sustrato (Dickinson *et al.* 1993, Hietz & Briones 1998, Saldaña *et al.* 2014), influyen sobre la composición y abundancia de las epífitas en el bosque, regulando su desarrollo y continuidad temporal en el dosel (Dickinson *et al.* 1993, Hietz & Briones 1998, Saldaña *et al.* 2014). En este escenario, la capacidad de una epífita de establecerse y desarrollarse en distintos microhábitats en el gradiente temporal y espacial del bosque dependerá de su amplitud ecológica (Futuyma & Moreno 1988, Benzing 1995, Van Tienderen 1997, Benzing 2004) y de la modificación de sus respuestas morfológicas, fisiológicas y fenológicas a las restricciones ambientales (Zotz & Hietz 2001, Zotz & Andrade 2002). Por ejemplo, la variación de la estructura foliar y fisiología de una especie (Björkman 1981, Walters & Field 1987) le permite mantener un balance positivo de carbono en una amplia variedad de condiciones ambientales (Chazdon 1992, Spencer & Teeri 1994, Sultan *et al.* 1998). En este contexto, rasgos funcionales de la hoja como la masa foliar específica (LMA g cm^{-2}), el contenido de clorofila foliar (Chl $\mu\text{g cm}^{-2}$) y el contenido relativo de agua (CRA %), determinan la ganancia neta de carbono y las relaciones hídricas, estableciendo la preferencia de hábitat de los individuos (Chazdon 1992, Ackerly *et al.* 2000, Lambers *et al.* 2008).

Las especies con características foliares relacionadas a

una alta LMA se han interpretado como adaptaciones que permiten el funcionamiento de la hoja en condiciones de baja disponibilidad de agua o alta radiación (Wright *et al.* 2004), reduciendo la pérdida de agua y la susceptibilidad a la desecación. Así, se predice que la LMA aumentará al disminuir la humedad y al incrementar la radiación (Givnish 1978, 1988, Ackerly *et al.* 2002). El tejido foliar en especies de crecimiento lento y con alta LMA, se caracteriza por contener más lignina por unidad de masa o área foliar y paredes celulares más gruesas que en aquellas especies de rápido crecimiento (Van Arendonk & Poorter 1994). Esto afecta negativamente la capacidad del tejido foliar de contener agua, por lo que las especies de crecimiento lento contienen menor CRA (Garnier & Laurent 1994). Por otro lado, los ajustes en la concentración foliar de pigmentos fotosintéticos como la clorofila (Boardman 1977, Lichtenthaler *et al.* 1981) determinan la eficiencia fotosintética y ganancia de carbono de una planta en un gradiente de luz (Givnish 1988, Lambers *et al.* 2008), reflejando el desempeño ecológico de las especies en diferentes ambientes lumínicos. El Chl es un buen indicador de la disponibilidad de nitrógeno en el ambiente, ya que tiene una relación positiva con la concentración de nitrógeno foliar (Chapman & Barreto 1997, Chang & Robinson 2003), pudiendo reflejar el estado nutricional de la planta con respecto a este nutriente (Castillo & Ligarreto 2010). Además, es un indicador de buenas condiciones para la productividad primaria del sitio/micrositio (Lambers *et al.* 2008).

Los estudios de distribución y respuestas funcionales de las epífitas a la variación en temperatura y humedad del ambiente son escasos (Muñoz *et al.* 2003, Zotz 2005, Parra *et al.* 2009, Díaz *et al.* 2010, Saldaña *et al.* 2014). En Chile la mayoría de los estudios sobre la diversidad de epífitas vasculares se han desarrollado en la zona del bosque templado lluvioso (38°S a 55°S) (*e.g.* Muñoz *et al.* 2003, Parra *et al.* 2009, Díaz *et al.* 2010, Salinas & Armesto 2012, Saldaña *et al.* 2014), donde las epífitas presentan su mayor diversidad (Arroyo *et al.* 1995, Armesto *et al.* 1997), por lo que aún existen vacíos de información respecto a la ecología de las epífitas vasculares en otras zonas importantes dentro de su distribución, como por ejemplo en el bosque esclerófilo (32°30'S a 38°30'S) y en la zona de transición mediterráneo-templada, donde se observan cambios sustanciales en el régimen de precipitación, temperatura y estacionalidad respecto a los bosques templados del sur de Chile (Arroyo *et al.* 1988, Luebert & Pliscoff 2006). A escala local, estas diferencias ambientales podrían generar patrones contrastantes de distribución y abundancia de las plantas epífitas, respecto a los observados en el bosque templado lluvioso. Por otro lado, debido a que la zona del bosque mediterráneo costero de Chile corresponde actualmente a un área fragmentada y de alta presión antrópica, los estudios ecológicos de las especies de epífitas que en ellos habitan pueden ser claves para su conservación (Pincheira-Ulbrich 2011). Finalmente, cabe

destacar que existe un número limitado de estudios que han evaluado de manera cuantitativa la amplitud ecológica de una comunidad epífita, y su relación con el grado de variación en las respuestas funcionales que este grupo de especies pueden llegar a presentar a escala local.

En este estudio se evaluaron las diferencias en amplitud ecológica en un gradiente de luz y humedad del sustrato que presenta un ensamble de epífitas vasculares en un bosque esclerófilo mediterráneo costero. Los objetivos de este trabajo fueron: a) describir los cambios en la composición y abundancia de epífitas vasculares a lo largo del gradiente de luz y de humedad del sustrato, b) determinar si existen diferencias interespecíficas en la amplitud ecológica de las epífitas a lo largo de los gradientes de luz y de humedad del sustrato y c) evaluar si las diferencias interespecíficas de la amplitud ecológica se relacionan con el grado de variación de rasgos funcionales vinculados a la disponibilidad de luz y humedad del sustrato.

