

UCH-FC
B. Ambiental
A597
C-1

FACULTAD DE CIENCIAS
UNIVERSIDAD DE CHILE



**DISTRIBUCIÓN DE PLANTAS ALTOANDINAS
EN FUNCIÓN DE LA ALTITUD Y DE VARIABLES
QUÍMICAS DEL SUELO EN EL SANTUARIO DE
LA NATURALEZA YERBA LOCA,
CHILE CENTRAL (~ 33° S)**

Seminario de Título

Entregado a la

Universidad de Chile

en cumplimiento parcial de los requisitos

para optar al Título de

Biólogo con Mención en Medio Ambiente



Vinka Mileva Anic Thomas

Septiembre, 2009
Santiago - Chile

Directores de Seminario de Título: **Dra. Rosanna Ginocchio Cea**
Dr. Luis Felipe Hinojosa Opazo



“DISTRIBUCIÓN DE PLANTAS ALTOANDINAS EN FUNCIÓN DE LA ALTITUD Y DE VARIABLES QUÍMICAS DEL SUELO EN EL SANTUARIO DE LA NATURALEZA YERBA LOCA, CHILE CENTRAL (~ 33° S)”

Seminario de Título entregado a la Universidad de Chile en cumplimiento parcial de los requisitos para optar al Título de Biólogo con Mención en Medio Ambiente.

VINKA MILEVA ANIC THOMAS

Dra. Rosanna Ginocchio Cea
Directora Seminario de Título

Dr. Luis Felipe Hinojosa Opazo
Director Seminario de Título

Comisión de Evaluación Seminario de Título

Dr. Patricio Moreno Moncada
Presidente de la Comisión

Dr. Lohengrin Cavieres González
Evaluador



SANTIAGO, _____ de 2009

Esto es lo que sabemos: la Tierra no pertenece al hombre, sino que el hombre pertenece a la Tierra.

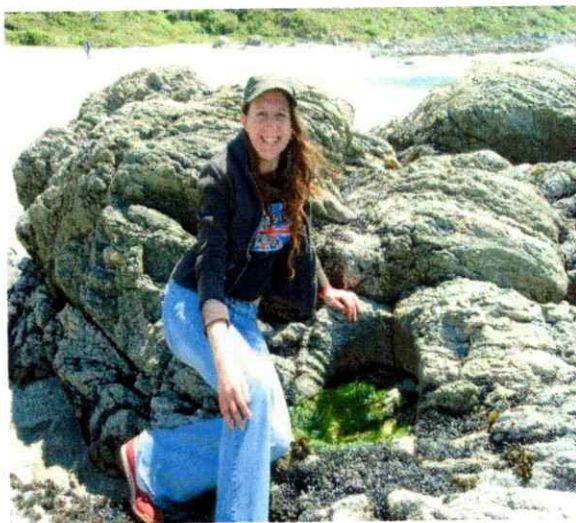
El hombre no ha tejido la red de la vida: es sólo una hebra de ella.

Lo que ocurra a la Tierra ocurrirá a los hijos de la Tierra. Lo sabemos.

Todas las cosas están relacionadas como la sangre que une a una familia.

Extracto de la "Carta al Gran Jefe Blanco"

Jefe Seattle (1854)





Dedicado con cariño a mi familia y amigos...

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a Dios por haber puesto siempre en mi camino a buenas personas y por darme fortaleza en los momentos difíciles. Agradezco también a mis padres y hermanos por el cariño que me han entregado, el cual ha sido un pilar fundamental en mi desarrollo personal y profesional.

Agradezco especialmente a mis profesores guías Rosanna Ginocchio y Luis Felipe Hinojosa, por todo el apoyo que me brindaron, su dedicación a mi trabajo, sus consejos y por la confianza y paciencia que tuvieron conmigo.

Quiero agradecer también a las personas que participaron del muestreo y trabajo en terreno: Solange Vargas, Javiera Díaz, Jean Paul de la Harpe y especialmente a Jean Francois Casale y Luz María de la Fuente, quienes además me dieron un gran apoyo, buenos consejos y también su amistad.

Agradezco a Javiera Videla, Pablo Necochea, Camila Berrios y Yasna Silva por ayudarme en distintos aspectos de mi trabajo. También agradezco a mi compañera y amiga Isabel Sandoval y a Mauricio Gutiérrez por el ánimo y confianza entregados.

Finalmente agradezco al proyecto FONDECYT 1050130 por el financiamiento otorgado al presente seminario.



ÍNDICE DE CONTENIDO

DEDICATORIA.....	ii
AGRADECIMIENTOS.....	iii
ÍNDICE.....	iv
ÍNDICE DE TABLAS.....	vi
ÍNDICE DE FIGURAS.....	vii
RESUMEN.....	viii
ABSTRACT.....	x
1. INTRODUCCIÓN.....	1
2. ÁREA DE ESTUDIO.....	11
2.1. Clima del área de estudio.....	12
3. MATERIALES Y MÉTODOS.....	14
3.1. Método de muestreo.....	14
3.1.1. Muestreo de vegetación.....	14
3.1.2. Muestreo de suelos y caracterización fisicoquímica.....	15
3.1.3. Muestreo de tejidos vegetales y caracterización química.....	16
3.2. Análisis de datos.....	17
4. RESULTADOS.....	20
4.1. Caracterización florística del área de estudio.....	20
4.2. Cobertura de formas de vida en un gradiente altitudinal.....	24
4.3. Comparación florística entre sitios de muestreo de vegetación.....	26
4.4. Variables ambientales en los sitios de muestreo de vegetación.....	28
4.5. Factores abióticos y composición de la vegetación altoandina.....	32



4.6. Contenidos de cobre anómalos en los suelos del área de estudio.....	42
4.7. Plantas altoandinas en suelos anómalos en cobre.....	44
4.8. Contenido de cobre en tejidos aéreos de plantas altoandinas.....	48
5. DISCUSIÓN.....	50
6. CONCLUSIONES.....	59
7. REFERENCIAS.....	62
8. ANEXO.....	71
8.1. Variables ambientales obtenidas para los 74 sitios de muestreo.....	71
8.2. Resultados de la selección manual de variables ambientales.....	75
8.3. Cobertura relativa (%) de formas de vida en los sitios de muestreo.....	77
8.4. Resultados de la prueba de Kruskal Wallis y comparaciones múltiples.....	78
8.5. Cobertura de especies vegetales en los sitios de muestreo.....	79



ÍNDICE DE TABLAS

TABLA 1. Listado de plantas altoandinas encontradas en 74 sitios de muestreo de vegetación establecidos en el Santuario de la Naturaleza Yerba Loca.

TABLA 2. Correlación entre variables edáficas y la altitud.

TABLA 3. Valores promedio, varianza y valores extremos de las variables ambientales obtenidas para los 74 sitios de muestreo de vegetación y suelos establecidos en el Santuario de la Naturaleza Yerba Loca.

TABLA 4. Resultados del Análisis de Correspondencia Canónica.

TABLA 5. Resultados de la selección automática que utiliza un test de permutación de Monte Carlo parcial para determinar la significancia estadística de la contribución de seis variables ambientales incluidas en el modelo de ordenación.

TABLA 6. Resultados del Análisis de Correspondencia Canónica sin la variable Altitud.

TABLA 7. Coeficientes de correlación entre los dos primeros ejes de la ordenación y cinco variables ambientales.

TABLA 8. Resultados de la selección automática que utiliza un test de permutación de Monte Carlo parcial para determinar la significancia estadística de la contribución de cinco variables ambientales incluidas en el modelo de ordenación.

TABLA 9. Concentración de cobre del suelo y plantas altoandinas en los sitios de muestreo de tejido vegetal.



ÍNDICE DE FIGURAS

FIGURA 1. Mapa indicando la ubicación geográfica del área de estudio, correspondiente al Santuario de la Naturaleza Yerba Loca.

FIGURA 2. Cobertura relativa (%) de formas de vida presentes en 74 sitios de muestreo de vegetación.

FIGURA 3. Dendrograma de similitud florística entre sitios de muestreo de vegetación localizados en un gradiente altitudinal.

FIGURA 4. Variación de las variables fisicoquímicas del suelo obtenidas para 74 sitios de muestreo localizados en un gradiente altitudinal.

FIGURA 5. Diagrama de ordenación de sitios de muestreo de vegetación y seis variables ambientales (bi-plot) obtenido a través de un Análisis de Correspondencia Canónica.

FIGURA 6. Diagrama de ordenación (bi-plot) de sitios de muestreo de vegetación y cinco variables ambientales (sin altitud) obtenido a través de un Análisis de Correspondencia Canónica.

FIGURA 7. Diagrama de ordenación de especies vegetales obtenido a través de un Análisis de Correspondencia Canónica.

FIGURA 8. Valores promedio de concentración de cobre total de tres grupos de muestras de suelo pertenecientes a tres niveles altitudinales distinguidos dentro de la zona altoandina del SNYL.

FIGURA 9. Distribución sobre el vector Cu de 213 plantas altoandinas encontradas a lo largo de un gradiente altitudinal en el SNYL.

FIGURA 10. Correlación entre la concentración de Cu total del suelo y el vector Cu.

FIGURA 11. Distribución de cinco especies vegetales en función de un gradiente de contenido de Cu del suelo.

FIGURA 12. Especies vegetales altoandinas del SNYL vinculadas a suelos con alto contenido de cobre.

FIGURA 13. Concentración promedio de cobre del tejido aéreo (vástago) de 19 especies vegetales altoandinas distribuidas en suelos con alto contenido de cobre dentro del área de estudio.



RESUMEN

Las especies vegetales se distribuyen en el espacio en función de su relación con factores bióticos y abióticos. En los Andes de Chile central, zona que se caracteriza por la presencia de depósitos minerales (ej., pórfidos cupríferos) en los pisos superiores, las propiedades químicas de los suelos, en particular la existencia de elevados contenidos de metales como el cobre (Cu) podrían afectar la distribución espacial de las plantas altoandinas. Para poner a prueba esta hipótesis y determinar cuáles son los factores abióticos que dan cuenta de la variación en la composición de especies de la vegetación altoandina, se realizó un muestreo geobotánico a lo largo de un gradiente altitudinal (1.972 a 3.323 m.s.n.m) en el Santuario de la Naturaleza Yerba Loca (33° S). Se establecieron 74 sitios de muestreo de vegetación y de suelos en los cuales se determinó la cobertura de las especies vegetales presentes y 12 variables relacionadas con la físico-química del suelo y la topografía. A través de un Análisis de Correspondencia Canónica (ACC), se relacionó en forma directa la cobertura de las especies vegetales con las variables ambientales: concentración total de cobre, macronutrientes disponibles (fósforo, nitrógeno y potasio), altitud y exposición. De acuerdo al ACC, los principales factores abióticos que dan cuenta del patrón de variación composicional de la vegetación altoandina son la altitud, el contenido de fósforo disponible y el contenido de cobre del suelo. Estos resultados demuestran que ciertas propiedades químicas del suelo constituyen factores que afectan de forma relevante la distribución espacial de las plantas altoandinas en un gradiente altitudinal en los Andes de Chile central. Adicionalmente, mediante el ACC fueron identificadas plantas altoandinas indicadoras de suelos con contenidos elevados (anómalos) de Cu tales como *Ameria maritima*, *Calandrinia caespitosa* y *Montiopsis potentilloides*, las



cuales tienen óptimos de distribución en este tipo de suelos. De acuerdo a los resultados del muestreo geobotánico, se caracterizó el contenido de Cu en los vástagos de 19 especies vegetales altoandinas encontradas en seis de los sitios de muestreo cuyos suelos presentaron contenidos anómalos de Cu ($> 250 \text{ mg kg}^{-1}$). Se determinó que la mayoría de estas especies vegetales tiene altos contenidos de Cu en sus vástagos ($> 100 \text{ mg kg}^{-1}$), lo que indica que este metal se encontraría en forma biodisponible en los suelos y sugiere que especies o ecotipos con óptimos de distribución en suelos con contenidos elevados de Cu, podrían poseer tolerancia a este metal.

Palabras Clave: Distribución espacial, Flora altoandina, Factores abióticos, Cobre en el suelo.



ABSTRACT

Plant species are distributed in space depending on their relation with biotic and abiotic factors. In the Andes of central Chile, a zone which is characterized by the presence of mineral deposits (e.g., Cu-porphyry deposits) on the upper belts, the chemical properties of soil; in particular the existence of high heavy metal concentrations like copper (Cu) could affect the spatial distribution of high Andean plants. To evaluate this hypothesis and determine which abiotic factors explain the variation in species composition of the zonal high Andean vegetation, a geobotanic sampling was realized along an altitudinal gradient (between 1.972 and 3.323 m) in the Santuario de la Naturaleza Yerba Loca (33° S). 74 sampling plots of vegetation and soils were established in which the cover of plant species, in addition to 12 variables related to the soil physicochemistry and the topography were determined. Through a Canonical Correspondence Analysis (CCA), the cover of plant species was directly related to the following environmental variables: copper concentration, available macronutrients (phosphorous, nitrogen and potassium), altitude and exposition. According to CCA, the main abiotic factors explaining the pattern of variation in the species composition of the high - Andean vegetation are: altitude, content of available phosphorous and soil copper. These results show that certain chemical properties of soil are important for the spatial distribution of the high Andean plants in an altitudinal gradient in the central Chilean Andes. Furthermore, by means of CCA, some high Andean plants were identified as indicators of soils with high and anomalous copper concentrations, such as *Ameria maritima*, *Calandrinia caespitosa* and *Montiopsis potentilloides*, which have distributional centers in these soils. According to results of geobotanic sampling, the copper content of the aerial tissues (shoots) was characterized in 19 high Andean

plants found in six sampling plots that presented anomalous copper contents in the soil ($> 250 \text{ mg kg}^{-1}$). It was determined that most of these plant species have high content of copper in its shoots ($> 100 \text{ mg kg}^{-1}$). These results suggest that this metal is biologically available in the soils and that species or ecotypes with distributional centers in soils with high copper concentrations could have copper tolerance.

Key Words: Spatial distribution, High Andean flora, Abiotic factors, Soil copper.

1. INTRODUCCIÓN

Las especies vegetales se distribuyen en el espacio en función de sus características fisiológicas y de su relación con el ambiente (Gleason, 1939; Whittaker, 1970). Adicionalmente, factores históricos tales como eventos climáticos y procesos tectónicos acontecidos durante diferentes períodos geológicos dan cuenta a gran escala de los patrones modernos de distribución de las especies vegetales (Hinojosa & Villagrán 1997). El ambiente de una especie vegetal ha sido definido como el conjunto de fuerzas externas o factores que afectan su crecimiento, estructura y reproducción (Billings, 1952) y comprende factores de naturaleza abiótica (ambiente físico) y factores bióticos, correspondientes a diferentes tipos de interacciones interespecíficas (Chapman & Reiss 1992; Schulze y col, 2005). Se ha demostrado que factores abióticos tales como la disponibilidad de agua y los nutrientes del suelo afectan la distribución y abundancia de las especies vegetales (Arroyo y col, 1988; Burke y col, 1998), de forma similar a factores bióticos, donde destacan la competencia, la herbivoría y la facilitación (Hogebirk & Reader 1989; Vilà & Sardans 1999; Escudero y col, 2004). De esta forma, el área de distribución de una especie vegetal estaría determinada por la acción conjunta de factores bióticos y abióticos (Billings, 1952; Colin, 1990; Auerbach & Shmida 1993; Brown & Lomolino, 1998). Respecto a los factores ambientales, cabe destacar que las variables climáticas temperatura y disponibilidad de agua ejercen un control preponderante sobre la distribución de las plantas a escala global (Osmond y col, 1987; Jeffree & Jeffree 1994), existiendo una estrecha relación entre los patrones del clima y los patrones de variación espacial de la vegetación (Prentice y col, 1992). La distribución de los principales tipos de vegetación

del mundo puede ser predicha sobre la base de las temperaturas mínimas de sobrevivencia de las especies vegetales y el balance hídrico (Woodward & Williams 1987), lo que evidencia la gran influencia que tienen los factores climáticos sobre la distribución espacial de las plantas.

Respecto a cómo se distribuyen las poblaciones de especies vegetales en relación a gradientes ambientales y cómo se estructuran las comunidades vegetales, han sido propuestas dos visiones: la visión de Frederic Clements (1936) y la visión de Henry Gleason (1939). La visión clementsiana plantea que las comunidades vegetales o formaciones clímax corresponderían a entidades de especies interdependientes, equivalentes a un organismo, cuya estructura es determinada principalmente por interacciones tales como la competencia y el mutualismo (Clements, 1936; Gurevitch y col, 2002). De acuerdo a esta idea, las comunidades vegetales son unidades discretas que forman parte de la vegetación y constituyen grupos distintivos de especies con distribuciones similares o paralelas (Whittaker, 1967; 1970). Por otra parte, la visión de Gleason denominada concepto individualista de la asociación de plantas, plantea que las especies vegetales no se distribuyen en términos de asociaciones, sino en forma independiente e individualista, de acuerdo a sus demandas fisiológicas y a la acción del ambiente abiótico y biótico (Gleason, 1939). El concepto individualista ha sido vinculado al concepto de *continuum* de la vegetación (McIntosh, 1967; Whittaker, 1970; Austin, 1985), según el cual la distribución de las poblaciones de especies vegetales y la composición florística de la vegetación varían en forma gradual y continua en relación a gradientes espaciales continuos de factores abióticos (Gleason, 1939; Whittaker, 1956; 1967), por lo que no existirían límites definidos entre poblaciones de especies vegetales (Brown & Lomolino, 1998). Sin embargo, discontinuidades en el

ambiente físico pueden dar lugar a asociaciones distintivas de especies que dan cuenta de unidades discretas de vegetación (Whittaker, 1956; 1970).

Existe un amplio acuerdo respecto a que la composición de la vegetación en términos generales, cambia gradualmente a lo largo de gradientes ambientales continuos (Gurevitch y col, 2002). El concepto de *continuum* de la vegetación sería el modelo más apropiado de organización de la vegetación (Austin, 2002). Sin embargo, la existencia de cambios abruptos en la composición de la vegetación, los que han sido asociados a competencia interespecífica (ej. Yeaton y col, 1980; Weisner, 1993) sugiere que el concepto de *continuum* no describe totalmente los patrones de variación espacial de la vegetación.

