



UNIVERSIDAD DE CHILE

**FACULTAD DE CIENCIAS FORESTALES Y
DE LA CONSERVACION DE LA NATURALEZA**

ESCUELA DE CIENCIAS FORESTALES

**DEPARTAMENTO DE SILVICULTURA Y CONSERVACIÓN
DE LA NATURALEZA**

**COMPOSICIÓN FLORÍSTICA Y DIVERSIDAD DEL SOTOBOSQUE
EN BOSQUES DE *Nothofagus pumilio* (Poepp et Endl.) Krasser
DESPUÉS DEL RETROCESO DE LOS GLACIARES O'HIGGINS Y
CHICO, CAMPO DE HIELO SUR**

Memoria para optar al Título
Profesional de Ingeniera Forestal

SOFÍA MARILYN OLIVARES FIGUEROA

Profesor Guía: Sr. Álvaro Promis Baeza. Ingeniero Forestal,
Doctor en Recursos Naturales

Santiago, Chile

2018

UNIVERSIDAD DE CHILE
FACULTAD DE CIENCIAS FORESTALES Y DE LA
CONSERVACIÓN DE LA NATURALEZA
ESCUELA DE CIENCIAS FORESTALES
DEPARTAMENTO DE SILVICULTURA Y CONSERVACIÓN DE LA
NATURALEZA

COMPOSICIÓN FLORÍSTICA Y DIVERSIDAD DEL SOTOBOSQUE
EN BOSQUES DE *Nothofagus pumilio* (Poepp et Endl.) Krasser
DESPUÉS DEL RETROCESO DE LOS GLACIARES O'HIGGINS Y
CHICO, CAMPO DE HIELO SUR

Memoria para optar al Título
Profesional de Ingeniera Forestal

SOFÍA MARILYN OLIVARES FIGUEROA

Calificaciones	Nota	Firma
Prof. Guía Sr. Álvaro Promis	7,0
Prof. Consejero Sr. Nicolás García	7,0
Prof. Consejero Sr. Juan Pablo Fuentes	7,0

AGRADECIMIENTOS

Al profesor Álvaro Promis, por su compromiso y constancia para la realización de este trabajo. Por fomentar en mí el cuestionamiento, la observación y reflexión.

Al Instituto Chileno de Campos de Hielo, por permitirme formar parte del programa Ciencia Joven y participar de la expedición que nos llevó a hasta uno de esos recónditos destinos, que cualquier amante y estudioso de la naturaleza quisiera visitar.

A mis profesores consejeros Nicolás García y Juan Pablo Fuentes, por su disposición, contribución y acotaciones.

A cada uno de las personas que dedicaron su tiempo de una u otra forma en la realización de este trabajo, escuchándome, aconsejándome, aclarando dudas, o apoyando directamente alguna de las actividades llevadas a cabo.

Y ya que este trabajo implica la finalización de una etapa, aprovecho de agradecer a las personas que han sido parte fundamental de ella:

A mi familia, por su apoyo constante en mis años de universidad, por ser un pilar en la realización de mis sueños. A mi hija, por ser mi impulso diario.

A mis compañeros y amigos forestales, aquellos que han contribuido en mi formación personal y profesional. Especialmente, con cariño, a María, Sofía, Vanessa, Alejandro, Emilia, Esiré, Tatiana, Miguel y Luis.

A José, por su cariño, compañía y apoyo.

ÍNDICE DE CONTENIDOS

1	INTRODUCCIÓN	1
1.1	Campo de Hielo Sur– Glaciares Chico y O'Higgins	2
1.2	Bosques de <i>Nothofagus pumilio</i>	2
1.2.1	Asociaciones vegetales de los bosques de <i>Nothofagus pumilio</i>	3
1.2.2	Sotobosque del bosque de <i>Nothofagus pumilio</i>	4
1.3	Sotobosque y su importancia ambiental	4
1.4	Factores que afectan la composición y diversidad del sotobosque	5
1.5	Funcionalidad del sotobosque y variables ambientales	5
1.6	Objetivos	5
1.6.1	Objetivo General	6
1.6.2	Objetivos específicos	6
2	MATERIALES Y MÉTODOS	7
2.1	Área de estudio	7
2.1.1	Clima	7
2.1.2	Geología	8
2.1.3	Geomorfología	8
2.1.4	Suelo	9
2.1.5	Vegetación	9
2.1.6	Uso histórico	10
2.2	Método	10
2.2.1	Muestreo florístico	10
2.2.2	Caracterización ambiental	11
2.2.3	Análisis de suelo	11
2.2.4	Caracterización florística	12
2.2.5	Valor de importancia	12
2.2.6	Análisis de conglomerados	13
2.2.7	Análisis estadísticos de índices de diversidad	14
2.2.8	Análisis de ordenación	14
2.2.9	Análisis de la cuarta esquina (FCA)	14
3	RESULTADOS	16
3.1	Caracterización de riqueza y diversidad de especies del sotobosque	16
3.2	Identificación y caracterización de asociaciones vegetales presentes	17

3.3	Evaluación de existencia de patrones en la composición florística.....	20
3.3.1	Distribución de asociaciones e influencia del ambiente	21
3.3.2	Interacciones rasgos funcionales-asociación.....	23
3.3.3	Interacciones rasgos funcionales-ambiente.....	24
4	DISCUSIÓN	27
4.1	Riqueza y composición del sotobosque.....	27
4.2	Asociaciones vegetales presentes	29
4.3	Patrones en la composición florística	32
4.3.1	Efecto de las variables del ambiente sobre la composición de asociaciones ..	32
4.3.2	Diferenciación de rasgos funcionales entre asociaciones	33
4.3.3	Influencia del ambiente en la variación de rasgos funcionales	34
5	CONCLUSIONES	36
6	BIBLIOGRAFÍA.....	38

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Mapa de distribución de pisos vegetacionales del bosque templado caducifolio de <i>Nothofagus pumilio</i>	3
Figura 2. Ubicación del área de estudio. (a) Mapa de Chile, (b) mapa de la Región de Aysén, y (c) cartografía zona en que se inserta la Península La Carmela, donde se realizó la investigación.	7
Figura 3. Perfil de elevación del área de estudio, Península La Carmela. Distribución de parcelas de muestreo florístico. Obtenido a partir de Google Earth.	11
Figura 4. Distribución de especies de flora vascular según origen fitogeográfico y forma de vida para el sotobosque de bosque de <i>Nothofagus pumilio</i> en Península La Carmela.	16
Figura 5. Dendrograma resultante a partir de la composición del sotobosque de bosque de <i>Nothofagus pumilio</i> en Península La Carmela.	18
Figura 6. Diagrama de Venn. Número de especies de flora vascular exclusivas y comunes del sotobosque de las asociaciones <i>Nothofagus pumilio</i> con <i>Chiliodendron diffusum</i> y <i>Osmorhiza chilensis</i> y <i>Nothofagus pumilio</i> con <i>Ribes cucullatum</i> para la Península La Carmela.....	19
Figura 7. Distribución de especies de flora vascular del sotobosque de los bosques de <i>Nothofagus pumilio</i> con <i>Chiliodendron diffusum</i> y <i>Osmorhiza chilensis</i> y <i>Nothofagus pumilio</i> con <i>Ribes cucullatum</i> en la Península La Carmela, por origen fitogeográfico y forma de vida.	20
Figura 8. Análisis de ordenación, modelo de escalamiento multidimensional no métrico (NMS) para las asociaciones vegetales determinadas en el área estudiada de la Península La Carmela.	21
Figura 9. Análisis de la cuarta esquina (FCA). Interacciones significativas rasgo-ambiente. En gris, interacciones positivas. En negro, interacciones negativas. En blanco, interacciones no significativas. *p<0,05; ** p<0,01.	25

ÍNDICE DE CUADROS

- Cuadro 1. Riqueza, abundancia y diversidad de Shannon promedio de especies de flora vascular, por origen fitogeográfico, forma de vida y grupo taxonómico para sotobosque de bosque de *Nothofagus pumilio* en Península La Carmela.17
- Cuadro 2. Análisis de especies indicadoras (extendido) para la composición de especies de plantas vasculares en sotobosque del bosque de *Nothofagus pumilio* con *Chilotrimum diffusum* y *Osmorhiza chilensis* y el bosque de *Nothofagus pumilio* con *Ribes cucullatum*. ValInd es el valor indicador observado obtenido a partir del análisis. Especies en negrita presentan mayor valor indicador.18
- Cuadro 3. Valores de riqueza (N° especies / parcela), abundancia (% cobertura / parcela) e índice de diversidad (Shannon) para las asociaciones resultantes, según categoría de clasificación (origen fitogeográfico, forma de vida y grupo taxonómico. Valores acompañados por letras minúsculas distintas significa que hay diferencias significativas entre las dos asociaciones de flora del sotobosque (Prueba U Mann Whitney, $p < 0,05$) (Apéndice V).....20
- Cuadro 4. Resultado de ordenación por método de escalamiento multidimensional no métrico (NMS) para las 17 variables ambientales con los dos ejes encontrados. “r” es la correlación de Pearson para los ejes de ordenación y r^2 es el coeficiente de determinación de la variable respecto al eje. Variables ambientales en negrita presentan influencia significativa en la composición de especies del sotobosque.22
- Cuadro 5. Valores promedio de las variables ambientales explicatorias de la varianza, según el análisis de ordenación multivariado, en la composición de especies de flora vascular del sotobosque entre las asociaciones vegetales encontradas en la Península La Carmela.23
- Cuadro 6. Interacciones significativas rasgo-ambiente según tipo de asociación, en la Península la Carmela. Se presentan valores del test χ^2 , realizado mediante el análisis de la cuarta esquina (FCA), con sus valores de p respectivos ($\alpha=0,05$; p-adj Bonferroni) (Apéndice VI).24
- Cuadro 7. Descripción climática de los pisos bioclimáticos de Luebert y Pliscoff (2006) encontrados. Tp: temperatura positiva anual (suma de temperaturas medias de los meses que presentan temperatura media superior a 0°C), Io: índice ombrotérmico (relación entre las temperaturas y la precipitación anual Tp/pp), Ic: índice de continentalidad (Oscilación térmica). La diferencia entre asociaciones recae en el índice ombrotérmico.29

RESUMEN

Cambios en composición y diversidad del sotobosque podrían indicar variaciones del ambiente, por ello es considerado un ente regulador en el ecosistema. También, una determinada asociación vegetal podría reflejar una condición ambiental específica. Los rasgos funcionales de las especies (morfológico, fisiológico o fenológico) podrían además ser indicadores claves de cómo las comunidades de plantas responden a cambios en el ambiente. El objetivo de este estudio es analizar la composición de especies y la diversidad del sotobosque en un bosque de *Nothofagus pumilio* establecido después del retroceso de los glaciares O'Higgins y Chico en Campo de Hielo Sur. A lo largo de un transecto, que abarca parte de las cuencas de ambos glaciares, se realizó un levantamiento florístico y ambiental dentro del bosque de *Nothofagus pumilio*. Se estableció un total de 20 parcelas (4 x 4 m). La cobertura de especies fue estimada mediante la escala de Londo. Se realizaron análisis de clasificación y ordenación para determinar grupos o asociaciones de especies del sotobosque y para analizar la influencia de las variables ambientales en la composición florística. A través del análisis de la cuarta esquina se exploró la influencia de los rasgos funcionales de las especies sobre las asociaciones y las interacciones con variables ambientales

La composición del sotobosque demostró la presencia de dos grupos o asociaciones de plantas: una determinada por la presencia de *Chiliodendron diffusum* y *Osmorhiza chilensis* y la otra por *Ribes cucullatum*. La primera fue encontrada a la cuenca del glaciar Chico (zona de sotavento), especialmente. Mientras que la segunda asociación se encontró relacionada con el bosque ubicado en la cuenca del glaciar O'Higgins (zona de barlovento). Además, la fase de desarrollo del bosque no mostró influencia en la composición del sotobosque del bosque *Nothofagus pumilio*. No obstante, se observó que variaciones altitudinales influirían en la composición de las especies del sotobosque, así como en los rasgos funcionales de las especies, principalmente respecto de la consistencia y el tamaño de las hojas.

Ambas asociaciones encontradas han sido antes descritas como pisos bioclimáticos. La ecología de las especies sugieren un quiebre abrupto del microclima reflejado en la disminución de la precipitación en el bosque con *Chiliodendron diffusum* y *Osmorhiza chilensis*, mientras que el bosque con *Ribes cucullatum* se explica por la alta exposición a los vientos del oeste provenientes del campo de hielo, generando una condición más fría y húmeda que la otra ladera. Además, se discute un posible efecto de incendios pasados que influenciarían la gran abundancia de *Chiliodendron diffusum*.

Palabras claves: Sotobosque, *Nothofagus pumilio*, asociación vegetal, rasgos funcionales, Campo de Hielo Sur.

ABSTRACT

Changes in species composition and diversity of the understory could indicate environmental variations. For this reason, the understory is considered as a regulator in the ecosystem. Also, a particular plant association could indicate a specific environmental condition. Functional traits of species (morphological, physiological or phenological) could also be key indicators of how plant communities could respond to environment changes. The aim of this study is to analyze the species composition and diversity of the understory in a *Nothofagus pumilio* forest established after retreat of O'Higgins and Chico's glaciers in the Southern Icefield. Along a transect, which covered part of the basins of both glaciers, a floristic and environmental survey was conducted inside *Nothofagus pumilio* forest. A total of 20 plots (4 x 4 m) were established. The coverage of the species was estimated with the Londo scale. Classification and ordination analysis were carried out to determine groups or species associations of the understory and to analyze the influence of environmental variables into the floristic composition. Through fourth-corner analysis the influence of functional traits of species upon the species associations and the interactions with environmental variables was explored.

The understory composition was composed by two groups or plant associations: one of them determined by the presence of *Chilotrimum diffusum* and *Osmorhiza chilensis* and the other one by *Ribes cucullatum*. The first association was found to the basin of the Chico glacier (leeward zone), specially. While the second association was found related to the forest located to the basin of the O'Higgins's glacier (windward zone). Furthermore, forest development stages didn't show influence on understory species composition of the *Nothofagus pumilio* forest. However, altitudinal variations showed an influence in the understory species composition as well as the functional traits of the species, mainly respect to the consistency and size of the leaves.

Both associations found have been as bioclimatic belts before. Species ecology suggests an abrupt microclimate break due to rainfall decrease in forest with *Chilotrimum diffusum* and *O. chilensis*, while the forest with *Ribes cucullatum* is explained by a high exposure to west winds that come from the Southern Icefield, generating a colder and wetter location respect to the other slope. Also, it is discussed a possible effect of past fires that could aspect or influence the high abundance of *Chilotrimum diffusum*.

Key words: Understory, *Nothofagus pumilio*, plant association, functional traits, Southern Icefield.

1 INTRODUCCIÓN

El Campo de Hielo Sur (CHS) corresponde a la segunda masa de hielo más extensa del hemisferio sur, luego de la Antártica (Cassasa, 1995; Aniya *et al.*, 1996). La presencia de bosques de *Nothofagus* en las laderas de los valles glaciares del CHS es común (Dollenz *et al.*, 2012; Masioskas y Villalba, 2004), tal como ocurre en los formados por el retroceso de los glaciares O'Higgins y Chico, en el tercio norte del CHS, donde se presentan bosques de *Nothofagus pumilio* (Poepp *et* Endl.) Krasser. Estos últimos, constituyen una de las principales masas forestales en Chile, con una participación en superficie de 25% del total de bosque nativo existente. La estructura, composición y dinámica de estos bosques ha sido ampliamente referenciada (Veblen *et al.*, 1996; Donoso, 2015), y se considera una especie ambientalmente plástica debido a su amplio rango de distribución (35-55° S).

Dado que, por lo general, *Nothofagus pumilio* constituye rodales puros, la composición florística se debe analizar a nivel de sotobosque. Los estudios de composición de especies del sotobosque demuestran que no todas las especies tienen la misma plasticidad de distribución que *Nothofagus pumilio*, pues las especies dominantes en los bosques más septentrionales son diferentes de aquellas presentes en los bosques más australes (Bastías, 2005; Flores, 2006; Silva *et al.*, 2017).

Entendiendo que el sotobosque tiene un rol regulatorio en el ecosistema (Antos, 2004; Hart y Chen, 2006), el estudio de su composición y diversidad florística permite extender la comprensión del ecosistema boscoso y del cómo este responde a posibles cambios en el ambiente. Es más, una determinada comunidad de sotobosque podría ser indicadora de procesos ecológicos específicos, que no impliquen, necesariamente, un cambio en la estructura y composición del dosel arbóreo. Los cambios en composición y diversidad florística del sotobosque pueden deberse a una serie de factores como pueden ser la fase de desarrollo del bosque, el tipo de bosque, la disponibilidad de especies, clima, tipo de suelo, y otros como el uso del suelo o la presencia de especies invasoras (Oliver y Larson, 1996; Tárrega *et al.*, 2006). Un cambio gradual de la composición y diversidad florística podría estar indicando la existencia de un gradiente ambiental (Hart y Chen, 2006).

En las últimas décadas, el estudio de la funcionalidad de los ecosistemas ha tomado relevancia, dando un vuelco en el análisis de las formaciones vegetales, reflejado en una caracterización funcional, mediante presencia y abundancia de grupos de plantas con diferentes rasgos funcionales (Tilman, 2001; Hooper *et al.*, 2002; Pakeman, 2011). Pero más que una caracterización, el estudio de los rasgos funcionales puede llevar a entender de mejor forma la composición de especies o comunidades de plantas y cómo éstas responden en conjunto frente a cambios ambientales (Tilman, 2001; Garnier *et al.*, 2016).

En el presente trabajo se hace un análisis de la composición y diversidad florística del sotobosque en un bosque de *Nothofagus pumilio* establecido post retroceso de los glaciares O'Higgins y Chico en Campo de Hielo Sur, el que busca enriquecer el conocimiento sobre la dinámica, composición, diversidad y funcionalidad de los bosques patagónicos.

1.1 Campo de Hielo Sur– Glaciares Chico y O'Higgins

Con una extensión cercana a los 13.000 km², Campo de Hielo Sur es la segunda masa de hielo más importante del hemisferio sur, luego de la Antártica (Cassasa, 1995; Aniya *et al.*, 1996). Se localiza entre los 48 y los 52° S, abarcando 350 km de largo (Cassasa, 1995). El CHS se encuentra inserto en el cinturón de vientos del oeste, lo que permite que el área tenga precipitaciones homogéneas a lo largo de todo el año, siendo mayor en el lado oeste, y disminuyendo abruptamente hacia el lado este (Carrasco *et al.*, 1998). El retroceso acelerado de los glaciares, en el último siglo, en general se encuentra asociado a un incremento en la temperatura media anual y a una aparente disminución de las precipitaciones (Cassasa *et al.*, 2000).

De los 48 glaciares presentes en el CHS (Aniya *et al.*, 1996), los glaciares O'Higgins y Chico se ubican en próximos entre sí en la vertiente oriental de la Cordillera de Los Andes. Esta vertiente se caracteriza por un relieve más suave, en comparación con la vertiente occidental, y por la presencia de grandes lagos pedemontanos (Carrasco *et al.*, 1998). Entre los años 1896 y 1995 el retroceso frontal del glaciar O'Higgins fue de 14,6 km, con una pérdida de 10,9% de su área total (Cassasa *et al.*, 1997).

El glaciar Chico se ubica en los 49°00' S y 73°04' O, presenta un largo de 25 km y un área total de 243 m², con cotas de altitud que van desde los 285 a los 1.350 m.s.n.m. (Cassasa *et al.*, 2000; Rivera *et al.*, 2005). Mientras que, el glaciar O'Higgins se ubica en los 48°55' S y 73°08' O, presenta un largo de 46 km y un área total de 810 km², con cotas de altitud que oscilan entre los 285 y 3.380 m.s.n.m. (Cassasa *et al.*, 2000). La tasa de retroceso del glaciar Chico, entre los años 1945 y 1975 fue de 52 m/año (1,56 km), mientras que, del año 1975 en adelante hasta 2001, fue de 17 m/año (0,44 km), en este caso la pérdida de área fue de 6,1% para el total del período evaluado (1945-2001) (Rivera *et al.*, 2005).

En las laderas de los valles glaciares del CHS es posible encontrar densas cubiertas de bosques de *Nothofagus*, como es el caso de *Nothofagus pumilio* (Masioskas y Villalba, 2004), *Nothofagus betuloides* (Mirb.) Oerst. y *Nothofagus antártica* (G. Forst) Oerst. (Dollenz *et al.*, 2012). La temperatura media anual de los márgenes del CHS es de 6°C (Carrasco, 1998), lo que permite la coexistencia de bosques de *Nothofagus* en sus alrededores (Cassasa *et al.*, 2000). En áreas cercanas a los ventisqueros de los hielos continentales *Nothofagus pumilio* es la especie que más se acerca a la masa de hielo (50 metros) (Correa, 1998).

1.2 Bosques de *Nothofagus pumilio*

Los bosques de *Nothofagus pumilio* se distribuyen a lo largo de la Cordillera de los Andes entre los 35 y 56° latitud sur, desde el nivel del mar hasta los 2.000 m.s.n.m. (Veblen *et al.*, 1996). Esto sugiere una gran amplitud ecológica o tolerancia de la especie, principalmente en términos de precipitación, la que varía abruptamente a lo largo de su distribución, alcanzando montos máximos de 5.000 mm a los 41° S y disminuye hasta los 400 mm en Tierra del Fuego (Veblen *et al.*, 1996; Donoso, 2015).

Es común para *Nothofagus pumilio* formar bosques puros (comunidades discretas), no obstante, debido a su amplio rango de tolerancia tiende a formar ecotonos con otras especies, tales como *Nothofagus dombeyi* (Mirb.) Oerst., *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch y *Nothofagus betuloides*, y generalmente, colinda con matorrales de *Nothofagus antarctica* (Donoso, 2015). En condiciones extremas el bosque tiende a desarrollarse de forma achaparrada (Veblen *et al.*, 1996).

1.2.1 Asociaciones vegetales de los bosques de *Nothofagus pumilio*

Así como varían las especies forestales colindantes con los bosques de *Nothofagus pumilio* a lo largo de su distribución latitudinal, también varían las especies acompañantes que dominan el estrato inferior de estos bosques. En este sentido Luebert y Plischoff (2006) destacan seis asociaciones para el bosque templado caducifolio de *Nothofagus pumilio*, en función de variables climáticas, geográficas y ecología de las especies (Figura 1).