METODOLOGÍA

SITIO DE ESTUDIO

Este estudio se desarrolló en el Parque Botánico Hualpén (36°47'S y 73°10'O), ubicado en la Península de Hualpén, próximo a la desembocadura del Río Biobío, en la Provincia de Concepción, Región del Biobío, Chile. Esta zona presenta un clima templado submediterráneo con influencia oceánica, con un promedio anual de precipitación de 1.100 mm y una temperatura media anual de 12,7 °C (Luebert & Pliscoff 2006). El sitio se encuentra en la región de transición entre las zonas mesomórficas e higromórficas de la vegetación chilena (Pisano 1956) y corresponde a un bosque esclerófilo mediterráneo costero de *Lithrea caustica* Hook. et Arn. y *Azara integrifolia* Ruiz et Pav. (*sensu* Luebert & Pliscoff 2006). Según Polyméris (1995), el sitio de estudio se caracteriza por presentar bosque nativo fragmentado, donde las especies dominantes son *Cryptocarya alba* (Molina) Looser (Peumo), *Aextoxicon punctatum* Ruiz et Pav. (Olivillo), *Peumus boldus* Molina (Boldo), *Lithrea caustica* Hook & Arn. (Litre) y *Citronella mucronata* (Ruiz et Pav.) D. Don (Naranjillo).

CHARACTERIZACIÓN MICROAMBIENTAL DEL HÁBITO EPÍFITO

Se realizó un muestreo dirigido atravesando el sotobosque y claros de distintos tamaños mediante transectos que dan cuenta de la variación estructural del bosque, con el fin de cuantificar la variación horizontal de la disponibilidad de luz y humedad del sustrato. El muestreo de epífitas se realizó en 200 árboles hospederos (>25 cm de diámetro a la altura del pecho; DAP) de las cinco especies arbóreas dominantes mencionadas anteriormente. Para abarcar la variación vertical de la humedad del sustrato y la disponibilidad de luz, en el muestreo se tomaron muestras

en tres rangos de altura (0,0-0,8, 1,6-2,4 y 3,2-4,0 m) en los árboles hospederos, con el fin de abarcar la mayor parte de la variabilidad de micrositios en los cuales las especies epífitas se distribuyen. En cada árbol hospedero muestreado se estimó la abundancia de cada especie epífita a partir de la frecuencia relativa (al total de árboles muestreados), se midieron las condiciones de luz y la humedad del sustrato en los tres rangos de altura antes mencionados. Al mismo tiempo, en cada árbol hospedero se caracterizó el ambiente lumínico del microambiente epífita en los tres rangos de altura. Para cuantificar el ambiente lumínico se tomaron fotografías hemisféricas con una cámara digital (Nikon Coolpix 4500), dispuesta horizontalmente sobre un trípode, a la que se le acopló un objetivo ojo de pez de 180° de ángulo de visión (Nikon FC-8). Todas las fotografías se tomaron bajo condiciones homogéneas de luminosidad (cielo nublado). Las fotografías fueron procesadas con el programa HemiView 2.1 (Delta-T Devices, Cambridge, U.K.) para calcular el promedio de radiación global (GSF, Global Site Factor), que es la fracción de la radiación total esperada para cada punto geográfico. Se realizaron mediciones de la humedad del sustrato (HS) en el cual estaban arraigados los individuos de epífitas. Para esto, se extrajo una muestra de sustrato en cada nivel de altura del árbol hospedero. Estas muestras frescas fueron pesadas en una balanza analítica (Kern & Sohn GmbH, modelo ABS 120-4) y luego fueron llevadas a un horno de secado eléctrico (MEMMERT 100-800. Beschickung-Loading model) durante 48 h a 103°C, para obtener su peso seco. Se calculó la proporción de humedad del sustrato con la siguiente fórmula: $HS = ([MF-MS]/[MF]) \times 100$, donde MF y MS corresponden a la masa fresca y masa seca respectivamente. Se tomaron en total 600 muestras de sustrato de los 200 árboles hospederos evaluados durante los meses de noviembre y diciembre de 2014.

MEDICIÓN DE RASGOS FUNCIONALES

Para obtener las mediciones de los rasgos funcionales foliares se extrajo para cada especie una hoja o fronda sana y completamente expandida en cada uno de los tres rangos de altura de los árboles hospederos (0,0-0,8, 1,6-2,4 y 3,2-4,0 m), alcanzando un total 1056 individuos de epífitas recolectados entre los meses de agosto y diciembre de 2014. Cada hoja o fronda extraída se fotografió para obtener una imagen digital que permitió estimar el área foliar utilizando programa Image J (<http://imagej.nih.gov/ij/>). Posteriormente, para estas muestras se obtuvo el peso fresco y luego de un secado a 70°C por 48 horas en una estufa, el peso seco de cada individuo. El LMA de cada especie fue calculado como la razón entre la masa foliar seca y el área de la hoja (Wright *et al.* 2004), mientras que el valor del contenido relativo de agua foliar (CRA) se obtuvo usando la siguiente fórmula: $CRA = ([PF-PS]/[PF]) \times 100$, donde PF es el peso fresco y PS es el peso seco (Godoy & Gianoli 2013). Para obtener el

contenido de clorofila foliar de cada especie en cada nivel de altura, se selecciona una hoja para realizar tres lecturas con el medidor de clorofila manual CCM-200 (OPTI-SCIENCES, USA). Este clorofilómetro calcula un índice en “unidades CCI”, basado en la transmitancia de la luz roja e infrarroja de dos diodos que emiten luz a 650 y 940 nm. Esta metodología no invasiva permite generar estimaciones confiables del contenido de clorofila de la hoja (Richardson *et al.* 2002). Posteriormente, mediante las ecuaciones propuestas por Richardson *et al.* (2002), se estimó el contenido de clorofila foliar (Chl). El grado de variación en los rasgos funcionales se midió a través del coeficiente de variación (CV=desviación estándar/media) para cada rasgo y en cada especie de epífita.