En relación a gradientes ambientales, se ha determinado que poblaciones de diversas especies vegetales presentan una respuesta o distribución de abundancia de tipo gaussiana o normal (Whittaker, 1956; 1970; Gauch & Whittaker 1972). Sin embargo, este tipo de respuesta no sería universal, por lo que ha sido cuestionada su generalización (Collins y col, 1993; Austin & Gaywood 1994). Existe evidencia de que algunas especies vegetales presentan respuestas de forma asimétrica con respecto a su media y por lo tanto no gaussiana, en relación a gradientes de temperatura (Austin, 1987), precipitación (Austin y col, 1994) y altitud (Oksanen & Minchin 2002). Los patrones de asimetría en las respuestas serían producidos por competencia interespecífica (Mueller-Dombois & Ellenberg 1974; Austin & Smith 1989; Austin, 1999).

Factores abióticos y distribución de plantas en ambientes de alta montaña

La temperatura tiene una gran influencia sobre la distribución y la productividad de las plantas en ambientes de alta montaña (Sakai & Larcher 1987; Squeo y col, 1996). Estos ambientes se caracterizan por la ocurrencia de cortas estaciones de crecimiento y de bajas temperaturas del aire y del suelo (Mooney & Billings 1965; Billings, 1974; Peterson & Billings 1982; Sakai & Larcher 1987), lo que condiciona adaptaciones morfológicas y fisiológicas en las plantas alpinas, tales como la baja estatura, grandes raíces o rizomas que almacenan carbohidratos, dormancia de semillas y una gran resistencia a las temperaturas congelantes (Bliss, 1971; Billings, 1974). La distribución espacial de las especies vegetales alpinas también se encuentra influenciada en gran parte por los patrones de distribución y duración de la cobertura de nieve, la cual evita que las plantas queden expuestas a temperaturas extremadamente bajas durante la estación invernal (Körner, 2003).

Las variaciones climáticas que se producen a lo largo de un gradiente altitudinal de alta montaña (principalmente el descenso de la temperatura del aire) condicionan cambios en la diversidad, la cobertura y las formas de vida dominantes de las especies vegetales (Squeo y col, 1994; Squeo y col, 2006). La variación de otras variables ambientales tales como las propiedades químicas del suelo y la orientación de las pendientes, también afectaría la distribución espacial de las plantas que forman parte de los ecosistemas de alta montaña (Rozzi y col, 1989; Squeo y col, 1993).

A escala regional, la heterogeneidad del suelo en términos de sus propiedades químicas y físicas tiene influencia sobre los patrones de variación espacial de la vegetación (Fitter y col, 2000). Algunos estudios han descrito segregación espacial de especies vegetales a lo largo de gradientes de nutrientes en el suelo, ya que las especies vegetales poseen diferentes requerimientos de nutrientes y habilidades competitivas respecto a éstos (Tilman, 1982; Colin, 1990).

Existe evidencia de la influencia de la heterogeneidad química del suelo sobre los patrones espaciales de la vegetación en ambientes de alta montaña. Por ejemplo, distintos tipos de suelos (calcáreos, básicos y ácidos) dan cuenta de diferentes tipos de comunidades de plantas alpinas (Knapik y col, 1973; Gensac, 1990). También se ha descrito que en algunos afloramientos rocosos de alta montaña, el patrón de variación espacial de la vegetación coincide con el patrón de variación de algunas propiedades químicas del suelo, tales como el pH, los cationes intercambiables Ca^{+2} y Al^{+3} y los contenidos de hierro (Fe) y sulfato (Jarvis, 1974; Wiser y col, 1996). Según Darmody y col. (2004), la distribución de especies vegetales en un ecosistema de alta montaña se encuentra determinada por factores climáticos y por propiedades edáficas, destacando el contenido de calcio, cuya variabilidad fue estrechamente vinculada a la diferenciación de tipos de vegetación. Adicionalmente, mediante experimentos de fertilización se ha demostrado que un aumento de la disponibilidad de nitrógeno en los suelos afecta la riqueza de comunidades de plantas alpinas y estimula el crecimiento de algunas especies vegetales, condicionando cambios en la estructura y composición de la vegetación alpina (Bowman y col, 1993; Seastedt & Vaccaro 2001; Körner, 2003). Cambios vegetacionales en gradientes altitudinales de alta montaña, también han sido asociados a la variación de variables edáficas. Por ejemplo, Aiba & Kitayama (1999)

encontraron que la magnitud de la declinación de la diversidad y la disminución de la estatura de las especies vegetales en un gradiente altitudinal de alta montaña depende del decrecimiento de la temperatura del aire y del tipo de sustrato geológico (ultrabásico y no ultrabásico) sobre el cual se establece la vegetación. Además, variables edáficas tales como el material particulado grueso (> 2 mm), el fósforo total, la humedad y la materia orgánica, han sido relacionadas con la diferenciación de las comunidades de plantas alpinas en un gradiente altitudinal (Mark y col, 2000).

En Chile son escasos los estudios en los cuales se ha evaluado la influencia de las propiedades químicas del suelo sobre la distribución y abundancia de las especies vegetales en los ambientes de alta montaña. Sin embargo, se ha documentado que el patrón de variación espacial de la vegetación en una tundra magallánica de la Cordillera de Piuchué en Chiloé, sería consecuencia de diferencias en las concentraciones de nutrientes y de metales presentes en los suelos (Ruthsatz & Villagrán 1991). Además, Squeo y col. (1993; 1994) demostraron que la zonación altitudinal de la vegetación producida por gradientes de temperatura y de radiación solar en los Andes de la zona desértica de Chile, es modificada por la existencia de una alta heterogeneidad espacial debida a factores edáficos (As, Mn, Cu, Zn, Fe y Ca) y microclimáticos. Sin embargo, estos estudios no especifican qué elemento(s) químico(s) del suelo son los principales condicionantes de los cambios vegetacionales observados.

Los Andes de Chile central son un área de interés para determinar posibles relaciones entre la distribución espacial de especies vegetales de alta montaña y las propiedades químicas de los suelos, en particular el contenido de metales como el Cu. En pisos superiores de esta zona existe una franja metalogénica cuya edad ha sido acotada en el Mioceno Superior-Plioceno (12 – 4 Ma), en la cual se encuentran los sistemas de pórfidos de cobre y molibdeno Los Pelambres-El Pachón, Río Blanco-Los Bronces y El Teniente (Camus, 2003), depósitos minerales cuya formación habría sido desencadenada por eventos tectónicos (Skewes & Stern 1994). Esta situación constituye un escenario ideal para examinar la posible influencia de la geoquímica de estos sustratos y de suelos con elevados contenidos de metales (suelos metalíferos) sobre la vegetación presente en sus inmediaciones.

Altos contenidos de metales en el suelo pueden imponer problemas de toxicidad en las plantas (Baker, 1987; Reeves & Baker 2000) y sesgar la distribución hacia aquellas especies vegetales capaces de resistir su presencia. Las concentraciones elevadas (anómalas) de metales en los suelos constituyen un agente de selección que ha determinado que ciertas especies vegetales posean adaptaciones o mecanismos de tolerancia que les permiten desarrollarse normalmente en los suelos metalíferos (Crawley, 1986; Baker, 1987; Ernst, 1990). Se ha demostrado que la mayor parte de los suelos metalíferos (ya sean de origen natural o antrópico), se caracterizan por la presencia de ecotipos y/o especies vegetales tolerantes a metales que se encuentran en gran parte o completamente restringidas a tales suelos y que han sido asociadas a comunidades vegetales distintivas (Antonovics y col, 1971; Simon, 1978; Reeves & Baker 2000). En áreas metalíferas de origen natural donde existen depósitos de minerales de cobre tales como la provincia de Shaba y el "Copper Belt" en el centro sur

de África, existen diversas especies vegetales tolerantes que dominan y se distribuyen exclusivamente en suelos con altos contenidos de cobre, siendo consideradas indicadoras de este tipo de suelos (Drew & Reilly, 1972; Malaisse y col, 1978; Brooks y col, 1985). Tales especies vegetales se caracterizan por poseer elevados contenidos de cobre en sus tejidos aéreos (Brooks y col, 1977; Baker y col, 2000). De acuerdo a los antecedentes anteriormente expuestos, se formula la siguiente hipótesis de trabajo:

Hipótesis

1. Si las especies vegetales altoandinas se distribuyen en función de requerimientos y tolerancias distintivas respecto a las propiedades químicas de los suelos concentración de metales, macronutrientes disponibles y pH, entonces se esperaría encontrar cambios en la composición de la vegetación asociados a la variación espacial de éstas propiedades.

Objetivo General:

- Determinar si propiedades químicas de los suelos, particularmente la existencia de elevados contenidos de metales, afectan la distribución espacial de plantas altoandinas de ambientes zonales en un gradiente altitudinal en los Andes de Chile central.

Objetivos específicos:

- Determinar patrones de variación en la composición de especies de la vegetación zonal altoandina que puedan ser explicados por variables fisicoquímicas del suelo y por factores topográficos.
- Identificar plantas altoandinas indicadoras cuya distribución se relacione con suelos que presenten elevados contenidos de cobre.
- Determinar si las plantas indicadoras poseen altos contenidos de cobre en sus tejidos aéreos.

2. ÁREA DE ESTUDIO

El área de estudio corresponde a la zona altoandina del Santuario de la Naturaleza Yerba Loca (SNYL, 33°12' S; 70°16' W), localizado al NE de la ciudad de Santiago, en Chile central (Fig.1). La reserva fue decretada Santuario de la Naturaleza en 1973 y cubre 39.129 ha, comprendiendo íntegramente la cuenca del estero Yerba Loca hasta la vertiente oriental del estero San Francisco por el Oeste y la línea de altas cumbres del cerro El Plomo - La Parva por el Este. Por el Norte limita con el cerro La Paloma y por el Sur comprende parte de la cuesta de acceso a las canchas de ski de Farellones (Barceló, 1984). La parte alta de la cuenca del estero Yerba Loca se corresponde con la prolongación hacia el sur del megadepósito cuprífero Río Blanco - Los Bronces (Bassi, 1982). Dentro del área de Yerba Loca existe un yacimiento de cobre llamado La Paloma (Bassi, 1982).

La reserva abarca un rango altitudinal de 4.040 m, desde los 1.300 m.s.n.m. y hasta los 5.340 m.s.n.m. (Barceló, 1984). Cabe destacar que en el área de estudio, las plantas vasculares se distribuyen hasta los 3.600 m de altitud (Arroyo y col, 2002). Los tipos de vegetación existentes en la reserva incluyen: matorral esclerófilo mediterráneo (900 – 1500 m), bosque esclerófilo montano dominado por *Kageneckia angustifolia* (1.600-2.000 m) y vegetación altoandina (2.000-3.600 m) (Arroyo y col, 2002).

Según Arroyo y col. (2002), en la zona altoandina del SNYL es posible distinguir la zonación altitudinal descrita para Farellones y Valle Nevado, la cual comprende tres pisos de vegetación: (i) piso Subandino, correspondiente a una formación vegetal que

se encuentra entre los 2.100 y 2.500 m de altitud, caracterizada por la dominancia de especies arbustivas y la presencia de hierbas anuales; (ii) piso Andino inferior, entre los 2.600 y 3.400 m.s.n.m., caracterizado principalmente por la abundancia de comunidades de plantas en cojín y (iii) piso Andino Superior, entre los 3.500 y 3.600 m.s.n.m., el cual se caracteriza por la dominancia de hierbas perennes (Cavieres y col, 2000).

2.1. Clima del área de estudio

La zona central de Chile presenta un clima de tipo Mediterráneo (di Castri & Hajek 1976; Luebert & Plissock 2006). De acuerdo a di Castri & Hajek (1976), los sectores de la alta cordillera andina en la zona central se caracterizan por una condición transicional entre influencias mediterráneas y continentales, con predominio de las primeras. El área de estudio presenta un clima similar al descrito para localidades cordilleranas adyacentes tales como Farellones y el Cerro La Parva, el cual ha sido clasificado como templado microtermal mediterráneo semiárido (Santibáñez & Uribe 1990). Este clima se caracteriza por temperaturas que varían en promedio entre una máxima de enero de 19,1° C y una mínima de julio de - 2,4° C, con ocurrencia de heladas todo el año (Santibáñez & Uribe 1990). Además, el área de estudio presenta cubierta de nieve durante seis meses (desde mayo hasta octubre) como ha sido documentado para Farellones y La Parva (Rozzi y col, 1989).

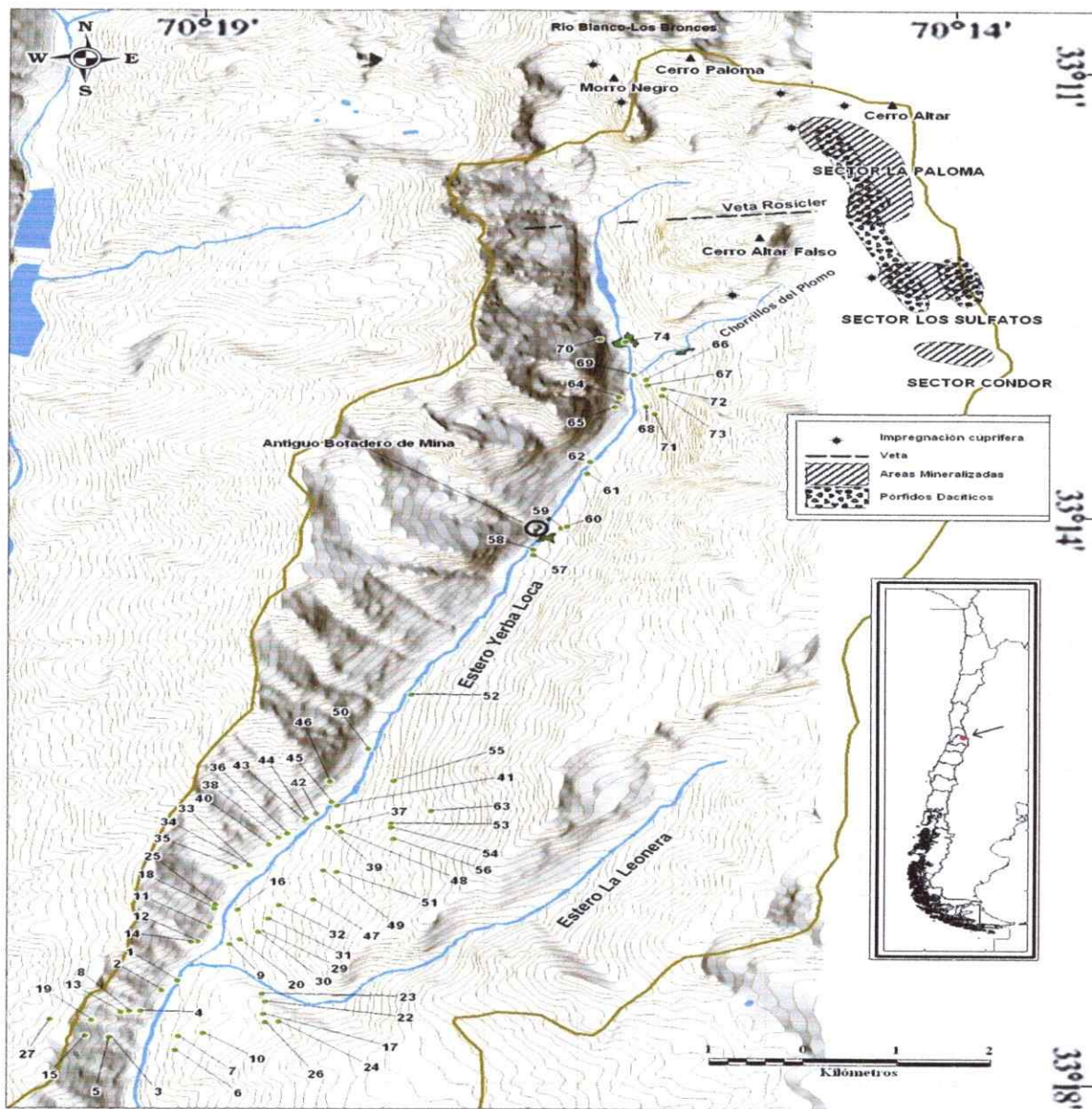


Fig. 1: Mapa indicando la ubicación geográfica del área de estudio, correspondiente al Santuario de la Naturaleza Yerba Loca. Se muestra la localización de 74 sitios de muestreo de vegetación y suelos (círculos verdes) dentro del área de estudio. También se muestra la localización de depósitos minerales.

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1. Método de muestreo

Se realizó un muestreo geobotánico a lo largo de un gradiente altitudinal (1.972 - 3.323 m.s.n.m) en ambientes zonales del Santuario de la Naturaleza Yerba Loca (SNYL) durante las estaciones de primavera-verano del 2005-2006 y del 2006-2007. Se demarcó una grilla georreferenciada de 800 x 800 m sobre la cota de 2.000 m, donde fueron definidos sitios de muestreo equidistantes utilizando fotografías aéreas, imágenes satelitales y cartas digitales. La grilla fue modificada según la accesibilidad determinada por los accidentes topográficos y de acuerdo al tipo de muestreo de vegetación. En cada sitio de muestreo (N = 74) se tomó una muestra compuesta de suelo superficial y se estableció una parcela de muestreo de vegetación. Fue registrada la ubicación geográfica en coordenadas UTM y la altitud de cada sitio. Además, se obtuvo el valor en grados de la exposición y la pendiente (%) para cada sitio a través de un modelo digital del área de estudio interpolado de curvas de nivel equidistantes (50 m de distancia), a través del programa ArcView GIS 3.2.

3.1.1. Muestreo de vegetación

El muestreo de vegetación se realizó de acuerdo a la metodología de Braun-Blanquet (Kent & Coker 1992). Dentro del área de estudio se seleccionaron sitios de muestreo de vegetación de fisonomía homogénea y representativa de un tipo de vegetación particular. En cada sitio de muestreo de vegetación se estableció una parcela de 25 m², la cual fue subdividida en 100 cuadrantes de 0,25 m², dentro de los cuales se identificaron las plantas vasculares presentes y se estimó el porcentaje de cobertura de

cada una de ellas. Sobre la base de estos registros se obtuvo el valor de cobertura (%) de cada especie vegetal por parcela.