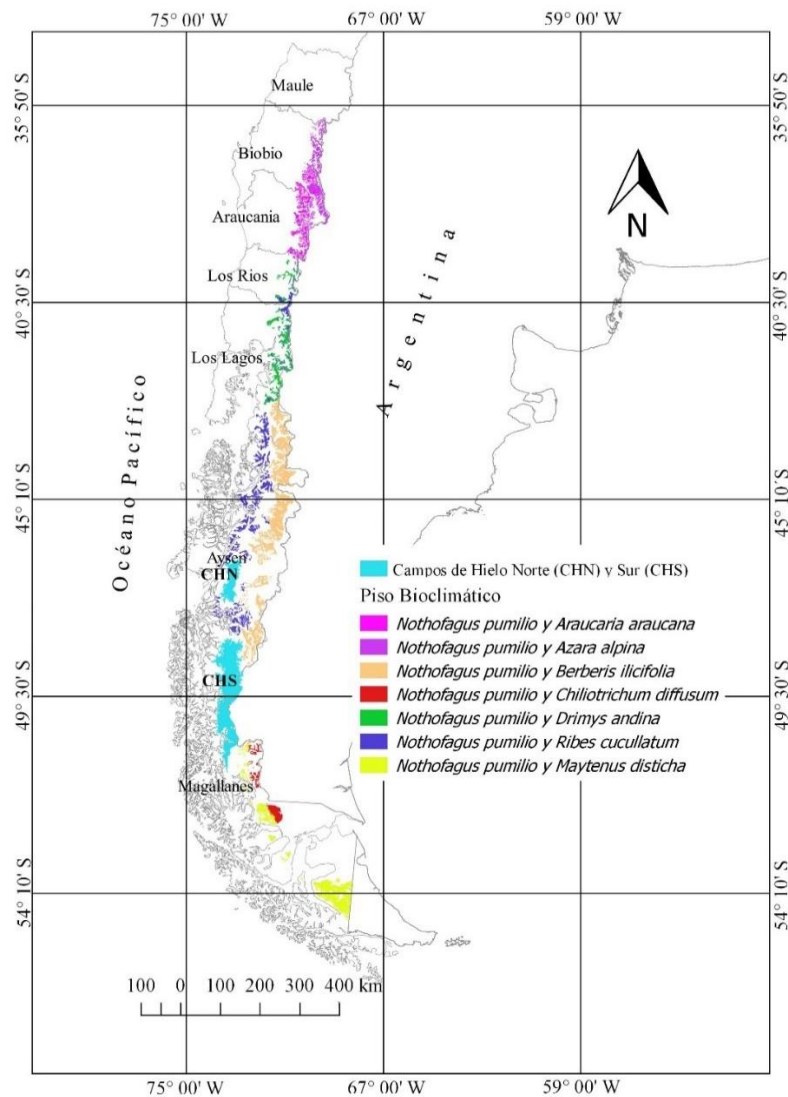


Figura 1. Mapa de distribución de pisos vegetacionales del bosque templado caducifolio de *Nothofagus pumilio* (Fuente: Luebert y Plischoff, 2006).

1.2.2 Sotobosque del bosque de *Nothofagus pumilio*

El sotobosque de los bosques de *Nothofagus pumilio* se reconoce por ser pobre en especies y de escasa o nula cobertura (Roig *et al.*, 1985). El estrato herbáceo y arbustivo de estos bosques se encuentra determinado por el ingreso de luz al piso del bosque, es decir, a medida que el dosel del bosque es más abierto, se puede llegar a establecer una mayor diversidad de especies (Moore, 1983).

A lo largo de la distribución latitudinal de los bosques de *Nothofagus pumilio*, la composición de especies del sotobosque varía:

Para la zona centro-sur de la distribución de los bosques de *Nothofagus pumilio*, Flores (2006) menciona que las especies arbustivas más importantes del sotobosque son *Drimys andina*, *Maytenus disticha*, *Escallonia alpina* y *Berberis serrato-dentata*, mientras que dentro de las herbáceas destacan *Valeriana lapathifolia*, *Macrachaenium gracile*, *Viola reichei*, *Adenocaulon chilense* y *Rubus geoides*.

Más al sur, en la Provincia de Chubut, Argentina, a la misma latitud de la Región de Aysén, las especies del sotobosque que destacan en presencia son *Osmorhiza chilensis*, *Maytenus disticha*, *Chilotrimum diffusum* y *Maytenus chubutensis* (Silva *et al.*, 2017).

Ya en la Región de Magallanes, Bastías (2005) identifica que las especies más comunes de encontrar son *Cardamine glacialis*, *Osmorhiza chilensis* y *Dysopsis glechomoides* entre las herbáceas, y *Maytenus disticha*, *Gaultheria mucronata* y *Gaultheria pumila* entre los arbustos. Mientras que, específicamente en Tierra del Fuego Moore (1983) describe una cubierta arbustiva y herbácea dominada por las especies *Adenocaulon chilense*, *Asplenium dareoides*, *Berberis ilicifolia*, *Maytenus disticha*, *Blechnum penna-marina*, *Codonorchis lessonii*, *Dysopsis glechomoides*, *Lagenifera hariatii* y *Macrachaenium gracile*.

1.3 Sotobosque y su importancia ambiental

Sotobosque es el término utilizado para referirse a la cubierta del bosque que crece bajo el dosel arbóreo superior, o dosel inferior, que se compone de plantas arbóreas, arbustivas, herbáceas y otras formas de vida (Oliver y Larson, 1996). Gran parte de la diversidad de los bosques templados ocurre en el sotobosque (Antos, 2004). La importancia del sotobosque se asocia a la adecuación del mismo como hábitat y alimento de comunidades de fauna, además de su influencia positiva ante una serie de procesos ecológicos (Antos, 2004); también, se asocia su participación en ciclos de nutrientes, soporte de la productividad, y la regeneración y sucesión del bosque (Antos, 2004; Hart y Chen, 2006).

1.4 Factores que afectan la composición y diversidad del sotobosque

En un planteamiento de dinámica de rodal, una vez que el dosel arbóreo se ha estabilizado, posterior a un disturbio, las condiciones del micrositio permiten el establecimiento de plantas de sotobosque (Duguid *et al.*, 2013), y cuando los individuos del dosel comienzan a morir, se generan claros de dosel que permiten que las especies arbóreas que se encontraban componiendo el sotobosque puedan formar parte del dosel arbóreo (Oliver y Larson, 1996).

La riqueza y diversidad de especies presentes en el sotobosque, se explica en gran medida por la cobertura y composición del dosel arbóreo, pues determina el ingreso de luz al piso del bosque (Tárrega *et al.*, 2006; Fang *et al.*, 2014).

Sin embargo, se ha demostrado que, en realidad, la variación de las especies del sotobosque es mucho más compleja, ya que dependerá de una serie de factores, tales como el tipo de bosque, características ecológicas de las especies, clima y tipo de suelo (pH, textura y disponibilidad de nutrientes) (Hart y Chen, 2006), uso antrópico y la existencia de otros disturbios aleatorios (Tárrega *et al.*, 2006), como lo son la herbivoría, competencia con especies alóctonas, cambio climático, entre otros. Además, cambios en diversidad, abundancia y composición de sotobosque pueden deberse a gradientes latitudinales o longitudinales (Hart y Chen, 2006).

1.5 Funcionalidad del sotobosque y variables ambientales

La diversidad funcional hace referencia a aquellos componentes de la biodiversidad que influyen en el funcionamiento del ecosistema, y se mide por valores, rangos de valores, o cantidad de grupos funcionales, a partir de los rasgos característicos de las especies presentes en el ecosistema o la agrupación de éstos, respectivamente (Tilman, 2001). Dichos rasgos funcionales, corresponden a “cualquier característica morfológica, fisiológica o fenológica, heredable y cuantificable a nivel de individuo, desde una célula a la totalidad del individuo” (Garnier *et al.*, 2016).

El estudio de los rasgos funcionales busca entender cómo influyen las especies en el funcionamiento de un ecosistema (Hooper *et al.*, 2002) y cómo las especies responden a cambios ambientales (luz, agua, nutrientes, temperatura, etc.), generando cambios en la funcionalidad de las plantas (Reich *et al.*, 2003). Los cambios en la funcionalidad de las plantas podrían estar indicando (1) procesos ecológicos de una determinada comunidad vegetal, (2) el impacto de las perturbaciones y/o gradientes ecológicos (Pakeman, 2011), y (3) de las funciones de un ecosistema (Petchey y Gaston, 2002). Tilman (2001) destaca que una alta variedad de rasgos funcionales influye en la dinámica del ecosistema, su estabilidad, productividad, balance de nutrientes, entre otros aspectos de su funcionamiento.

Desde el punto de vista de la influencia del ambiente, los gradientes ambientales provocan una variación sistemática de los rasgos funcionales de las plantas que caracterizan un ecosistema, que son los llamados “rasgos respuesta” (Garnier *et al.*, 2016).

1.6 Objetivos

1.6.1 Objetivo General

Analizar la composición florística y diversidad de especies de flora vascular del sotobosque en bosques de *Nothofagus pumilio* después del retroceso de los glaciares O'Higgins y Chico, en Campos de Hielo Sur.

1.6.2 Objetivos específicos

- Caracterizar la riqueza y diversidad de especies de flora vascular del sotobosque.
- Identificar y caracterizar asociaciones vegetales presentes.
- Analizar la existencia de patrones en la composición florística en relación con las variables ambientales, fase de desarrollo del bosque y rasgos funcionales de las especies vegetales presentes.

2 MATERIALES Y MÉTODOS

2.1 Área de estudio

El área de estudio se ubica en la Península La Carmela (PLC), localizada en el tercio norte de Campos de Hielo Sur (CHS), perteneciente a la comuna de O'Higgins, Provincia del Capitán Prat, Región de Aysén del General Carlos Ibáñez del Campo. Los sitios de análisis corresponden a bosques puros de *Nothofagus pumilio*, establecidos en gradientes laterales de retrocesos de los glaciares Chico (GCH, ladera sureste de la península) y O'Higgins (GO, ladera noreste de la península), entre los 200 y 1.000 m.s.n.m (Figura 2). El área limita con el lago Chico (LCH), el lago O'Higgins (LO) y el Parque Nacional Bernardo O'Higgins.

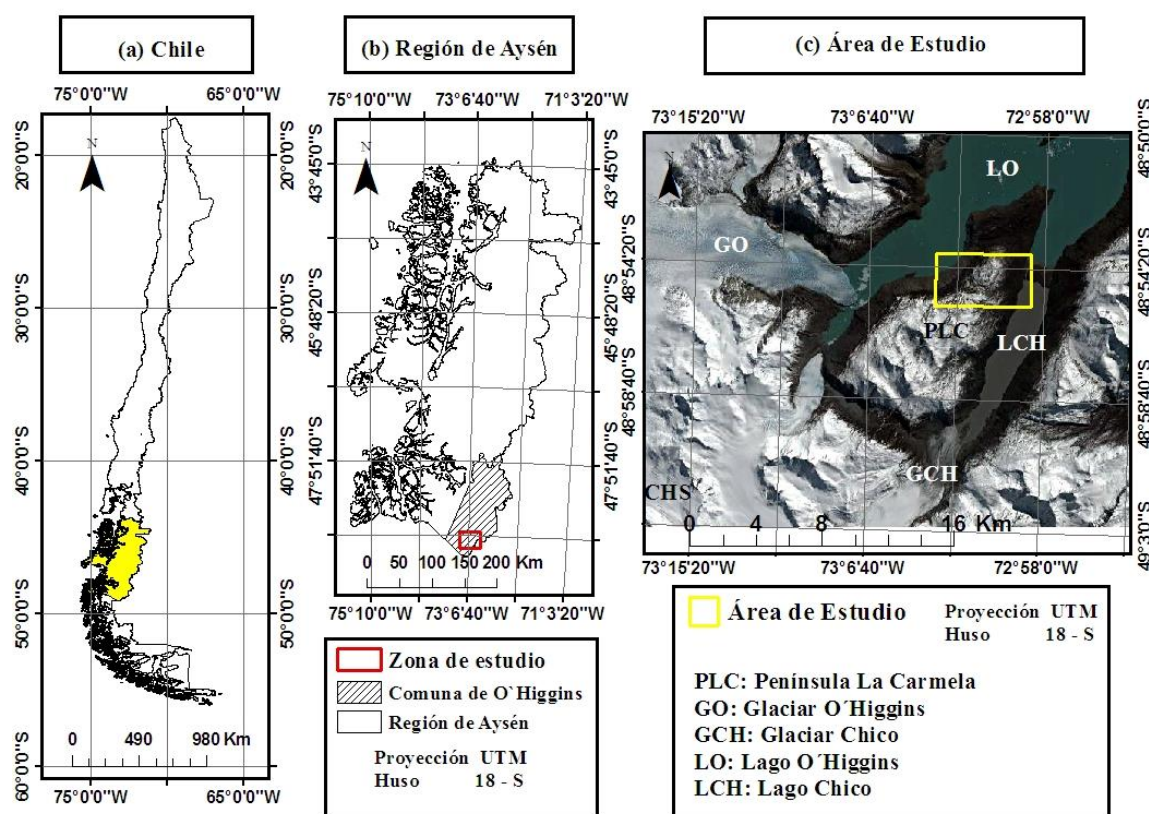


Figura 2. Ubicación del área de estudio. (a) Mapa de Chile, (b) mapa de la Región de Aysén, y (c) cartografía zona en que se inserta PLC, donde se realizó la investigación.

2.1.1 Clima

El sector se inserta en la Ecorregión de la Provincia Boreal Húmeda Fría (Dfk'c), con una pluviometría que disminuye rápidamente en dirección este, desde 1.000 - 1.500 mm/año en valles intermontanos hasta 500 - 700 mm/año en sectores de transición hacia la estepa fría. Parte de las precipitaciones caen en forma de nieve durante el invierno. En cuanto a las temperaturas, se denota la existencia de un invierno húmedo y frío, con temperaturas medias

del aire no inferior a $-3\text{ }^{\circ}\text{C}$ en el mes más frío y superiores a $10\text{ }^{\circ}\text{C}$ en el mes más cálido (Cruces *et al.*, 1999).

En cuanto a la zonificación térmica realizada por Uribe *et al.* (2012), el área de estudio pertenece al Distrito m111, con temperaturas medias del aire máxima de $8 - 11\text{ }^{\circ}\text{C}$ y mínima de $2,5 - 5\text{ }^{\circ}\text{C}$ en el mes de enero, mientras que para el mes de julio la temperatura media del aire máxima es de $5 - 8\text{ }^{\circ}\text{C}$ y la media mínima es de $-2,5 - 0\text{ }^{\circ}\text{C}$. El mismo trabajo contempla el área como perteneciente al Distrito h15 para su zonificación hídrica, con una precipitación anual de 1.738 mm.

Iturraspe y Strelin (2002) destacan una elevada influencia en el clima por cercanía al Campo de Hielo Sur en posición de barlovento, las corrientes de viento que generan condiciones hostiles para los sitios que aún no han sido repoblados por vegetación posterior al retroceso de los hielos, la prevalencia de las precipitaciones en forma de nieve en invierno y su acumulación por encima del sistema de morrenas (cotas superiores).

2.1.2 Geología

El material de origen geológico de la Península La Carmela actualmente se encuentra clasificado en tres grupos (de la Cruz *et al.*, 2004):

- Formación Ibáñez (Jki(d)): Rocas principalmente piroclásticas y lávicas, de composición rholiticadacítica y andesítica, y localmente en la base por rocas sedimentarias (JKi). Asociaciones lávicas y volcánicas indiferenciadas, lavas y rocas volcanoclásticas riódacíticas, andecíticas y dacíticas (d).
- Depósitos glaciales actuales (Holoceno) (Hg(a)): Sedimentos poco a no consolidados (Hg). Depósitos morrénicos actuales (a). Gravas y bloques aislados, angulosos, polimíctivos, sin estratificación y mal seleccionados, soportados por matriz de arenas, limo y arcillas.
- Complejo metamórfico Andino Oriental (Ordovícico – Carbonífero) (PCcm): Complejo polideformado compuesto principalmente por esquistos de mica y cuarzo-muscovita, filitas y metacuarcitas, subordinadamente mármol, esquistos calcáreos, metacherts y metabasitas.

La formación Ibáñez tiene escasa representación en el área de estudio. Los materiales dominantes corresponden principalmente al complejo metamórfico andino oriental, seguido por depósitos glaciares actuales.

2.1.3 Geomorfología

La Península La Carmela ha sido modelada por procesos geomorfológicos asociados a erosión glacial, fluvial y por viento. El área presenta zonas de acumulación de sedimento debido a la topografía actual y zonas de fallas y fracturas (Enrique Zamora¹, comunicación personal). Para describir su origen geomorfológico, es posible dividir la Península en dos áreas: ladera oriental (cuenca Glaciar Chico) y ladera occidental (cuenca Glaciar O'Higgins).

¹Geógrafo, Director Ejecutivo del Instituto Chileno de Campos de Hielo (ICCH).

- Ladera oriental: se encuentra conformada por dominios periglaciares, en zonas altas de la ladera, que se representan por vertientes residuales crionivales, formaciones de embudo y taludes; dominios infraglaciares, en zona de media ladera con rocas aborregadas y bloques erráticos, que son el vestigio más notorio del entalle y erosión del glaciar Chico; y yuxtaglaciares, en partes bajas de la ladera, con evidencia de entalle glaciar por la presencia de rocas aborregadas y la presencia de sistemas morrénicos laterales; en menor medida se encuentran zonas de dominios glaciares, en zonas más altas de la cuenca, que presenta valles suspendidos antiguamente ocupado por glaciares colgantes tributarios activos e inactivos; a lo largo de toda la ladera se presentan valles longitudinales de origen fluvial que desaguan sobre el lago Chico (Herrera, 2005).
- Ladera occidental: el área que forma parte de la cuenca del glaciar O'Higgins ha sido descrita geomorfológicamente por Iturraspe y Strelin (2002), donde se declara que los principales procesos geomorfológicos y geoformas resultantes son los fluviales (desarrollo de extensas cárcavas), remoción en masa (reptaje, caída y flujos semi-encauzados), eólicos (deflación y generación de dunas) y lacustres. La parte descrita de la ladera considera un arco morrénico ubicado aproximadamente a los 800 m.s.n.m., e inferior a este nivel se describen tres morrenas, más recientes, a los 500 m.s.n.m., donde la pendiente media es de 30°. Descendiendo aún más por la ladera occidental se encuentra una zona de extensas cárcavas, con pendientes muy abruptas, que corresponde al área de descubierto y erosión glaciar muy reciente, conformando un nuevo brazo del lago O'Higgins.

2.1.4 Suelo

El área de estudio, por pertenecer a la Ecorregión Boreal Húmeda Fría, de acuerdo con la clasificación de sitio y condición para las ecorregiones, presenta suelos generalmente de texturas livianas (arenoso, areno francoso o franco arenoso), pero también pueden darse texturas medias (franco o franco limoso) (Cruces *et al.*, 1999). Mientras que las propiedades químicas de los suelos de la zona intermedia sur de Aysén, de acuerdo a las zonas agroclimáticas, indican que el pH es moderadamente ácido (6,0), contenido de nitrógeno bajo (18,2 mg/kg), contenido de fósforo medio (21,8 mg/kg) y presentan alto porcentaje de materia orgánica (11,2%) (Hepp, 2014).

2.1.5 Vegetación

Según la clasificación de las Formaciones Vegetacionales de Gajardo (1994), el área de la península La Carmela es parte de la formación de los Bosques Caducifolios de Aysén, de la región de los Bosques Caducifolios. Mientras que la clasificación de los Pisos Vegetacionales de Luebert y Pliscoff (2006) determina la zona como Bosque caducifolio templado de *Nothofagus pumilio* y *Berberis ilicifolia* L. f., y Matorral caducifolio templado andino de *Nothofagus antarctica* y *Empetrum rubrum* Vahl ex Willd.

2.1.6 Uso histórico

La Península de la Carmela corresponde a unas de las áreas colonizadas durante la primera mitad del siglo XX, aproximadamente a partir del año 1930 (Martinic, 2005). Al igual que en todas las áreas colonizadas en la cuenca del lago O'Higgins, la vida de los colonos se limitó a la crianza de ovejas, vacunos y caballos, de donde generaban la mayor parte de su alimentación y vestuario, además de generar huertos de cultivo de pequeña envergadura (Martinic, 2005).

Las dificultades geográficas para la alimentación, vigilancia y expansión del ganado, fue el motivo principal por el que los colonos se vieron motivados a realizar las llamadas “limpias” de los terrenos que estaban cubiertos por densos bosques (Veblen *et al.*, 1995; Martinic, 2005). La Península La Carmela, y sus alrededores, no fueron ajenas a esta realidad de acción, y actualmente es posible observar rastros de incendios ocurridos hace ya 80 años, en la vertiente oriental (Anexo 1).

2.2 Método

La información base para la presente memoria de título fue colectada en el mes de febrero del 2016, bajo el marco de la participación en el Programa Ciencia Joven, del Instituto Chileno de Campos de Hielo (ICCH). Esta actividad consistió en una expedición multidisciplinaria con estudiantes de pregrado de distintas universidades a nivel nacional.

2.2.1 Muestreo florístico

Para el muestreo florístico se consideró el sotobosque como aquella formación vegetal que se desarrolla a nivel del suelo, hasta una altura máxima de 4 metros. No se incluyeron plantas que presentan forma de vida epífita, excepto aquella que se encuentra viviendo sobre madera muerta en descomposición presente sobre el piso del bosque, pero no sobre fustes.

El muestreo se realizó sobre parcelas de 16 m² (4 x 4 m), superficie que se determinó mediante el método de área mínima (Mueller-Dombois y ElleMBERG, 1974) En total se realizaron 20 parcelas de muestreo florístico, a lo largo de un transecto, a una distancia aproximada de 250 metros entre una y otra. De estas parcelas, 11 se realizaron en la ladera oriente de la península (zona de sotavento) y 9 en la ladera occidente (zona de barlovento) (Figura 3).

Se estimó la cobertura de cada una de las especies de flora vascular presentes en la parcela a través del uso de la escala de Londo (1984) (Anexo II). Se colectaron muestras de cada una de las especies y se herborizaron, para su posterior determinación taxonómica.