ÍNDICE DE LEVINS

Para cada especie se definió la amplitud ecológica en los gradientes de luz y humedad, mediante el índice de Levins (Colwell & Futuyma 1971) utilizando la siguiente fórmula: $B_i = - \sum_j p_{ij} \log p_{ij}$. Donde $p_{ij} = N_{ij}/Y_i$ es la proporción de individuos de la especie i asociada al estado del recurso j ; N_{ij} es el número de individuos de la especie i que se encuentra asociada al estado del recurso j , e Y_i es el número de individuos de la especie i (Colwell & Futuyma 1971). Este índice se estimó a partir de los datos de abundancia de las especies a lo largo de los gradientes de luz y humedad del sustrato, tomando como estados del recurso los intervalos de disponibilidad de luz (medido como GSF) y de humedad del sustrato (medido como HS). El índice genera valores entre 0 y 1, donde los valores cercanos a 0 indican una distribución estrecha y los valores cercanos a 1 indican una amplia distribución.

ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

Para determinar si existen diferencias en la abundancia de las especies epífitas se realizó una prueba no paramétrica de Wilcoxon/Kruskal-Wallis, seguido por una prueba *a posteriori* de Tukey. Por otro lado, para evaluar si las especies epífitas presentan diferencias en su amplitud ecológica, se compararon los índices de Levins de cada especie. Para establecer si las diferencias interespecíficas en la amplitud ecológica (a lo largo de los gradientes de luz y humedad del sustrato), se relacionan con las diferencias en el rango de variación de los rasgos funcionales (LMA, CRA y Chl) se realizaron seis correlaciones, en las que el coeficiente de variación del rasgo representó la variable explicativa y la amplitud ecológica (Índice de Levins) correspondió a la variable respuesta.

Para determinar si la composición de especies en el ensamble de epífitas cambia a lo largo del gradiente de humedad del sustrato y disponibilidad de luz, se utilizó la técnica de ordenación llamada Análisis de Correspondencia sin Tendencias (DCA por sus siglas en inglés= Detrended Correspondence Analysis). Este método ubica las muestras en un espacio de ordenación de menor dimensionalidad,

definido por los atributos comunitarios (como la identidad de las especies) y ambientales de éstas, de modo que las muestras de mayor similitud aparezcan más próximas entre sí y las de menor similitud (Farrel *et al.* 1995). Los ejes de ordenación, llamados variables latentes o gradientes, reflejan de manera indirecta combinaciones de variables ambientales que expliquen el ordenamiento de las muestras (Farrel *et al.* 1995). Al obtener la ordenación y los ejes que explican los patrones dominantes de la variación en la composición, los valores latentes de cada muestra (i.e. ensamble de epífitas presente en cada árbol hospedero) se relacionaron con las variables ambientales de disponibilidad de luz y humedad del sustrato a través de correlaciones. Para realizar la ordenación se utilizó una matriz de presencia-ausencia de las especies de epífitas respecto al total de árboles hospederos muestreados. Para cada árbol hospedero se determinó un valor de humedad de sustrato y disponibilidad de luz promediando los valores obtenidos anteriormente en los tres niveles de altura. El análisis se realizó en el programa MVSP 3.1.

RESULTADOS

En un total de 200 árboles hospederos muestreados se encontraron siete especies de epífitas vasculares, dos de las cuales son Angiospermas (*Luzuriaga radicans* Ruiz et Pav. y *Sarmienta scandens* (J.D. Brandis ex Molina) Pers.) y las cinco restantes son Pteridófitas (*Asplenium dareoides* Desv., *Asplenium trilobum* Cav., *Hymenophyllum plicatum* Kaulf., *Polypodium feuillei* Bertero y *Pleopeltis macrocarpa* (Bory ex Willd.) Kaulf.). Las siete especies de epífitas vasculares encontradas presentan diferencias significativas en su abundancia relativa, siendo *S. scandens*, *A. trilobum* y *P. macrocarpa* las de mayor abundancia (Tabla I). Entre las especies que componen el ensamble de epífitas, las tres especies más abundantes también son las que presentan mayor amplitud ecológica respecto a la disponibilidad de luz y humedad del sustrato (Tabla I). A excepción de *H. plicatum* y *L. radicans*, las especies epífitas presentaron una mayor amplitud ecológica frente a la disponibilidad de luz que frente a la humedad del sustrato. Para más detalle de estos resultados ver Tabla I.

Se observó una relación positiva entre el contenido de clorofila y la amplitud ecológica medida en relación a la humedad del sustrato ($r^2=0,583$; $F= 6,996$; $P=0,045$; Fig. 1), pero no se observa relación para la variación del CRA y LMA. Por otro lado, la amplitud ecológica respecto a la disponibilidad de luz no mostró correlación con la variación de los rasgos funcionales evaluados (LMA, CRA y Chl).