3.1.2. Muestreo de suelos y caracterización fisicoquímica

Dentro de cada sitio de muestreo (parcela de 25 m²), se tomó una muestra compuesta de suelo superficial (0 – 20 cm de profundidad). Para obtener dicha muestra, se tomaron 3 sub-muestras de suelo dentro de una diagonal trazada en la parcela (una muestra central y una a cada extremo), usando una pala de acero inoxidable y tubos de PVC de volúmenes estándares. Las 3 sub-muestras fueron mezcladas en una bolsa plástica y de esta mezcla se tomó una muestra de suelo de 1,5 kg aprox. la que fue guardada en una bolsa de polietileno con cierre hermético. Todas las muestras de suelo fueron transportadas al Laboratorio de Análisis de Suelo y Plantas del Centro de Investigación Minera y Metalúrgica (CIMM), para su caracterización fisicoquímica. Las variables caracterizadas para cada muestra fueron: pH, macronutrientes disponibles (nitrógeno (N), fósforo (P) y potasio (K)), concentraciones totales de cobre (Cu), hierro (Fe) y cinc (Zn) y textura del suelo, a través de la determinación del porcentaje de material particulado > 2mm y < 2 µm. Los parámetros fisicoquímicos indicados fueron determinados a través de métodos estandarizados del Departamento de Agricultura de Estados Unidos (USDA) y de la Agencia de Protección Ambiental de Estados Unidos (U.S. EPA).

3.1.3. Muestreo de tejidos vegetales y determinación de los contenidos de cobre

Durante febrero y marzo de 2008 se realizó un muestreo de tejidos vegetales aéreos en el área de estudio. Se seleccionaron para el muestreo de tejidos seis sitios cuyos suelos presentaron elevados contenidos de cobre, de acuerdo a los resultados del muestreo de suelos efectuado en las temporadas 2005-2007. Se incorporó un sitio de muestreo adicional en el cual se observó una mayor cobertura de una de las especies con óptimo de distribución en suelos con alto contenido de Cu. Para este sitio se obtuvo una muestra compuesta de suelo superficial según la metodología descrita en el punto anterior. En cada sitio de muestreo de tejidos se estableció una parcela de 25 m², donde fueron recolectados entre 2 y 6 individuos de las especies vegetales presentes. Los individuos recolectados por cada especie vegetal y para cada sitio de muestreo fueron colocados en una bolsa plástica con cierre hermético, para luego ser procesados en el laboratorio como muestras compuestas. Las raíces e inflorescencias fueron removidas de las muestras, para obtener muestras de vástagos. Los vástagos fueron lavados con agua desionizada y secados en estufa a 44° C durante 72 horas. Luego fueron pulverizados en un molinillo con cuchilla de acero inoxidable, obteniéndose un polvo fino. Una cantidad correspondiente a 250 mg del polvo obtenido de cada una de las muestras de vástagos fue digerida (digestión ácida) con 3 ml de HNO₃ SUPRAPUR + 1ml de H₂O₂ en un horno microondas (ETHOS-D). Luego, alícuotas de 25 ml de las muestras digeridas fueron dispuestas en un espectrómetro de absorción atómica (Perkin - Elmer AANALYST 300) para determinar la concentración de cobre de las muestras digeridas.

3.2. Análisis de datos

Se realizó un Análisis de Correspondencia Canónica (ACC) para determinar si los factores edáficos y topográficos analizados dan cuenta de la variación composicional de la vegetación altoandina presente en el SNYL. El ACC es una técnica de análisis de gradiente directo donde la composición de especies es directa e inmediatamente relacionada a las variables ambientales medidas (Palmer, 1993). Esta técnica se basa en el supuesto de respuesta unimodal de las especies con respecto a los gradientes ambientales (Ter Braak, 1986) y como método de análisis de gradiente se relaciona con el concepto de cambio continuo de la vegetación (Lepš & Šmilauer 2003). A través del uso de este método de ordenación se obtienen diagramas de ordenación que expresan no sólo patrones de variación de la composición florística, sino que también muestran las principales relaciones entre las especies vegetales y las variables ambientales analizadas (Kent & Coker 1992).

Se realizó una selección manual de variables (forward selection) para obtener un modelo de ordenación (ACC) que incluyera sólo aquellas variables ambientales que contribuyen en forma significativa. Para ello se realizó un test de permutación de Monte Carlo parcial con 1.000 permutaciones, con el fin de evaluar la significancia estadística de 12 variables ambientales. El test de permutación de Monte Carlo parcial analiza la utilidad de cada predictor potencial, considerando a la variable ambiental testada como la única variable explicatoria en un modelo de ordenación que posee sólo un eje canónico (Lepš & Šmilauer 2003).

La significancia estadística del modelo de ordenación (ACC) que incluye a las variables ambientales previamente seleccionadas fue evaluada usando un test de permutación de Monte Carlo basado en la suma de todos los valores propios canónicos (Ter Braak & Šmilauer 2002), considerando 1.000 permutaciones. Además, se realizó un forward selection automático de las variables ambientales incluidas en el ACC.

En adición al ACC, la similitud florística entre los sitios de muestreo fue analizada a través del índice de similitud de Jaccard (Kent & Coker 1992) y mediante una técnica de agrupamiento, correspondiente al algoritmo UPGMA o agrupamiento por pares mediante ligamiento promedio (Llorente-Bousquets & Morrone 2001). El índice de similitud de Jaccard (1) permite medir la semejanza entre los sitios de muestreo, en términos de las especies vegetales presentes en éstos y su fórmula es la siguiente:

$$J = c / (A + B + c) \quad (1)$$

Donde A es el número total de especies presentes en un solo sitio del par comparado, B corresponde al número total de especies presentes solo en un segundo sitio y c es el número de especies compartidas por ambos sitios.

Se construyó una matriz de presencia- ausencia de las especies vegetales en los sitios de muestreo. A partir de esta matriz se calcula el índice de Jaccard, obteniéndose posteriormente una matriz de similitud. Sobre la base de esta matriz se construye un dendrograma usando el algoritmo UPGMA. Para determinar las agrupaciones estadísticamente significativas en el dendrograma, la robustez de los nodos fue evaluada por el método de remuestreo o bootstrap (con 1.000 aleatorizaciones y un nivel de confianza del 95%).

Se examinó la relación entre cada una de las variables edáficas determinadas y la variable altitud mediante análisis de correlación no paramétrica de Spearman. Se realizó este análisis no paramétrico ya que existen variables que no presentan una distribución normal, según la prueba de Kolmogorov-Smirnov (Zar, 1984).

Se realizó una prueba de Kruskal-Wallis (Zar, 1984) para evaluar la significancia estadística de las diferencias entre las concentraciones medias de Cu de tres grupos de muestras de suelo pertenecientes a tres niveles altitudinales (1.970 – 2.260 m, 2.310 – 2.740 m y 2.800 – 3.320 m). Posteriormente se realizaron comparaciones múltiples no paramétricas entre los tres grupos de muestras, específicamente un test de Dunn para grupos con tamaño de muestras desigual (Zar, 1984).

Se utilizó el programa CANOCO 4.5 para realizar el Análisis de Correspondencia Canónica (Ter Braak & Šmilauer 2002) y el programa STATISTICA 8.0 (StatSoft, 2008) para realizar la prueba de Kruskal-Wallis y los análisis de correlación no paramétrica de Spearman. El análisis de agrupamiento basado en el índice de similitud de Jaccard fue realizado en el programa estadístico Past versión 1.91 (Hammer y col, 2001).

4. RESULTADOS

4.1. Caracterización florística del área de estudio

Se identificó un total de 212 plantas vasculares pertenecientes a 53 familias y 115 géneros, además de una briófito, en los 74 sitios (parcelas) de muestreo de vegetación localizados a lo largo del gradiente altitudinal en la zona altoandina del SNYL (Tabla 1). Las familias más representadas fueron Asteraceae (45 especies), Poaceae (36 especies) e Iridaceae (10 especies).

Tabla 1: Listado de plantas altoandinas encontradas en 74 sitios de muestreo de vegetación establecidos en el Santuario de la Naturaleza Yerba Loca. Formas de vida de acuerdo a Nicora & Rúgolo de Agrasar (1987); Hoffmann y col. (1998); Arroyo y col. (2002) & Teillier y col. (2005): (A) Hierba anual; (B) Hierba Bianual; (H) Hierba perenne; (HC) Hemicriptófito cespitosa; (S) Subarbusto; (F) Arbusto; (T) Árbol, (AT) Arbusto trepador; (AB) Anual o Bianual y (G) Geófito. Líneas punteadas indican especímenes identificados a nivel de género o familia. Se señalan los números de identificación de las especies vegetales mostradas en el diagrama de ordenación del ACC (Fig. 5) y en la figura 7.

N° de identificación en ACC	Nombre Científico	Clase	Familia	Forma de Vida
1	<i>Acaena pinnatifida</i> Ruiz & Pav.	Magnoliopsida	Rosaceae	H
2	<i>Acaena sericea</i> J.Jacq.	Magnoliopsida	Rosaceae	H
3	<i>Acaena leptacantha</i> Phil.	Magnoliopsida	Rosaceae	H
4	<i>Acaena</i> sp.	Magnoliopsida	Rosaceae	—
5	<i>Adesmia exilis</i> Clos	Magnoliopsida	Fabaceae	H
6	<i>Adesmia mucronata</i> Hook. & Arn.	Magnoliopsida	Fabaceae	H
7	<i>Adesmia</i> sp.	Magnoliopsida	Fabaceae	—
8	<i>Adiantum chilense</i> Kaulf. var. <i>hirsutum</i> Hook. et Grev.	Polypodiopsida	Adiantaceae	H
9	<i>Alstroemeria exerens</i> Meyen	Liliopsida	Alstroemeriaceae	G
10	<i>Alstroemeria pallida</i> Graham	Liliopsida	Alstroemeriaceae	G
11	<i>Anarthrophyllum cumingii</i> F. Phil.	Magnoliopsida	Fabaceae	F
12	<i>Armeria maritima</i> (Mill.) Willd.	Magnoliopsida	Plumbaginaceae	H
13	<i>Anisomeria coriacea</i> D. Don	Magnoliopsida	Phytolaccaceae	H
14	<i>Anthriscus caucalis</i> M.Bleb.	Magnoliopsida	Apiaceae	A
15	Apiaceae	Magnoliopsida	Apiaceae	—
16	<i>Astragalus looseri</i> Johnst.	Magnoliopsida	Fabaceae	H
17	<i>Avena sterilis</i> L.	Liliopsida	Poaceae	A
18	<i>Azorella madraporica</i> Clos	Magnoliopsida	Apiaceae	S
19	<i>Bromus berteroi</i> Colla	Liliopsida	Poaceae	A
20	<i>Baccharis pingraea</i> DC.	Magnoliopsida	Asteraceae	H
21	<i>Baccharis rhomboidalis</i> J.Rémy	Magnoliopsida	Asteraceae	F
22	<i>Berberis empetrifolia</i> Lam.	Magnoliopsida	Berberidaceae	F
23	<i>Brassica rapa</i> L.	Magnoliopsida	Brassicaceae	A
24	Brassicaceae 1	Magnoliopsida	Brassicaceae	—
25	Brassicaceae 2	Magnoliopsida	Brassicaceae	—
26	<i>Bowlesia incana</i> Ruiz & Pav.	Magnoliopsida	Apiaceae	A
27	<i>Bromus catharticus</i> Vahl	Liliopsida	Poaceae	AH
28	<i>Bromus hordeaceus</i> L.	Liliopsida	Poaceae	A
29	<i>Bromus setifolius</i> J. Presl	Liliopsida	Poaceae	H
30	<i>Bromus</i> sp.	Liliopsida	Poaceae	—

31	<i>Bromus tunicatus</i> Phil.	Liliopsida	Poaceae	H
32	<i>Bromus unioloides</i> Kunth	Liliopsida	Poaceae	ABH
33	Bryophyta			—
34	<i>Caiophora coronata</i> (Gillies ex Arn.) Hook. & Arn.	Magnoliopsida	Loasaceae	H
35	<i>Caiophora espiñeira</i> Urb. & Gilg	Magnoliopsida	Loasaceae	H
36	<i>Calceolaria andina</i> Benth.	Magnoliopsida	Calceolariaceae	S
37	<i>Calceolaria arachnoidea</i> Graham	Magnoliopsida	Calceolariaceae	H
38	<i>Calceolaria purpurea</i> Graham	Magnoliopsida	Calceolariaceae	H
39	<i>Calceolaria segethii</i> Phil.	Magnoliopsida	Calceolariaceae	F
40	<i>Calceolaria thyrsoflora</i> Graham	Magnoliopsida	Calceolariaceae	F
41	<i>Calopappus acerosus</i> Meyen	Magnoliopsida	Asteraceae	H
42	<i>Calycera sessiliflora</i> Phil.	Magnoliopsida	Calyceraceae	A
43	<i>Carex andina</i> Phil.	Liliopsida	Cyperaceae	H
44	<i>Carex macloviana</i> d'Urv.	Liliopsida	Cyperaceae	H
45	<i>Centaurea melitensis</i> L.	Magnoliopsida	Asteraceae	A
46	<i>Centarium</i> sp.	Magnoliopsida	Gentianaceae	—
47	<i>Cerastium arvense</i> L.	Magnoliopsida	Caryophyllaceae	H
48	<i>Chaetanthera apiculata</i> (J.Rémy) F.Meigen	Magnoliopsida	Asteraceae	H
49	<i>Chaetanthera chilensis</i> (Willd.) DC.	Magnoliopsida	Asteraceae	H
50	<i>Chaetanthera flabellata</i> D. Don	Magnoliopsida	Asteraceae	A
51	<i>Cheilanthes glauca</i> (Cav.) Mett.	Polypodiopsida	Adiantaceae	H
52	<i>Chenopodium chilense</i> Schrad.	Magnoliopsida	Chenopodiaceae	AB
53	<i>Chrysanthemum parthenium</i> (L.) Bernh.	Magnoliopsida	Asteraceae	H
54	<i>Chusqueira oppositifolia</i> D. Don	Magnoliopsida	Asteraceae	F
55	<i>Cissarobryon elegans</i> Kunze	Magnoliopsida	Vivianiaceae	HF
56	<i>Clarkia tenella</i> (Cav.) F.H.Lewis & M.E.Lewis	Magnoliopsida	Onagraceae	A
57	<i>Colletia hystrix</i> Clos	Magnoliopsida	Rhamnaceae	F
58	<i>Colliguaja integerrima</i> Gill. & Hook.	Magnoliopsida	Euphorbiaceae	F
59	<i>Collomia biflora</i> (Ruiz & Pav.) Brand	Magnoliopsida	Polemoniaceae	A
60	<i>Conyza</i> sp.	Magnoliopsida	Asteraceae	—
61	<i>Cuscuta chilensis</i> Ker Gawl.	Magnoliopsida	Cuscutaceae	A
62	<i>Cynanchum chilense</i> (Phil.) Malme	Magnoliopsida	Asclepiadaceae	H
63	<i>Cynanchum mucronatum</i> (Decne.) Reiche	Magnoliopsida	Asclepiadaceae	H
64	<i>Cynoglossum creticum</i> Mill.	Magnoliopsida	Boraginaceae	B
65	<i>Deyeuxia erythrostachya</i> Desv.	Liliopsida	Poaceae	H
66	<i>Calamagrostis velutina</i> (Nees & Meyen) Steud.	Liliopsida	Poaceae	H
67	<i>Deyeuxia chrysantha</i> J. Presl	Liliopsida	Poaceae	H
68	<i>Draba gilliesii</i> Hook. & Arn.	Magnoliopsida	Brassicaceae	H
69	<i>Ecchremocarpus scaber</i> Ruiz & Pav.	Magnoliopsida	Bignoniaceae	F
70	<i>Ephedra chilensis</i> C. Presl	Gnetopsida	Ephedraceae	F
71	<i>Ephedra frustillata</i> Miers	Gnetopsida	Ephedraceae	F
72	<i>Epilobium</i> sp.	Magnoliopsida	Onagraceae	—
73	<i>Erigeron andicola</i> DC.	Magnoliopsida	Asteraceae	H
74	<i>Erigeron</i> sp.	Magnoliopsida	Asteraceae	—
75	<i>Erodium cicutarium</i> L'Hér. ex Ait.	Magnoliopsida	Geraniaceae	A
76	<i>Escallonia alpina</i> Poepp. & Endl.	Magnoliopsida	Escalloniaceae	F
77	<i>Euphorbia collina</i> Phil.	Magnoliopsida	Euphorbiaceae	H
78	<i>Fabiana imbricata</i> Ruiz & Pav.	Magnoliopsida	Solanaceae	F
79	<i>Festuca acantophylla</i> Desv.	Liliopsida	Poaceae	H
80	<i>Festuca purpurascens</i> Banks & Sol. ex Hook.f.	Liliopsida	Poaceae	H
81	<i>Galium eriocarpum</i> Bartl. ex DC.	Magnoliopsida	Rubiaceae	H
82	<i>Galium suffruticosum</i> Hook. & Arn.	Magnoliopsida	Rubiaceae	S
83	<i>Gamocheeta stachydifolia</i> (Lam.) Cabr.	Magnoliopsida	Asteraceae	H
84	<i>Geranium bertereanum</i> Colla	Magnoliopsida	Geraniaceae	H
85	<i>Geranium core-core</i> Steud.	Magnoliopsida	Geraniaceae	H
86	<i>Geranium submolle</i> Steud.	Magnoliopsida	Geraniaceae	H
87	<i>Guindilia trinervis</i> Gill. ex Hook.	Magnoliopsida	Sapindaceae	F
88	<i>Haplopappus arbutoides</i> J.Rémy	Magnoliopsida	Asteraceae	H
	<i>Haplopappus schumannii</i> (Kuntze) G.K.Br. & W.D.Clark	Magnoliopsida	Asteraceae	F
89	<i>Haplopappus velutinus</i> J.Rémy	Magnoliopsida	Asteraceae	F
90	<i>Haplopappus</i> sp.1	Magnoliopsida	Asteraceae	—
91	<i>Haplopappus</i> sp.2	Magnoliopsida	Asteraceae	—
92	<i>Homalocarpus dichotomus</i> (Poepp. ex DC.) Mathias & Constance	Magnoliopsida	Apiaceae	A
93	<i>Haplopappus aff.arbutoides</i> J.Rémy	Magnoliopsida	Asteraceae	H