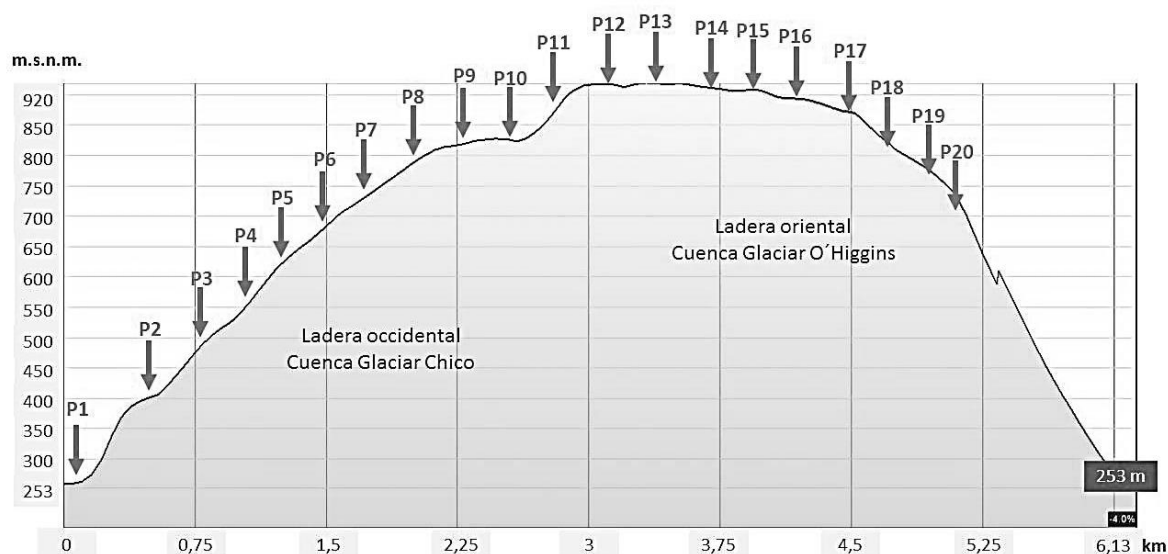


Figura 3. Perfil de elevación del área de estudio, Península La Carmela. Distribución de parcelas de muestreo florístico. Obtenido a partir de Google Earth.

2.2.2 Caracterización ambiental

En cada parcela de muestreo florístico se caracterizó su condición ambiental, en las que se consideraron: variables topográficas (altitud, exposición y pendiente), ingreso de luz al piso del bosque, mediante la medición de cobertura de dosel con una tablilla o red de puntos (Brown *et al.*, 2000; Promis, 2013; Díaz, 2014). Para el análisis de suelo se tomó una muestra de suelo mineral (desde los primeros 10 cm, sin considerar la capa orgánica). Además, se determinó visualmente el porcentaje de pedregosidad superficial, madera en descomposición sobre el piso del bosque y cobertura de musgos, herbáceas, arbustos y especies arbóreas.

En base al espaciamiento entre individuos o densidad del bosque, el ingreso de luz al piso del bosque y la rugosidad de la corteza de los individuos de *Nothofagus pumilio*, se determinó dos clases de fase de desarrollo del bosque (Schmidt y Urzúa, 1982). La primera clase correspondió a bosques en crecimiento óptimo con desmoronamiento, y la segunda fue bosques envejecidos con desmoronamiento.

A partir de la caracterización ambiental se construyó una base de datos ambiental (BDA), con los valores de las variables medidas para cada una de las parcelas de muestreo.

2.2.3 Análisis de suelo

Los análisis de suelo fueron realizados en el Laboratorio de Ecología de Suelos Ventura Matte de la Facultad de Ciencias Forestales y de la Conservación de la Naturaleza de la Universidad de Chile (FCFCN). Las propiedades físicas que se determinaron fueron textura, pH y contenido de materia orgánica.

La textura fue determinada mediante el método de precipitación de Boyoucos. Para el pH se utilizó un procedimiento de solución en agua destilada (20 g suelo en 50 ml de agua destilada) y para su medición un pH-metro SCHOTT. Para el contenido de materia orgánica se utilizó un método de espectrofotometría, para lo que es necesario liberar el carbono del suelo aplicando dicromato de sodio ($\text{Na}_2\text{Cr}_2\text{O}_7$), y luego hacerlo reaccionar con ácido sulfúrico (H_2SO_4).

2.2.4 Caracterización florística

Todas las especies de flora vascular colectadas en terreno fueron determinadas, mediante apoyo bibliográfico y con la ayuda en reconocimiento del Dr. Nicolás García en el Herbario EIF de la FCFCN, Universidad de Chile. La nomenclatura de las especies se estableció a partir de Zuloaga *et al.* (2008), desde donde también se registró la forma de vida y origen fitogeográfico.

A partir de la construcción de una base de datos florística (BDF) – presencia y abundancia de especies por parcela-, para cada una de las parcelas se estimó los siguientes indicadores de diversidad biológica:

Riqueza: se estimó como el número total de especies presentes en un sitio o condición determinada.

Abundancia: corresponde a la dominancia espacial de una determinada especie o conjunto de especies agrupadas bajo alguna característica común. Se estimó según la escala de cobertura/abundancia de Londo (1984), realizando una transformación de la escala ordinal a porcentajes de abundancia (Anexo II).

Diversidad: se estimó mediante el Índice de Shannon, que indica un valor de biodiversidad específica, basado en el grado de incertidumbre al querer tomar al azar una determinada especie (Smith y Smith, 1998).

Los valores de riqueza, abundancia y diversidad fueron calculados diferenciando por la forma de vida, origen fitogeográfico y grupo taxonómico al que pertenecen las especies. Además, una vez determinadas las asociaciones vegetales presentes, estos cálculos se realizaron por separado para cada una de ellas.

2.2.5 Valor de importancia

El valor de importancia (VI) de las especies se calculó como la abundancia relativa, respecto a la abundancia total de un sitio, más la frecuencia relativa, respecto a la frecuencia total del mismo (Hauenstein *et al.*, 2009). El VI fue calculado para cada especie, por parcela y asociación vegetal, con sus respectivas medias.

2.2.6 Análisis de conglomerados

Antes de iniciar el análisis de conglomerados, para descartar la existencia de unidades de muestra que tuvieran valores atípicos o extremos, se realizó un análisis de valores atípicos (*outlier analysis* en inglés), donde las parcelas que tuvieran una desviación estándar superior a 2,5 (*cutoff*) podrían alterar los análisis multivariados posteriores (McCune y Grace, 2002). En este trabajo no se detectaron parcelas con valores atípicos.

A partir de la BDF se realizó un análisis de conglomerados (*clusters* en inglés). Este análisis se desarrolló para clasificar las parcelas de muestreo, y así determinar la existencia de grupos o asociaciones de plantas que componen el sotobosque del área de estudio. Este análisis determina la distancia de los elementos de la BDF, en base a la similitud de sus componentes (McCune y Grace, 2002), es decir, qué tan semejante o cercana es una parcela a otra en función de la composición de especies, y de la abundancia respectiva de cada una de las especies presentes. El resultado es representado mediante un dendrograma. La medida de distancia utilizada para el análisis fue Sorensen (Bray-Curtis), y el método de enlace de los grupos fue Flexible Beta ($\beta = -0,25$).

Para verificar la diferencia existente entre grupos de parcelas se realizó un análisis de especies indicadoras (ISA, acrónimo de *Indicator Species Analysis* en inglés). Este análisis permite demostrar la existencia de especies que determinen condiciones ambientales específicas, basándose en su frecuencia y abundancia (McCune y Grace, 2002). Se consideró que cada uno de los grupos resultantes presentase un mínimo de una especie indicadora, para detener la subdivisión (Dufrêne y Legendre, 1997). Por lo que, si uno de los grupos resultantes no presentaba especie(s) indicadora(s), entonces, se procedió a aumentar de nivel en el dendrograma, es decir, trabajar a un menor porcentaje de similitud para la distinción de los grupos.

Para decidir el nombre de las asociaciones existentes en el dendrograma se utilizó el análisis de especies indicadoras extendido (De Cáceres y Legendre, 2009; De Cáceres *et al.*, 2010). El análisis da como resultado un valor indicador (ValInd), que más allá de la dominancia en cobertura, es producto del grado de especificidad y el grado de fidelidad de especies en grupos definidos *a priori*, es decir, se define a partir de qué tan única es una especie para un grupo particular, además de la frecuencia y ocurrencia en el mismo (Bachand *et al.*, 2014).

Finalmente, para verificar estadísticamente la diferencia en composición de especies entre los grupos generados, se procedió a realizar un análisis de Procedimiento de Permutación de Respuesta Múltiple (MRPP, acrónimo de *Multi Response Permutation Procedure* en inglés). Este método considera la presencia y ausencia de especies y su valor de abundancia a nivel de parcela (McCune y Grace, 2002; Peck, 2010).

2.2.7 Análisis estadísticos de índices de diversidad

A partir de los índices de riqueza, abundancia y diversidad se realizó una comparación estadística entre los grupos o asociaciones determinados en el análisis de conglomerados, para verificar la existencia de semejanzas o diferencias entre ellos. Dado que, la cantidad de unidades muestrales fue baja (20) y que los datos no presentaron un comportamiento paramétrico (normalidad, homocedasticidad), se utilizó el test U de Mann Whitney para verificar la existencia de diferencias significativas entre dos muestras independientes. El nivel de confianza utilizado fue de 95%.

2.2.8 Análisis de ordenación

Mediante el uso de las BDF y BDA, se efectuó un análisis multivariado de ordenación, para verificar la existencia de patrones de agrupamiento de plantas según el tipo de ambiente y/o fase de desarrollo del bosque (McCune y Grace, 2002; Peck, 2010). El método de ordenación utilizado fue el escalamiento multidimensional no métrico (NMS, acrónimo de *Nonmetric Multidimensional Scaling* en inglés), considerado uno de los métodos más robustos para análisis de comunidades ecológicas, dado que no asume relaciones lineales (McCune y Grace, 2002; Kent, 2011). Este método busca posicionar “n” entidades, de la mejor manera, en “k” ejes, cuidando minimizar la presión o “stress” en la configuración k-dimensional (McCune y Grace, 2002; Peck, 2010; Kent, 2011). Para el análisis, primero se utilizó el piloto automático, de manera de establecer la cantidad de ejes a utilizar en el modelo. Luego, especificando el número de ejes, se realizó nuevamente el análisis. La medida de distancia utilizada fue Sorensen (Bray Curtis), con un número de ejecución de 500 y un máximo de 500 iteraciones.

2.2.9 Análisis de la cuarta esquina (FCA)

De manera de verificar si los rasgos funcionales de las plantas se determinan o se ven influidos por la variación de las variables ambientales -expresión de rasgos a partir de variación ambiental-, de acuerdo con la presencia y abundancia de las especies, se realizó un análisis de la Cuarta Esquina (*Fourth-Corner Analysis* en inglés) (Legendre *et al.*, 1997). El método permite realizar todas las posibles combinaciones entre las variables del ambiente y los rasgos, sean éstas de carácter numérico o categórico, evaluando su significancia estadística (Dray *et al.*, 2014). Para este análisis se realizó una tercera y última matriz de datos, con información de rasgos funcionales por especie (BDRF).

Para el análisis, se utilizó el modelo de aleatorización combinado (Dray y Legendre, 2008; Dray *et al.*, 2014), ajuste de p por el método de test múltiple de Bonferroni (Zar, 1999) y 10.000 permutaciones. Se utilizó una significancia de $\alpha=0,05$ y $\alpha=0,01$.

Los rasgos funcionales utilizados para el análisis, determinados mediante la revisión de literatura disponible, fueron: sexualidad (dioica, hermafrodita, monoica, polígama), modo de polinización (anemogamia, hidrogamia, zoogamia), tipo de fruto (aquenio, baya, cápsula drupa, cariósipide, silicua, nuez, esquizocarpo), síndrome de dispersión (anemocoría, endozoocoría, hidrocoría, mirmecocoría, etc.), presencia de espinas, forma de hoja (elíptica, lanceolada, linear, oblonga, etc.), margen de hoja (crenado, dentado, entero, lobulado, etc.),

consistencia de hoja (coriácea, foliosa, membranosa, papirácea) y área foliar específica (cm^2/g), ésta última, determinada en condiciones de laboratorio (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013), a partir de muestras herborizadas. La bibliografía consultada se adjunta en el Anexo III.

Para la medición del área foliar específica se emplearon 10 hojas de cada especie, en lo posible, extraídas al azar desde el material herborizado, cuidando que éste no presentara daños en su estructura. Se incluyó el peciolo de las hojas en la medición. El área de la superficie de hoja se estimó a partir de una imagen escaneada de las hojas junto a un objeto de medida conocida (regla de medir). Para el procesamiento y estimación del área se empleó el software Image J. El peso seco de las hojas se midió con una balanza digital de 4 dígitos de precisión.

Los softwares utilizados para el análisis de los datos fueron Excel 2016 (caracterización florística, valor de importancia), PC-ORD versión 7.0 (diversidad de especies, análisis de conglomerados, ISA, MRPP, análisis de ordenación, FCA), YR-Proyect versión 3.3.4 (análisis de especies indicadoras extendido, U Mann Whitney).

3 RESULTADOS

3.1 Caracterización de riqueza y diversidad de especies del sotobosque

En el área de estudio se presentaron 41 especies de flora vascular, distribuidas en 18 órdenes, 21 familias y 36 géneros (Apéndice I). A nivel de grupo taxonómico, el 76% de las especies correspondieron a eudicotiledóneas, 22% a monocotiledóneas y sólo 2% fueron descritas como monilófitas, donde se registra como única especie *Blechnum penna-marina* (Poir.) Kuhn. Las familias más representativas fueron Asteraceae y Poaceae, perteneciendo a ellas un 17,1 y 14,6% de las especies registradas, respectivamente. Los géneros con más especies fueron *Poa* (3), *Acaena* (2), *Gaultheria* (2) y *Viola* (2). El resto de los géneros solamente están representados por una especie.

En cuanto a la forma de vida, el 61, 27 y 10% de las especies presentes han sido descritas como hierbas perennes, arbustos y hierbas anuales, respectivamente (Figura 4). Sólo en un 2% quedó representada la forma de vida arbórea, con un único representante, *Nothofagus pumilio*. Según su origen fitogeográfico, el 88% de las especies son nativas y un 12% corresponden a especies introducidas (cinco).

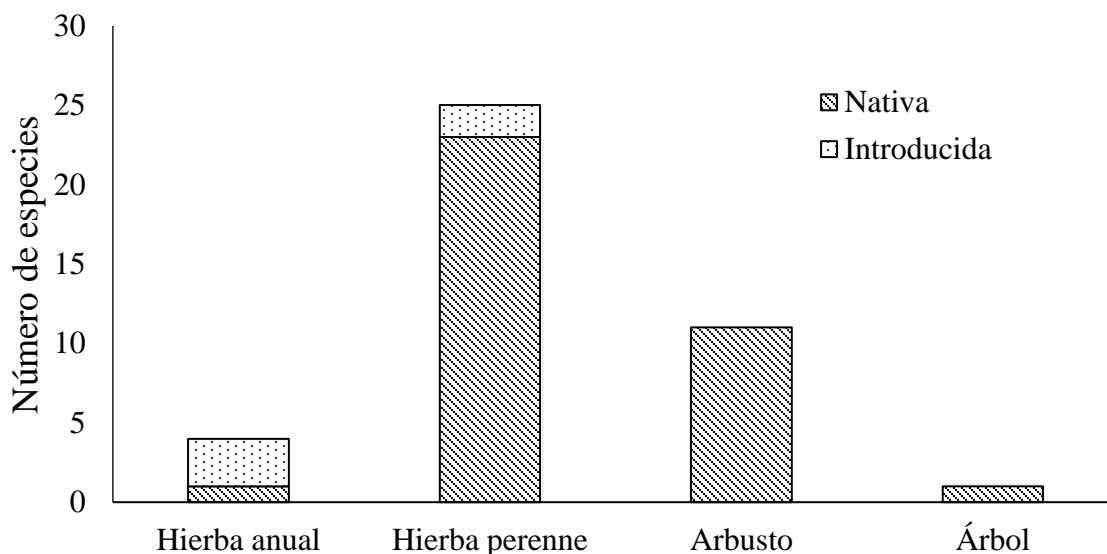


Figura 4. Distribución de especies de flora vascular según origen fitogeográfico y forma de vida para el sotobosque de bosque de *Nothofagus pumilio* en Península La Carmela.

Desde un punto de vista de riqueza de especies de flora vascular en el sotobosque, en el área de estudio se encontraron 10 especies por parcela, con una abundancia promedio de 66% e índice de diversidad de 1,61 (Cuadro 1). La forma de vida con mayor riqueza y diversidad de especies por parcelas correspondió a hierbas perennes, pero los arbustos son los que presentaron mayor abundancia.

Cuadro 1. Riqueza, abundancia y diversidad de Shannon promedio de especies de flora vascular, por origen fitogeográfico, forma de vida y grupo taxonómico para sotobosque de bosque de *Nothofagus pumilio* en Península La Carmela.

Categoría	Riqueza (N° especies/parcelas)	Abundancia (% cobertura/parcelas)	Índice diversidad (Shannon)
GENERAL	10	66	1,61
ORIGEN FITOGEOGRÁFICO			
Nativa	9	65	1,49
Introducida	1	1	0,27
FORMA DE VIDA			
Herbácea anual	0	1	0,20
Herbácea perenne	5	15	1,11
Arbusto	4	51	0,84
Árbol	1	3	0,00
GRUPO TAXONÓMICO			
Eudicotiledóneas	8	63	1,37
Monocotiledóneas	2	3	0,42
Monilófitas	0	1	0,00

Los mayores valores de importancia para todas las especies del sotobosque correspondieron a arbustos de la familia de las Ericaceas, *Gaultheria mucronata* (L. f.) Hook. y Arn. (VI = 53,5) y *Empetrum rubrum* Valh ex Willd. (VI = 16,3) (Apéndice II). Otras especies con alto valor de importancia fueron *Maytenus disticha* (Hook. f.) Urb. (VI = 15,1), *Nothofagus pumilio* (VI = 13,0), *Berberis microphylla* G. Forst. (VI = 10,0), *Osmorhiza chilensis* Hook. y Arn. (VI = 9,6), *Poa alopecurus* Kunth (VI = 8,8), *Chilotrimum diffusum* (G. Forst.) Kuntze (VI= 8,3) y *Ribes cucullatum* Hook. y Arn. (VI = 8,3).

3.2 Identificación y caracterización de asociaciones vegetales presentes

El análisis de conglomerados (Figura 5), respaldado por el análisis de especies indicadoras (Apéndice II), demuestra la existencia de dos grandes grupos, según la presencia y abundancia de las distintas especies encontradas. Según el análisis de especies indicadoras extendido, el primer grupo o asociación presentó cinco especies indicadoras de condición, donde *Osmorhiza chilensis* y *Chilotrimum diffusum* presentaron los valores indicadores más altos. Mientras que, el segundo grupo o asociación presentó solo una especie indicadora de la condición, que fue *Ribes cucullatum* (Cuadro 2).

El análisis MRPP realizado, demostró que existen diferencias significativas en la composición de especies de flora vascular del sotobosque entre las asociaciones 1 y 2, con un valor $p = 0,00001$, y un valor de $A = 0,12707$ que confirma que la diferencia no es dada por el azar.

Estos resultados evidencian la existencia de dos comunidades o asociaciones vegetales presentes en el área de estudio. La primera asociación corresponde a un bosque de *Nothofagus pumilio* con *Chiliodrion diffusum* y *Osmorhiza chilensis*. Mientras que, la segunda asociación es un bosque de *Nothofagus pumilio* con *Ribes cucullatum* (Anexo IV).

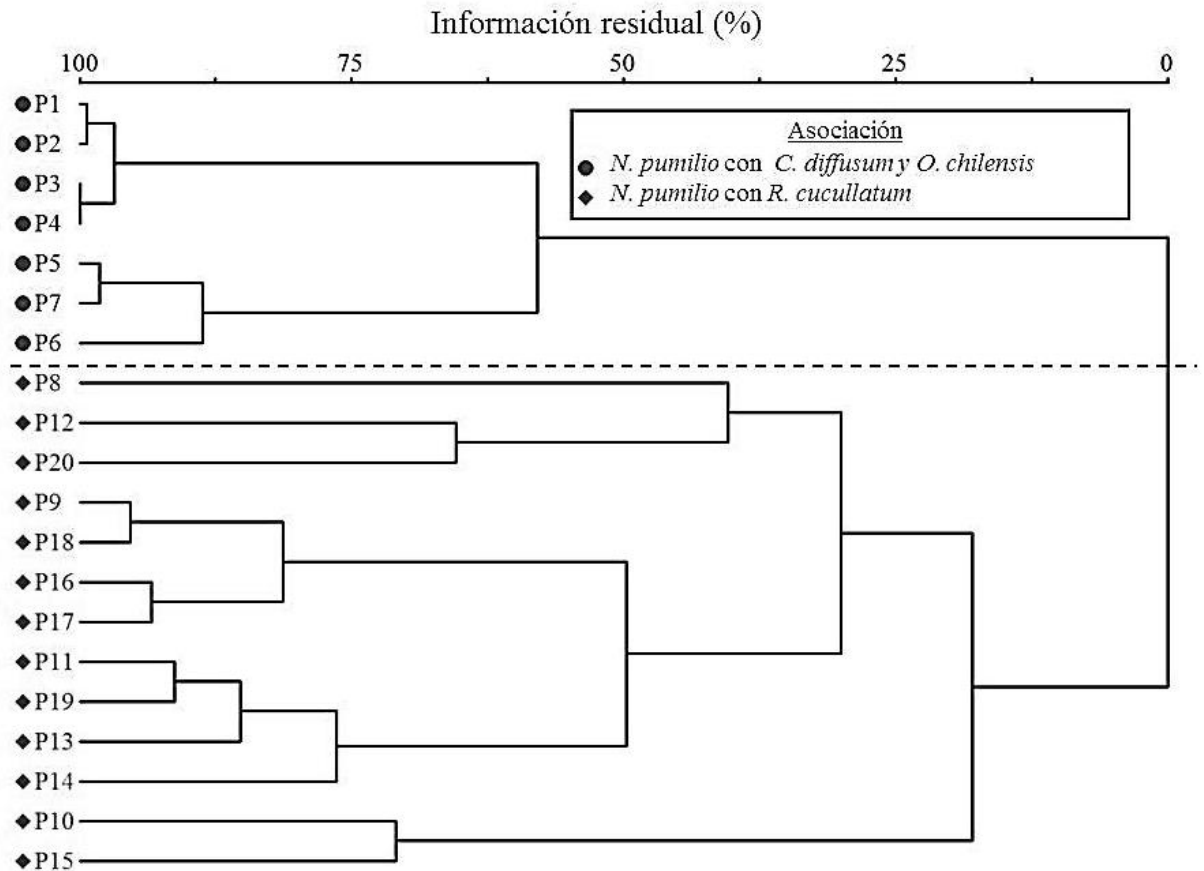


Figura 5. Dendrograma resultante a partir de la composición del sotobosque de bosque de *Nothofagus pumilio* en Península La Carmela.

Cuadro 2. Análisis de especies indicadoras (extendido) para la composición de especies de plantas vasculares en sotobosque del bosque de *Nothofagus pumilio* con *Chiliodrion diffusum* y *Osmorhiza chilensis* y el bosque de *Nothofagus pumilio* con *Ribes cucullatum*. ValInd es el valor indicador observado obtenido a partir del análisis. Especies en negrita presentan mayor valor indicador.