Los resultados del DCA indican que existen dos ejes que explican gran parte de la variación observada en la composición del ensamble de epífitas de la zona de estudio (los ejes 1 y 2 explican el 35 y 26% de la variabilidad

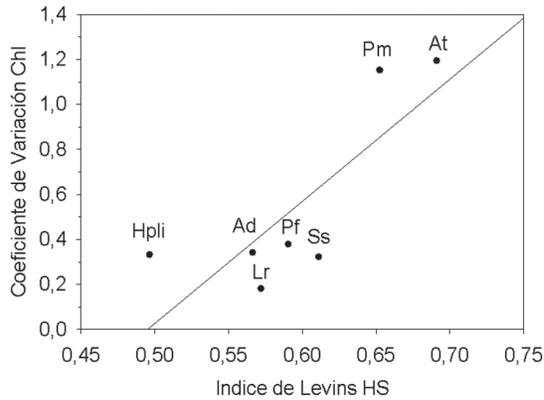


FIGURA 1. Correlación entre los valores del Índice de Levins de la humedad del sustrato (HS) y el coeficiente de variación de clorofila foliar (Chl). Ad= *A. dareoides*; At= *A. trilobum*; Hpli= *H. plicatum*; Lr= *L. radicans*; Pf= *P. feuillei*; Pm= *P. macrocarpa*; Ss= *S. scandens*. ($r^2=0,583$; $F= 6,996$; $P=0,045$).

FIGURE 1. Correlation between the Levins Index of substrate moisture (HS) and the variation coefficient of variation of leaf chlorophyll (Chl). Ad= *A. dareoides*; At= *A. trilobum*; Hpli= *H. plicatum*; Lr= *L. radicans*; Pf= *P. feuillei*; Pm= *P. macrocarpa*; Ss= *S. scandens*. ($r^2=0.583$; $F= 6.996$; $P=0.045$).

respectivamente). En un análisis posterior se observó que existe una correlación positiva significativa entre los valores propios (eigenvalues) del eje 2 con la disponibilidad de luz (GSF) lo que sugiere que la composición del ensamble de epífitas está limitada en parte por la disponibilidad de luz (Tabla II).

DISCUSIÓN

Las siete especies epífitas presentes en el sitio de estudio muestran diferencias en su abundancia relativa y en su amplitud ecológica. Las especies *A. trilobum*, *P. macrocarpa* y *S. scandens*, además de ser las más abundantes, también son las que presentan los valores más altos de amplitud ecológica entre las especies del ensamble, tanto en el gradiente de luz como en relación a la humedad del sustrato. La relación entre abundancia y amplitud ecológica puede explicarse porque las especies con mayor amplitud ecológica también serían las que poseen una mayor probabilidad de alcanzar una alta densidad poblacional en una variedad de condiciones ecológicas (Meinberg *et al.* 2009). Por otro

TABLA I. Abundancia relativa de especies epífitas encontradas en este estudio. Distintas letras representan diferencias significativas en el test de Wilcoxon / Kruskal-Wallis (Rank Sums). Valores de Índices de Levins (Bi) de la disponibilidad de luz (GSF) y humedad del sustrato (HS) de las especies epífitas. Valores del índice cercanos a 0 indican una amplitud ecológica estrecha y los valores cercanos a 1 indican una gran amplitud ecológica.

TABLE I. Relative abundance of epiphytic species found in this study. Different letters represent statistically significant differences in the Wilcoxon / Kruskal-Wallis Tests (Rank Sums). Levins index values (Bi) of light availability (GSF) and soil moisture (HS) of epiphytic species. Index values close to 0 represent a narrow ecological amplitude and values close to 1 indicate a large ecological amplitude.

ESPECIE	ABUNDANCIA RELATIVA (%)	Bi GSF	Bi HS
<i>Asplenium dareoides</i>	1,89 a	0,668	0,521
<i>Asplenium trilobum</i>	28,88 b	0,726	0,707
<i>Hymenophyllum plicatum</i>	2,46 a	0,359	0,573
<i>Luzuriaga radicans</i>	2,18 a	0,443	0,515
<i>Polypodium feuillei</i>	6,34 ac	0,691	0,610
<i>Pleopeltis macrocarpa</i>	14,11 bc	0,825	0,711
<i>Sarmienta scandens</i>	44,13 b	0,712	0,647

TABLA II. Correlación entre los valores de los componentes de la ordenación (análisis de correspondencia sin tendencia) y los parámetros ambientales disponibilidad de luz (GSF) y humedad del sustrato (HS). Axis 1: eigenvalue= 0,35; Axis 2: eigenvalue= 0,26. Relación no significativa representada por n.s.

TABLE II. Correlation between the components of ordination (detrended correspondence analysis) and environmental parameters light availability (GSF) and substrate moisture (HS). Axis 1: eigenvalue = 0.35; Axis 2: eigenvalue = 0.26. No significant relationship represented by n.s.