95	<i>Hordeum berterianum</i> E.Desv. ex Gay	Liliopsida	Poaceae	A
96	<i>Hordeum chilense</i> Roem. & Schult.	Liliopsida	Poaceae	H
97	<i>Hordeum comosum</i> J.Presl	Liliopsida	Poaceae	H
98	<i>Hordeum</i> sp.	Liliopsida	Poaceae	—
99	<i>Hypochoeris</i> sp.	Magnoliopsida	Asteraceae	—
100	<i>Juncus stipulatus</i> Nees & Meyen	Liliopsida	Juncaceae	H
101	<i>Junellia scoparia</i> (Gillies & Hook.) Botta	Magnoliopsida	Verbenaceae	F
102	<i>Junellia spathulata</i> (Gillies & Hook.) Moldenke	Magnoliopsida	Verbenaceae	F
103	<i>Kageneckia angustifolia</i> D. Don	Magnoliopsida	Rosaceae	T
104	<i>Koeleria permollis</i> Steud. in Steud.	Liliopsida	Poaceae	H
105	<i>Koeleria</i> sp.	Liliopsida	Poaceae	—
106	<i>Lactuca virosa</i> L.	Magnoliopsida	Asteraceae	B
107	<i>Laretia acaulis</i> Gillies & Hook.	Magnoliopsida	Apiaceae	S
108	<i>Lathyrus subandinus</i> Phil.	Magnoliopsida	Fabaceae	H
109	<i>Leucheria rosea</i> Poepp. ex Less.	Magnoliopsida	Asteraceae	H
110	<i>Leucheria runcinata</i> D. Don	Magnoliopsida	Asteraceae	H
111	<i>Leucocoryne alliacea</i> Lindl.	Liliopsida	Liliaceae	H
112	<i>Loasa pallida</i> Gill. ex Arn.	Magnoliopsida	Loasaceae	A
113	<i>Loasa sigmoidea</i> Urb. & Gilg	Magnoliopsida	Loasaceae	H
114	<i>Luzula racemosa</i> Desv.	Liliopsida	Juncaceae	H
115	<i>Madia sativa</i> Molina	Magnoliopsida	Asteraceae	A
116	<i>Malesherbia linearifolia</i> Poit.	Magnoliopsida	Malesherbiaceae	H
117	<i>Marrubium vulgare</i> L.	Magnoliopsida	Lamiaceae	H
118	<i>Muehlenbeckia hastulata</i> I.M.Johnst.	Magnoliopsida	Polygonaceae	F
119	<i>Montiopsis andicola</i> (Gillies) D.J.Ford	Magnoliopsida	Portulacaceae	H
120	<i>Calandrinia caespitosa</i> Gill. ex Arn.	Magnoliopsida	Portulacaceae	H
121	<i>Montiopsis potentilloides</i> (Barnéoud) D.J. Ford	Magnoliopsida	Portulacaceae	H
122	<i>Mulinum spinosum</i> Pers.	Magnoliopsida	Apiaceae	SF
123	<i>Mutisia latifolia</i> D. Don	Magnoliopsida	Asteraceae	AT
124	<i>Mutisia</i> sp.	Magnoliopsida	Asteraceae	—
125	<i>Mutisia subulata</i> Ruiz & Pav. <i>Mutisia subulata</i> Ruiz & Pav. f. <i>rosmarinifolia</i> (Poepp. & Endl.) Cabrera	Magnoliopsida	Asteraceae	S
126	<i>Nardophyllum lanatum</i> (Meyen) Cabrera	Magnoliopsida	Asteraceae	S
127	<i>Nassauvia aculeata</i> Poepp. & Endl.	Magnoliopsida	Asteraceae	F
128	<i>Nassauvia axillaris</i> (Lag.) D. Don	Magnoliopsida	Asteraceae	HS
129	<i>Nassauvia looseri</i> Cabrera	Magnoliopsida	Asteraceae	F
130	<i>Nassauvia pyramidalis</i> Meyen	Magnoliopsida	Asteraceae	H
131	<i>Nastanthus spathulatus</i> Miers	Magnoliopsida	Calyceae	H
132	<i>Nicotiana acuminata</i> Hook.	Magnoliopsida	Solanaceae	H
133	<i>Nicotiana acuminata</i> Hook.	Magnoliopsida	Solanaceae	A
134	<i>Olsynium scirpoideum</i> (Poepp.) Goldblatt	Liliopsida	Iridaceae	H
135	<i>Olsynium</i> sp.	Liliopsida	Iridaceae	—
136	<i>Olsynium junceum</i> (E.Meyer ex Presl) Goldblatt	Liliopsida	Iridaceae	H
137	<i>Olsynium philippii</i> (Klatt) Goldblatt	Liliopsida	Iridaceae	H
138	<i>Oxalis aff. erythrorhiza</i> Gillies	Magnoliopsida	Oxalidaceae	H
139	<i>Oxalis compacta</i> Gillies <i>Oxalis compacta</i> subsp. <i>berteroana</i> (Barnéoud)	Magnoliopsida	Oxalidaceae	H
140	<i>Lourteig</i>	Magnoliopsida	Oxalidaceae	AH
141	<i>Oxalis</i> sp.	Magnoliopsida	Oxalidaceae	—
142	<i>Oxalis squamata</i> Zucc.	Magnoliopsida	Oxalidaceae	H
143	<i>Perezia carthamoides</i> Hook. & Arn.	Magnoliopsida	Asteraceae	H
144	<i>Perezia poeppigii</i> Less.	Magnoliopsida	Asteraceae	H
145	<i>Phacelia brachyantha</i> Benth.	Magnoliopsida	Hydrophyllaceae	A
146	<i>Phacelia cumingii</i> A. Gray	Magnoliopsida	Hydrophyllaceae	A
147	<i>Phacelia secunda</i> J.F. Gmel.	Magnoliopsida	Hydrophyllaceae	H
148	<i>Plantago grandiflora</i> Meyen	Magnoliopsida	Plantaginaceae	H
149	<i>Plantago lanceolata</i> L.	Magnoliopsida	Plantaginaceae	H
150	<i>Poa holciformis</i> J. Presl	Liliopsida	Poaceae	H
151	<i>Poa resinulosa</i> Nees ex Steud.	Liliopsida	Poaceae	H
152	<i>Poa</i> sp.	Liliopsida	Poaceae	—
153	<i>Poa trivialis</i> L.	Liliopsida	Poaceae	H
154	Poaceae 1	Liliopsida	Poaceae	—
155	Poaceae 2	Liliopsida	Poaceae	—
156	Poaceae 3	Liliopsida	Poaceae	—
157	Poaceae 4	Liliopsida	Poaceae	—
158	Poaceae 5	Liliopsida	Poaceae	—
159	<i>Vulpia</i> sp.	Liliopsida	Poaceae	—

160	<i>Trisetum aff. lasiolepis</i> E. Desv.	Liliopsida	Poaceae	H
161	<i>Polygala salasiana</i> Gay	Magnoliopsida	Polygalaceae	H
162	<i>Polygonum bowenkampii</i> Phil.	Magnoliopsida	Polygonaceae	H
163	<i>Pozoa coriacea</i> Lag.	Magnoliopsida	Apiaceae	H
164	<i>Trisetum caudulatum</i> Trin.	Liliopsida	Poaceae	H
165	<i>Quinchamalium chilense</i> Molina	Magnoliopsida	Santalaceae	H
166	<i>Quinchamalium parviflorum</i> Phil.	Magnoliopsida	Santalaceae	H
167	<i>Rhodophiala andina</i> Phil.	Liliopsida	Amaryllidaceae	H
168	<i>Rhodophiala rhodolirion</i> (Baker) Traub	Liliopsida	Amaryllidaceae	H
169	<i>Ribes cucullatum</i> Hook. & Arn.	Magnoliopsida	Grossulariaceae	F
170	<i>Ribes polyanthes</i> Phil.	Magnoliopsida	Grossulariaceae	F
171	<i>Ribes punctatum</i> Ruiz & Pav.	Magnoliopsida	Grossulariaceae	F
172	<i>Ribes trilobum</i> Meyen	Magnoliopsida	Grossulariaceae	F
173	<i>Rytidosperma violaceum</i> (E. Desv.) Nicora	Liliopsida	Poaceae	H
174	<i>Rytidosperma virescens</i> (E. Desv.) Nicora	Liliopsida	Poaceae	H
175	<i>Schinus montanus</i> Engl.	Magnoliopsida	Anacardiaceae	T
176	<i>Schizanthus hookeri</i> Gill. ex Graham	Magnoliopsida	Solanaceae	AB
177	<i>Scyphanthus elegans</i> D. Don	Magnoliopsida	Loasaceae	AB
178	<i>Senecio anthemidiphyllus</i> J.Rémy	Magnoliopsida	Asteraceae	F
179	<i>Senecio bustillosianus</i> J.Rémy	Magnoliopsida	Asteraceae	H
180	<i>Senecio claroneifolius</i> J.Rémy	Magnoliopsida	Asteraceae	S
181	<i>Senecio davillae</i> Phil.	Magnoliopsida	Asteraceae	S
182	<i>Senecio eruciformis</i> J.Rémy	Magnoliopsida	Asteraceae	S
183	<i>Senecio polygaloides</i> Phil.	Magnoliopsida	Asteraceae	F
184	<i>Senecio</i> sp.	Magnoliopsida	Asteraceae	—
185	<i>Sisyrinchium arenarium</i> Poepp.	Liliopsida	Iridaceae	H
	<i>Sisyrinchium arenarium</i> Poepp. subsp.			
186	<i>adenostemon</i> (Phil.) Ravenna	Liliopsida	Iridaceae	H
187	<i>Sisyrinchium cuspidatum</i> Poepp.	Liliopsida	Iridaceae	H
188	<i>Sisyrinchium graminifolium</i> Lindl.	Liliopsida	Iridaceae	H
189	<i>Sisyrinchium</i> sp.	Liliopsida	Iridaceae	—
190	<i>Solanum ligustrinum</i> Lodd.	Magnoliopsida	Solanaceae	F
191	<i>Solenomelus segethii</i> (Phil.) Kuntze	Liliopsida	Iridaceae	H
192	<i>Stachys albicaulis</i> Lindl.	Magnoliopsida	Lamiaceae	H
193	<i>Stachys philippiana</i> Vatke	Magnoliopsida	Lamiaceae	H
194	<i>Stipa chrysophylla</i> E.Desv.	Liliopsida	Poaceae	H
195	<i>Stipa speciosa</i> Trin. & Rupr.	Liliopsida	Poaceae	H
196	<i>Taraxacum</i> sp.	Magnoliopsida	Asteraceae	—
197	<i>Taraxacum officinale</i> F.H.Wigg.	Magnoliopsida	Asteraceae	—
	<i>Tetraglochin alatum</i> (Gillies ex Hook. & Arn.) Kuntze			
198		Magnoliopsida	Rosaceae	F
199	<i>Tnptilion capillatum</i> Hook. & Arn.	Magnoliopsida	Asteraceae	A
200	<i>Trisetum lasiolepis</i> E. Desv.	Liliopsida	Poaceae	H
201	<i>Tropaeolum leptophyllum</i> G. Don	Magnoliopsida	Tropaeolaceae	H
202	<i>Tropaeolum sessilifolium</i> Poepp. & Endl.	Magnoliopsida	Tropaeolaceae	H
203	<i>Tropaeolum tricolor</i> Sweet	Magnoliopsida	Tropaeolaceae	H
204	<i>Valeriana bridgesii</i> Hook. & Arn.	Magnoliopsida	Valerianaceae	H
205	<i>Valeriana stricta</i> Clos	Magnoliopsida	Valerianaceae	S
206	<i>Valeriana</i> sp. 1	Magnoliopsida	Valerianaceae	—
207	<i>Valeriana</i> sp. 2	Magnoliopsida	Valerianaceae	—
208	<i>Verbascum thapsus</i> L.	Magnoliopsida	Scrophulariaceae	B
209	<i>Vicia vicina</i> Clos	Magnoliopsida	Fabaceae	H
210	<i>Viola aff. philippii</i> Leybold	Magnoliopsida	Violaceae	H
211	<i>Viviania marifolia</i> Cav.	Magnoliopsida	Geraniaceae	F
212	<i>Wendtia gracilis</i> Meyen	Magnoliopsida	Geraniaceae	S
213	<i>Zoellnerallium andinum</i> (Poepp.) Crosa	Liliopsida	Liliaceae	H

4.2. Cobertura de formas de vida en un gradiente altitudinal

De acuerdo al análisis de las coberturas relativas de las formas de vida presentes en los sitios de muestreo de vegetación localizados en un gradiente altitudinal (Fig. 2), las formas de vida dominantes en sitios localizados a mayor altitud, entre los 3.100 y 3.300 m.s.n.m., son las hierbas perennes y en segundo lugar las especies en cojín. Las especies arbustivas son escasas y las hierbas anuales están ausentes en los sitios de este nivel altitudinal. Los sitios que se encuentran ubicados a menores elevaciones dentro del área de estudio, entre los 1.970 y 2.300 m.s.n.m., se caracterizan por la dominancia de las especies arbustivas y por la presencia de hierbas anuales.

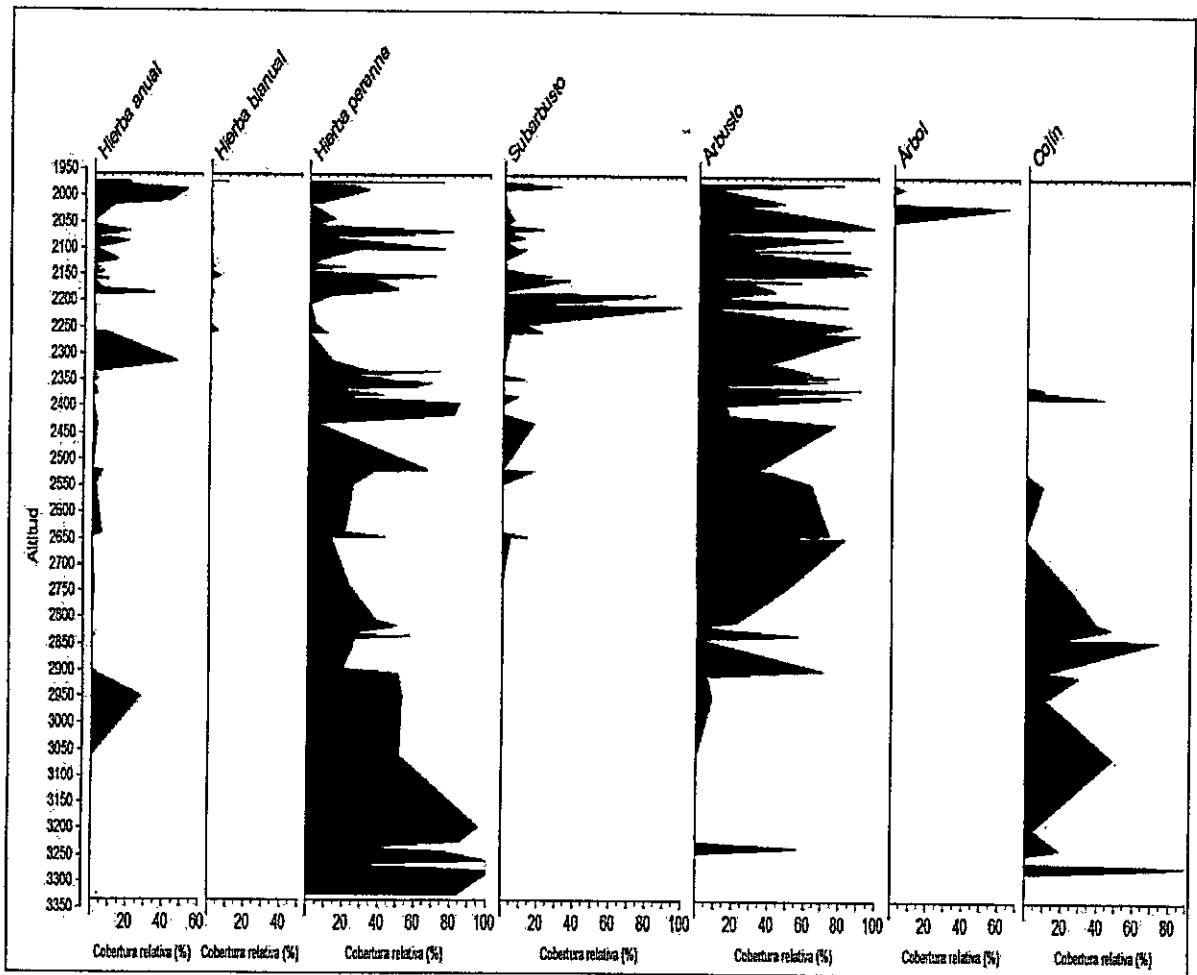


Fig. 2: Cobertura relativa (%) de formas de vida en un gradiente altitudinal (N = 74 sitios de muestreo de vegetación). La cobertura relativa (%) de especímenes identificados a nivel de género o familia no fue incluida en la gráfica (ver anexo).

4.3. Comparación florística entre sitios de muestreo de vegetación

El análisis de agrupamiento realizado sobre la base del índice de similitud de Jaccard (Fig. 3) permite distinguir dos grupos de sitios de muestreo de vegetación: un conglomerado que agrupa a la mayoría de los sitios de muestreo (1 - 60) y un grupo conformado por los sitios de mayor altitud (61- 74). Entre estos dos grupos de sitios se encuentran las mayores diferencias respecto a la composición de la vegetación.