Bosque de <i>N. pumilio</i> con <i>C. diffusum</i> y <i>O. Chilensis</i>			Bosque de <i>N. pumilio</i> con <i>R. cucullatum</i>		
Especie	ValInd	p-value	Especie	ValInd	p-value
<i>Osmorhiza chilensis</i>	0,93	0,015	<i>Ribes cucullatum</i>	0,92	0,005
<i>Chiliodrion diffusum</i>	0,90	0,005			
<i>Berberis microphylla</i>	0,79	0,005			
<i>Maytenus disticha</i>	0,75	0,015			
<i>Viola maculata</i>	0,68	0,025			

La asociación de *Nothofagus pumilio* con *Chiliodendron diffusum* y *Osmorhiza chilensis* presenta 15 especies en total, de las que tres son exclusivas de dicha condición, mientras que en la asociación de *Nothofagus pumilio* con *Ribes cucullatum* se presentan 38 especies en total, siendo 26 de ellas exclusivas (ver Apéndice III). Los grupos presentan 12 especies en común (Figura 6).

Del total de especies del sotobosque del bosque de *Nothofagus pumilio* con *Chiliodendron diffusum* y *Osmorhiza chilensis*, un 80% corresponde a eudicotiledóneas y un 20% a monocotiledóneas. Mientras que, para el bosque de *Nothofagus pumilio* con *Ribes cucullatum* las especies del sotobosque se componen en un 76,3% de eudicotiledóneas, 21,1% de monocotiledóneas y 2,6% de monilófitas.

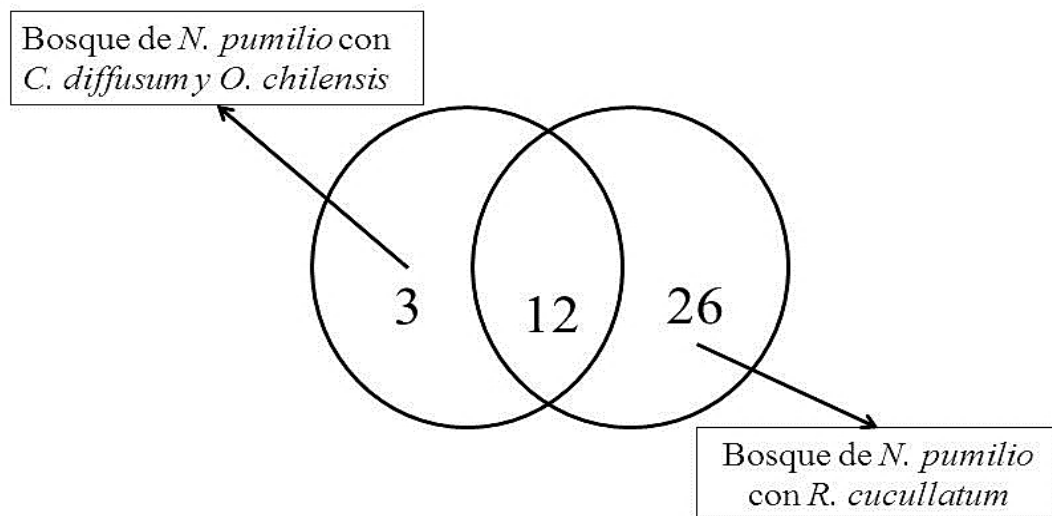


Figura 6. Diagrama de Venn. Número de especies de flora vascular exclusivas y comunes del sotobosque de las asociaciones *Nothofagus pumilio* con *Chiliodendron diffusum* y *Osmorhiza chilensis* y *Nothofagus pumilio* con *Ribes cucullatum* para la Península La Carmela.

De acuerdo con el origen fitogeográfico de las especies del sotobosque (Figura 7), en el bosque de *Nothofagus pumilio* con *Chiliodendron diffusum* y *Osmorhiza chilensis* un 93,3% presentaron origen nativo y un 6,7% fue introducido, lo que cambia a 86,8 y 13,2% para el bosque de *Nothofagus pumilio* con *Ribes cucullatum*, respectivamente. Mientras que, en función de la forma de vida de las especies del sotobosque, los bosques de *Nothofagus pumilio* con *Chiliodendron diffusum* y *Osmorhiza chilensis* y *Nothofagus pumilio* con *Ribes cucullatum*, respectivamente, presentaron un 40 y 26,3% de especies arbustivas, un 53,3 y 60,5% de herbáceas perennes, un 6,7 y 2,6% de especies arbóreas, y 0 y 10,5% de herbáceas anuales, respectivamente.

En general, la riqueza y diversidad de especies de flora vascular del sotobosque resultó similar entre las asociaciones ($p > 0,05$). Sin embargo, la abundancia de especies del sotobosque fue estadísticamente mayor en el bosque de *Nothofagus pumilio* con *Chiliodendron diffusum* y *Osmorhiza chilensis* ($p = 0,002$), especialmente determinada por la alta cobertura de arbustos ($p = 0,001$).

Respecto al origen fitogeográfico de las plantas que componen el sotobosque, sólo se presentaron diferencias en abundancia de especies nativas ($p = 0,003$), con un valor medio de 99% para el bosque de *Nothofagus pumilio* con *Chiliodendron diffusum* y *Osmorhiza chilensis* y 47% para el bosque de *N. pumilio* con *R. cucullatum* (Cuadro 3).

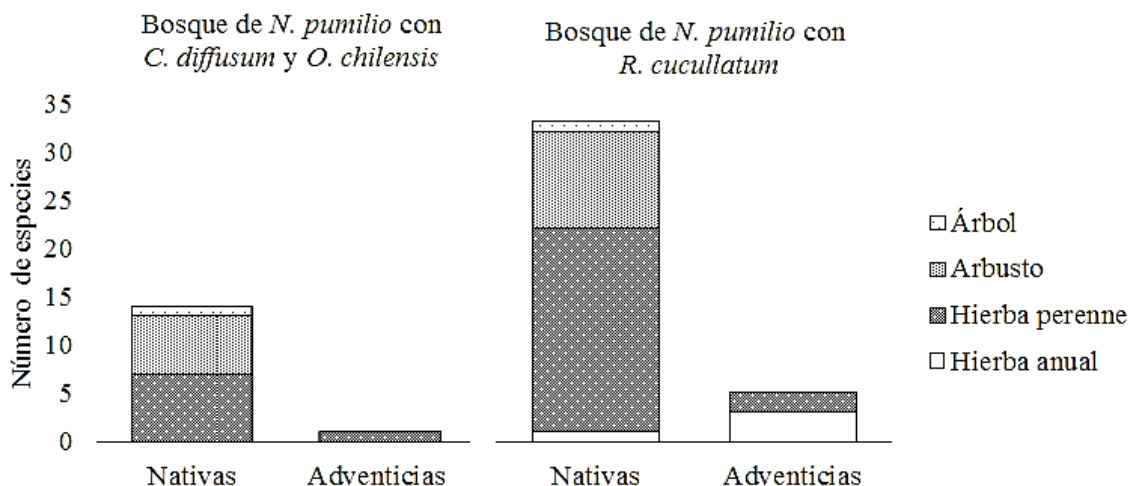


Figura 7. Distribución de especies de flora vascular del sotobosque de los bosques de *Nothofagus pumilio* con *Chiliodendron diffusum* y *Osmorhiza chilensis* y *Nothofagus pumilio* con *Ribes cucullatum* en la Península La Carmela, por origen fitogeográfico y forma de vida.

Cuadro 3. Valores de riqueza (N° especies / parcela), abundancia (% cobertura / parcela) e índice de diversidad (Shannon) para las asociaciones resultantes, según categoría de clasificación (origen fitogeográfico, forma de vida y grupo taxonómico). Valores acompañados por letras minúsculas distintas implica que hay diferencias significativas entre las dos asociaciones de flora del sotobosque (Prueba U Mann Whitney, $p < 0,05$, Apéndice IV).

Categoría	Bosque <i>Nothofagus pumilio</i> con <i>Chiliodendron diffusum</i> y <i>Osmorhiza chilensis</i>			Bosque de <i>Nothofagus pumilio</i> con <i>Ribes cucullatum</i>		
	Riqueza	Abundancia	Shannon	Riqueza	Abundancia	Shannon
GENERAL	8,0	99 ^a	1,291	10,0	48 ^b	1,672
ORIGEN FITOGEOGRÁFICO						
Nativa	8,0	99 ^a	1,277	9,0	47 ^b	1,597
Introducida	0,4	0	0,000	0,8	1	0,388
FORMA DE VIDA						
Herbácea anual	0,0	0	-	1,0	1	0,199
Herbácea perenne	4,0	10	1,102	5,0	19	1,111
Arbusto	4,0	97 ^a	0,935	3,0	26 ^b	0,780
Árbol	1,0	4	0,000	1,0	3	0,000

3.3 Evaluación de existencia de patrones en la composición florística

3.3.1 Distribución de asociaciones e influencia del ambiente

Las asociaciones vegetales encontradas a partir del análisis del sotobosque de los bosques de *N. pumilio* en la Península La Carmela se diferencian a lo largo del transecto de muestreo (Figura 8). La importancia de las diferencias ambientales se refleja en la separación de las asociaciones de bosque de *Nothofagus pumilio* con *Chiliotrichum diffusum* y *Osmorhiza chilensis* y bosque de *Nothofagus pumilio* con *Ribes cucullatum* en la ordenación de unidades muestrales.

El análisis NMS señala que una ordenación bidimensional (2 ejes) describe el 75% de la varianza existente en la composición de especies de flora vascular del sotobosque de las asociaciones determinadas en el área de estudio. La proporción de la varianza se distribuye en un 50% para el primer eje y un 25% para el segundo (Cuadro 4). Esta solución presentó un valor de estrés de 13,12 ($p < 0,05$).

Análisis de ordenación - Escalamiento multidimensional no métrico (NMS)

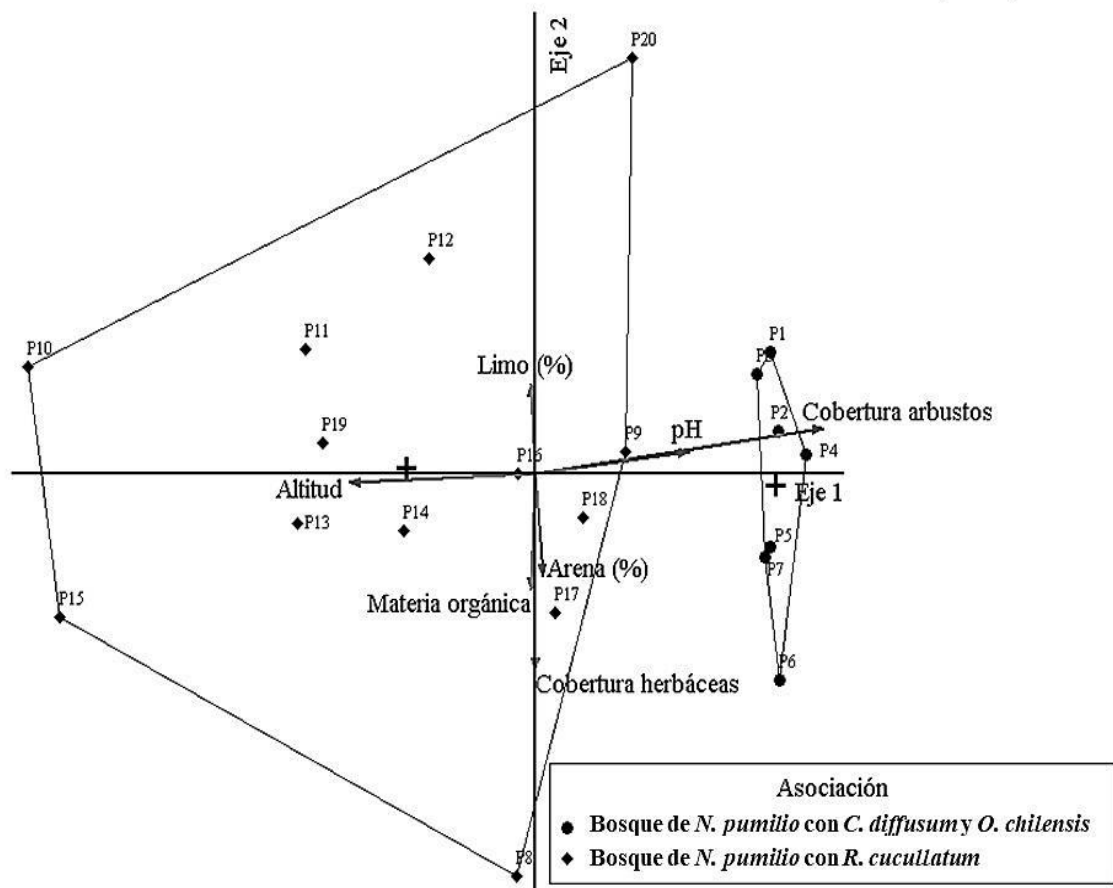


Figura 8. Análisis de ordenación, modelo de escalamiento multidimensional no métrico (NMS) para las asociaciones vegetales determinadas en el área estudiada de la Península La Carmela.

En el gráfico resultante (Figura 8) se puede observar que el eje horizontal (eje 1) se explica positivamente con la cobertura de arbustos y el pH del suelo y, negativamente por la altitud. Mientras que, el eje vertical (eje 2) se explica positivamente por el porcentaje de limo en el suelo, y negativamente por el porcentaje de arena del suelo, contenido de materia orgánica en el suelo y la cobertura de plantas herbáceas (Cuadro 4). La fase de desarrollo del bosque no mostró influencia significativa sobre la composición de especies del sotobosque.

Cuadro 4. Resultado de ordenación por método de escalamiento multidimensional no métrico (NMS) para las 17 variables ambientales con los dos ejes encontrados. “r” es la correlación de Pearson para los ejes de ordenación y r² es el coeficiente de determinación de la variable respecto al eje. Variables ambientales en negrita presentan influencia significativa en la composición de especies del sotobosque.

Variable ambiental	Eje 1		Eje 2	
	R	R ²	R	R ²
Altitud	-0,692	0,479	-0,140	0,020
Exposición	0,353	0,125	-0,006	0,000
Pendiente	0,134	0,018	0,174	0,030
Cobertura arboles	0,121	0,015	0,102	0,010
Cobertura arbustos	0,860	0,740	0,327	0,107
Cobertura herbáceas	0,006	0,000	-0,677	0,458
Cobertura briophytas	0,193	0,037	-0,029	0,001
Materia en descomposición	-0,253	0,064	0,011	0,000
Pedregosidad	0,238	0,057	0,060	0,004
pH	0,629	0,395	0,229	0,052
Arcilla	-0,259	0,067	0,440	0,194
Arena	0,138	0,019	-0,489	0,240
Limo	-0,095	0,009	0,455	0,207
Materia orgánica	-0,109	0,012	-0,519	0,269
Fase de desarrollo	0,144	0,021	-0,230	0,053
Cobertura de dosel	-0,211	0,049	-0,302	0,091
Altura dominante	-0,150	0,022	-0,395	0,156
Coeficiente de determinación eje	0,501		0,254	
Varianza explicada acumulada (%)	50		75	

El primer eje refleja que el bosque de *Nothofagus pumilio* con *Chiliotrichum diffusum* y *Osmorhiza chilensis* se asocia a suelos de pH moderadamente ácido (Cuadro 5, Anexo V), altitudes inferiores a 700 m.s.n.m. y se caracteriza por presentar un sotobosque muy abundante en especies arbustivas, con una cobertura superior a 75% de éstas. Mientras que, el bosque de *Nothofagus pumilio* con *Ribes cucullatum* soporta suelos desde fuertemente a ligeramente ácidos (Anexo V), en altitudes que van sobre los 700 m.s.n.m., y presenta una cobertura de arbustos muy reducida en comparación a la asociación antes mencionada.

El segundo eje demuestra la variabilidad interna de las asociaciones, la que estaría siendo explicada por el porcentaje de arena, limo, el contenido de materia orgánica y por la cobertura de herbáceas. En el bosque de *Nothofagus pumilio* con *Chiliodrionum diffusum* y *Osmorhiza chilensis* la variación interna observada es menor que en el bosque de *Nothofagus pumilio* con *Ribes cucullatum*, y ésta se debe, principalmente, a que la cobertura de herbáceas en la primera asociación presenta valores inferiores a 15%, mientras que, en la segunda asociación los valores oscilan de 2 a 85%, pero con tendencia a ser escasa (valor promedio de 15%) (Cuadro 5).

Cuadro 5. Valores promedio de las variables ambientales explicatorias de la varianza, según el análisis de ordenación multivariado, en la composición de especies de flora vascular del sotobosque entre las asociaciones vegetales encontradas en la Península La Carmela.

Variable ambiental	Bosque <i>N. pumilio</i> con <i>C. diffusum</i> y <i>O. chilensis</i>		Bosque <i>N. pumilio</i> con <i>R. cucullatum</i>	
	Promedio	Rango	Promedio	Rango
Cobertura arbustos (%)	88	75-95	32	5-90
Altitud (m.s.n.m.)	444	236-679	842	703-924
pH	5,7	5,6-5,9	5,4	4,8-6,1
Contenido de materia orgánica (%)	13,92	9,84-19,56	13,19	3,63-20,41
Cobertura herbácea (%)	8	2-15	15	2-85
Arena (%)	79,60	73,83-88,38	76,67	66,58-86,01
Limo (%)	17,98	9,54-23,66	19,43	11,96-27,55

En el caso del contenido de materia orgánica del suelo, los valores medios entre asociaciones son bastante cercanos, sin embargo, el rango es mucho más amplio en el bosque de *Nothofagus pumilio* con *Ribes cucullatum*. En el caso del porcentaje de arena del suelo, los promedios entre asociaciones son bastante cercanos, nuevamente el rango de valores es más amplio en la asociación con *Ribes cucullatum*, pero se observa una tendencia a ser mayores para la asociación con *Chiliodrionum diffusum* y *Osmorhiza chilensis*. En el caso del limo, las amplitudes de los rangos fueron similares, no obstante, también se observa una tendencia a ser mayor en el bosque con *Ribes cucullatum*.

3.3.2 Interacciones rasgos funcionales-asociación

De un total de 96 posibles combinaciones rasgo-asociación (Apéndice V), sólo seis interacciones expresan significativamente la variación funcional entre asociaciones (Cuadro 6).

Los resultados indican que especies dioicas y/o con síndrome de dispersión mediante la ingesta de animales prevalecen significativamente en el bosque de *Nothofagus pumilio* con *Ribes cucullatum*. Para la misma asociación, el síndrome de polinización ya sea mediante el viento o por medio de animales, resulta importante únicamente en dicho bosque.

En tanto, en el sotobosque del bosque de *Nothofagus pumilio* con *Chilotrimum diffusum* y *Osmorhiza chilensis*, las especies de hoja coriácea y/o con áreas específicas de hoja de valores bajos (0-100 cm²/g), es decir, hojas pequeñas, pero engrosadas (mayor número de células por área) presentan mayor dominancia.

Cuadro 6. Interacciones significativas rasgo-ambiente según tipo de asociación, en la Península la Carmela. Se presentan valores del test χ^2 , realizado mediante el análisis de la cuarta esquina (FCA), con sus valores de p respectivos ($\alpha=0,05$; p-adj Bonferroni) (Apéndice VI).

	<i>N. pumilio</i> con <i>C. diffusum</i> y <i>O. chilensis</i>	<i>N. pumilio</i> con <i>R. cucullatum</i>
Sexualidad		
Dioica	50,0 (0,2455)	36,2 (0,0480)*
Síndrome de polinización		
Anemogamia	60,1 (0,4238)	52,2 (0,0480)*
Zoogamia	18,4 (0,4367)	13,3 (0,0480)*
Síndrome de dispersión		
Endozoocoria	70,6 (0,0754)	42,8 (0,0240)*
Consistencia hoja		
Coriácea	75,4 (0,0240)*	32,0 (0,1919)
Área foliar específica (cm ² /g)		
0 – 100	76,7 (0,0320)*	34,7 (0,2475)

*Interacciones significativas (p-adj < 0,05)

3.3.3 Interacciones rasgos funcionales-ambiente

Al intentar encontrar interacciones rasgo-ambiente a modo general, es decir, indistintamente del tipo de asociación, el análisis de cuarta esquina entrega como resultado un total de 20 interacciones significativas (Figura 9), de un total de 768 combinaciones posibles.

El análisis permite ver que la sexualidad de las especies del sotobosque se ve influida positivamente por la dominancia de los individuos arbóreos (monoica), y por la cobertura del dosel arbóreo (hermafrodita). Dado que *Nothofagus pumilio* es la única especie arbórea que conforma el sotobosque, cuando su cobertura es mayor en el sotobosque, el rasgo de sexualidad monoica toma mayor importancia que los otros tipos de sexualidad (hermafrodita, polígama, dioica). El dosel, por su parte, estaría influyendo en la mayor dominancia de especies hermafroditas.

	Sexualidad		Tipo de fruto				Forma hoja			Margen hoja	Consistencia hoja	SLA (cm ² /g)	
	Monoica	Hermafrodita	Baya	Cápsula	Drupa	Nuez	Oblonga	Linear	Reniforme	Crenado	Coriácea	0 - 100	100 - 200
Altitud			*				*				**	**	*
Arena (%)				*									
Limo (%)				*									
Materia Orgánica								*					
Materia en descomposición					*								
Cobertura arboles	**					*							
Cobertura arbustos								*		**	**	**	
Cobertura herbácea								**	*		*	*	
Cobertura dosel		*											

Figura 9. Análisis de la cuarta esquina (FCA). Interacciones significativas rasgo-ambiente. En gris, interacciones positivas. En negro, interacciones negativas. En blanco, interacciones no significativas. *p<0,05; ** p<0,01.

El rasgo tipo de fruto, también presentó interacciones significativas, siendo positivas con el porcentaje de arena del suelo (cápsula) y la cobertura de árboles (nuez), y negativas con la altitud (baya), el porcentaje de limo del suelo (cápsula) y con el porcentaje de materia orgánica en descomposición sobre el piso del bosque (drupa).

La interacción rasgo fruto-baya y altitud señala que a medida que la altitud aumenta las plantas con fruto-baya pierden importancia. Mientras que, el rasgo de cápsula como estructura frutal se ve beneficiado en suelos de texturas más gruesas. En el caso de las plantas con fruto-drupa, una mayor dominancia se expresa en situaciones de mayor presencia de materia orgánica en descomposición sobre el piso del bosque.

Respecto al rasgo forma de hoja, este se ve afectado positivamente por la altitud (oblonga) y la cobertura de especies herbáceas en el sotobosque (reniforme), y negativamente por el contenido de materia orgánica del suelo (linear) y la cobertura de arbustos (reniforme). Por lo que, a medida que se aumenta en altitud, plantas con hojas oblongas se expresan con una mayor abundancia. En el caso de especies con hojas lineares, suelos con menor contenido de materia orgánica permitirían una mayor dominancia de las mismas. Mientras que, en el caso de especies con hojas reniformes, el análisis demuestra que se ven influenciadas por las

formas de vida que prevalecen en el sotobosque, siendo mayor en el caso donde prevalecen las plantas herbáceas.

Otras características de las hojas que tendrían variaciones significativas a partir del ambiente son el margen de hoja (crenado), que se correlaciona positivamente con la cobertura de herbáceas y la consistencia (coriácea), que se ve afectada negativamente con la altitud, y positivamente con la cobertura de arbustos.