	AXIS 1	AXIS 2
GSF	n.s	$R^2= 0,038$; $F=7,785$; $P=0,006$
HS	n.s	n.s

lado, el helecho película *H. plicatum* (Hymenophyllaceae) fue la especie que presentó menor amplitud ecológica respecto a la luz y a la humedad del sustrato, así como un bajo valor de abundancia en la zona de estudio. La menor amplitud ecológica de *H. plicatum* en el sitio de estudio puede estar relacionada con el hecho de que las especies de la familia Hymenophyllaceae no tienen mecanismos para evitar la pérdida de agua de sus tejidos (Krömer & Kessler 2006), de manera que su establecimiento está limitado a sitios con condiciones de mayor humedad, fuera de las cuales la especie es incapaz de prosperar. En el sitio de estudio este tipo de microhábitat no es muy abundante, y además *H. plicatum* se encontró mayormente en lugares con alta disponibilidad de agua, como son la parte baja de los fustes y en forófitos cercanos a fuentes de agua. Esta restricción a su distribución en el gradiente de humedad del bosque estudiado contrasta con el patrón encontrado en sitios del bosque templado lluvioso de Chile (Bosque Valdiviano), donde *H. plicatum* puede establecerse en lugares más expuestos y hasta los 4,5 m de altura en el fuste del forófito. Esto se debe a que en el Bosque Valdiviano, si bien existe variación en la humedad relativa al interior del bosque, la humedad ambiental es en promedio bastante alta, y probablemente a esa altura *H. plicatum* no está expuesta a la desecación (Saldaña *et al.* 2014). Esto concuerda con datos obtenidos para otras especies de epífitas vasculares las cuales claramente tienen una preferencia de hábitat asociada al efecto de la disponibilidad de sustrato, agua, luz y nutrientes sobre su establecimiento y fisiología (Benzing 1990, Hietz & Briones 1998, Parra *et al.* 2009). Por otro lado, la zona de estudio representa un punto cercano al extremo norte de la distribución de *H. plicatum* (Rodríguez *et al.* 2009), por lo que la baja abundancia local que presentó la población podría también explicarse por el hecho de que hacia los extremos de la distribución las especies tienden a ser menos abundantes que en el centro de su distribución (Brown 1984).

La amplitud ecológica en relación a la disponibilidad de luz no mostró relación con la variación de ninguno de los rasgos foliares evaluados, al contrario de lo que se ha descrito para otros grupos funcionales del bosque templado del sur de Chile, como por ejemplo los helechos del sotobosque (Saldaña *et al.* 2005, 2007) o las plantas trepadoras (Gianoli *et al.* 2012). De todos modos, no se puede descartar que las especies consideradas en este estudio respondan a la variación en la disponibilidad de luz mediante el ajuste de otros rasgos relacionados indirectamente con este factor ambiental, o que afecten la ganancia de carbono y las relaciones hídricas de la planta, como por ejemplo, la razón de clorofila a/b o la tasa fotosintética (Lambers *et al.* 2008). En efecto, se ha reportado que en ambientes tropicales la fotosíntesis de las epífitas se ve afectada tanto por la fluctuación de la intensidad lumínica como por condiciones constantes de luz (Pearcy 1990, Rascher & Nedbal 2006, Lüttge 2008,

Rascher 2012). En cambio, los resultados indican que aquellas especies que presentaron una distribución más amplia en relación a la humedad del sustrato, también tienen una mayor variación en el contenido de clorofila foliar. Debido a que el contenido de clorofila foliar permite estimar la eficiencia fotosintética y la ganancia de carbono de una planta en un determinado ambiente (Lambers *et al.* 2008), su variación a lo largo de un gradiente ambiental puede reflejar diferencias en el desempeño de las especies de epífitas en distintos ambientes (*e.g.* mayor ganancia de carbono en micrositos de mayor disponibilidad de agua y viceversa). Por otra parte, la disminución en la humedad del sustrato limita la tasa de descomposición, lo que reduce el nitrógeno disponible y la absorción de nutrientes en sitios más secos (Hietz *et al.* 1999, Schmidt 2000). Esto puede también estar asociado a la menor concentración de clorofila en epífitas que se establecen en estos micrositos. Así, las especies de epífitas que presentan mayor amplitud ecológica en el bosque templado, serían capaces de adecuar su contenido de clorofila foliar mejorando su desempeño fotosintético acorde a las condiciones a las que se exponen al establecerse en microambientes menos favorables de baja humedad con menor disponibilidad de nutrientes.

Por su parte, a nivel del ensamble completo los resultados de la ordenación sugieren que en la zona de estudio la composición de especies epífitas estaría siendo moldeada principalmente por la variación en la disponibilidad de luz. Esto coincide con lo descrito en otros bosques, donde se observa la fuerte relación de la composición de especies con la variación microambiental en la disponibilidad de luz de los forófitos, la humedad ambiental y las características del sustrato (Dickinson *et al.* 1993, Hietz & Briones 1998, Saldaña *et al.* 2014). A diferencia de los resultados, en el Bosque Valdiviano la variación de la composición de epífitas depende principalmente del gradiente de humedad relativa y en segundo término, de la intensidad de la luz (Parra *et al.* 2009). Esta diferencia en la importancia de los factores puede ser explicada por la identidad de las especies consideradas en cada estudio. El trabajo de Parra *et al.* (2009) consideró en su análisis de composición sólo a las especies de la familia Hymenophyllaceae (helechos película), las cuales se caracterizan por una alta dependencia a la humedad ambiental al no poseer barreras que regulen la pérdida de agua (Krömer & Kessler 2006, Garcés *et al.* 2014), mientras que en este trabajo considera otras familias de Pteridófitas además de Angiospermas, y sólo una especie pertenece a la familia Hymenophyllaceae. De todos modos, para una mejor comprensión de los factores determinantes de la composición de este ensamble de epífitas en futuros estudios se sugiere medir otras variables microambientales que podrían influir en la composición del ensamble, como la humedad del aire, la textura y calidad nutricional de la corteza del forófito (Lange & Medina 1979, Martin & Siedow 1981, Nadkarni 1984, Wagner *et al.* 2015).