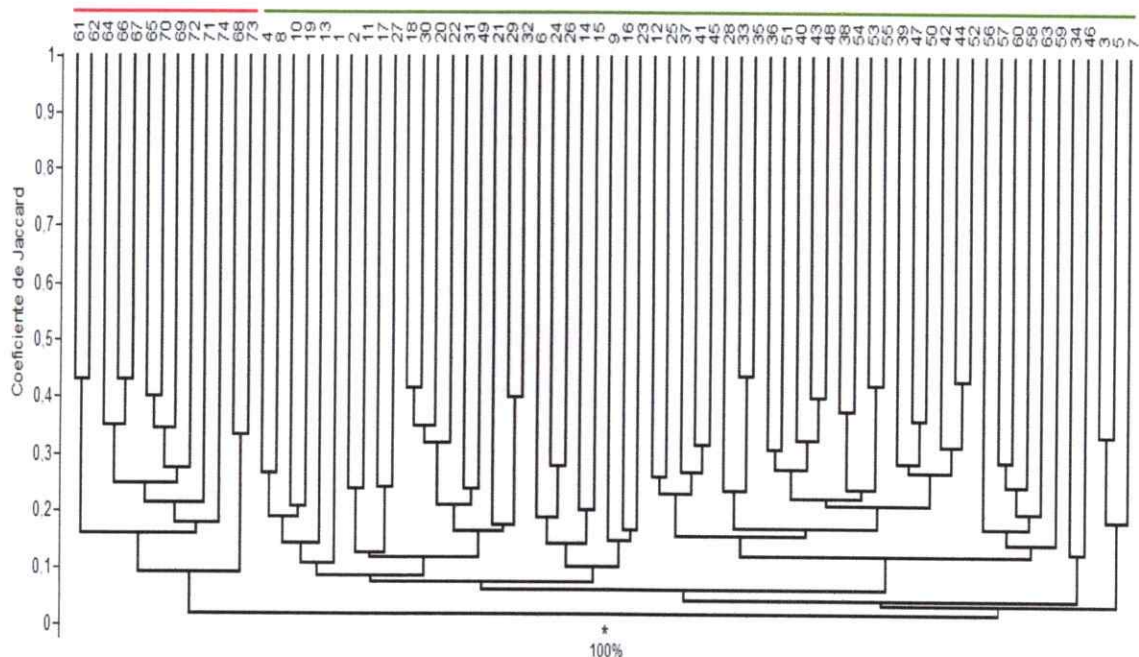


Fig. 3: Dendrograma de similitud florística entre sitios de muestreo de vegetación (N = 74) localizados en un gradiente altitudinal, generado mediante UPGMA y sobre la base del índice de similitud de Jaccard. Los agrupamientos significativos son simbolizados con color rojo y verde. El asterisco indica el valor bootstrap del nodo.

Entre las especies vegetales presentes en el conglomerado que incluye a la mayoría de los sitios de muestreo y que no fueron encontradas en los sitios de mayor altitud destacan: *Acaena sericea*, *Alstroemeria pallida*, *Berberis empetrifolia*, *Bromus catharticus*, *Calceolaria thyrsiflora*, *Cynoglossum creticum*, *Ephedra chilensis*, *Haplopappus schumanni*, *Mulinum spinosum*, *Quinchamalium chilense*, *Schizanthus hookerii*, *Stachys philippiana* y *Valeriana stricta*.

Algunas de las especies vegetales que fueron encontradas sólo en los sitios de muestreo de mayor altitud (61- 74) son: *Acaena leptacantha*, *Azorella madreporica*, *Bromus uniolooides*, *Carex macloviana*, *Draba gilliesii*, *Ephedra frustillata*, *Festuca purpurascens*, *Luzula racemosa*, *Olsynium philippii*, *Pozoa coriacea* y *Rytidosperma virescens*.

4.4. Variables ambientales determinadas en los sitios de muestreo de vegetación

Los suelos muestran una gran variación en los contenidos de los macronutrientes disponibles fósforo, nitrógeno y potasio en el área de estudio. Por ejemplo, los valores de concentración de K fluctúan entre 28 y 810,3 mg kg⁻¹ (Tabla 3). El N, P y K disponibles del suelo presentan una correlación negativa y significativa con la variable altitud (Tabla 2). Sobre los 2.800 m.s.n.m., la mayoría de los sitios de muestreo presenta una menor disponibilidad de nitrógeno y fósforo en los suelos con respecto a sitios de menor altitud (Fig. 4). Los valores promedio de N y P en un nivel altitudinal inferior (entre 1.972 – 2.646 m.s.n.m.) corresponden a 19,4 y 31,7 mg kg⁻¹ respectivamente, mientras que los valores promedio de N y P encontrados en un nivel altitudinal superior (2.740 – 3.323 m.s.n.m.), corresponden a 8,2 mg kg⁻¹ y 12,7 mg kg⁻¹ respectivamente (Tabla 3).

Respecto al contenido de metales de los suelos, destaca la variabilidad de la concentración total de cobre, la cual fluctúa entre los 30,5 y 1.265,3 mg kg⁻¹ (Tabla 3). Sobre los 2.800 m.s.n.m. se produce un aumento importante en el contenido de Cu de los suelos (Fig. 4). La concentración total de cinc también muestra variación, con valores que fluctúan entre 71,2 y 356,5 mg kg⁻¹ (Tabla 3). Las variables edáficas concentración total de Zn y concentración total de Cu, presentan una correlación positiva y significativa con la altitud, mientras que la concentración total de Fe del suelo no se correlaciona significativamente con esta variable (Tabla 2). Cabe destacar que la correlación entre la concentración total de Zn del suelo y la altitud es baja ($r_s = 0.24$).

El pH de los suelos presenta valores que van desde 4,1 (ácido) a 7,5 (levemente básico) y no se correlaciona significativamente con la altitud (Tabla 2).

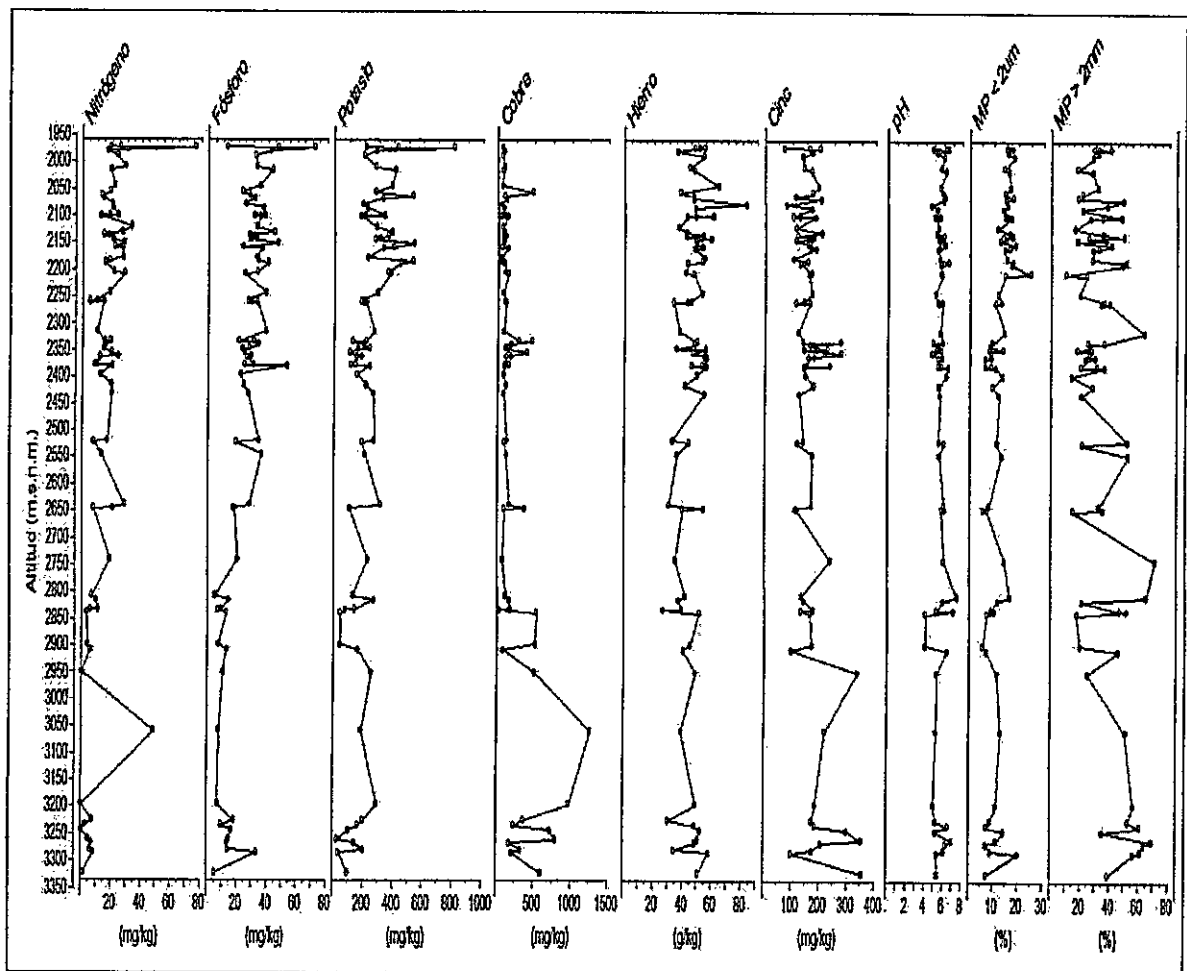


Fig. 4: Variación de las variables fisicoquímicas del suelo obtenidas para 74 sitios de muestreo (círculos) localizados en un gradiente altitudinal.

El área de estudio exhibe una alta variabilidad topográfica asociada a diferencias en pendiente y orientación de las laderas (Tabla 3). Respecto al material particulado del suelo, los sitios que se encuentran entre los 1.970 y 2.200 m.s.n.m. presentan un mayor porcentaje de material particulado fino ($< 2 \mu\text{m}$), en comparación a sitios de mayor altitud (Fig. 4). El porcentaje de material particulado $< 2 \mu\text{m}$ presenta una correlación negativa y significativa con la variable altitud, mientras que el porcentaje de material particulado grueso del suelo ($> 2 \text{mm}$) se correlaciona positiva y significativamente con la altitud (Tabla 2).

Tabla 2: Correlación entre variables edáficas y la altitud. Se indica el coeficiente de correlación de Spearman (r_s) y el nivel de significancia.

VARIABLES CORRELACIONADAS	r_s	P
Material particulado $> 2\text{mm}$ (%) - Altitud	0,31	0,009
Material particulado $< 2 \mu\text{m}$ (%) - Altitud	- 0,63	$< 0,001$
Zn total (mg/kg)- Altitud	0,24	0,028
Cu total (mg/kg) - Altitud	0,64	$< 0,001$
Fe total (mg/kg) - Altitud	- 0,18	0,127
N disponible (mg/kg) - Altitud	- 0,64	$< 0,001$
P disponible (mg/kg) - Altitud	- 0,67	$< 0,001$
K disponible (mg/kg) - Altitud	- 0,64	$< 0,001$
pH - Altitud	0,03	0,791

Tabla 3: Valores promedio, varianza y valores extremos de las variables ambientales obtenidas en 74 sitios de muestreo de vegetación y suelos establecidos en el Santuario de la Naturaleza Yerba Loca. Se muestran los valores de las variables ambientales para dos niveles altitudinales distinguidos en el área de estudio: nivel inferior (1.972 – 2.646 m.s.n.m.) y nivel superior (2.740 – 3.323 m.s.n.m.).

Variable ambiental	Nivel altitudinal inferior				Nivel altitudinal superior			
	Promedio	Varianza	Valor mínimo	Valor máximo	Promedio	Varianza	Valor mínimo	Valor máximo
Nitrógeno disponible (mg kg ⁻¹)	19,4	98,1	5,2	76,0	8,2	116,5	0,5	49
Fósforo disponible (mg kg ⁻¹)	31,7	92,0	12,9	72,0	12,7	44,7	5,0	33,8
Potasio disponible (mg kg ⁻¹)	279,4	17.089,9	105,5	810,3	150,0	6.567,0	28,0	295,1
Concentración total de Cobre (mg kg ⁻¹)	122,2	9.015,6	41,2	470,6	414,3	115.349,3	30,5	1.265,3
Concentración total de Hierro (g kg ⁻¹)	47,7	76,4	30,6	82,6	43,6	70,1	26,8	58,0
Concentración total de Zinc (mg kg ⁻¹)	155,9	1664,9	71,2	276,3	202,9	6435,7	98,7	356,5
pH del suelo	5,7	0,2	4,7	6,5	5,8	0,8	4,1	7,5
Material particulado del suelo > 2mm (%)	31,1	127,1	10,5	63,2	48,1	287,6	18,0	71,0
Material particulado del suelo < 2µm (%)	13,3	14,0	5,7	24,9	10,8	13,7	5,8	20,1
Exposición (grados)	187,2	8472,0	0	305,9	188,7	14.996,4	0	305,9
Pendiente (%)	25,3	137,9	0	53,2	20,2	209,2	0	47,9

4.5. Factores abióticos relacionados con la variación de la composición de la vegetación zonal altoandina en un gradiente altitudinal

De las 12 variables abióticas analizadas (Tabla 3, incluyendo la altitud), sólo seis de ellas fueron seleccionadas, ya que contribuyen significativamente al modelo de ordenación ACC ($P \leq 0,05$) según el test de permutación de Monte Carlo parcial. Las variables seleccionadas (incluidas en el ACC) fueron: concentración total de cobre (Cu) en el suelo, concentraciones de fósforo (P), potasio (K) y nitrógeno (N) disponibles en el suelo, altitud y exposición (Fig. 5). Las variables relacionadas con la fisicoquímica del suelo y la topografía que no fueron incluidas en el ACC ($P > 0,05$; test de permutación de Monte Carlo parcial) y que no contribuyen a explicar la variación en la composición de la vegetación corresponden a: concentración total de cinc y de hierro en el suelo, material particulado $> 2\text{mm}$ y $< 2\mu\text{m}$, pH y pendiente.

La relación entre la variación en la composición florística y las seis variables ambientales incluidas en el análisis de correspondencia canónica fue estadísticamente significativa ($F\text{-ratio} = 1,605$; $P\text{-value} = 0,0010$). En el diagrama de ordenación del ACC (Fig. 5) se observa la distribución de 74 sitios de muestreo de vegetación de acuerdo al promedio ponderado de las especies vegetales presentes en cada uno de los sitios, en relación directa con las variables ambientales determinadas para cada sitio. El 44,8 % de la varianza total de la relación especies-ambiente es explicado por los dos primeros ejes de la ordenación (Fig. 5; Tabla 4). Los dos primeros ejes de la ordenación presentan una alta correlación con los datos ambientales ($r = 0,97$ y $r = 0,92$ para el primer y segundo eje respectivamente).

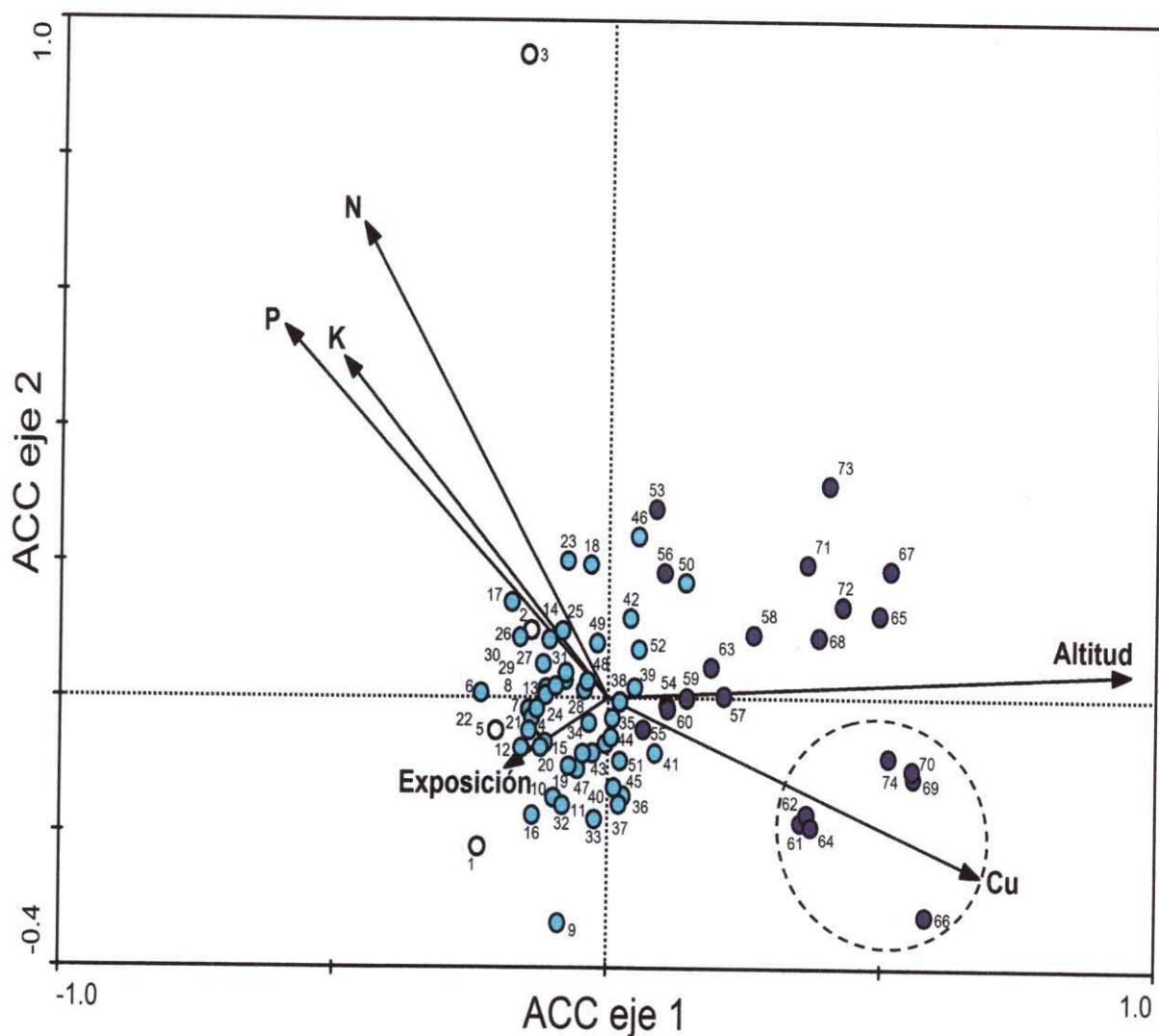


Fig. 5: Diagrama de ordenación de sitios de muestreo de vegetación y seis variables ambientales (biplot) obtenido a través de un Análisis de Correspondencia Canónica. Los círculos representan los sitios de muestreo de vegetación ($N = 74$) y las flechas corresponden a los vectores de seis variables ambientales. Los dos primeros ejes canónicos explican el 44,8 % de la varianza total de la relación especies-ambiente. Los sitios de muestreo son clasificados de acuerdo a los pisos de vegetación definidos por Cavieres y col. (2000): piso Subandino (círculos celestes), piso Andino inferior (círculos azules). Los círculos blancos corresponden a sitios de elevaciones entre 1.972 y 1.988 m.s.n.m.