Como último rasgo analizado, que ha resultado con correlaciones significativas, se encuentra el área específica de la hoja (SLA), con valores bajos ($0 - 100 \text{ cm}^2/\text{g}$) a medida que disminuye la altitud y aumenta la cobertura de arbustos. Mientras que, especies con valores de SLA medios ($100-200 \text{ cm}^2/\text{g}$) aumentarían en abundancia a medida que aumenta la altitud y la cobertura de herbáceas, y disminuye la cobertura de arbustos. El valor promedio de SLA para especies arbustivas y herbáceas fueron 101 y $242 \text{ cm}^2/\text{g}$, respectivamente.

4 DISCUSIÓN

4.1 Riqueza y composición del sotobosque

Se observa que el sotobosque de los bosques de *Nothofagus pumilio* presentan baja riqueza (41 especies) y diversidad de especies, sin embargo, la abundancia de éstas sería superior al 50%. Roig *et al.* (1985) destacan que los bosques puros de *Nothofagus pumilio* son pobres en especies, con una riqueza total que va de 10 a 50 especies, pero que normalmente es de 10 a 20 especies. Silva *et al.* (2017), por su parte, registraron un total de 32 especies en el sotobosque de los bosques de *Nothofagus pumilio*, dentro de sus tres áreas de estudio. Mientras que, en los trabajos de Fernández *et al.* (1998) y Damascos y Rapaport (2002), se encontraron 33 y 26 especies en total, respectivamente.

En cuanto a la abundancia de especies del sotobosque, Roig *et al.* (1985) sugieren que el estrato arbustivo de los bosques de *Nothofagus pumilio* se presenta en forma escasa a nula. Bastías (2005) estimó que, en promedio, la cobertura del sotobosque es de un 23%, inferior a lo observado en este estudio. Moore (1983) señala que el estrato herbáceo y arbustivo de los bosques de *Nothofagus pumilio* es poco diverso, y estaría determinado por el ingreso de luz al piso del bosque, a medida que el bosque es más abierto, más especies pueden llegar a establecerse y prosperar. Si bien la riqueza y diversidad observada no difiere en gran medida a lo encontrado por otros autores, la abundancia de las especies sería mayor a lo antes descrito.

La composición de especies observada en el área de estudio presenta elementos florísticos similares a los descritos para bosques de *Nothofagus pumilio* (Moore, 1983; Roig *et al.*, 1985; Fernández *et al.*, 1998; Damascos y Rapaport, 2002; Bastías, 2005; Flores, 2006; García y Luebert, 2008; Silva *et al.*, 2017). El grupo taxonómico mejor representado en el sotobosque del bosque de *Nothofagus pumilio* corresponde a eudicotiledóneas (76%), lo que también ha sido determinado antes por Fernández *et al.* (1998), en bosques vírgenes de *Nothofagus pumilio*, donde plantas eudicotiledóneas fueron las más importantes (59%), seguida de helechos, musgos y líquenes (39%). En dicho trabajo, las plantas monocotiledóneas resultaron escasas (2%), mientras que en este estudio sobrepasan el 20% de las especies. Si bien, la alta importancia de eudicotiledóneas resulta coherente con los resultados obtenidos en el presente estudio, es probable que la baja representatividad de monocotiledóneas en el trabajo mencionado, se deba a que aquellos autores han considerado también musgos y líquenes en el análisis florístico. En una situación más parecida a la encontrada en este trabajo, se encuentra el trabajo de Flores (2006), donde señala que, del total de plantas encontradas, un 61% correspondería a eudicotiledóneas, un 29% a monocotiledóneas y un 10% a lico y monilófitas.

El sotobosque del bosque de *Nothofagus pumilio* se compone principalmente de especies autóctonas (88%). No obstante, resulta inferior a lo observado por Damascos y Rapaport (2002) donde el 92,3% de las especies correspondieron a plantas autóctonas, y el resto de origen alóctono. Mientras que, Flores (2006) indica que el 100% de las plantas que componen

el sotobosque son autóctonas, destacando que todos los listados florísticos existentes con anterioridad, para este tipo de formaciones, entre ellos el de Roig *et al.* (1985) y Fernández *et al.* (1998), consideran elementos alóctonos. Por su parte, Silva *et al.* (2017) trabajaron en bosque de *Nothofagus pumilio* manejados y no manejados (o de escasa intervención), y en general, el 91% de las especies correspondieron a plantas autóctonas.

La presencia de flora alóctona presente (hierbas - monocotiledóneas) podría estar relacionada al ingreso ocasional de ganado bovino y/o tránsito de turistas mediante senderos no planificados. El estudio de Domínguez *et al.* (2006) de la flora alóctona presente en el Parque Nacional Torres del Paine respalda que ambas actividades influyen directamente en la presencia de elementos alóctonos, tanto el uso histórico de ganado por parte de los asentamientos europeos (Martinic, 2005) como el reciente incremento de la recepción de público para el turismo. Un claro contraste de esta situación corresponde a lo observado por Flores (2006), donde la complejidad de acceso ha permitido que el bosque de *Nothofagus pumilio* se encuentre sin intervención, y no ingresen elementos alóctonos.

Respecto a la forma de vida, se observó que las hierbas perennes son dominantes (61%), seguidas de especies arbustivas (27%). Hierbas anuales y especies arbóreas tienen escasa representación (10 y 2 %). Flores (2006), por su parte, destaca el predominio de hemcriptófitas (hierbas) en la composición del sotobosque (51%), lo que sugiere podría estar explicando una condición de alta humedad; el resto de las especies corresponde a arbustos bajos (45%) y algunas pocas arbóreas (4%). En lo observado por Silva *et al.* (2017), se repite un patrón similar, con un 66% de presencia de hierbas, 31% arbustos y 3% arbóreas.

Al analizar la composición específica del sotobosque estudiado, se observa que tanto *Gaultheria mucronata* como *Empetrum rubrum*, ambas de la familia de las ericáceas, presentan los mayores valores de abundancia en el área de estudio (VI = 53,5 y 16,3). Pollman y Hilderbrand (2005) concluyen que los sitios dominados por ericáceas, corresponden a sitios secos y pobres en nutrientes. En este estudio, ambas presentan altos valores de importancia, al igual que *Maytenus disticha* (VI = 15,1). Veblen y Schlegel (1982) destacan las tres especies nombradas dentro de la composición de los arbustos bajos del sotobosque de los bosques de *Nothofagus pumilio*. Mientras que, Silva *et al.* (2017) menciona a *Maytenus disticha*, *Chiliodendron diffusum* y *Maytenus chubutensis* como arbustos de mayor importancia entre los bosques de *Nothofagus pumilio* estudiados.

Además, en el trabajo de Veblen y Schlegel (1982) destacan las especies *Ribes cucullatum*, *Chiliodendron diffusum* y *Berberis microphylla* dentro de los arbustos bajos que componen el sotobosque de los bosques de *Nothofagus antarctica*. Estas especies, también presentaron valores de importancia altos en el bosque de *Nothofagus pumilio* para el presente estudio.

4.2 Asociaciones vegetales presentes

En este estudio, se determinó la existencia de dos asociaciones vegetales a partir de la composición del sotobosque del bosque de *Nothofagus pumilio*. Ambas asociaciones han sido descritas por Luebert y Pliscoff (2006) como pisos bioclimáticos (ver Figura 1). La primera, corresponde a un Bosque de *Nothofagus pumilio* con *Chilotrimum diffusum* y *Osmorhiza chilensis*. Este piso vegetal se distribuye en la vertiente oriental andina de la Región de Magallanes, entre los 100 y 700 m.s.n.m., similar a las altitudes observadas en este estudio (200 – 700 m.s.n.m.) (Luebert y Pliscoff, 2006). La segunda asociación corresponde a un Bosque de *Nothofagus pumilio* con *Ribes cucullatum*. Su distribución estaría restringida a las altas laderas de la cordillera de los Andes en las regiones de Los Lagos y Aysén, entre los 1.300 y 1.600 m.s.n.m. (Luebert y Pliscoff, 2006). En este caso, las altitudes encontradas para la asociación fueron menores (700 – 950 m.s.n.m.).

La diferenciación entre asociaciones radica principalmente en una variación climática, que Luebert y Pliscoff (2006) establecen al diferenciar los pisos bioclimáticos en base a una serie de índices climáticos (Cuadro 7). Al observar los índices bioclimáticos, no se evidencian diferencias térmicas, ya que los rangos establecidos en función de información de temperatura son idénticos. Por otro lado, la diferencia en los montos de precipitación debería ser el factor clave que marca el paso de una asociación a otra, ya que es el índice ombrotérmico el que difiere entre asociaciones. Esto permite inferir que las condiciones de humedad que requiere *Ribes cucullatum*, en el bosque de *Nothofagus pumilio* estudiado ocurren a una altitud menor que la descrita por Luebert y Pliscoff (2006), lo que podría estar relacionado con la alta exposición de este bosque a las condiciones climáticas del CHS y al viento oeste (zona de barlovento). Mientras que la asociación con *Chilotrimum diffusum* y *Osmorhiza chilensis* corresponde a una zona de sotavento, donde las precipitaciones disminuirían de forma abrupta, tal como es observado por Pisano (1977).

Cuadro 7. Descripción climática de los pisos bioclimáticos de Luebert y Pliscoff (2006) encontrados. Tp: temperatura positiva anual (suma de temperaturas medias de los meses que presentan temperatura media superior a 0°C), Io: índice ombrotérmico (relación entre las temperaturas y la precipitación anual Tp/pp), Ic: índice de continentalidad (Oscilación térmica). La diferencia entre asociaciones recae en el índice ombrotérmico.

	Tp	Io	Ic
<i>Nothofagus pumilio</i> con <i>Chilotrimum diffusum</i> y <i>Osmorhiza chilensis</i>			
Orotemplado	380 – 800		
Subhúmedo superior		4,8 - 6,0	
Húmedo inferior		6,0 - 9,0	
Hiperoceánico			0 – 11
<i>Nothofagus pumilio</i> con <i>Ribes cucullatum</i>			
Orotemplado	380 – 800		
Hiperhúmedo superior		18 – 24	
Ultrahiperhúmedo		> 24	
Hiperoceánico			0 – 11

Luebert y Pliscoff (2006) establecen que el bosque de *Nothofagus pumilio* con *Chiliodendron diffusum* presenta una estrata arbustiva baja donde destaca la presencia de *Chiliodendron diffusum*, *Escallonia alpina* y *Maytenus disticha*. La estrata herbácea es más diversificada, participando especies como *Viola magellanica*, *Acaena magellanica*, *Osmorhiza chilensis*, entre otras. Sin embargo, en este estudio se observa que la estrata arbustiva se compone principalmente de *Chiliodendron diffusum*, *Berberis microphylla* y *Maytenus disticha*, mientras que en la estrata herbácea las especies más importantes son *Osmorhiza chilensis* y *Viola maculata*. Pollman y Hildebrand (2005) reconocen la asociación de *Nothofagus pumilio* con *Chiliodendron diffusum* dentro de los bosques del sur de los Andes, entre los 37° y los 55°S. *Osmorhiza chilensis* toma relevancia en la composición del sotobosque en sitios claros con abundante humedad edáfica. Por otro lado, *Chiliodendron diffusum* adquiere importancia local en sitios más abiertos (Pisano, 1977).

Para el bosque de *Nothofagus pumilio* con *Ribes cucullatum*, Luebert y Pliscoff (2006) mencionan la presencia constante y característica de *Maytenus disticha*, *Chiliodendron diffusum*, *Ribes cucullatum* y *Gaultheria tenuifolia* en el estrato arbustivo, y un estrato herbáceo pobre, con presencia ocasional de *Rubus geoides*, *Adenocaulon chilense*, *Valeriana laxifolia*, entre otras. Si bien ninguna de estas especies, salvo *Ribes cucullatum* destacan en este estudio como indicadores de esta asociación, se destaca la importancia de algunas especies que son exclusivas de la asociación, tales como *Gaultheria pumila*, *Senecio chionophilus*, *Gunnera magellanica*, *Acaena magellanica*, *Rubus geoides* y *Blechnum penna-marina*.

De acuerdo con la ecología de las especies, Roig *et al.* (1985), sugiere que *Chiliodendron diffusum* se encuentra asociada a condiciones más xéricas o de menor humedad, y se establece de buena manera en bosques abiertos de *Nothofagus pumilio* (Pisano, 1977; Roig *et al.*, 1985 Arroyo, 1989). Mientras que *Ribes cucullatum* se asocia a ambientes de mayor altitud o frío, formando matorrales bajos incluso sobre el límite arbóreo (Arroyo *et al.*, 1989) y en suelos de drenaje pobre (Arroyo *et al.*, 1992).

También se ha señalado que la importancia de *Chiliodendron diffusum* podría estar relacionada a una respuesta de la composición florística a perturbaciones de tipo antrópico, como pueden ser los eventos de incendios ocurridos durante la primera mitad del siglo pasado, durante el período de colonización de las tierras anexas al lago O'Higgins (Martinic, 2005), pues fue en este bosque donde se observaron signos de fuego (Anexo I). Cuando el bosque de *Nothofagus pumilio* es afectado por un evento de incendio, provocando la muerte del dosel arbóreo, este puede ser fácilmente reemplazado por un matorral de *Chiliodendron diffusum* (Roig *et al.*, 1985; Anexo VI). Esto podría explicar lo registrado por García y Luebert (2008), quienes evidencian la presencia de *Chiliodendron diffusum* en el estrato arbustivo de una formación de matorral arborescente de *Nothofagus betuloides* y *Nothofagus antarctica*, que fue quemado en la cuenca del Río Mosco, en la comuna de O'Higgins.

Naturalmente *Chiliodendron diffusum* coexiste con el bosque de *Nothofagus pumilio*, pues es común encontrarlo en el ecotono del bosque hacia la estepa, constituyendo matorrales de *Chiliodendron* densos y semidensos (Pisano, 1977). Esto permite que a medida que el bosque de *Nothofagus pumilio* es más abierto, el elemento florístico *Chiliodendron diffusum* pasa con

mayor facilidad a formar parte del sotobosque (Roig *et al.*, 1985). Por lo que, luego de ocurrido un incendio, en el bosque de *Nothofagus pumilio*, el área es inmediatamente ocupada por los elementos remanentes del bosque, más aún cuando las especies subsistentes presentan rebrote de cuello y por rizomas (Correa, 1998), como es el caso de *Gaultheria mucronata* (Roig *et al.*, 1985) que presentó un alto valor de importancia en el área de estudio (VI = 53,5), y fue la principal especie contribuidora de la alta abundancia de especies arbustivas en el bosque de *Chiliodendron diffusum* y *Osmorhiza chilensis*. Si bien no se tiene registro de rebrote de cuello o propagación por rizomas para *Chiliodendron diffusum*, la propagación de esta especie post incendio resulta exitosa.

Un caso de contraste a lo observado en este trabajo es el estudio de Vidal y Reif (2011), quienes verificaron que en bosques de *Nothofagus pumilio* afectados por un incendio de alta severidad, la riqueza y diversidad de especies aumenta significativamente a diferencia de los bosques no quemados, y ésta se encuentra representada principalmente por especies herbáceas alóctonas, debido al uso ganadero histórico y la incidencia de incendios pasados en el área estudiada. Los incendios han contribuido a una alta disponibilidad de especies herbáceas introducidas de competencia exitosa frente a elementos nativos, pasando de una formación boscosa a una pradera inmediatamente luego del fuego (Roig, 1985).

Por otra parte, el sotobosque del bosque de *Nothofagus pumilio* con *Ribes cucullatum* observado es más rico en especies que el sotobosque del bosque acompañado con *Chiliodendron diffusum* y *Osmorhiza chilensis*, lo que se expresa principalmente en un mayor número de especies herbáceas. No obstante, Luebert y Pliscoff (2006) describen el estrato herbáceo del piso bioclimático con *Ribes cucullatum* como pobre en especies, y a su vez destacan que la estrata herbácea del bosque con *Chiliodendron diffusum* resulta más diversa.

Es posible destacar, además, un mayor número de monocotiledóneas alóctonas en la asociación con *Ribes cucullatum*, lo que podría vincularse a la presencia de ganado bovino. Ramírez *et al.* (2012) han determinado que las plantas herbáceas alóctonas terófitas (pastos anuales) están directamente relacionadas con un mayor grado de antropización de las formaciones vegetales, y a medida que esta última se encuentra con un mayor grado de degradación (mayor diferencia a su estado original), la exposición al ganado produce que la relación de especies introducidas respecto a especies autóctonas resulte más importante. En este caso, pese a la presencia de ganado, la dominancia de especies perennes autóctonas demuestra un bajo nivel de degradación del bosque estudiado.

4.3 Patrones en la composición florística

4.3.1 Efecto de las variables del ambiente sobre la composición de asociaciones

En este trabajo se evidenció la influencia de la altitud sobre la composición del sotobosque del bosque de *Nothofagus pumilio*. En zonas de mayor altitud se distribuye el bosque de *Nothofagus pumilio* con *Ribes cucullatum*, elemento más hidrófilo (Luebert y Pliscoff, 2006), mientras que en zonas más bajas se distribuye el bosque de *Nothofagus pumilio* con *Chilotrimum diffusum* y *Osmorhiza chilensis*, ambos, elementos más xerófitos (Roig *et al.*, 1985). De manera similar, Molina *et al.* (2016) observaron cambios en la dominancia de arbustos dentro del sotobosque de un bosque maduro de *Nothofagus pumilio* a lo largo de un gradiente altitudinal, con cambios determinados por la disminución de la temperatura a medida que aumenta la altitud, desde elementos más termófilos como lo son *Gaultheria mucronata* y *Maytenus disticha* a un elemento más orófilo, como lo es *Gaultheria pumila*.

Un gradiente de altitud corresponde a un gradiente de temperatura, el que afecta no tan sólo a la estructura boscosa, sino también a la composición florística (Kitayama, 1992). Lo anterior, permite suponer que la dominancia de *Ribes cucullatum* en altitudes superiores se deba no sólo a mayores montos de precipitación, sino también a una disminución en la temperatura media. No obstante, según lo establecido por Luebert y Pliscoff (2006) para ambas comunidades o pisos vegetales, el cambio radicaría netamente en diferencia de los montos de precipitación.

A medida que aumenta la altitud, los elementos herbáceos tenderían a ser dominantes en el sotobosque, en términos de riqueza (Flores, 2006). En este trabajo no se ha podido determinar una influencia directa de la altitud en las unidades de muestra con más cobertura herbácea, pero es posible observar una tendencia clara (aunque no significativa) de incremento en riqueza y abundancia de especies herbáceas en la asociación de *Nothofagus pumilio* con *Ribes cucullatum*, que se establece a mayor altitud.

Otras de las variables del ambiente que demostraron influencia en los cambios de composición en el sotobosque del bosque de *Nothofagus pumilio* fue el pH y la textura del suelo. De manera similar, Hutchinson *et al.* (1999), quienes estudiaron patrones de composición y riqueza de sotobosque en bosque de *Quercus* en Ohio, determinaron que la textura (variable clave en la disponibilidad de agua y nutrientes) y pH del suelo explicarían la variación secundaria de la composición de especies de sotobosque. En este trabajo el pH explica de manera directa la composición del sotobosque.

Los resultados de Romanyà *et al.* (2005), señalan, para bosques de *Nothofagus pumilio* que el pH tendría influencia reguladora la concentración de carbono del suelo. A medida que los valores de pH son más bajos (suelos más ácidos), el contenido de materia orgánica es mayor. Dicha tendencia no se observa con claridad en este trabajo.

Respecto a un posible efecto de la fase de desarrollo del bosque sobre la composición del sotobosque de los bosques de *Nothofagus pumilio*, cabe mencionar que en el presente estudio no se evidenció ninguna influencia. Esto podría deberse a la escasa variabilidad de las fases de desarrollo del bosque estudiado, y, que conlleva a una homogeneidad de la estructura de

rodal y el ingreso de luz al piso del bosque, factor que se considera clave en los cambios de composición del sotobosque (Veblen *et al.*, 2005; Tárrega *et al.*, 2006; Fang *et al.*, 2014). En el trabajo realizado por Bastías (2005) para evaluar cambios en composición y cobertura de especies del sotobosque en bosques vírgenes de *Nothofagus pumilio* tampoco se pudo demostrar la existencia de diferencias significativas en función de las fases de desarrollo del bosque, inclusive habiendo considerado rodales de fases iniciales a muy envejecidas.

4.3.2 Diferenciación de rasgos funcionales entre asociaciones

En el estudio de los rasgos funcionales se ha dado mucha importancia a demostrar los cambios que estos presentan en función de cambios del ambiente (Tilman, 2001; Reich *et al.*, 2003; Pakeman, 2011; Garnier *et al.*, 2016). A partir de las asociaciones determinadas en el presente estudio, se encontró que tal como cambia la composición de especies, también cambia la composición de los rasgos funcionales, y así como se tienen especies representativas de una determinada asociación, también se puede llegar a determinar rasgos que sean representativos de dicha condición.

Se observa que en el bosque de *Nothofagus pumilio* con *Chiliodotium diffusum* y *Osmorhiza chilensis*, los rasgos predominantes que dominan espacialmente en el sotobosque están directamente relacionados a una de las estructuras vegetativas de las plantas. Las hojas presentan índices de área foliar específico (SLA) bajos ($< 100 \text{ mm}^2/\text{g}$), es decir, hojas más pequeñas y gruesas, o densas, y de mayor grado de esclerofilia (hojas coriáceas).

El hecho de que en el bosque de *Nothofagus pumilio* con *Chiliodotium diffusum* y *Osmorhiza chilensis* las hojas tiendan a ser pequeñas y, además, coriáceas, podría deberse a una situación de correlación entre rasgos, es decir, que tendrían influencia directa entre uno y otro, tal como lo señalan Edwards *et al.* (2000), de manera que, valores más bajos de área foliar específica, presentan mayor grado de esclerofilia.

Entre las variables explicatorias del SLA se encuentran la insolación, humedad, temperatura y nutrientes (Cunningham *et al.*, 1999; Ackerly *et al.*, 2002; Rosbakh *et al.*, 2015). Cunningham *et al.* (1999) determinaron que el SLA responde a gradientes de precipitación, por ende, de humedad, obteniendo hojas más densas en aquellos sitios de menor precipitación. Anexando esto a la diferencia climática de los pisos vegetacionales, es posible pensar que una disminución en precipitación en la asociación con *Chiliodotium diffusum* y *Osmorhiza chilensis*, situada en una zona de sotavento en la cuenca del glaciar Chico, pudiese estar influyendo en el tamaño, densidad y textura de la hoja.

En el caso del bosque de *Nothofagus pumilio* con *Ribes cucullatum*, se observa que los rasgos relevantes en el sotobosque tienen que ver con el comportamiento reproductivo de las plantas, predominando individuos de sexualidad dioica, con estructuras femenina y masculina, por separado, con síndromes de polinización por viento y animales, y dispersión mediante la ingesta de la semilla por parte de animales.