En este estudio se encontró que para las especies de epífitas que presentan mayor amplitud ecológica en el gradiente lumínico, el ajuste de contenido de clorofila foliar parece ser un importante mecanismo de aclimatación a la disponibilidad de recursos asociados con la productividad primaria, que en este caso particular también podría estar indirectamente asociado con la humedad del sustrato. Por una parte, la capacidad de establecerse en microambientes de baja humedad, y concomitantemente con un menor potencial de absorción de agua y nutrientes, se refleja en el menor contenido de clorofila foliar, y probablemente en el desarrollo de una estrategia de menor crecimiento de las epífitas en este tipo de microhábitats. Por otro lado, en condiciones microambientales más favorables para el crecimiento, estas especies aumentarían el contenido de clorofila foliar y su desempeño. A escala comunitaria, la disponibilidad de luz es un factor abiótico determinante de la composición del ensamble de epífitas en el bosque esclerófilo costero. Esto concuerda con lo descrito anteriormente para este grupo en otros ecosistemas de bosque templado, donde los factores ambientales más relevantes para su crecimiento son la humedad ambiental y en segundo lugar de disponibilidad de luz.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Ricardo León, Pablo Fuentes, Letizzia Vecchi, Fernando Carrasco, Lino Contreras, Andrés Espinosa, Víctor Villarroel, Francisca Mohor, Tomás Flores y Fabián Sanhueza por el apoyo en terreno y sus comentarios. Esta investigación fue financiada por a la Dirección de Postgrado de la Universidad de Concepción, Becas CONICYT Magíster (22131428) y Beca Doctorado Nacional (21130186) además de los proyectos FONDECYT 1140455 y 1120171.

REFERENCIAS

- ACKERLY, D.D., S.A. DUDLEY, S.E. SULTAN, J. SCHMITT, J.S. COLEMAN, C.R. LINDER, D.R. SANDQUIST, M.A. GEBER, A.S. EVANS, T.E. DAWSON & M.J. LECHOWICZ. 2000. The evolution of plant ecophysiological traits: recent advances and future directions. *BioScience* 50: 979-995.
- ACKERLY, D.D., C.A. KNIGHT, S.B. WEISS, K. BARTON & K.P. STARMER. 2002. Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral woody plants: contrasting patterns in species level and community level analyses. *Oecologia* 130: 449-457.
- ANDRADE, J. & P. NOBEL. 1997. Microhabitats and water relations of epiphytic cacti and ferns in a lowland neotropical forest. *Biotropica* 29: 261-270.
- ARMESTO, J.J., P. LEÓN & M.T.K. ARROYO. 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 de Chile*, pp. 23-28. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
- ARROYO, M.T.K., F.A. SQUEO, J.J. ARMESTO & C. VILLAGRÁN. 1988. Effect of aridity on plant diversity in the northern Chilean Andes: results of a natural experiment. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75: 55-78.
- ARROYO, M.T.K., L. CAVIERES, A. PEÑALOZA, M. RIVEROS & A.M. FAGGI. 1995. Relaciones fitogeográficas y patrones regionales de riqueza de especies en la flora del bosque lluvioso templado de sudamérica. En: J.J. Armesto, C. Villagrán & M.T.K. Arroyo (eds.), *Ecología de los Bosques Nativos de Chile*, pp. 71-99. Universidad de Chile, Santiago, Chile.
- BENZING, D.H. 1995. Vascular epiphytes. In: M.D. Lowman & N.M. Nadkarni (eds.), *Forest Canopies*, pp. 225-254. Academic Press, San Diego, USA.
- BENZING, D.H. 1998. Vulnerabilities of tropical forests to climate change: the significance of resident epiphytes. *Climate Change* 39: 519-540.
- BENZING, D.H. 2004. Vascular epiphytes. In: M.D. Lowman & N.M. Nadkarni (eds.), *Forest Canopies*, 2nd Edition, pp. 175-211. Academic Press, San Diego, USA.
- BJÖRKMANN, O. 1981. Responses to different quantum flux densities. In: O. Lange, P. Nobel, C. Osmond & H. Ziegler (eds.), *Physiological Plant Ecology. Responses to the Physical Environment*, pp. 57-107. Springer, New York, USA.
- BOARDMAN, N.K. 1977. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Annual Review of Plant Physiology* 28: 355-377.
- BROWN, J.H. 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. *American Naturalist* 124: 255-279.
- BROWN, N. 1993. The Implications of climate and gap microclimate for seedling growth conditions in a Bornean lowland rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 9: 153-168.
- CASTILLO, A. & G. A. LIGARRETO. 2010. Relación entre nitrógeno foliar y el contenido de clorofila, en maíz asociado con pastos en el Piedemonte Llanero colombiano. *Revista Corpoica - Ciencia y Tecnología Agropecuaria* 11(2): 122-128.
- CHANG, S. & D. ROBINSON. 2003. Nondestructive and rapid estimation of hardwood foliar nitrogen status using the SPAD-502 chlorophyll meter. *Forest Ecology and Management* 181: 331-338.
- CHAPIN, F. S.III. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 233-260.
- CHAPMAN, S. & H. BARRETO. 1997. Using a chlorophyll meter to estimate specific leaf nitrogen of tropical maize during vegetative growth. *Agronomy Journal* 89: 557-562.
- CHAZDON, R. 1992. Photosynthetic plasticity of two rainforest shrubs across natural gaps transects. *Oecologia* 92: 586-595.
- COLWELL, R. & D. FUTUYMA. 1971. On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology* 52: 567-576.
- DENSLow, J.S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 431-451.
- DIAZ, I.A., K. E. SIEVING, M.E. PEÑA-FOXON, J. LARRAIN & J.J. ARMESTO. 2010. Epiphyte diversity and biomass loads of canopy emergent trees in Chilean temperate rain forests: A neglected functional component. *Forest Ecology &*