El primer eje de la ordenación canónica (Fig. 5) corresponde principalmente a un gradiente altitudinal, debido a que la altitud es la variable más correlacionada (positivamente) con este eje (r canónico = 0,92) y por lo tanto explica en mayor grado la distribución de los sitios en el primer eje de ordenación. La segunda variable que presenta la mayor correlación (positiva) con el primer eje de la ordenación corresponde a la concentración total de cobre del suelo (r canónico = 0,66). Las principales variables ambientales que explican la distribución de los sitios en el segundo eje de la ordenación canónica corresponden al nitrógeno y fósforo disponibles (r canónico = 0,64 y 0,50; respectivamente). Sin embargo, de acuerdo a la selección automática de variables (Tabla 5), la contribución de la variable nitrógeno disponible al modelo de ordenación no es significativa.

La distribución de los sitios de muestreo de vegetación en el diagrama de ordenación del ACC (Fig. 5), indica que existiría principalmente un cambio gradual y progresivo en la composición de especies de la vegetación altoandina asociado al vector altitud. Sin embargo, es posible distinguir una discontinuidad en este patrón de variación de la vegetación, debido a que los sitios 61, 62, 64, 66, 69, 70 y 74 (de mayor altitud) se encuentran separados de un gran conglomerado formado por la mayoría de los sitios de muestreo de vegetación (Fig. 5). Este gran conglomerado da cuenta de sitios que presentan un grado de similitud florística, como se observa también en el análisis de agrupamiento realizado sobre la base del índice de similitud de Jaccard (Fig. 3).

La distancia entre sitios que dan cuenta de la discontinuidad en el patrón de variación composicional, tales como el 69, 70 y 74 (Fig. 5), indica que son similares en composición florística (véase también la figura 3). Además, según su proyección ortogonal en el vector Cu, estos sitios se caracterizan por tener los mayores contenidos de cobre del suelo.

Tabla 4: Valores propios, correlación entre las especies y los factores ambientales y porcentaje de la varianza explicada de los datos de las especies y de las relaciones especies-ambiente, para los dos primeros ejes de la ordenación del Análisis de Correspondencia Canónica. También se indica la variabilidad total de los datos de las especies y la varianza total explicada por las variables ambientales incluidas en el modelo.

Ejes	1	2
Valores propios	0,823	0,599
Correlación especies – factores ambientales	0,972	0,922
Varianza acumulada (%)		
De las especies	3,3	5,6
De las relaciones especies-ambiente	25,9	44,8
Suma de todos los valores propios	25,247	
Suma de todos los valores propios canónicos	3,173	

Tabla 5: Resultados de la selección automática de variables (forward selection) que utiliza un test de permutación de Monte Carlo parcial para determinar la significancia estadística de la contribución de las seis variables ambientales incluidas en el modelo de ordenación. Se indica la contribución de cada variable ambiental (valor propio), la cual depende de las variables previamente seleccionadas. Además se indica el nivel de significancia (P) y el F parcial.

Variable ambiental	λ	P-value	F-ratio
Altitud	0,79	0,001	2,31
N	0,55	0,080	1,65
P	0,49	0,006	1,45
Cu	0,48	0,024	1,44
Exposición	0,44	0,014	1,34
K	0,42	0,052	1,29

Se realizó un segundo análisis de correspondencia canónica sin la variable altitud (Fig. 6), variable que más se asocia a la variación de la composición de especies, para evaluar directamente la influencia de las propiedades químicas del suelo y de la exposición sobre la distribución espacial de las plantas altoandinas. La relación entre la variación de la composición de especies de la vegetación altoandina y las variables ambientales incluidas en este modelo de ordenación (nitrógeno, fósforo y potasio disponibles, concentración total de cobre y exposición) fue estadísticamente significativa ($F\text{-ratio} = 1,518$; $P\text{-value} = 0,0010$). En este análisis, el 50,3 % de la varianza total de la relación especies-ambiente es explicado por los dos primeros ejes de la ordenación (Fig. 6), los cuales presentan una alta correlación con los factores ambientales (Tabla 6).

La distribución de la mayoría de los sitios de muestreo de vegetación en el diagrama de ordenación (Fig. 6), muestra un patrón de variación continuo en la composición de especies de la vegetación altoandina. Sin embargo, de forma similar al ACC anterior, es posible distinguir una discontinuidad en este patrón, ya que existen sitios que se separan de una agrupación formada por la mayoría de los sitios de muestreo (Fig. 6). Estos sitios corresponden al 64, 65, 66, 69, 70 y 74. De acuerdo a la proyección ortogonal de tales sitios de muestreo en el vector cobre, la discontinuidad en el patrón vegetacional se asocia a los suelos con mayor contenido de cobre dentro del área de estudio. Además, la proyección ortogonal de estos sitios en los vectores de las variables fósforo y nitrógeno disponibles, indica que se caracterizan por una menor disponibilidad de tales macronutrientes en los suelos.

De la tabla 7 se infiere que las principales variables que explican la distribución de los sitios de muestreo en el primer eje de la ordenación canónica son el fósforo disponible (r canónico = - 0,75) y la concentración total de cobre (r canónico = 0,73). Respecto al segundo eje de la ordenación, las variables que dan cuenta de la distribución de los sitios en este eje son principalmente el potasio disponible (r canónico = 0,46) y la exposición (r canónico = 0,44). Cuatro de las variables incluidas en el ACC (Fig. 6) contribuyen significativamente al modelo de ordenación, según la selección automática de variables (Tabla 8). La contribución de la variable potasio disponible no es significativa.

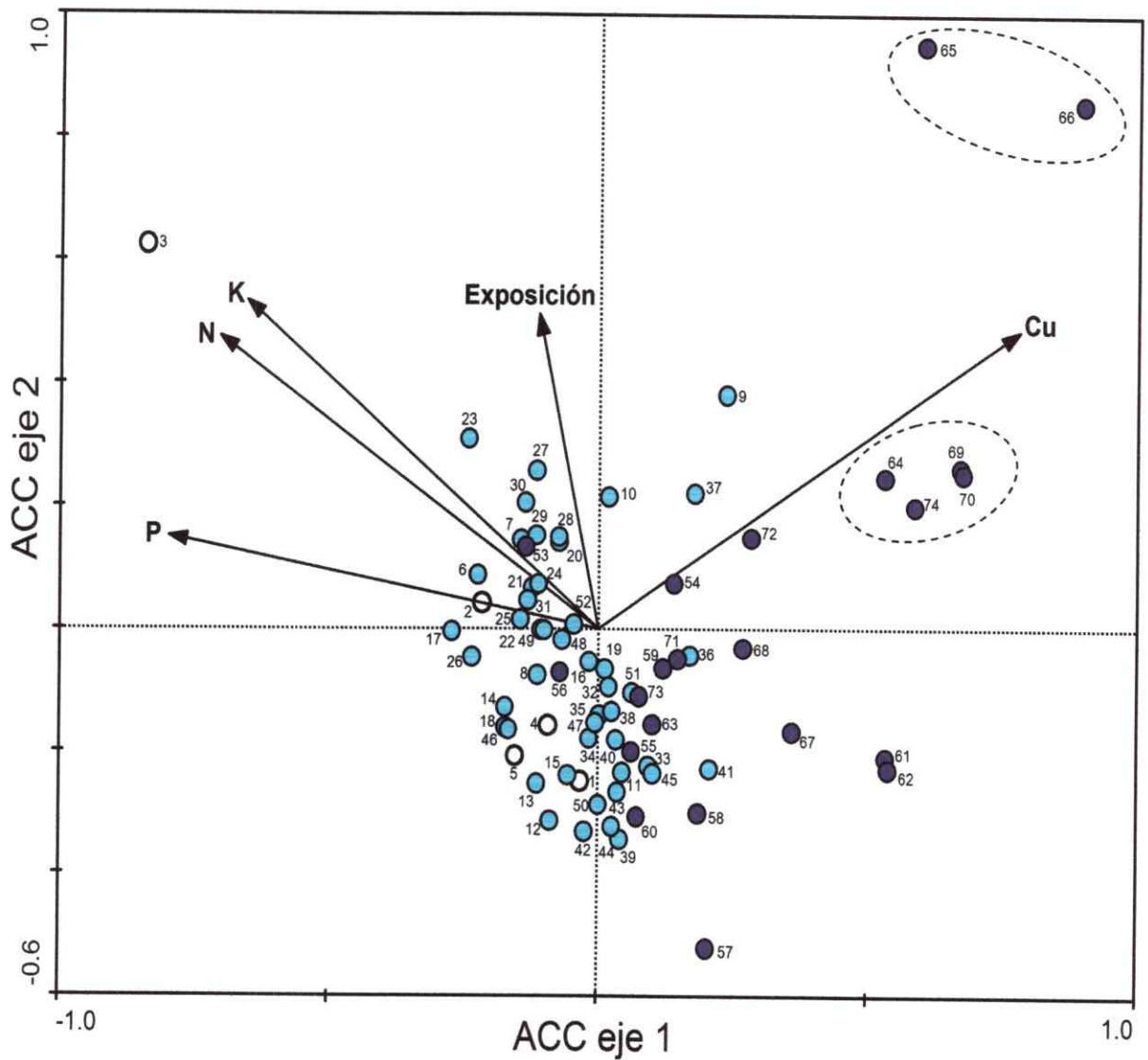


Fig. 6: Diagrama de ordenación (biplot) de sitios de muestreo de vegetación y cinco variables ambientales (sin altitud) obtenido a través de un Análisis de Correspondencia Canónica. Los círculos representan los sitios de muestreo de vegetación (N = 74) y las flechas corresponden a los vectores de cinco variables ambientales. Los dos primeros ejes canónicos explican el 50,3% de la varianza total de la relación especies-ambiente. Los sitios de muestreo son clasificados de acuerdo a los pisos de vegetación definidos por Cavieres y col. (2000): p so Subandino (círculos celestes), piso Andino inferior (círculos azules). Los círculos blancos corresponden a sitios de elevaciones entre 1.972 y 1.988 m.s.n.m.

Tabla 6: Valores propios, correlación entre las especies y los factores ambientales y porcentaje de la varianza explicada de los datos de las especies y de las relaciones especies-ambiente, para los dos primeros ejes de la ordenación del Análisis de Correspondencia Canónica sin la variable Altitud. También se indica la variabilidad total de los datos de las especies y la varianza total explicada por las variables ambientales incluidas en el modelo.

Ejes	1	2
Valores propios	0,731	0,544
Correlación especies – factores ambientales	0,945	0,873
Varianza acumulada (%)		
De las especies	2,9	5,1
De las relaciones especies-ambiente	28,8	50,3
Suma de todos los valores propios	25,247	
Suma de todos los valores propios canónicos	2,536	

Tabla 7: Coeficientes de correlación entre los dos primeros ejes de la ordenación y cinco variables ambientales.

Variable ambiental	Eje 1	Eje 2
N	-0,6665	0,4152
P	-0,7544	0,1310
Cu	0,7373	0,4238
K	-0,6188	0,4659
Exposición	-0,1067	0,4465

Tabla 8: Resultados de la selección automática de variables (forward selection) que utiliza un test de permutación de Monte Carlo parcial para determinar la significancia estadística de la contribución de las cinco variables ambientales incluidas en el modelo de ordenación. Se indica la contribución de cada variable ambiental (valor propio), la cual depende de las variables previamente seleccionadas. Además se indica el nivel de significancia (P) y el F parcial.

Variable ambiental	λ	P-value	F-ratio
P	0,63	0,001	1,85
Cu	0,52	0,021	1,52
N	0,51	0,011	1,53
Exposición	0,45	0,008	1,33
K	0,43	0,071	1,27

Para determinar qué especies vegetales dan cuenta de la ordenación de los 74 sitios de muestreo en función de los factores ambientales incluidos en el modelo de ordenación (Fig. 6), se graficó un segundo biplot (especies-variables ambientales) del ACC (Fig. 7). En el diagrama de ordenación de la figura 7, la proyección ortogonal de las especies vegetales (triángulos, números Tabla 1) sobre un vector ambiental indica en una forma aproximada el valor relativo del promedio ponderado de cada especie con respecto a una variable ambiental particular, el cual permite estimar el óptimo de distribución de una especie (Ter Braak, 1986; Lepš & Šmilauer 2003). De acuerdo a lo anterior, se infiere que las especies *Marrubium vulgare* (117), *Eccremocarpus scaber* (69), *Colletia hystrix* (57), *Phacelia cumingii* (146), *Madia sativa* (115), *Centaurea melitensis* (45) y *Nicotiana acuminata* (133) poseen los más altos promedios ponderados con respecto al fósforo y nitrógeno disponibles del suelo, por lo que tienen sus óptimos de distribución en los sitios con mayores contenidos de estos macronutrientes en el suelo. Además, las especies vegetales anteriormente mencionadas tienen bajos promedios ponderados con respecto al contenido de cobre del suelo, encontrándose principalmente en sitios cuyos suelos poseen menores concentraciones de cobre total dentro del área de estudio. Las especies vegetales que presentan una mayor dominancia en hábitats cuyos suelos poseen menores concentraciones de fósforo y nitrógeno disponibles, tales como: *Poa coriacea* (163), *Erigeron* sp. (74), *Montiopsis potentilloides* (121), *Carex macloviana* (44) y *Erigeron andicola* (73), además se encuentran principalmente en sitios cuyos suelos poseen mayores contenidos de cobre. Lo anterior se infiere de acuerdo a los valores relativos de los promedios ponderados de cada especie con respecto al contenido de cobre, fósforo y nitrógeno del suelo (Fig. 7).

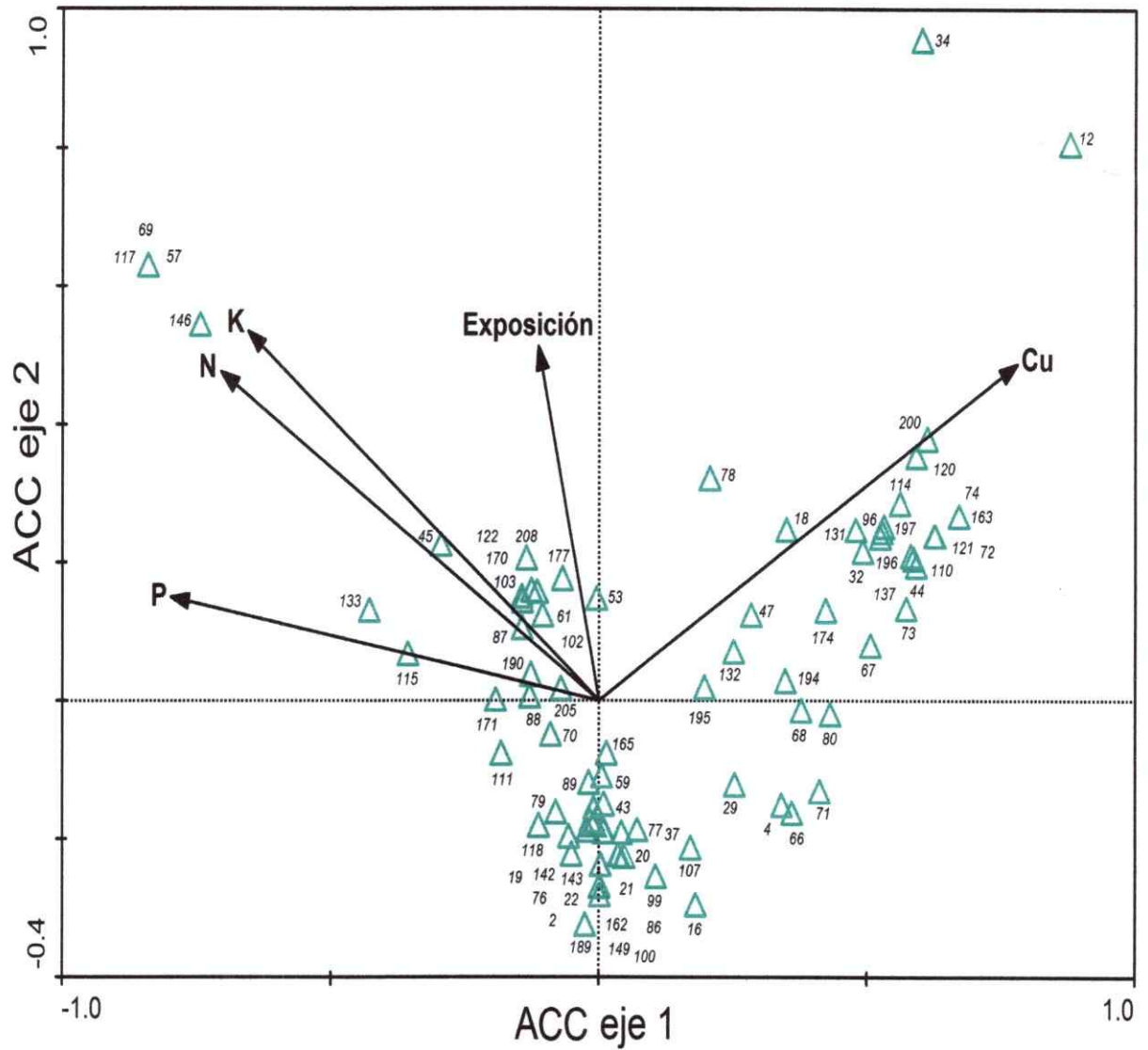


Fig. 7: Diagrama de ordenación de especies vegetales obtenido a través de un Análisis de Correspondencia Canónica. Se muestra la distribución de 83 especies vegetales altoandinas de ambientes zonales de acuerdo a sus promedios ponderados con respecto a las variables ambientales. Las especies son representadas por triángulos y son identificadas a través de números (Tabla 1). Las flechas corresponden a los vectores de cinco variables ambientales. Sólo las especies que presentan un ajuste mínimo del 2 % con los ejes de la ordenación son mostradas en el diagrama.

4.6. Contenidos de cobre anómalos en los suelos del área de estudio

Existe un gradiente altitudinal de contenido de Cu del suelo en el área de estudio (Tabla 2; Fig. 4). Para analizar con mayor detalle este gradiente, fueron comparados tres grupos de muestras de suelo pertenecientes a tres niveles altitudinales distinguidos dentro de la zona altoandina del SNYL (Fig. 8) en función de la variación altitudinal observada en la concentración de Cu del suelo (Fig. 4). Se determinó que la concentración promedio de cobre total de un nivel altitudinal inferior (1.970 – 2.260 m) difiere significativamente de la concentración promedio de cobre de un nivel altitudinal medio (2.310 – 2.740 m) y de un nivel altitudinal superior (2.800 – 3.320 m; Fig. 8).