Un 18% de las especies autóctonas registradas en el sotobosque del bosque de *Nothofagus pumilio* con *Ribes cucullatum* presentan sexualidad dioica. En general, se ha estimado que un 6% de las angiospermas presenta este tipo de sexualidad (Renner y Ricklefs, 1995), esto

implica que, escasamente, un comportamiento dioico puede ser escasamente atribuido a diversificaciones evolutivas exitosas (Barrett, 2002). En cambio, se señala que la sexualidad dioica se asocia a sistemas de polinización poco especializados, como lo es el viento (Barrett, 2002). Dada la exposición de este bosque, localizado en zona de barlovento en la cuenca del glaciar O'Higgins, y, por ende, expuesto al viento oeste procedente del CHS, es altamente probable que las adaptaciones reproductivas de las especies que se han establecido bajo dosel tengan cierta interacción con esta cualidad ambiental.

En el caso de la polinización, Riveros (1991) ha estimado que un 57% de la flora de los bosques templados chilenos necesita de un agente polinizador biótico, y sugiere que la polinización por viento o anemogamia no sería frecuente, pese a que las especies del género *Nothofagus* sean anemófilas. De manera similar, para el bosque de *Nothofagus pumilio* con *Ribes cucullatum* se estimó que el 52% de las especies autóctonas que componen el sotobosque poseen polinización mediante zoogamia.

Del total de especies autóctonas que componen el sotobosque del bosque de *Nothofagus pumilio* con *Ribes cucullatum*, un 27% corresponde a bayas y drupas. Willson (1991) menciona que el porcentaje de especies con frutos carnosos que serían preponderantes a la frugivoría, es de un 26% para los bosques templados chilenos. En términos de riqueza, el porcentaje de especies con frutos carnosos susceptibles a frugivoría no es mayor que en otros tipos de bosques, sin embargo, es posible que aquellas especies, estén dominando espacialmente. En este sentido, una de las teorías aludidas al porqué las plantas o una comunidad de plantas requeriría de un aumento en su tasa de frugivoría, corresponde a una hipótesis de colonización, en la que existiría un aprovechamiento de hábitats menos competitivos que surgen al azar (Revilla y Encinas-Viso, 2015), y que, por lo tanto, la comunidad de especies se encuentre en constante desplazamiento y colonización de nuevos sitios. Al menos así lo demuestran Villagrán *et al.* (1986), donde la endozoocoría resultó ser el más efectivo en la colonización de islas en Chiloé.

4.3.3 Influencia del ambiente en la variación de rasgos funcionales del sotobosque

Se observa que el ambiente influye en la variación funcional del sotobosque de los bosques de *Nothofagus pumilio*. Así como la altitud afecta directamente la composición de especies de flora vascular del sotobosque, también la altitud influye en los rasgos funcionales de las especies, promoviendo un aumento del SLA (mayor tamaño y menos gruesa) y modificando consistencia de la hoja (menos esclerosada), a medida que aumenta la altitud. Mientras que, la cobertura de las plantas, específicamente arbustivas y herbáceas, influyen de manera inversamente proporcional sobre el SLA, disminuyendo a medida que aumenta la cobertura arbustiva y disminuye la herbácea, y viceversa. En este sentido, Tsuyaca (2006) refuerza la importancia de la plasticidad morfológica de las hojas respecto a su forma, tamaño y estructura, ante cambios en el ambiente, como ocurre en este trabajo.

La disminución de temperatura conforme aumenta la altitud conduce a un incremento en el grosor de las paredes celulares y el espesor de la hoja, sumado además a una disminución en el tamaño de las hojas (Körner, 1998), por lo que, el SLA tendería a disminuir, al contrario de lo observado. Ejemplo de lo anterior es lo encontrado por Fajardo y Piper (2011) para

Nothofagus pumilio, donde la relación de masa por unidad de superficie de hoja aumenta en función de la altitud. Chai *et al.* (2015) encontraron que la altitud afecta el SLA en especies arbóreas diferencialmente según la permanencia de la hoja, es decir, en especies deciduas tendería a disminuir, mientras que en especies siempreverde tendería a aumentar. Sin embargo, en todos los ejemplos anteriores, el SLA se estudió a nivel de dosel superior de las formaciones vegetacionales, y no en el sotobosque. Es probable, que el rango altitudinal en el que se trabajó no implique un gradiente ambiental de marcada diferencia en temperaturas, no permitiendo visualizar el efecto común de disminución del tamaño y aumento de densidad de las hojas conforme aumenta la altitud.

Según Rosbakh *et al.* (2015), las variaciones del SLA que se puedan encontrar en gradientes ambientales tienen que ver con la variación de abundancia relativa de las especies. En este sentido, es posible entender el efecto inverso de la dominancia de especies herbáceas y arbustivas sobre el SLA de las especies en este trabajo, observando el bajo valor promedio de SLA de las especies arbustivas, en comparación a las herbáceas. Ejemplos que reflejan esto son la importancia de plantas con (1) sexualidad monoica o con (2) fruto nuez en la medida que aumenta la cobertura de especies arbóreas en el sotobosque, lo que refleja una mayor presencia de la especie *Nothofagus pumilio*, o el incremento de dominancia de especies con forma de hoja reniforme de acuerdo al incremento de especies herbáceas, pues esta forma de hoja se presenta sólo en especies herbáceas (*Gunnera magellanica*, *Ranunculus biternatus* y *Viola magellanica*) que se presentan a mayor altitud, donde las plantas herbáceas tienden a tomar más importancia que las especies arbustivas.

Al igual que el SLA, la consistencia de la hoja también se ve influida por la altitud y la cobertura de especies arbustivas, por lo que, a medida que aumentan dichas variables, la dominancia de plantas de hoja coriácea se ve disminuida. Specht y Rundel (1990), sugieren que el SLA se correlaciona con el grado de esclerofilia, es decir, mientras más bajo es el SLA, mayor es el grado de esclerofilia, y las hojas son más coriáceas.

A partir de lo anterior, se observa que variaciones en los rasgos observados en el análisis de la cuarta esquina, son reflejo directo de la variación de abundancia relativa de las especies que componen el sotobosque del bosque de *Nothofagus pumilio* estudiado, pues los rasgos se encuentran ponderados con la abundancia de las distintas especies presentes.

5 CONCLUSIONES

El sotobosque del bosque de *Nothofagus pumilio* establecido post retroceso de los glaciares O'Higgins y Chico en la península La Carmela presenta una baja riqueza (41 especies) y diversidad florística (Shannon = 1,61); sin embargo, destaca con alta abundancia (66%) o cobertura del piso del bosque, lo que no es común para este tipo de bosques. En general, especies nativas dominan en riqueza y diversidad, debido a la escasa intervención del bosque, así como también ocurre con las hierbas perennes, las que suelen tener una alta representatividad en el sotobosque de los bosques de *Nothofagus pumilio*.

Las especies con mayor importancia que se encuentran componiendo el sotobosque son *Gaultheria mucronata*, *Empetrum rubrum*, *Maytenus disticha*, *Nothofagus pumilio*, *Berberis microphylla*, *Osmorhiza chilensis*, *Poa alopecurus*, *Chiliodrion diffusum* y *Ribes cucullatum*. Todas estas especies son comunes de encontrar en bosques de *Nothofagus pumilio*.

Actualmente, en el bosque de *Nothofagus pumilio* establecido en la península La Carmela, se identifican dos asociaciones vegetacionales a partir de la composición del sotobosque: un bosque de *Nothofagus pumilio* con *Chiliodrion diffusum* y *Osmorhiza chilensis*, ubicado hacia la cuenca del glaciar Chico y un bosque de *Nothofagus pumilio* con *Ribes cucullatum*, hacia la cuenca del glaciar O'Higgins. Ambas asociaciones se encuentran descritas como pisos bioclimáticos. La riqueza y diversidad de especies entre asociaciones es similar, sin embargo, difieren en abundancia, alcanzando en promedio casi el 100% para el caso del bosque con *Chiliodrion diffusum* y *Osmorhiza chilensis* e inferior al 50% en el caso del bosque con *Ribes cucullatum*. Esta diferencia se refleja, principalmente, en una mayor dominancia espacial de especies arbustivas y elementos autóctonos en la primera asociación, la que podría estar vinculada a una respuesta de la vegetación del piso del bosque a la influencia de incendios ocurridos durante la primera mitad del siglo XX, durante el período de colonización de las áreas adyacentes al lago O'Higgins. El piso del bosque incendiado puede pasar rápidamente a ser dominado, en alta densidad, por especies remanentes como *Chiliodrion diffusum* y *Gaultheria mucronata*, las que tendrían mayor facilidad de propagación.

La composición florística del sotobosque del bosque de *Nothofagus pumilio* se encuentra determinada, principalmente, por la altitud. Esto genera que, a menores altitudes (< 700 m.s.n.m.), los elementos florísticos indicadores sean más xerófitos (*Chiliodrion diffusum* y *Osmorhiza chilensis*), mientras que a mayores altitudes (700 - 900 m.s.n.m.) se vuelven más hidrófilos (*Ribes cucullatum*). El gradiente de altitud encontrado, y la ecología de las especies indicadoras, demuestran la existencia de un cambio abrupto en el régimen hídrico de la península La Carmela, pese a que la distancia del transecto de trabajo no supera los 5 km. Esta variación de humedad se explicaría por la alta exposición de la asociación con *Ribes cucullatum* a los vientos oestes provenientes del Campo de Hielo Sur, recibiendo una mayor cantidad de precipitación en la cuenca del glaciar O'Higgins (barlovento)

No se encontró influencia de la fase de desarrollo del bosque en la composición florística del sotobosque. La escasa variabilidad de fase de desarrollo observada no estaría generando diferencias importantes en el ingreso de luz al piso del bosque, siendo esta considerada la principal razón en los cambios de composición florística en el sotobosque de los bosques de *Nothofagus pumilio*.

Tal como se observan especies indicadoras de condición, existen rasgos funcionales de importancia para cada una de las asociaciones vegetacionales identificadas. En el bosque de *Nothofagus pumilio* con *Chilotrimum diffusum* y *Osmorhiza chilensis* destacan plantas con hoja de consistencia coriácea y de menor área foliar específica ($0 - 100 \text{ cm}^2/\text{g}$), relacionado a sitios de menor humedad o escasa precipitación. Mientras que, en el bosque de *Nothofagus pumilio* con *Ribes cucullatum* destacan plantas dioicas, mecanismo generalista asociado a sitios con alta influencia del viento, como el presente caso. También, destacan las plantas con dispersión de semilla mediante la ingesta por animales, interacción mutualista destacada en teorías de colonización de nuevos sitios, como podría estar ocurriendo en el área de estudio en función de la dinámica glacial del paisaje.

De las interacciones rasgo-ambiente que se reflejan en función de la composición florística del sotobosque en el bosque de *Nothofagus pumilio* estudiado, el efecto más relevante que se observa, nuevamente, se relaciona a la altitud. A medida que aumenta la altitud, la textura, tamaño y densidad de la hoja cambia, volviéndose menos coriácea y abarcando una mayor superficie (área foliar) por unidad de peso seco (SLA). Si bien se respalda la existencia de una plasticidad de la morfología foliar a partir de un gradiente ambiental, el efecto de la altitud observado sobre dichos rasgos resulta contradictorio a lo descrito anteriormente. Esto, es probable, se deba a que la variación altitudinal en la que se trabajó no es suficiente para visualizar una disminución del tamaño y aumento en densidad de las hojas.

Se ha demostrado que el ambiente influye en la composición del sotobosque del bosque de *Nothofagus pumilio*, y específicamente en el área de estudio, en cercanía al Campo de Hielo Patagónico Sur, estos cambios pueden resultar abruptos en cortas distancias. Para realizar un análisis más acabado de las asociaciones vegetales establecidas y la dirección en que avanza su dinámica, sería necesario considerar otras características del ambiente, como pueden ser un perfil de suelo (profundidad, horizontes) y variables microclimáticas (viento, temperatura y precipitación).

Sin duda, existe un proceso de dinámica natural de la composición del sotobosque del bosque de *Nothofagus pumilio* asociado al ambiente y geografía propia de un área adyacente al Campo de Hielo Sur, pero, además, se aprecia una influencia antrópica en el bosque de menor altitud relacionada con quemadas pasadas.

6 BIBLIOGRAFÍA

- Ackerly, D., Knight, C., Weiss, S., Barton, K. y Starmer, K. 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.
- Aniya, M., Sato, H., Naruse, R., Skavarca, P. y Cassasa, G. 1996. The use of satellite and airborne imagery to inventory outlet glacier of the Southern Patagonia Icefield, South America. *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing* 62: 1361-1369.
- Antos, J. 2004. Understory plants in temperate forest. En Owens, J. y Gyde Lund, H. (Eds.). *Forest and Forest Plants. Encyclopedia of Life Support Systems (EOLSS)*, Developed under the Auspices of the UNESCO, Eolss Publishers, Paris, France, [<http://www.eolss.net>].
- Armesto, J. y Rozzi, R. 1989. Seed dispersal syndromes in the rain forest of Chiloé: evidence for the importance of biotic dispersal in a temperate rain forest. *Journal of Biogeography* 16: 219-226.
- Armesto, J., Casassa, I. y Dollenz, O. 1992. Age structure and dynamics of Patagonian beech forests in Torres del Paine National Park, Chile. *Vegetatio* 98(1): 13-22.
- Arroyo, M., Marticorena, C., Miranda, P., Matthei, O., Landero, A. y Squeo, F. 1989. Contribución a la flora de altura de la Patagonia Chilena: una lista de especies en las montañas de una transecta de este-oeste en la sierra de los Baguales, latitud 50°S. *Gayana Botanica* 46(1-2): 121-151.
- Arroyo, M.T.K., von Bohlen, C.P. Cavieres, L. y Marticorena, C. 1992. Survey of the alpine flora of Torres del Paine National Park, Chile. *Gayana Botanica* 46(1-4): 47-70.
- Barrett, S. 2002. The evolution of plant sexual diversity. *Natural Reviews Genetics* 3(4): 274-284.
- Bastías, M. 2005. Composición de especies y cobertura del sotobosque en bosques vírgenes de Lenga (*Nothofagus pumilio* (Poepp. et Endl.) Krasser) en Monte Alto, XII Región. Memoria para optar al título de Ingeniero Forestal. Facultad de Ciencias Forestales. Universidad de Chile.
- Bachand, M., Pallerin, S., Côte, S., Moretti, M., De Cáceres, M., Brousseau, P., Cloutier, C., Hébert, C., Cardinal, E., Martin, J. y Poulin, M. 2014. Species indicators of ecosystem recovery after reducing large herbivore density: comparing taxa and testing species combinations. *Ecological Indicators* 38: 12-19.

- Brown, N., Jennings, S., Wheeler, P. y Nabe-Nielson, J. 2000. An improved method for the rapid assessment of forest understory light environments. *Journal of Applied Ecology* 37: 1044-1053.
- Brown, A., Warton, D., Andrew, N., Binns, M., Cassis, G. y Gibb, H. 2014. The fourth-corner solution - using predictive models to understand how species traits interact with the environment. *Methods in Ecology and Evolution* 5(4): 344-352.
- Carrasco, J., Cassasa, G. y Rivera, A. 1998. Climatología actual del Campo de Hielo Sur y posibles cambios por el incremento del efecto invernadero. *Anales del Instituto de la Patagonia* 26: 119-128.
- Cassasa, G. 1995. Glacier inventory in Chile: current status and recent glacier variations. *Annals of Glaciology* 21: 317-322.
- Cassasa, G., Brecher, H., Rivera, A. y Aniya, M. 1997. A century-long recession record of Glaciar O'Higgins, Chilean Patagonia. *Annals of Glaciology* 24: 106-110.
- Cassasa, G., Rivera, A., Aniya, M. y Naruse, R. 2000. Características glaciológicas del Campo de Hielo Patagónico Sur. *Anales del Instituto de la Patagonia* 28: 5-22.
- Chai, Y., Zhang, X., Yue, M., Liu, X., Li, Q., Shang, H. y Zhang, R. 2015. Leaf traits suggest different ecological strategies for two *Quercus* species along an altitudinal gradient in the Qinling Mountains. *Journal of Forest Research* 20(6): 501-513.
- Correa, M. 1998. Flora Patagónica, Parte I. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA). Buenos Aires, Argentina.
- Cruces, P., Cerda, J. y Ahumada, M. 1999. Guía de condición para los pastizales de la Ecorregión Boral Húmeda de Aysén. Levantamiento para el ordenamiento de los ecosistemas de Aysén. Servicio Agrícola Ganadero, Santiago, Chile.
- Cunningham, S., Summerhayes, B. y Westoby, M. 1999. Evolutionary divergences in leaf structure and chemistry, comparing rainfall and soil nutrient gradients. *Ecology* 69(4): 569-588.
- Damascos, M. y Rapaport, E. 2002. Diferencias en la flora herbácea y arbustiva entre claros y áreas bajo dosel en un bosque de *Nothofagus pumilio* en Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 465-472.
- De Cáceres, M. y Legendre, P. 2009. Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference. *Ecology* 90(12): 3566-3574.
- De Cáceres, M., Legendre, P. y Moretti, M. 2010. Improving indicator species analysis by combining groups of sites. *Oikos* 119:1674-1684.

- de la Cruz, R., Walkner, D., Suárez, M. y Quiroz, D. 2004. Geología del área oriental de las hojas Cochrane y Villa O'Higgins, Región de Aysén del General Carlos Ibáñez del Campo. Servicio Nacional de Geología y Minería, Carta Geológica de Chile, Serie Geológica Básica, No. 85, 52 p., 1 mapa escala 1:250.000. Santiago, Chile.
- Díaz, M. 2014. Comparación de técnicas para estimar la cobertura del dosel arbóreo en un bosque multietáneo de Coihue de Magallanes. Memoria para optar al título profesional de Ingeniero Forestal. Facultad de Ciencias Forestales y Conservación de la Naturaleza, Universidad de Chile. Santiago, Chile. 55 p.
- Dollenz, O., Henríquez, J. y Domínguez, E. 2012. La vegetación de las formas proglaciares en los glaciares Balmaceda, Tyndall, Taraba y Ema, Magallanes, Chile. *Anales del Instituto de la Patagonia* 40(2): 7-17.
- Domínguez, E., Elvebakk, A., Marticorena, C. y Pauchard, A. 2006. Plantas introducidas en el Parque Nacional Torres del Paine. *Gayana Botanica* 63(2): 131-141.
- Donoso, C. 2015. Estructura y dinámica de los Bosques del Cono Sur de América. Edición Universidad Mayor, Santiago, Chile. 406 p.
- Dray, S. y Legendre, P. 2008. Testing the species traits-environment relationships: the fourth-corner problem revisited. *Ecology* 89(12): 3400-3412.
- Dray, S., Choler, P., Dolédec, S., Peres-Neto, P.R., Thuiller, W., Pavoine, S. y terBraak, C.J.F. 2014. Combining the fourth-corner and the RLQ methods for assessing trait responses to environmental variation. *Ecology* 95: 14-21.
- Dufrêne, M. y Legendre, P. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67(3): 345-366.
- Duguid, M.C., Frey, B.R., Ellum, D.S., Kelty, M. y Ashton, M.S. 2013. The influence of ground disturbance and gap position understory plant diversity in upland forest of southern New England. *Forest Ecology and Management* 303: 148-159.
- Edwards, C., Read, J. y Sanson, G. 2000. Characterising sclerophylly: some mechanical properties of leaves from heath and forest. *Oecologia* 123: 158-167.
- Fajardo, A. y Piper, F. 2011. Intraspecific trait variation and covariation in a widespread tree species (*Nothofagus pumilio*) in the Southern Chile. *New Phytologist* 189(1): 259-271.
- Fang, Z., Bao, W., Yan, X. y Liu, X. 2014. Understory structure and vascular plant diversity in naturally regenerated deciduous forest and spruce plantations on similar clear-cuts: implications for the regeneration strategy selection. *Forests* 5: 715-743.
- Fernández, M., Staffieri, G., Martínez-Pastur, G. y Peri, P. 1998. Cambios en la biodiversidad del sotobosque a lo largo del ciclo del manejo forestal de Lengua. Trabajo presentado en el Primer Congreso Latinoamericano Internacional IUFRO. Valdivia, Chile.

- Flores, L. 2006. Aspectos sobre la flora del bosque magallánico caducifolio en la zona centro sur de su distribución natural. *Chloris Chilensis* Año 9: N° 1. URL: <http://www.chlorischile.cl>
- Gajardo, R. 1994. La vegetación natural de Chile: clasificación y distribución. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
- García, N. y Luebert, F. 2008. Aporte al conocimiento de la flora y vegetación del río Mosco, Villa O'Higgins, ~ 48° S (Región de Aysén, Chile). *Chloris Chilensis* Año 11: N° 2. URL: <http://www.chlorischile.cl>
- Garnier, E., Navas, M.L. y Grigulis, K (Eds). 2016. *Plant Functional Diversity. Organism traits, community structure and ecosystem properties*. Oxford University Press, Reino Unido.
- Hart, S. y Chen, H. 2006. Understory vegetation and dynamics of North American Boreal Forest. *Critical Reviews in Plant Sciences* 25: 381-397.
- Hauenstein, E., Muñoz-Pedreiros, A., Yáñez, J., Sánchez, P., Guiñez, B. y Gil, C. 2009. Flora y Vegetación de la Reserva Nacional Lago Peñuelas, Reserva de la Biósfera, Región de Valparaíso, Chile. *Bosque* 30(3): 159-179.
- Herrera, M.J. 2005. Geomorfología de la cuenca del glaciar Chico, Campos de Hielo Sur, Chile Austral. Memoria para optar al título de Geógrafo. Escuela de Geografía, Facultad de Arquitectura y Urbanismo, Universidad de Chile.
- Hepp, C. 2014. *Fertilidad química de los suelos de Aysén*, pp. 77-102. En: Hepp C. y Stolpe, N (Eds.). 2014. Caracterización y propiedades de los Suelos de la Patagonia Occidental (Aysén). Instituto de Investigación Agropecuaria. Boletín N°298. Coyhaique, Chile.
- Hooper, D., Solan, M., Symstad, A., Díaz, S., Gessner, M., Buchmann, N., Degrange, V., Grime, P., Hulot, F., Mermillod-Blondin, F., Roy, J., Sphen, E. y van Peer, L. 2002. *Species diversity, functional diversity and ecosystem functioning*, pp. 195-208. En: Loreau, M., Naeem, S., y Inchausti, P. (Eds.), *Biodiversity and ecosystem functioning: synthesis and perspectives*. Oxford University Press Inc, Nueva York, Estados Unidos.
- Hutchinson, T., Boerner, R., Iverson, L., Sutherland, S. y Sutherland, E. 1999. Landscape patterns of understory composition and richness across a moisture and nitrogen mineralization gradient in Ohio (U.S.A.) *Quercus* forest. *Plant Ecology* 144: 177-189.
- Iturraspe, R. y Strelin, J. 2002. Dinámica de procesos y geformas vinculadas al retroceso del glaciar O'Higgins – Campo de Hielo Patagónico Sur, Chile. *Anales del Instituto de la Patagonia* 30: 13-24.
- Kent, M. 2011. *Vegetation description and data analysis: a practical approach*. John Wiley & Sons, Chichester, Sussex del Oeste, Reino Unido.