- Management 259: 1490-1501.
- DICKINSON, K.J.M., A.F. MARK & B. DAWKINS. 1993. Ecology of lianoid/epiphytic communities in coastal podocarp rain forest, Haast Ecological District. New Zealand Journal Biogeography 20: 687-705.
- FARREL, E., A. CRITCHLEY & L. CID. 1995. Análisis multivariado de comunidades de algas. En: K. Alveal, M Ferrario, E. Oliveira & E. Sar (eds.), Manual de Métodos Ficológicos, pp. 795-823. Ediciones Universidad de Concepción, Concepción, Chile.
- FUTUYMA, D.J. & G. MORENO. 1988. The evolution of ecological specialization. Annual Review of Ecological Systems 19: 207-233.
- GARCÉS, M., S. CLAVEROL, C. ALVEAR, C. RABERT & L.A. BRAVO. 2014. Desiccation tolerance of Hymenophyllaceae filmy ferns is mediated by constitutive and non-inducible cellular mechanisms. Comptes Rendus Biologies 337(4): 235-243.
- GARNIER, E. & G. LAURENT. 1994. Leaf anatomy, specific mass and water content in congeneric annual and perennial grass species. New Phytologist 128: 725-736.
- GIANOLI, E., A. SALDAÑA, M. JIMÉNEZ-CASTILLO. 2012. Ecophysiological traits may explain the abundance of climbing plant species across the light gradient in a temperate rainforest. PLoS ONE 7:e38831.
- GIVNISH, T.J. 1978. Ecological aspects of plant morphology: leaf form in relation to environment. In: R. Sattler (ed.), Theoretical Plant Morphology, pp. 83-142. Leiden University Press, Leiden, Netherlands.
- GIVNISH, T. J. 1988. Adaptation to sun vs. shade: a whole-plant perspective. Australian Journal of Plant Physiology 15: 63-92.
- GODOY, O. & E. GIANOLI. 2013. Functional variation of leaf succulence in a cold rainforest epiphyte. Plant Ecology and Evolution 147: 167-172.
- HIEZ, P. & O. BRIONES. 1998. Correlation between water relations and within-canopy distribution of epiphytic ferns in a Mexican cloud forest. Oecologia 114: 305-316.
- HIEZ, P., W. WANEK & M. POPP. 1999. Stable isotopic composition of carbon and nitrogen and nitrogen content in vascular epiphytes along an altitudinal transect. Plant, Cell and Environment 22: 1435-1443.
- JOHANSSON, D.R. 1974. Ecology of vascular epiphytes in West African rain forest. Acta Phytogeographica Suecica 59: 1-136.
- KRÖMER, T. & M. KESSLER. 2006. Filmy ferns (Hymenophyllaceae) as High-canopy epiphytes. Ecotrópica 12: 57-63
- LAMBERS, H., F.S. CHAPIN III & T.L. PONS. 2008. Plant Physiological Ecology. Springer, New York. 571 pp.
- LANGE, O.L. & E. MEDINA. 1979. Stomata of the CAM plant *Tillandsia recurvata* respond directly to humidity. Oecologia 40: 357-363.
- LICHTENTHALER, H.K., C. BUSCHMANN, M. DÖLL, H.J. FIETZ, T. BACH, U. KOZEL, D. MEIER & U. RAHMSDORF. 1981. Photosynthetic activity, chloroplast ultrastructure, and leaf characteristics of high-light and low-light plants and of sun and shade leaves. Photosynthesis Research 2: 115-141.
- LUEBERT, F. & P. PLISCOFF. 2006. Sinopsis Bioclimática y Vegetacional de Chile. Editorial Universitaria, Santiago de Chile. 316 pp.
- LÜTTGE, U. 2008. Physiological Ecology of Tropical Plants, 2nd Ed. Springer Verlag, Berlin. 441 pp.
- MARTIN, C.E. & J.N. SIEDOW. 1981. Crassulacean acid metabolism in the epiphyte *Tillandsia usneoides* (Spanish moss) L. Response of CO₂ exchange to controlled environmental conditions. Plant Physiology 68: 335-339.
- MEINBERG, H., K.J. RICE, N.F. MILAN, C.C. NJOKU & J.K. MCKAY. 2009. Multiple origins promote the ecological amplitude of allopolyploid *Aegilops* (Poaceae). American Journal of Botany 96: 1262-1273.
- MEINZER, F.C. & G. GOLDSTEIN. 1996. Scaling up from leaves to whole plants and canopies for photosynthetic gas exchange. In: S.S. Mulkey, R.L. Chazdon & A.P. Smith (eds.), Tropical Forest Plant Ecology, pp. 114-138. Chapman & Hall, New York, USA.
- MINCKLER, L.S., J.D. WOERHEIDE & R.C. SCHLESINGER. 1973. Light, soil moisture and tree reproduction in hardwood forest openings. Research Paper NC-89. St. Paul, MN: U.S. Dept. of Agriculture, Forest Service, North Central Forest Experiment Station. 6 pp.
- MUÑOZ, A., P. CHACÓN, F. PÉREZ, E. BARRER & J. ARMESTO. 2003. Diversity and host tree preferences of vascular epiphytes and vines in a temperate rainforest in southern Chile. Australian Journal of Botany 51: 381-391.
- NADKARNI, N.M. 1984. Biomass and nutrient capital of epiphytes in an *Acer macrophyllum* community of a temperate moist coniferous forest, Olympic Peninsula, Washington State. Canadian Journal of Botany 62: 2223-2228.
- PARRA, M.J., K. ACUÑA, L.J. CORCUERA & A. SALDAÑA. 2009. Vertical distribution of Hymenophyllaceae species along host tree microhabitats in a temperate rainforest in Southern Chile. Journal of Vegetation Science 20: 588-595.
- PEARCY, R.W. 1990. Sunflecks and photosynthesis in plant canopies. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology 41: 421-453.
- PINCHEIRA-ULBRICH, J. 2011. Patrones de diversidad de plantas trepadoras y epífitas vasculares en el bosque lluvioso Valdiviano de Sudamérica: una síntesis entre los años 2000 y 2010. Phytón (Buenos Aires) 80: 9-18.
- PISANO, E. 1956. Esquema de clasificación de las comunidades vegetales de Chile. Universidad de Chile. Agronomía 2(1): 30-33.
- POLYMÉRIS, C.M. 1995. Vegetación actual de la península de Hualpén: Clasificación y dinámica. Tesis Magíster, Departamento de Botánica, Universidad de Concepción, Chile. 190 pp.
- RASCHER, U., M. FREIBERG & U. LÜTTGE. 2012. Functional diversity of photosynthetic light use of 16 vascular epiphyte species under fluctuating irradiance in the canopy of a giant *Virola michelii* (Myristicaceae) tree in the tropical lowland forest of French Guyana. Frontiers in Plant Science 2: 1-12.
- RASCHER, U. & L. NEDBAL. 2006. Dynamics of plant photosynthesis under fluctuating natural conditions. Current Opinion in Plant Biology 9: 671-678.
- RICHARDSON, A.D., S.P. DUGAN & G.P. BERLYN. 2002. An evaluation of noninvasive methods to estimate foliar chlorophyll content. New Phytologist 153: 185-194.
- RODRÍGUEZ, R., D. ALARCÓN & J. ESPEJO. 2009. Helechos Nativos del Centro y Sur de Chile. Guía de Campo. Ed. Corporación Chilena de la Madera, Concepción. 212 pp.
- SALDAÑA A., E. GIANOLI & C.H. LUSK. 2005. Physiological and