La concentración promedio de cobre total más baja ($94,3 \text{ mg kg}^{-1}$) se encuentra en el nivel altitudinal inferior, mientras que la máxima concentración promedio de cobre total ($433,2 \text{ mg kg}^{-1}$) se encuentra en el nivel altitudinal superior (Fig. 8). En este nivel altitudinal del área de estudio, fueron encontradas las mayores concentraciones de cobre del suelo (ej. 1.265 mg kg^{-1}), las cuales son elevadas (anómalas), ya que superan los valores normales de concentración de Cu del suelo, los que fluctúan entre 2 y 250 mg kg^{-1} (Adriano, 2001).

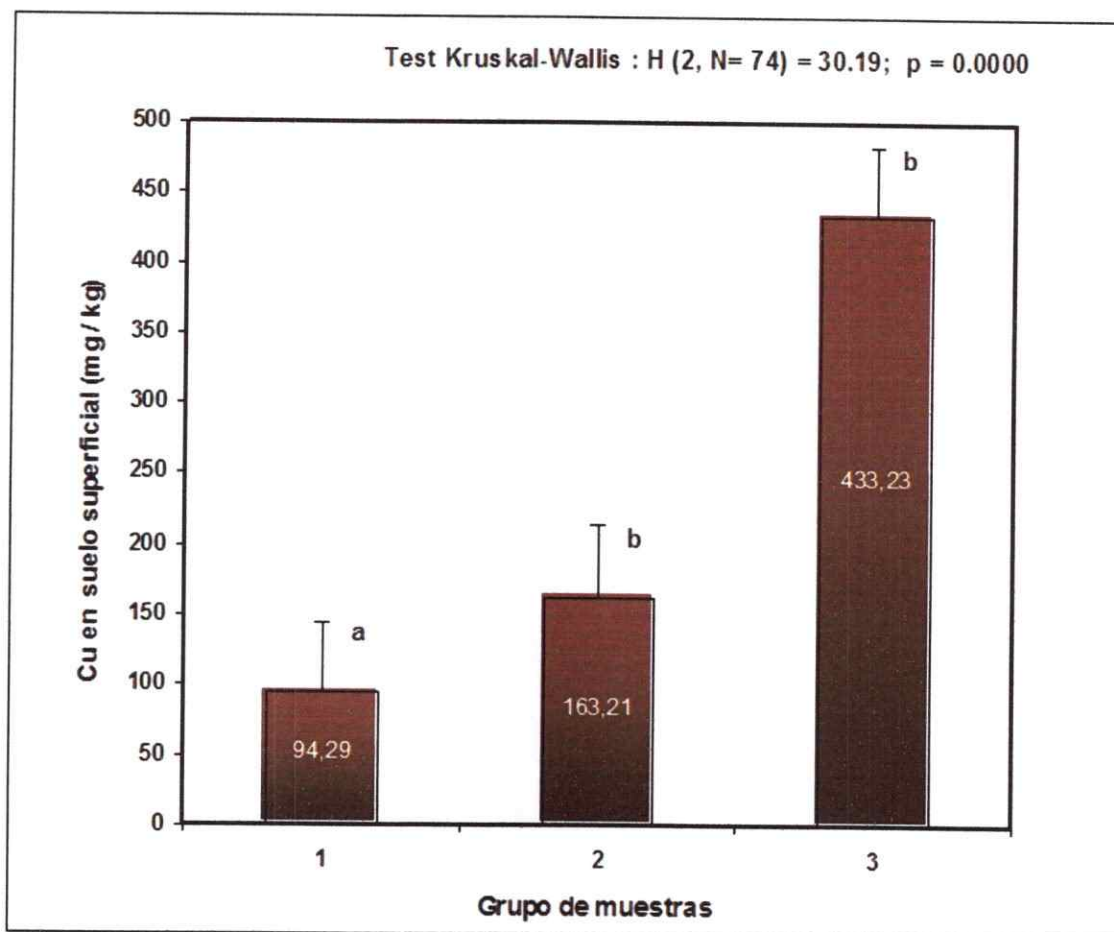


Fig. 8: Valores promedio de concentración de cobre de tres grupos de muestras de suelo pertenecientes a tres niveles altitudinales distinguidos dentro de la zona altoandina del SNYL. El grupo 1 ($N = 34$) se compone de muestras de suelo recolectadas en un nivel altitudinal inferior (1.970 – 2.260 m), el grupo 2 ($N = 22$) se compone de las muestras recolectadas en un nivel altitudinal medio (2.310 – 2.740 m) y el grupo 3 ($N = 18$) abarca las muestras recolectadas en un nivel altitudinal superior (2.800 – 3.320 m de altitud). Letras diferentes en las barras de error indican diferencias significativas ($P < 0,05$) entre los valores promedio de concentración de cobre total, de acuerdo a una prueba de Kruskal-Wallis y a comparaciones múltiples no paramétricas entre las medias de los rangos de grupos de muestras (ver anexo).

4.7. Plantas altoandinas presentes en los suelos con mayor contenido de cobre

Para determinar cuáles son las especies vegetales que tienen sus óptimos de distribución o mayores abundancias (% de cobertura) en los suelos con mayores concentraciones de cobre dentro del área de estudio, se obtuvo en forma cuantitativa la proyección ortogonal de todas las especies vegetales muestreadas (213) en el vector Cu (Fig. 9), sobre la base de las puntuaciones de las especies y de la variable contenido de Cu del suelo obtenidas como resultado del segundo ACC (Fig. 6).

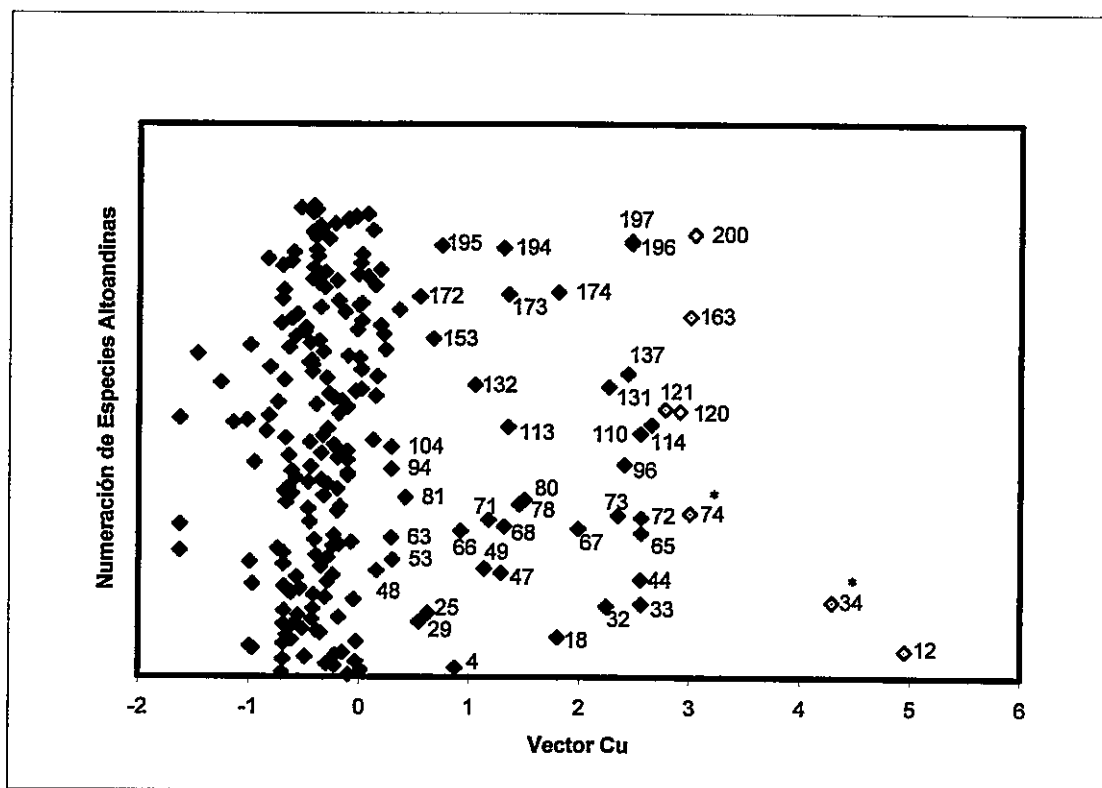


Fig. 9: Distribución sobre el vector Cu de 213 especies vegetales altoandinas encontradas a lo largo de un gradiente altitudinal en el SNYL. Las especies vegetales destacadas en rojo, son aquellas que poseen los mayores promedios ponderados con respecto al contenido de Cu total del suelo. (*) indica que la especie fue encontrada en un solo sitio de muestreo.

Cabe destacar que existe una correlación significativa (Fig. 10) entre la concentración de Cu total del suelo y el vector Cu ($r_s = 0,53$; $P < 0,001$), éste último obtenido sobre la base de los sitios de muestreo de vegetación ($n = 74$).

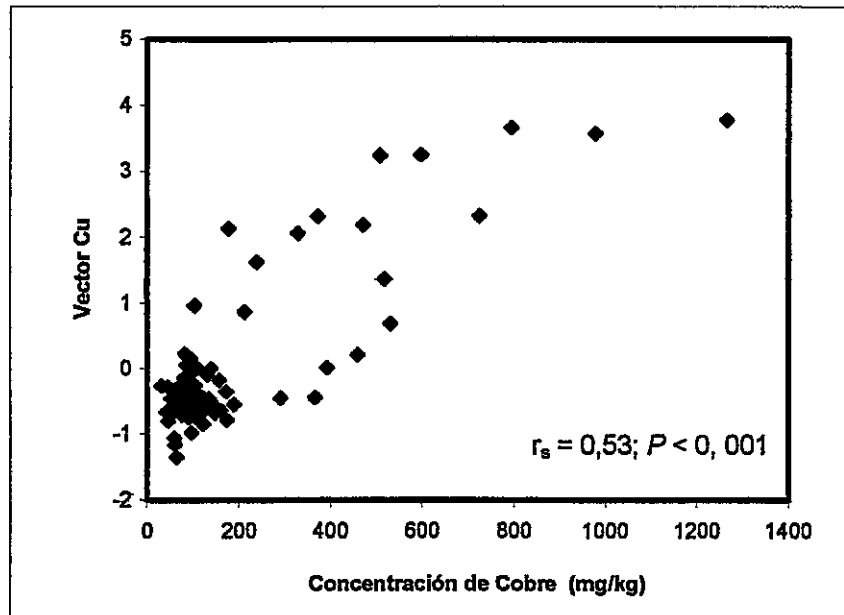


Fig. 10: Correlación entre la concentración de Cu total del suelo y el vector Cu. Se indica el coeficiente de correlación de Spearman (r_s).

La figura 9 muestra que la especie vegetal *Armeria maritima* (12) (Fig. 12) tiene el promedio ponderado más alto con respecto a la variable contenido total de Cu del suelo, lo que indica que su óptimo de distribución se encuentra en los sitios que poseen los mayores contenidos de Cu del suelo, pudiendo ser considerada como una especie indicadora de suelos con alto contenido de cobre en el área de estudio. Luego destacan las especies vasculares: *Caiophora coronata* (34), *Trisetum lasiolepis* (200), *Pozoa coriacea* (163), *Calandrinia caespitosa* (120) y *Montiopsis potentilloides* (121). Las especies vegetales anteriormente mencionadas, exceptuando a *Trisetum lasiolepis*, fueron encontradas sólo en sitios cuyos suelos presentan contenidos anómalos de Cu (Fig. 11).

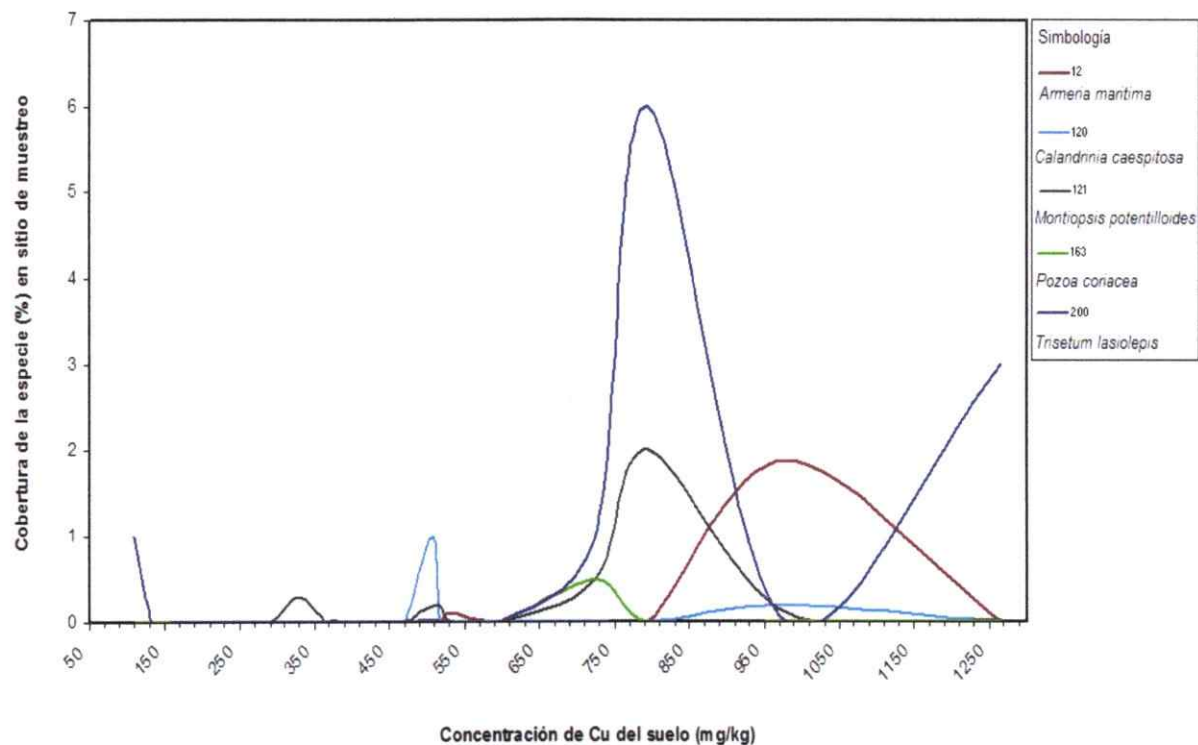


Fig. 11: Distribución de cinco especies vegetales en función de un gradiente de contenido de Cu del suelo. Fueron representadas las especies que presentan los mayores promedios ponderados con respecto a la variable concentración de Cu (Fig. 9) y que fueron encontradas en al menos dos sitios de muestreo de vegetación.



Fig. 12: Especies vegetales altoandinas del SNYL vinculadas a suelos con elevado contenido de cobre: *Armeria maritima* (1), *Caiophora coronata* (2), *Trisetum lasiolepis* (3) y *Montiopsis potentilloides* (4). Fotografías: Anic & De la Fuente (2008).

4.8. Contenido de cobre en tejidos aéreos (vástagos) de plantas altoandinas que se distribuyen en suelos con contenidos de cobre anómalos

En la figura 13 se muestra el contenido de Cu (concentración promedio) en los vástagos de 19 especies vegetales altoandinas que fueron encontradas en suelos con elevados contenidos de cobre (Tabla 9). Los tejidos aéreos de estas plantas mostraron concentraciones promedio de Cu que exceden el valor normal de concentración de este metal descrito en tejidos vegetales (5 - 20 mg kg⁻¹) (Fernandes & Henriques 1991; Adriano, 2001).

Tabla 9: Concentración de cobre del suelo en los siete sitios de muestreo de tejido vegetal y especies vegetales muestreadas para la obtención de tejidos. Se indican los números de identificación de los sitios de muestreo en los diagramas de ordenación de los ACCs (Fig. 5 y 6) y el número de identificación de las especies vegetales (Tabla 1, Fig. 7).

Sitios de muestreo de tejido vegetal	Concentración de cobre total del suelo (mg kg ⁻¹)	Especies vegetales muestreadas
61	530,3	12, 114, 121, 132
62	517,4	44, 68, 71, 121, 200
64	507,8	18, 32, 44, 47, 68, 96, 110, 114, 120, 121, 131, 137, 200
65	1.265,3	18, 34, 47, 80, 114, 121, 131, 200
66	978,6	12, 44, 47, 73, 80, 121
67	372,3	44, 47, 73, 80, 131
Sitio adicional	651,9	12

Respecto a las especies vegetales que tienen los mayores promedios ponderados con respecto al contenido total de cobre del suelo (Fig. 7 y 9), *Armeria maritima*, *Trisetum lasiolepis*, *Calandrinia caespitosa* y *Montiopsis potentilloides*, poseen concentraciones promedio de Cu en sus tejidos aéreos que exceden los 100 mg kg⁻¹ (Fig. 13), valor considerado alto y bastante anómalo (Brooks y col, 1977; Reeves & Baker 2000). Sin embargo, *Caiophora coronata* no posee una concentración de Cu en el tejido aéreo

considerada alta (Fig. 13), a pesar de haber sido colectada en el sitio con 1.265,3 mg de Cu por kilo de suelo (Tabla 9).