- Kitayama, K. 1992. An altitudinal transect study of vegetation on Mountain Kinabalu, Borneo. *Vegetatio* 102: 149-171.
- Körner, C. 1998. A re-assessment of high elevation treeline positions and their explanation. *Oecologia* 115:445-459
- Legendre, P., Galzin, R. y Harmelin-Vivien, M.L. 1997. Relating behavior to habitat: solutions to the fourth-corner problem. *Ecology* 78:547-562.
- Londo, G. 1984. *The decimal scale for relevés of permanent quadrats*, pp. 45-49. En: R. Knapp (ed.), *Sampling methods and taxon analysis in vegetation science*. The Hague, The Netherlands. Dr. W. Junk Publishers, La Haya, Países Bajos.
- Luebert, F., y Pliscoff, P. 2006. Sinopsis bioclimática y vegetacional de Chile. Editorial Universitaria. Santiago, Chile.
- Martinic, M. 2005. De la trapanada de Aysén. Ediciones Fundación Río Baker, Santiago, Chile.
- Masioskas, M. y Villalba, R. 2004. Climatic significance of intra-annual bands in the wood of *Nothofagus pumilio* in the Southern Patagonia. *Trees* 18: 696-704.
- McCune, B. y Grace, J.B. 2002. *Analysis of Ecological Communities*. MjM Software Desing. Oregon, EE. UU.
- Molina, J., Lumbreras, A., Benavent-González, A., Rozzi, R. y Sancho, L. 2016. Plant communities as bioclimate indicators on Isla Navarino, one of the southernmost forested areas of the world. *Gayana Botanica* 73(2): 391-401.
- Moore, D. 1983. *Flora of Tierra del Fuego*. Missouri Botanical Garden, Shropshire, Inglaterra, Reino Unido.
- Mueller-Dombois, D. y Ellenberg, H. 1974. *Aims and methods of vegetation ecology*. John Wiley & Sons, Nueva York, Estados Unidos.
- Oliver, C. y Larson, B. 1996. *Forest Stand Dynamics*. Update Edition. McGraw-Hill Inc. Nueva York, Estados Unidos.
- Pakeman, R. 2011. Functional diversity indices reveal the impacts of land use intensification on plant community assembly. *Journal of Ecology* 99: 1143-1151.
- Peck, J. 2010. *Multivariate Analysis for Community Ecologist. Step by step using PC-ORD*. MjM Software Desing. Gleneden Beach, Oregon, Estados Unidos.
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M.S., Cornwell, W.K., Craine, J.M., Gurvich, D.E., Urcelay, C., Veneklass, E.J., Reich, P.B., Poorter, L., Wright, I.J., Ray, P., Enrico, L., Pausas, J.G., de Vos, A.C.,

- Buchmann, N., Funes, G., Quétier, F., Hodgson, J.G., Thompson, K., Morgan, H.D., terSteege, H., van der Heijden, M.G.A., Sack, L., Blonder, B., Poschlod, P., Vaieretti, M.V., Conti, G., Staver, A.C., Aquino, S. y Cornelissen, J.H.C. 2013. New handbook for standardized measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61: 167-234.
- Petchey, O. y Gatton, K. 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters* 5: 402-411.
- Pisano, E. 1977. Fitogeografía de Fuego-Patagonia chilena. I. Comunidades vegetales entre las latitudes 52 y 56 °S. *Anales del Instituto de la Patagonia* 8: 121-250.
- Pollmann, W. y Hildebrand, R. 2005. *Structure and the composition of species in timberline ecotones of the Southern Andes*, pp. 117-151. En Broll, G. y Keplin, B. 2005. *Mountain Ecosystems*, Springer Berlin Heidelberg, Nueva York, Estados Unidos.
- Promis, A. 2013. Medición y estimación del ambiente lumínico en el interior del bosque. Una revisión. *Revista Chapingo. Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 19(1): 139-146.
- Ramírez, C., Sandoval, V., San Martín, C., Álvarez, M., Pérez, Y. y Novoa, C. 2012. El paisaje rural antropogénico de Aisén, Chile: Estructura y dinámica de la vegetación. *Gayana Botanica* 69(2): 219-231.
- Reich, P.B., Wright, I.J., Cavender-Bares, J., Craine, J.M., Oleksyn, J., Westoby, M. y Walters, M.B. 2003. The evolution of plant functional variation: traits, spectra and strategies. *International Journal of Plant Sciences* 164(3): 143-164.
- Renner, S. y Ricklefs, R. 1995. Dioecy and its correlate in the flowering plants. *American Journal of Botany* 82(5):596-606.
- Revilla, T. y Encinas-Viso, F. 2015. Ecología y evolución de la endozoocoria. *Acta Biologica Venezuelica* 35(2): 187-215.
- Rivera, A., Cassasa, G., Bamber, J. y Käab, A. 2005. Ice-elevation changes of glaciar Chico, southern Patagonia, using ASTER DEMs, aerial photographs and GPS data. *Journal of Glaciology* 51(172): 105-112.
- Riveros, M. 1991. Aspectos sobre la biología reproductiva en dos comunidades del sur de Chile, 40°S. Tesis para obtener el grado de Doctor en Ciencias, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile.
- Roig, F., Anchorena, J., Dollenz, O., Faggi, A. y Méndez, E. 1985. *Las comunidades vegetales de la transecta botánica de la Patagonia Austral*, 350-518 pp. En: Boelcke, O., Moore, D. y Roig, F (Eds.). *Transecta botánica de la Patagonia Austral*. Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas. Buenos Aires, Argentina.

- Romanyà, J., Fons, J., Sauras-Yera, T., Gutiérrez, E. y Vallejo, R. 2005. Soil-plant relationships and distribution in old growth *Nothofagus betuloides* and *Nothofagus pumilio* forest of Tierra del Fuego. *Geoderma* 124: 169-180.
- Rosbakh, S., Römermann, C. y Poschlod, P. 2015. Specific leaf area correlates with temperature: new evidence of trait variation at the population, species and community levels. *Alpine Botany* 125(2): 79-86.
- Silva, P., Quinteros, C., Greslebin, A., Bava, J. y Defossé, G. 2017. Characterization of *Nothofagus pumilio* (Lenga) understory in managed and unmanaged forest of Central Patagonia, Argentina. *Forest Science* 63(2): 173-183.
- Schmidt, H. y Urzúa, A. 1982. Transformación y manejo de los bosques de Lenga en Magallanes. Facultad de Ciencias Agrarias, Veterinarias y Forestales, Universidad de Chile. Santiago, Chile.
- Smith, R. y Smith, T. 2008. Ecología. 6ta Edición. Addison-Wesley, Madrid, España.
- Specht, R., y Rundel, P. 1990. Sclerophylly and foliar nutrient status of Mediterranean-climate plant communities in southern Australia. *Australian Journal of Botany* 38(5): 459-474.
- Tárrega, R., Calvo, L., Marcos, E. y Taoada, A. 2006. Forest structure and understory diversity in *Quercus pirenaica* communities with different human uses and disturbances. *Forest Ecology and Management* 227: 50-58.
- Tilman, D. 2001. Functional Diversity. *Encyclopedia of Biodiversity* 3(1): 109-120.
- Tsuyaca, H. 2006. Mechanism of leaf-shape determination. *Annu. Rev. Plant Biol.* 57: 477-496.
- Departamento de Agricultura de Estados Unidos (USDA), Servicio de Investigación Agrícola (ARS) y Servicio de Conservación de Recursos Naturales (NRCS). 1999. Soil quality Test Kir Guide. [En línea] <https://www.nrcs.usda.gov/Internet/FSE_DOCUMENTS/stelprdb1044790.pdf> [Revisado: 28 noviembre del 2017].
- Uribe, J., Cabrera, M., de la Fuente, A. y Paneque, M. 2012. Atlas bioclimático de Chile. Universidad de Chile, Santiago, Chile.
- Veblen, T. y Schlegel, F. 1982. Reseña ecológica de los bosques del sur de Chile. *Bosque* 4(2): 73-115.
- Veblen, T., Ashton, D., Lorenz, D.C. y Cortés, M. 1989. *Nothofagus* stand development on in-transit moraines, Casa Pangue Glacier, Chile. *Arctic and Alpine Research* 21(2): 144-155.

- Veblen, T., Kitzberger, T., Burns, B. y Rebertus, J. 1995. Perturbaciones y dinámica de regeneración en bosque andinos del sur de Chile y Argentina, pp. 169-198. En: Armesto, J., Villagrán, C. y Arroyo, M. (Eds.). *Ecología de los bosques nativos de Chile*. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
- Veblen, T., Donoso, C., Kitzberger, T. y Rebertus, A.J. 1996. *Ecology of Southern Chilean and Argentinean Nothofagus forests*, pp. 293-353. En: Veblen, T., Hill, R.S. y Read, J. (Eds.), *The Ecology and Biogeography of Nothofagus Forests*. Yale University Press, Nueva Haven, Estados Unidos.
- Veblen, T., Kitzberger, T. y Villalba, R. 2005. *Nuevos paradigmas en ecología y su influencia sobre el conocimiento de la dinámica de los bosques del sur de Argentina y Chile*. En: Arturi, M.F., Frangi, J.L. y Goya, J.F. (Eds.), *Ecología y Manejo de los Bosques de Argentina*. EDULP, La Plata, Argentina.
- Vidal, O. y Reif, A. 2011. Efecto de un incendio forestal causado por un turista sobre bosques de *Nothofagus pumilio* en la reserva de la biosfera Torres del Paine, Chile (Patagonia Austral). *Bosque* 32(1): 64-76.
- Villagrán, C., Armesto, J. y Leiva, R. 1986. Recolonización postglacial de Chiloé insular: evidencias basadas en la distribución geográfica y los modos de dispersión de la flora. *Revista Chilena de Historia Natural* 59: 19-39.
- Willson, M. 1991. Dispersal of seeds by frugivorous animals in temperate forests. *Revista Chilena de Historia Natural* 64: 537-554.
- Zar, J. H. 1999. *Biostatistical analysis*. University of Chicago Press, Nueva Jersey, Estados Unidos.
- Zuloaga, F.O., Morrone, O. y Belgrano, M.J. 2008. Catálogo de Plantas Vasculares del Cono Sur (Argentina, Sur de Brasil, Chile, Paraguay y Uruguay). Vol. 1-3. Missouri Botanical Garden, Saint Louis, Missouri.

ANEXOS

Anexo I. Fotografías registro de uso y perturbación antrópica.



a) Bosque de *Nothofagus pumilio* estudiado. En fotografía inferior se observa cerco que delimita propiedad de colonizador de la península La Carmela, y en círculos rojos se encuentran fustes quemados, signos de incendios.



b) Bosque de *Nothofagus pumilio* incendiado en sector sureste de la Península La Carmela. Este sector se encuentra fuera del área de estudio.

Anexo II. Escala de Londo y estimación de cobertura vegetal (Londo, 1984).

Escala ordinal	Cobertura/Abundancia (%)	Valor Cobertura (%)
0,1	<1	0,5
0,2	1-3	2,0
0,4	3-5	4,0
1	5-15	10,0
2	15-25	20,0
3	25-35	30,0
4	35-45	40,0
5	45-55	50,0
6	55-65	60,0
7	65-75	70,0
8	75-85	80,0
9	85-95	90,0
10	95-100	97,5

Anexo III. Bibliografía consultada para elaboración de matriz de rasgos funcionales (BDRF).

Arroyo, M.T.K. y Squeo, F. 1990. Relationship between plants breeding systems and pollination. In: S. Kawano (eds.) <i>Biological Approaches and Evolutionary trends in Plants</i> , Academic Press, London. P: 205-227.
Arroyo, M.T.K., Armesto, J.J. y Primack, R. 1983. Tendencias altitudinales y latitudinales en mecanismos de polinización en la zona andina de los andes templados de Sudamérica. <i>Revista Chilena de Historia Natural</i> , 56(2): 159-180.
Carmona, E.C., Ortíz, A.C. y Ortíz, A.C. 2009. Plantas prohibidas o restringidas por su toxicidad: flora psicotrópica. <i>Boletín del Instituto de Estudios Giennenses</i> , 200: 73-123.
Carmona, E.C., Ortíz, A.C. y Ortíz, A.C. 2009. Plantas prohibidas o restringidas por su toxicidad: flora psicotrópica. <i>Boletín del Instituto de Estudios Giennenses</i> , 200: 73-123.
Correa, M. 1984. Flora Patagónica. Parte II. Colección Científica del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria. Buenos Aires, Argentina.
Correa, M. 1984. Flora Patagónica. Parte III. Colección Científica del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria. Buenos Aires, Argentina.
Correa, M. 1984. Flora Patagónica. Parte IVa Dicotyledones dialipétalas (Salicaceae a Cruciferae). Colección Científica del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria. Buenos Aires, Argentina.
Correa, M. 1984. Flora Patagónica. Parte IVb Dicotyledones dialipétalas (Salicaceae a Cruciferae). Colección Científica del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria. Buenos Aires, Argentina.
Correa, M. 1984. Flora Patagónica. Parte V. Colección Científica del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria. Buenos Aires, Argentina.
Correa, M. 1984. Flora Patagónica. Parte VI. Colección Científica del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria. Buenos Aires, Argentina.
Correa, M. 1984. Flora Patagónica. Parte VII. Colección Científica del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria. Buenos Aires, Argentina.
Cuevas, J., Arroyo, M. 1999. Ausencia de banco de semillas persistente en <i>Nothofagus pumilio</i> (Fagaceae) en Tierra del Fuego, Chile. <i>Revista Chilena de Historia Natural</i> 72 73-82.
Dollenz, O. 1995. Los árboles y bosques de Magallanes. Ediciones de la Universidad de Magallanes, Punta Arenas, Chile.
Domínguez, E., Pisano, E. y Dollenz, O. 1999. Colonización vegetal en el área periglacial del Glaciar Nueva Zelândia, Cordillera Darwin de Tierra del Fuego, Chile. <i>Anales del Instituto de la Patagonia, Serie Ciencias Naturales</i> , 27: 7-16.
González, M., Donoso, C., Ovalle, P. y Martínez-Pastour, G. 2006. <i>Nothofagus pumilio</i> (Poepp. et endl) Krasser. Lenga, roble blanco, leñar, roble de Tierra del Fuego. En: Donoso, C., Spurr, S. H., Ambasht, R. S., Dansereau, P. M., Pineda, S., Soto, A. V. y Kammesheidt, L. 2006. Las especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina autoecología. Santiago, Chile

Guerrido, C. y Fernández, D. 2011. Flora Paragonia. Editorial Fantástico Sur. Punta Arenas, Chile.
López, C. 2015. Oferta de semillas y ecología de la germinación de una especie altoandina, como aproximación a las estrategias de reclutamiento. Proyecto de trabajo de grado para optar al Título de Licenciada en Biología. Universidad distrital Francisco José de Caladas. Facultad de Ciencias y Educación. Bogotá D.C.
Marticorena, A.E. y Cavieres L.A. 2000. <i>Acaena magellanica</i> (Lam.) Vahl (Rosaceae). <i>Gayana Botanica</i> , 57(1): 107-113.
Marticorena, C. y Rodríguez, R (Eds.). 2001. Flora de Chile Vol. 2 , Winteraceae-Ranunculaceae. Universidad de Concepción, Concepción, Chile.
Moore, D. 1983. Flora of Tierra del Fuego. Anthony Nelson, England, Missouri Botanical Garden, EEUU.
Morales, S. y Ladio, A. 2012. Plantas aromáticas con órganos subterráneos de importancia cultural en la patagonia argentina: una aproximación a sus usos desde la etnobotánica, la percepción sensorial y la anatomía. <i>Darwiniana</i> 50(1): 7-24.
Muñoz-Schick, M. 1980. Flora del Parque Nacional Puyehue. Editorial Universitaria, Chile.
Niklischek, E. 2005. Estudio, multiplicación y manejo de especies nativas con aptitud ornamental, presentes en la flora patagónica de la XI región. Informe técnico y de gestión final. Centro Trapanada, Universidad Austral de Chile. Fundación para la innovación agraria.
Niklischek, E. 2005. Estudio, multiplicación y manejo de especies nativas con aptitud ornamental, presentes en la flora patagónica de la XI región. Informe técnico y de gestión final. Centro Trapanada, Universidad Austral de Chile. Fundación para la innovación agraria.
Proyecto Río Condor, .Listado de especies proyecto Río Condor Forestal Trillium Ltda. Estudio de Impacto Ambiental. Dames y Moore.
Riedeman, M.P., Teillier, S. y Aldunate, G. 2014. Arbustos nativos de la zona centro-sur de Chile. Guía de Campo. Ed. Corporación Chilena de la Madera, Comcepción, Chile, 308 p.
Riveros, G.M. 1991. Biología reproductiva en especies vegetales de dos comunidades de la zona templada del sur de Chile, 40° s. Tesis doctoral, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago.
Toiani, H.O. 1985. Las especies de <i>Baccharis</i> (Compositae) de la Provincia de La Pampa. <i>Revista Facultad de Agronomía Universidad Nacional de La Pampa</i> , 1: 35-80.
Velázquez, N., Burry, L., Mancini, M. y Fugassa, M. 2010. Coprolitos de camélidos del holoceno como indicadores medioambientales. <i>Magallania</i> , 38(2): 213-229.
Villagran, C., Armesto, J. y Leiva, R. 1986. Recolonización postglacial de Chiloé insular: evidencias basadas en la distribución geográfica y los modos de dispersión de flora. <i>Revista Chilena de Historia Natural</i> , 59: 19-39.
Zuloaga, F.O., Morrone, O. y Belgrano, M.J. 2008. Catálogo de Plantas Vasculares del Cono Sur (Argentina, Sur de Brasil, Chile, Paraguay y Uruguay). Vol. 1-3. Saint Louis, Missouri.

Anexo IV. Fotografías del sotobosque de las asociaciones vegetales encontradas en la península La Carmela, en cercanía al Campo de Hielo Sur.



a) Sotobosque del bosque de *Nothofagus pumilio* con *Chilotrimum diffusum* y *Osmorhiza chilensis*.

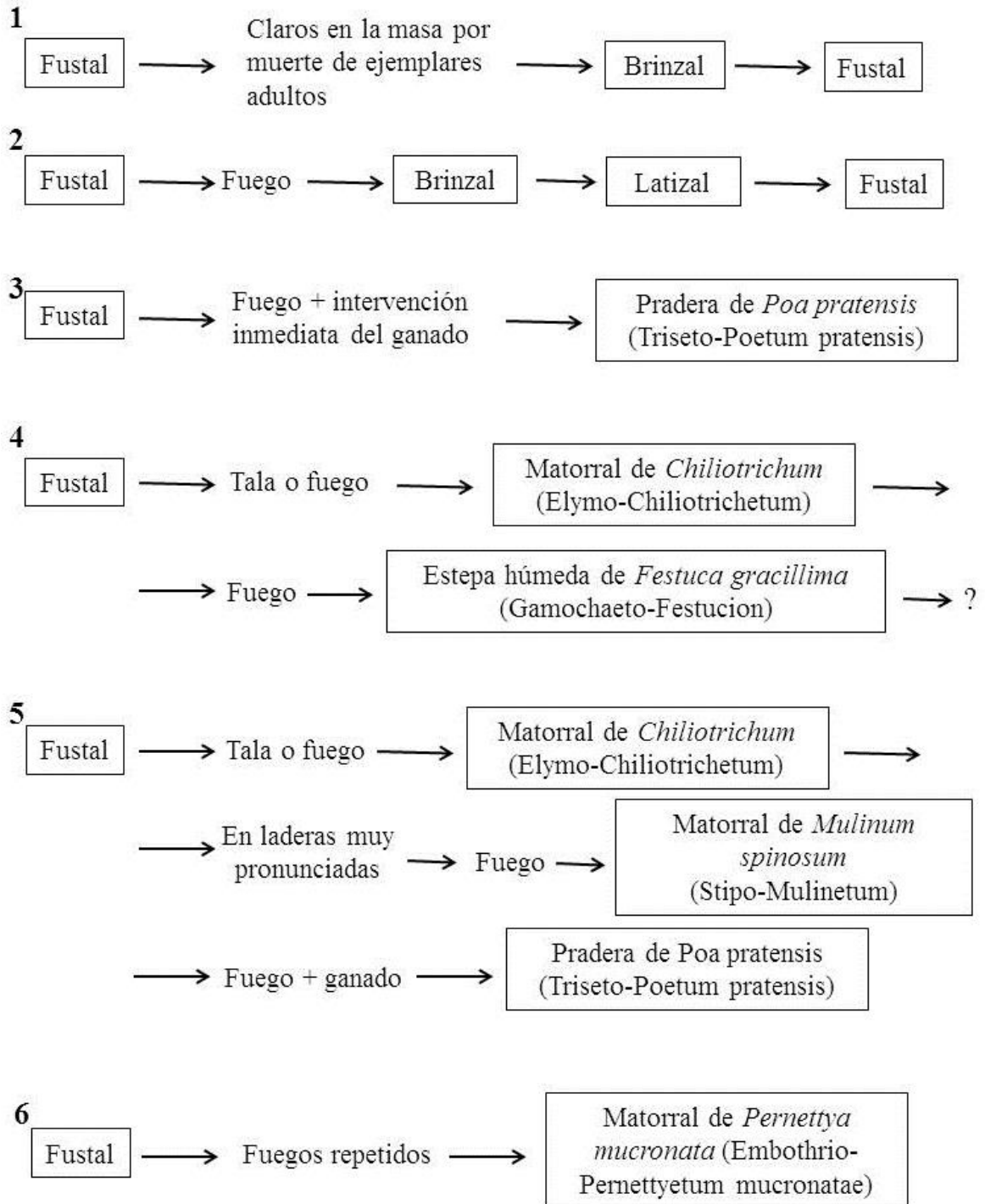


b) Sotobosque del bosque de *Nothofagus pumilio* con *Ribes cucullatum*.

Anexo V. Clasificación de pH de los suelos, según el Servicio de Conservación de Recursos Naturales del Departamento de Agricultura de los Estados Unidos (Fuente: USDA – ARS - NRCS, 1999).