- morphological responses to light availability in three *Blechnum* species (Pteridophyta, Blechnaceae) of different ecological breadth. *Oecologia* 145: 252-257.
- SALDAÑA A., C.H. LUSK, W.L. GONZÁLES & E. GIANOLI. 2007. Natural selection on ecophysiological traits of a fern species in a temperate rainforest. *Evolutionary Ecology* 21: 651-662.
- SALDAÑA, A., M.J. PARRA, A. FLORES-BAVESTRELLO, L.J. CORCUERA & L.A. BRAVO. 2014. Effects of forest successional status on microenvironmental conditions, diversity, and distribution of filmy fern species in a temperate rainforest. *Plant Species Biology* 23: 253-262.
- SALINAS, F. & J. ARMESTO. 2012. Regeneration niche of three epiphytic species of Gesneriaceae from Chilean rainforests: implications for the evolution of growth habits in Coronanthereae. *Botanical Journal of the Linnean Society* 170: 79-92.
- SCHMIDT, G. 2000. Plant size and intraspecific variability in vascular epiphytes. PhD thesis, Bayerische Julius-Maximilians-Universität, Würzburg, Germany. 117 pp.
- SMITH, R.L. & T.M. SMITH. 2001. *Ecología*. Cuarta Edición. Pearson Education S.A., Madrid. 664 pp.
- SPENCER, W. & J. TEERI. 1994. Acclimation of photosynthetic phenotype to environmental heterogeneity. *Ecology* 75: 301-314.
- SULTAN, S., A. WILCZEK, D. BELL & G. HAND. 1998. Physiological response to complex environments in annual *Polygonum* species of contrasting ecological breadth. *Oecologia* 115: 564-578.
- VAN ARENDONK, J.J.C.M. & H. POORTER. 1994. The chemical composition and anatomical structure of leaves of grass species differing in relative growth rate. *Plant Cell & Environment* 17: 963-970.
- VAN TIENDEREN, P.H. 1997. Generalist, specialist, and the evolution of phenotypic plasticity in symmetric populations of distinct species. *Evolution* 51: 1372-1380.
- VITOUSEK, P.M. & J.S. DENSLOW. 1986. Nitrogen and phosphorus availability in treefall gaps of a lowland tropical rainforest. *Journal of Ecology* 74: 1167-1178.
- WAGNER, K., G. MENDIETA-LEIVA & G. ZOTZ. 2015. Host specificity in vascular epiphytes: a review of methodology, empirical evidence and potential mechanisms. *AoB Plants*, doi: 10.1093/aobpla/plu092.
- WALTERS, M. & C. FIELD. 1987. Photosynthetic light acclimation in two rainforest *Piper* species with different ecological amplitudes. *Oecologia* 72: 449-456.
- WRIGHT, I.J., P.B. REICH, M. WESTOBY, D.D. ACKERLY, Z. BARUCH, F. BONGERS, J. CAVENDER-BARES, F.S. CHAPIN, J.H.C. CORNELISSEN, M. DIEMER, J. FLEXAS, E. GARNIER, P.K. GROOM, J. GULIAS, K. HIKOSAKA, B.B. LAMONT, T. LEE, W. LEE, C. LUSK, J.J. MIDGLEY, M.L. NAVAS, Ü. NIINEMETS, J. OLEKSYN, N. OSADA, H. POORTER, P. POOT, L. PRIOR, V.I. PYANKOV, C. ROUMRT, S.C. THOMAAS, E.J. VENEKLAAS & R. VILLAR. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428: 821-827.
- ZOTZ, G. 2005. Vascular epiphytes in the temperate zones – a review. *Plant Ecology* 176: 173-183.
- ZOTZ, G. & P. HIETZ. 2001. The physiological ecology of vascular epiphytes: current knowledge, open questions. *Journal of Experimental Botany* 52: 2067-2078.
- ZOTZ, G. & J.L. ANDRADE. 2002. La ecología y la fisiología de las epífitas y las hemiepífitas. In: M.R. Guariguata & G.H. Kattan (eds.), *Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales*, pp. 271-296. Libro Universitario Regional del Instituto Tecnológico de Costa Rica, San José, Costa Rica.

Recibido: 19.06.15
Aceptado: 10.03.16