Denominación	Rango de Ph
Ultra ácido	< 3,5
Extremadamente ácido	3,5–4,4
Muy fuertemente ácido	4,5–5,0
Fuertemente ácido	5,1–5,5
Moderadamente ácido	5,6–6,0
Ligeramente ácido	6,1–6,5
Neutro	6,6–7,3
Ligeramente alcalino	7,4–7,8
Moderadamente alcalino	7,9–8,4
Fuertemente alcalino	8,5–9,0
Muy fuertemente alcalino	> 9,0

CICLOS DINÁMICOS EN EL BOSQUE DE LENGA



APÉNDICES

I. Lista florística

Cuadro I. Lista florística utilizada.

GT	Familia	Género	Nombre científico	OF	FV
Ec	Apiaceae	Osmorhiza	<i>Osmorhiza chilensis</i> Hook. et Arn.	n	Hp
	Asteraceae	Baccharis	<i>Baccharis patagonica</i> Hook. et Arn.	n	a
		Chiliotrichum	<i>Chiliotrichum diffusum</i> (G. Forst.) Kuntze	n	a
		Hypochaeris	<i>Hypochaeris glabra</i> L.	i	ha
		Lagenophora	<i>Lagenophora hariotii</i> Franch.	n	hp
		Macrachaerium	<i>Macrachaenium gracile</i> Hook. f.	n	hp
		Perezia	<i>Perezia recurvata</i> (Vahl) Less.	n	hp
		Senecio	<i>Senecio chionophilus</i> Phil.	n	a
	Berberidaceae	Berberis	<i>Berberis microphylla</i> G. Forst.	n	a
	Brassicaceae	Cardamine	<i>Cardamine glacialis</i> (G. Forst.) DC.	n	hp
		Draba	<i>Draba magellanica</i> Lam.	n	hp
	Caryophyllaceae	Cerastium	<i>Cerastium arvense</i> L.	i	hp
		Colobanthus	<i>Colobanthus quitensis</i> (Kunth) Bartl.	n	hp
		Stellaria	<i>Stellaria media</i> (L.) Cirillo	i	ha
	Celastraceae	Maytenus	<i>Maytenus disticha</i> (Hook. f.) Urban	n	a
	Ericaceae	Empetrum	<i>Empetrum rubrum</i> Vahl ex Willd.	n	a
		Gaultheria	<i>Gaultheria mucronata</i> (L. f.) Hook. et Arn.	n	a
			<i>Gaultheria pumila</i> (L. f.) D.J. Middleton	n	a
	Escalloniaceae	Escallonia	<i>Escallonia serrata</i> Sm.	n	a
	Euphorbiaceae	Dysopsis	<i>Dysopsis glechomoides</i> (A. Rich.) Müll. Arg.	n	hp
	Grossulariaceae	Ribes	<i>Ribes cucullatum</i> Hook. et Arn.	n	a
	Gunneraceae	Gunnera	<i>Gunnera magellanica</i> Lam.	n	hp
	Myrtaceae	Myrteola	<i>Myrteola nummularia</i> (Poir.) O. Berg	n	a
	Nothofagaceae	Nothofagus	<i>Nothofagus pumilio</i> (Poepp. et Endl.) Krasser	n	A
	Ranunculaceae	Ranunculus	<i>Ranunculus biternatus</i> Sm.	n	ha
	Rosaceae	Acaena	<i>Acaena magellanica</i> (Lam.) Vahl	n	hp
			<i>Acaena ovalifolia</i> Ruiz et Pav.	n	hp
		Rubus	<i>Rubus geoides</i> Sm.	n	hp
	Santalaceae	Nanodea	<i>Nanodea muscosis</i> Banks ex C.F. Gaertn.	n	hp
	Violaceae	Viola	<i>Viola maculata</i> Cav.	n	hp
		Viola	<i>Viola magellanica</i> G. Forst.	n	hp

GT: grupo taxonómico (Ec: eudicotilénónea; Mc: monocotiledónea; Ml: monilófito). OF: origen fitogeográfico; (n: nativa; i: introducida). FV: forma de vida (ha: herbácea anual; hp: herbácea perenne; a: arbusto; A: árbol).

Cuadro I. Lista florística utilizada (continuación).

GT	Familia	Género	Nombre científico	OF	FV
Mc	Juncaceae	Luzula	<i>Luzula excelsa</i> Buchenau	n	hp
	Orchidaceae	Codonorchis	<i>Codonorchis lessonii</i> (Brongn.) Lindl.	n	hp
		Gavilea	<i>Gavilea lutea</i> (Pers.) M.N. Correa	n	hp
	Poaceae	Anavella	<i>Anavella flexuosa</i> (L.) Drejer	n	hp
		Festuca	<i>Festuca pallescens</i> (St.-Yves) Parodi	n	hp
		Phleum	<i>Phleum alpinum</i> L.	n	hp
		Poa	<i>Poa alopecurus</i> (Gaudich. ex Mirb.) Kunth	n	hp
			<i>Poa annua</i> L.	i	ha
<i>Poa glauca</i> Vahl	i		hp		
MI	Blechnaceae	Blechnum	<i>Blechnum penna marina</i> (Poiret) Kuhn	n	hp

GT: grupo taxonómico (Ec: eudicotiledónea; Mc: monocotiledónea; MI: monilófito). OF: origen fitogeográfico; (n: nativa; i: introducida). FV: forma de vida (ha: herbácea anual; hp: herbácea perenne; a: arbusto; A: árbol).

II. Valor de Importancia

Cuadro II. Especies según valor de importancia (VI) para las asociaciones de *Nothofagus pumilio* con *Chiliotrichum diffusum* y *Osmorhiza chilensis* (A1) y *Nothofagus pumilio* con *Ribes cucullatum* (A2), además de la situación general.

Especie	A1	A2	Total	Especie	A1	A2	Total
<i>Acaena magellanica</i>	0,0	9,0	5,3	<i>Lagenophora hariotii</i>	0,0	1,1	0,7
<i>Acaena ovalifolia</i>	2,3	7,2	4,9	<i>Luzula excelsa</i>	0,0	0,8	0,6
<i>Avenella flexuosa</i>	1,8	0,0	0,6	<i>Macrachaenium gracile</i>	0,0	1,4	0,8
<i>Baccharis patagonica</i>	0,0	1,7	1,1	<i>Maytenus disticha</i>	30,0	1,4	15,1
<i>Berberis microphylla</i>	16,8	5,1	10,0	<i>Myrteola nummularia</i>	0,0	0,8	0,6
<i>Blechnum penna marina</i>	0,0	4,3	2,5	<i>Nanodea muscosa</i>	0,0	1,9	1,2
<i>Cardamine glacialis</i>	0,0	3,0	1,9	<i>Nothofagus pumilio</i>	10,6	14,7	13,0
<i>Cerastium arvense</i>	5,7	1,7	2,9	<i>Osmorhiza chilensis</i>	17,2	5,3	9,6
<i>Chiliotrichum diffusum</i>	17,4	2,5	8,3	<i>Perezia recurvata</i>	3,9	0,0	1,2
<i>Codonorchis lessonii</i>	0,0	1,7	1,1	<i>Phleum alpinum</i>	0,0	1,1	0,7
<i>Colobanthus quitensis</i>	0,0	2,7	1,8	<i>Poa alopecurus</i>	10,1	8,8	8,8
<i>Draba magellanica</i>	0,0	3,3	2,3	<i>Poa annua</i>	0,0	1,9	1,2
<i>Dysopsis glechomoides</i>	0,0	1,4	0,8	<i>Poa glauca</i>	0,0	4,4	2,7
<i>Empetrum rubrum</i>	13,9	19,8	16,3	<i>Ranunculus biternatus</i>	0,0	3,5	2,2
<i>Escallonia serrata</i>	4,6	0,0	2,0	<i>Ribes cucullatum</i>	0,0	13,6	8,3
<i>Festuca pallescens</i>	0,0	1,7	1,1	<i>Rubus geoides</i>	0,0	7,1	3,9
<i>Gaultheria mucronata</i>	74,1	32,6	53,5	<i>Senecio chionophilus</i>	0,0	5,4	3,4
<i>Gaultheria pumila</i>	0,0	6,7	3,7	<i>Stellaria media</i>	0,0	1,7	1,1
<i>Gavilea lutea</i>	8,2	5,4	6,2	<i>Viola maculata</i>	8,2	1,4	3,6
<i>Gunnera magellanica</i>	0,0	11,9	6,2	<i>Viola magellanica</i>	0,0	3,3	2,1
<i>Hypochaeris glabra</i>	0,0	0,8	0,6				

III. Análisis de especies indicadoras

Cuadro III. Análisis de especies indicadoras extendido. Condición dominante, valor indicador y valor de p, con $\alpha=0,05$. Se incluye frecuencia y abundancia de especies por asociación. Asociación (A): A1 = bosque de *N. pumilio* con *C. diffusum* y *O. chilensis*. A2 = bosque de *N. pumilio* con *R. cucullatum*. Condición dominante 1: A1. Condición dominante 2: A2. Condición dominante 3: común para todas las dos asociaciones.

Especie	Condición dominante	ValInd	p-value	Frecuencia (%)		Abundancia (%)	
				A1	A2	A1	A2
<i>Acaena magellanica</i>	2	0,68	0,100	0	46	0,0	2,2
<i>Acaena ovalifolia</i>	3	0,50	NA	14	31	0,6	2,0
<i>Avenella flexuosa</i>	1	0,38	0,390	14	0	0,1	0,0
<i>Bacharis patagónica</i>	2	0,39	0,560	0	15	0,0	0,1
<i>Berberis microphylla</i>	1	0,79	0,030	71	31	8,0	1,0
<i>Blechnum penna-marina</i>	2	0,48	0,425	0	23	0,0	1,0
<i>Cardamine glacialis</i>	2	0,48	0,430	0	23	0,0	0,3
<i>Cerastium arvense</i>	1	0,58	0,240	43	15	0,4	0,1
<i>Chilotrimum diffusum</i>	1	0,90	0,005	86	15	6,9	0,5
<i>Codonorchis lessonii</i>	2	0,39	0,530	0	15	0,0	0,1
<i>Colobanthus quitensis</i>	2	0,48	0,485	0	23	0,0	0,2
<i>Draba magellanica</i>	2	0,55	0,275	0	31	0,0	0,2
<i>Dysopsis glechomoides</i>	2	0,28	1,000	0	8	0,0	0,3
<i>Empetrum rubrum</i>	3	0,63	NA	43	38	8,6	7,7
<i>Escallonia serrata</i>	1	0,38	0,315	14	0	2,9	0,0
<i>Festuca patagónica</i>	2	0,39	0,510	0	15	0,0	0,1
<i>Gaultheria mucronata</i>	3	0,95	NA	100	85	61,4	11,7
<i>Gaultheria pumila</i>	2	0,48	0,570	0	23	0,0	2,2
<i>Gavilea lutea</i>	3	0,67	NA	57	38	1,2	0,8
<i>Gunnera magellanica</i>	2	0,48	0,390	0	23	0,0	4,7
<i>Hypochaeris glabra</i>	2	0,28	1,000	0	8	0,0	0,0
<i>Lagenophora hariotii</i>	2	0,28	1,000	0	8	0,0	0,2
<i>Luzula excelsa</i>	2	0,28	1,000	0	8	0,0	0,0
<i>Macrachaenium gracile</i>	2	0,28	1,000	0	15	0,0	0,2
<i>Maytenus disticha</i>	1	0,75	0,015	57	8	22,9	0,3
<i>Myrteola nummularia</i>	2	0,28	1,000	0	8	0,0	0,3
<i>Nanodea muscosis</i>	2	0,39	0,510	0	8	0,0	0,0
<i>Nothofagus pumilio</i>	3	0,89	NA	57	92	3,6	2,7
<i>Osmorhiza chilensis</i>	1	0,92	0,005	100	38	4,9	0,7
<i>Perezia recurvata</i>	1	0,53	0,110	29	0	0,4	0,0
<i>Phleum alpinun</i>	2	0,28	1,000	0	8	0,0	0,2
<i>Poa alopecurus</i>	3	0,81	NA	71	62	1,3	1,3

Cuadro III. Análisis de especies indicadoras extendido (continuación).

Especie	Condición dominante	ValInd	p-value	Frecuencia (%)		Abundancia (%)	
				A1	A2	A1	A2
<i>Poa annua</i>	2	0,39	0,515	0	15	0,0	0,2
<i>Poa glauca</i>	2	0,55	0,255	0	31	0,0	0,7
<i>Ranunculus biternatus</i>	2	0,48	0,445	0	23	0,0	0,6
<i>Ribes cucullatum</i>	2	0,92	0,005	0	85	0,0	2,5
<i>Rubus geoides</i>	2	0,48	0,365	0	23	0,0	2,3
<i>Senecio chionophilus</i>	2	0,62	0,130	0	38	0,0	0,8
<i>Stellaria media</i>	2	0,39	0,570	0	15	0,0	0,1
<i>Viola maculata</i>	1	0,68	0,035	57	8	1,2	0,3
<i>Viola magellanica</i>	2	0,48	0,460	0	23	0,0	0,5

IV. Especies exclusivas y comunes

Cuadro IV. Listado de especies exclusivas para las asociaciones encontradas y especies comunes, que se encuentran en ambas.

<i>N. pumilio</i> con <i>C. diffusum</i>	<i>N. pumilio</i> con <i>R. cucullatum</i>	Comunes
<i>Avenella flexuosa</i>	<i>Acaena magellanica</i>	<i>Luzula excelsa</i> <i>Macrachaenium gracile</i>
<i>Escallonia serrata</i>	<i>Baccharis patagonica</i>	<i>Acaena ovalifolia</i>
<i>Perezia recurvata</i>	<i>Blechnum penna-marina</i>	<i>Berberis microphylla</i>
	<i>Cardamine glacialis</i>	<i>Cerastium arvense</i>
	<i>Codonorchis lessonii</i>	<i>Chilotrichum diffusum</i>
	<i>Colobanthus quitensis</i>	<i>Empetrum rubrum</i>
	<i>Draba magellanica</i>	<i>Gaultheria mucronata</i>
	<i>Dysopsis glechomoides</i>	<i>Gavilea lutea</i>
	<i>Festuca pallescens</i>	<i>Maytenus disticha</i>
	<i>Gaultheria pumila</i>	<i>Nothofagus pumilio</i>
	<i>Gunnera magellanica</i>	<i>Osmorhiza chilensis</i>
	<i>Hypochaeris glabra</i>	<i>Poa alopecurus</i>
	<i>Lagenophora hariatii</i>	<i>Viola maculata</i>
		<i>Viola magellanica</i>

V. Test U Mann Whitney

Cuadro V. Resultados de salida del test no paramétrico U Mann Whitney, para comparar índices de diversidad de los grupos 1 y 2. Se señala el valor de U, el valor de Z (distribución normal) y los valores de p. ($\alpha=0,05$)

U Mann Whitney para asociaciones encontradas ($\alpha=0,05$)									
	Riqueza			Abundancia			Diversidad		
	U	Z	p-value	U	Z	p-value	U	Z	p-value
General	26	1,50561	0,13104	9	-3,07788	0,00208	21	1,90183	0,05744
Forma de vida									
Nativa	29	1,26789	0,20408	8	-2,93199	0,00338	23	1,74334	0,08186
Introducida	35	0,83205	0,40654	39	0,47546	0,63122	8	1,54280	0,12356
Forma de vida									
Herbácea anual	25	1,62448	0,10524	25	1,62448	0,10524	10	0,82158	0,41222
Herbácea perenne	30	1,18864	0,23404	35	0,79243	0,42952	44	0,07924	0,93624
Arbusto	39	-0,51508	0,60306	5	-3,20934	0,00132	33	-0,95091	0,34212
Árbol	30	1,22826	0,21870	30	1,22826	0,21870	33	0,05025	0,96012
Grupo taxonómico									
Eudicotiledonea	32	1,06978	0,28462	5	-3,16972	0,00152	23	1,74334	0,08186
Monocotiledonea	28	1,38675	0,16452	37	0,67356	0,50286	21	1,77482	0,07672
Monilófito	35	0,79243	0,42952	35	0,79243	0,42952	20	0,07319	0,94420

VI. Análisis de la cuarta esquina (FCA). Interacciones rasgo-asociación.

Cuadro VI. Resultados de FCA para las interacciones rasgo-asociación. Asociación 1: *Nothofagus pumilio* con *Chilotrimum diffusum* y *Osmorhiza chilensis*. Asociación 2: *Nothofagus pumilio* con *Ribes cucullatum*.

N	Asociación	Rasgo	Categoría	χ^2	p-valor	p ajustado
1	1	Sexualidad	Hermafrodita	30,1	0,080	0,366
2	1	Sexualidad	Dioica	50,0	0,044	0,246
3	1	Sexualidad	Polígama	4,8	0,696	0,743
4	1	Sexualidad	Monoica	2,6	0,722	0,745
5	2	Sexualidad	Hermafrodita	23,6	0,007	0,069
6	2	Sexualidad	Dioica	36,2	0,003	0,048
7	2	Sexualidad	Polígama	1,9	0,342	0,576
8	2	Sexualidad	Monoica	4,1	0,385	0,552
9	1	Polinización	Anemogamia	69,1	0,132	0,424
10	1	Polinización	Zoogamia	18,4	0,132	0,437
11	2	Polinización	Anemogamia	52,5	0,003	0,048
12	2	Polinización	Zoogamia	13,3	0,002	0,048
13	1	Fruto	Aquenio	5,5	0,329	0,575
14	1	Fruto	Cariópside	1,1	0,186	0,459
15	1	Fruto	Baya	48,6	0,041	0,243
16	1	Fruto	Sin	0,0	0,612	0,743
17	1	Fruto	Silicua	0,0	0,381	0,554
18	1	Fruto	Cápsula	20,2	0,643	0,735
19	1	Fruto	Esquizocarpo	3,5	0,766	0,774
20	1	Fruto	Drupa	6,0	0,682	0,735
21	1	Fruto	Nuez	2,6	0,371	0,556
22	2	Fruto	Aquenio	8,8	0,349	0,550
23	2	Fruto	Cariópside	3,5	0,190	0,445
24	2	Fruto	Baya	22,9	0,022	0,172
25	2	Fruto	Sin	1,3	0,731	0,746
26	2	Fruto	Silicua	0,9	0,314	0,580
27	2	Fruto	Cápsula	3,7	0,006	0,072
28	2	Fruto	Esquizocarpo	1,5	0,506	0,648
29	2	Fruto	Drupa	19,5	0,298	0,596
30	2	Fruto	Nuez	3,7	0,367	0,560
31	1	Dispersión	Epizocoría	3,9	0,543	0,686
32	1	Dispersión	Anemocoría	9,2	0,112	0,398
33	1	Dispersión	Endozocoría	70,6	0,006	0,075
34	1	Dispersión	Múltiple	0,9	0,240	0,525
35	1	Dispersión	Mirmecocoría	0,9	0,354	0,549

N	Asociación	Rasgo	Categoría	χ^2	p-valor	p ajustado
36	1	Dispersión	Barocoría	2,0	0,345	0,561
37	1	Dispersión	Hidrocoría	0,0	0,645	0,729
38	2	Dispersión	Epizoocoría	6,8	0,449	0,582
39	2	Dispersión	Anemocoría	11,2	0,100	0,419
40	2	Dispersión	Endozoocoría	42,8	0,001	0,024
41	2	Dispersión	Múltiple	2,6	0,204	0,466
42	2	Dispersión	Mirmecocoría	1,6	0,371	0,548
43	2	Dispersión	Barocoría	0,0	0,344	0,570
44	2	Dispersión	Hidrocoría	0,8	0,589	0,735
45	1	Espinas	Sí	6,3	0,700	0,730
46	1	Espinas	No	81,2	0,700	0,738
47	2	Espinas	Sí	6,8	0,309	0,594
48	2	Espinas	No	59,0	0,310	0,584
49	1	Margen hoja	Serrado	0,0	0,156	0,429
50	1	Margen hoja	Dentado	48,9	0,019	0,166
51	1	Margen hoja	Entero	35,1	0,316	0,573
52	1	Margen hoja	Crenado	3,5	0,422	0,571
53	1	Margen hoja	Lobulado	0,0	0,243	0,519
54	1	Margen hoja	Ciliado	0,0	0,666	0,735
55	2	Margen hoja	Serrado	6,4	0,339	0,581
56	2	Margen hoja	Dentado	18,9	0,047	0,248
57	2	Margen hoja	Entero	24,8	0,092	0,399
58	2	Margen hoja	Crenado	11,3	0,430	0,565
59	2	Margen hoja	Lobulado	4,3	0,632	0,758
60	2	Margen hoja	Ciliado	0,1	0,666	0,727
61	1	Forma hoja	Oblonga	0,4	0,180	0,467
62	1	Forma hoja	Linear	6,4	0,427	0,569
63	1	Forma hoja	Elíptica	45,6	0,039	0,246
64	1	Forma hoja	Oblanceolada	26,4	0,153	0,432
65	1	Forma hoja	Orbicular	0,0	0,245	0,512
66	1	Forma hoja	Lanceolada	2,3	0,416	0,570
67	1	Forma hoja	Ovada	4,4	0,652	0,728
68	1	Forma hoja	Espatulada	2,0	0,831	0,831
69	1	Forma hoja	Reniforme	0,0	0,239	0,534
70	1	Forma hoja	Obovada	0,0	0,642	0,742
71	1	Forma hoja	Romboidal	0,0	0,632	0,749
72	2	Forma hoja	Oblonga	10,2	0,284	0,581
73	2	Forma hoja	Linear	11,1	0,595	0,733
74	2	Forma hoja	Elíptica	21,9	0,011	0,106
75	2	Forma hoja	Oblanceolada	4,0	0,183	0,463

N	Asociación	Rasgo	Categoría	χ^2	p-valor	p ajustado
76	2	Forma hoja	Orbicular	1,0	0,162	0,433
77	2	Forma hoja	Lanceolada	4,7	0,412	0,574
78	2	Forma hoja	Ovada	1,7	0,304	0,596
79	2	Forma hoja	Espatulada	0,0	0,348	0,557
80	2	Forma hoja	Reniforme	7,6	0,188	0,451
81	2	Forma hoja	Obovada	0,2	0,638	0,747
82	2	Forma hoja	Romboidal	3,4	0,107	0,411
83	1	Consistencia	Membranosa	1,6	0,027	0,199
84	1	Consistencia	Papirácea	5,9	0,113	0,387
85	1	Consistencia	Coriácea	75,4	0,001	0,024
86	1	Consistencia	Foliosa	4,6	0,396	0,560
87	2	Consistencia	Membranosa	9,1	0,106	0,424
88	2	Consistencia	Papirácea	7,3	0,111	0,410
89	2	Consistencia	Coriácea	32,0	0,028	0,192
90	2	Consistencia	Foliosa	17,4	0,151	0,454
91	1	SLA	100-200	5,4	0,061	0,293
92	1	SLA	0-100	76,7	0,001	0,032
93	1	SLA	>200	5,4	0,152	0,443
94	2	SLA	100-200	24,3	0,326	0,580
95	2	SLA	0-100	34,7	0,049	0,248
96	2	SLA	>200	6,8	0,133	0,413