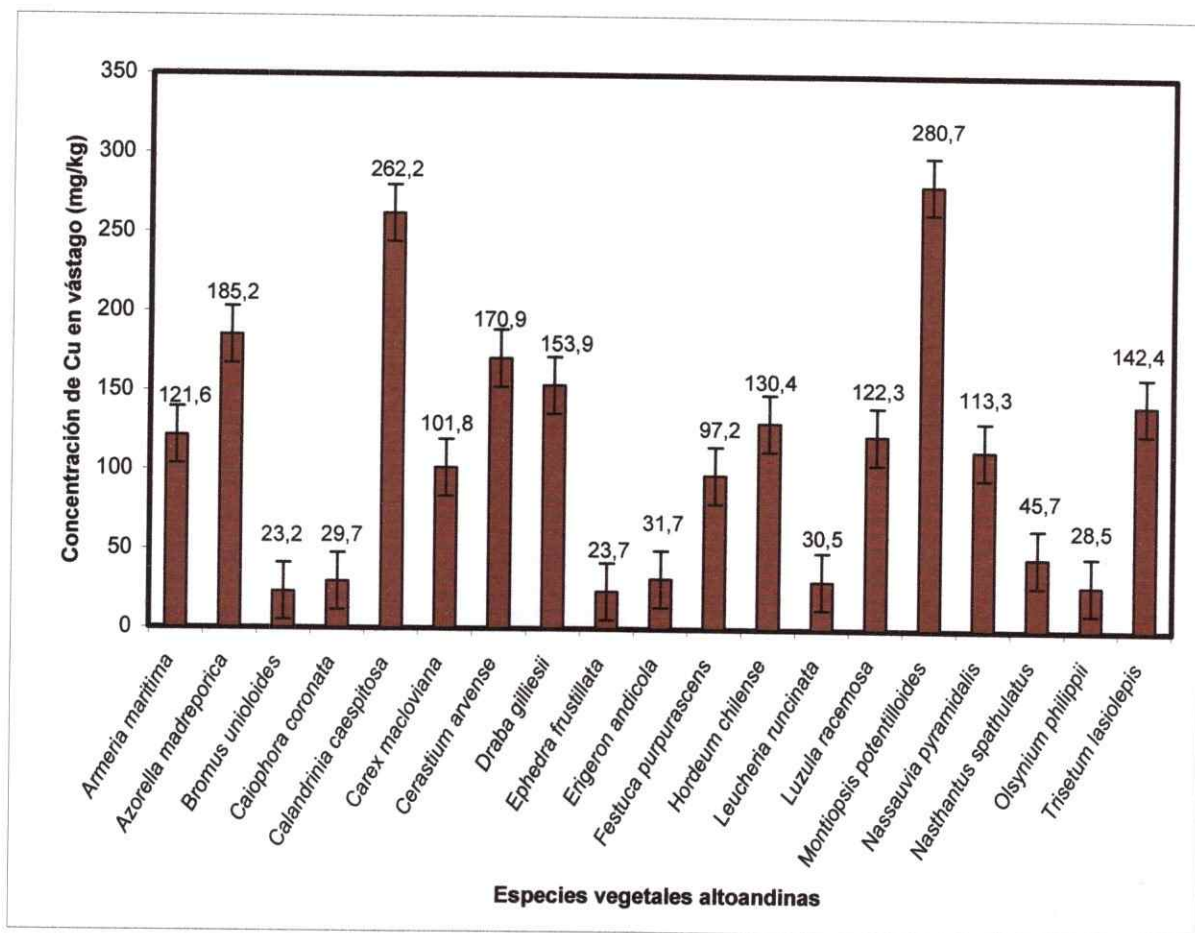


Fig. 13: Concentración promedio de cobre en el tejido aéreo (vástago) de 19 especies vegetales altoandinas que se distribuyen en suelos con contenidos de Cobre anómalos dentro del área de estudio. Concentraciones expresadas en mg kg^{-1} (base peso seco). Las barras corresponden al error típico.

Existen otras especies vegetales altoandinas que poseen altos contenidos de Cu en sus vástagos tales como: *Azorella madreporica*, *Cerastium arvense*, *Draba gilliesii*, *Hordeum chilense* y *Luzula racemosa* (Fig. 13). El contenido de Cu de los vástagos de estas especies evidencia la existencia de altas concentraciones de este metal en los suelos.

5. DISCUSIÓN

Se determinó que existe variación en la composición de la vegetación altoandina a lo largo del gradiente altitudinal de estudio. Adicionalmente, existe variabilidad espacial respecto a propiedades fisicoquímicas de los suelos, principalmente en el contenido de macronutrientes disponibles (N, P y K), la concentración total de Cu y el porcentaje de material particulado fino y grueso del suelo.

El análisis de correspondencia canónica evidencia que la variación altitudinal en la composición de especies de la vegetación zonal altoandina es explicada por algunas propiedades químicas del suelo (50,3% de la varianza total del ACC, Fig. 6). Las principales propiedades químicas del suelo que afectan la distribución espacial de las plantas altoandinas en el área de estudio son el fósforo disponible y la concentración de cobre total (Fig. 6). Las variables nitrógeno y potasio disponibles contribuyen secundariamente a la variación composicional (Fig. 5 y 6).

Existe evidencia de que cambios en la disponibilidad de los macronutrientes P y N en los suelos están asociados a cambios en la composición de las comunidades vegetales (Güsewell, 2004; Wijesinghe y col, 2005). Específicamente, en ambientes de alta montaña, se ha demostrado que la variación espacial en la disponibilidad de P en los suelos da cuenta de la variación florística (Kirkpatrick & Bridle 1998; Geir y col, 2007), condicionando de esta forma cambios en la distribución de las especies vegetales. Respecto al contenido de nitrógeno del suelo, Cavieres y col. (2000) señalan que esta variable se relaciona con la delimitación de los pisos altitudinales de vegetación en los

Andes de Chile central, lo que confirma la influencia del contenido de nitrógeno del suelo sobre la distribución espacial de las plantas altoandinas.

A través de gradientes experimentales de N se ha demostrado que la variación del contenido de este macronutriente en el suelo afecta la riqueza y la abundancia de las plantas, determinando que diferentes especies sean dominantes en distintas localizaciones a lo largo de un gradiente experimental (Tilman, 1984; 1987). La separación de las especies vegetales atribuida al gradiente experimental de concentración de N del suelo sugiere que podría existir competencia interespecífica por recursos esenciales como el nitrógeno y el fósforo (Tilman, 1986). Por lo tanto, la variación del contenido de nutrientes esenciales del suelo afectaría la composición de la vegetación a través de su influencia sobre la abundancia de especies con diferentes requerimientos de nutrientes y posiblemente, a través de su influencia sobre la competencia interespecífica. Estos experimentos de fertilización también han sido desarrollados en ambientes de alta montaña, donde se ha determinado que la disponibilidad de P y N afecta la abundancia específica y la diversidad de las comunidades vegetales (Theodose & Bowman 1997; Heer & Körner 2002).

Cabe destacar que el P y el N son elementos generalmente limitantes en los suelos (Salisbury & Ross 1992). Estos macronutrientes se encuentran menos disponibles principalmente en sitios ubicados a mayor altitud en el área de estudio (Fig. 4 y 5). Los suelos de tales sitios presentan un menor porcentaje de material particulado fino ($< 2 \mu\text{m}$), lo que podría relacionarse con su menor disponibilidad de nutrientes, ya que el material particulado fino del suelo posee una mayor capacidad de retención de nutrientes y de agua (Wierenga y col, 1987; Boyce y col, 2005). Se ha propuesto que la

deficiencia o menor disponibilidad de P y N que caracteriza a los suelos de mayores altitudes en áreas montañosas puede ser un factor limitante para la vegetación (Grubb, 1977a; Aiba & Kitayama 1999). Una menor disponibilidad de P y N podría limitar la distribución hacia mayores altitudes en el área de estudio, en particular de aquellas especies vegetales que requieran mayores cantidades de tales macronutrientes para su desarrollo. La variación en el contenido de nutrientes de los suelos afectaría la distribución de las plantas a través de su influencia sobre la fisiología de plantas adultas, la germinación de semillas y el crecimiento de las plántulas (Grubb, 1977b; Wenk & Dawson 2007).

Los resultados de este estudio indican que el contenido de Cu constituye una de las propiedades químicas del suelo con mayor influencia sobre la variación composicional de la vegetación zonal altoandina en el SNYL (Fig. 5 y 6). Esta propiedad se relaciona con una discontinuidad en el patrón de variación de la composición de especies vegetales, el cual es principalmente continuo a lo largo del gradiente altitudinal, tal como ha sido demostrado en otras áreas montañosas (Whittaker, 1956; Auerbach & Shmida, 1993). La discontinuidad en el patrón vegetacional es generada por aquellos sitios cuyos suelos poseen las mayores concentraciones de Cu total determinadas dentro del área de estudio (Fig. 5 y 6), las cuales son bastante elevadas y anómalas (Adriano, 2001). Cambios abruptos o discontinuidades en el patrón de variación de la composición de especies vegetales han sido determinados en áreas metalíferas de origen natural, en las cuales la composición florística de los sitios con concentraciones normales de Cu contrasta con la composición de los sitios que presentan un exceso de Cu, los cuales son dominados por especies vegetales tolerantes al exceso de este metal (Drew & Reilly, 1972; Malaisse y col, 1979; Babalonas y col, 1997).

El estrés por exceso de Cu en el suelo constituye un poderoso inhibidor del crecimiento vegetativo y puede causar la mortalidad de aquellas poblaciones de especies vegetales que no posean mecanismos de resistencia (Baker, 1987; Fernandes & Henriques 1991), limitando su distribución hacia suelos metalíferos, tales como los que se encuentran a mayor altitud en el área de estudio (Fig. 4 y 8).

Si los elevados contenidos de cobre total determinados en algunos suelos de mayor altitud en el área de estudio se encuentran biodisponibles, es decir en una forma química soluble para ser absorbida por las raíces de las plantas (Adriano, 2001), las poblaciones de las especies vegetales que tienen óptimos de distribución en los sitios con mayor concentración de Cu del suelo, tales como *Armeria maritima* (Fig. 7 y 9), podrían haber desarrollado estrategias o mecanismos de resistencia a la presencia de altos contenidos de cobre en los suelos, tales como la evasión o la tolerancia (Baker, 1987; Orcutt & Nilsen 2000).

Los altos contenidos de Cu presentes en los vástagos de especies vegetales que tienen óptimos de distribución en suelos anómalos en Cu tales como *Armeria maritima*, *Trisetum lasiolepis*, *Calandrinia caespitosa* y *Montiopsis potentilloides*, sugieren que tales especies y/o ecotipos podrían poseer tolerancia a Cu, a través de la acumulación de este metal en sus tejidos (Ginocchio, 1997; Baker y col, 2000). Cabe destacar que ninguna de estas especies puede ser considerada como hiperacumuladora de Cu, dado que las concentraciones de este metal en sus vástagos se encuentran muy por debajo del criterio de hiperacumulación de Cu ($> 1.000 \text{ mg kg}^{-1}$) (Reeves & Baker 2000). Respecto a las especies vegetales que se distribuyen en suelos anómalos en Cu y que presentan bajos contenidos de este elemento en sus vástagos tales como

Caioophora coronata y *Erigeron andicola* (Fig. 13), éstas podrían evitar la translocación de este elemento desde la raíz hacia el vástago y constituir especies o ecotipos tolerantes excluyentes (Baker y col, 2000; Orcutt & Nilsen 2000) o constituir especies evasoras que crecen en microsítios con menores contenidos de Cu (Baker, 1987). Existe evidencia de que *Armeria maritima* posee tolerancia frente a la presencia de altas concentraciones de cinc y plomo en los suelos, siendo además descrita como una especie metalófito local (Antonovics y col, 1971; Simon, 1978), dado que ha sido encontrada sólo en suelos metalíferos (Baker, 1987). Esta especie ha sido usada como indicadora de la existencia de altos contenidos de Cu en los suelos (Antonovics y col, 1971; Orcutt & Nilsen 2000). Además, se ha descrito que la subespecie *Armeria maritima* ssp. *halleri* también es metalófito y se distribuye en sitios cuyos suelos presentan altas concentraciones de cobre y plomo (Dahmani-Muller y col, 2000; Reeves & Baker 2000). De acuerdo a lo anterior y sobre la base de la distribución de las poblaciones de *Armeria maritima* (Fig. 7 y 9), ésta especie sería la mejor planta indicadora de suelos con altos contenidos de Cu en el área de estudio.

La ocurrencia de los efectos del exceso de un metal sobre la vegetación y el desarrollo de tolerancia, dependen de que el metal se encuentre biodisponible en los suelos (Eijsackers, 1987), lo cual es determinado por la influencia de ciertas características fisicoquímicas tales como el pH y el contenido de materia orgánica (Adriano, 2001). Las elevadas concentraciones de cobre total del suelo determinadas en algunos sitios dentro del área de estudio se encontrarían disponibles para las plantas altoandinas que se distribuyen en estos sitios, ya que la mayoría ha incorporado altos contenidos de Cu en sus tejidos aéreos, los cuales son considerados bastante anómalos y tóxicos para la mayoría de las plantas (Fernandes & Henriques 1991; Orcutt & Nilsen 2000; Adriano,

2001). Sin embargo, la capacidad de tolerancia de estas plantas altoandinas debe ser evaluada a través de ensayos estándares dosis-respuesta a cobre. Adicionalmente, los suelos con exceso de Cu dentro del área de estudio poseen menores concentraciones de macronutrientes disponibles (P, N, y K), lo que ha sido determinado en otros suelos metalíferos (Antonovics y col, 1971). Por lo tanto, las especies vegetales que se distribuyen principalmente en éstos suelos deben ser capaces de tolerar una menor disponibilidad de nutrientes esenciales, la que podría afectar su crecimiento y reproducción (Orcutt & Nilsen 2000).

Respecto al contenido de cinc de los suelos, la mayoría de los sitios de muestreo presentaron concentraciones normales de este metal en el suelo, existiendo sólo cuatro sitios cuyos suelos presentaron concentraciones de cinc consideradas altas ($> 300 \text{ mg kg}^{-1}$; Adriano, 2001). La variación del contenido de cinc del suelo en el área de estudio no muestra influencia sobre la variación composicional de la vegetación altoandina (Fig. 5), lo que sugiere que el cinc podría encontrarse en una forma no disponible para las plantas en aquellos sitios que presentaron alto contenido de este metal.

Además de las propiedades químicas del suelo, la dirección de exposición de las laderas también contribuye a la explicación de la variación en la composición de especies vegetales altoandinas en el SNYL (Fig. 6). Este factor topográfico tiene influencia sobre el microclima, ya que la dirección de exposición de las laderas determina el nivel de radiación solar que incide sobre ellas (Körner, 2003). Se ha demostrado que las variaciones microclimáticas afectan la distribución de las plantas en ambientes de alta montaña (Körner, 1995). En el área de estudio, las laderas de

exposición norte son las que reciben la mayor carga de radiación solar durante primavera y otoño (Reyes, 1992) y además presentan mayores temperaturas del aire (Ferreira y col, 1998), lo que indicaría que existen diferencias microclimáticas entre laderas de exposición norte y sur, las cuales determinarían cambios en el patrón de variación espacial de la vegetación. Específicamente en los Andes de Chile central, se ha determinado que las diferencias microclimáticas entre las laderas de exposición ecuatorial y polar afectan a la vegetación altoandina, ya que existen desfases de los períodos de floración entre poblaciones de plantas que crecen en laderas con distinta exposición (Rozzi y col, 1989; Arroyo y col, 1981).

De acuerdo al Análisis de Correspondencia Canónica (Fig. 5), la altitud es el factor abiótico que mejor da cuenta del patrón de variación de la composición de la vegetación altoandina en el área de estudio. Esto podría deberse a que un gradiente altitudinal corresponde principalmente a un gradiente de temperatura del aire (Aiba & Kitayama 1999), en el cual la temperatura decrece linealmente con el incremento en altitud (Kitayama, 1992). En los Andes de Chile central (33° S), se ha determinado que la tasa promedio de enfriamiento adiabático del aire corresponde a 6,1°C / km (Cavieres & Arroyo 1999) y que este gradiente térmico tiene la mayor influencia sobre la distribución altitudinal de las plantas altoandinas (Cavieres y col, 2000). El descenso de la temperatura del aire determina que las especies arbustivas y anuales sean restringidas a menores elevaciones debido a que serían más vulnerables frente a las temperaturas congelantes existentes a mayores altitudes, donde existe dominancia absoluta de hierbas perennes (Cavieres y col, 2000), las que poseen un mecanismo más eficiente de resistencia al congelamiento (Squeo y col, 1996). De acuerdo a

Cabrera (2002), el estrés térmico sería una limitante severa de la distribución de los arbustos y los cojines hacia mayores altitudes.

En el área de estudio, aquellos sitios de muestreo de vegetación de menores elevaciones se caracterizan por la dominancia de especies arbustivas, mientras que los sitios ubicados a mayor altitud (entre 3.100 y 3.300 m.s.n.m.) se caracterizan por la dominancia de especies en cojín y de hierbas perennes (Fig. 2), lo que sugiere una limitante de temperatura del aire sobre la distribución altitudinal de las plantas altoandinas.

La elevación es un gradiente complejo, ya que en adición a la temperatura del aire, existen otros factores que varían con el incremento en altitud tales como la radiación solar, la acumulación de nieve invernal y la humedad del suelo, los cuales han sido estrechamente asociados a la variación composicional de las comunidades de plantas en los ecosistemas de alta montaña (Wiser y col, 1996; Ferreyra y col, 1998; Boyce y col, 2005). Estos factores aunque no fueron considerados en la presente investigación, también podrían dar cuenta de la variación florística asociada con el gradiente altitudinal en el área de estudio.

Cabe destacar que la existencia y permanencia de variación espacial en el contenido de macronutrientes disponibles (P, N, K) y de Cu de los suelos en la zona de estudio, podría crear a largo plazo oportunidades para la diferenciación de nicho y la coexistencia de especies vegetales con diferentes requerimientos de nutrientes (Tilman, 1982; Fitter y col, 2000), lo que tendría importantes consecuencias sobre el patrón de variación espacial de la vegetación altoandina.

La riqueza de especies vegetales altoandinas también podría ser afectada por la variación en la disponibilidad de nutrientes (P, N, K) y Cu de los suelos, ya que la heterogeneidad abiótica tiene efectos sobre la riqueza vegetal, los cuales son generalmente positivos (Wilson, 2000).

6. CONCLUSIONES

En la zona altoandina del SNYL existe un recambio de especies vegetales y de formas de vida en relación a un gradiente altitudinal. Las especies en cojín y las hierbas perennes dominan en las zonas de mayor altitud, mientras que los arbustos dominan a menores altitudes. La vegetación presente en los sitios de mayor altitud (2.840 – 3.320 m) presenta especies exclusivas que la diferencian de la vegetación existente en zonas de menor altitud (1.970 – 2.830 m).

En el área de estudio existe una gran heterogeneidad espacial respecto a las propiedades fisicoquímicas de los suelos. La mayoría de estas propiedades se correlacionan con la altitud. Con el incremento en altitud, la granulometría de los suelos se hace más gruesa, disminuyen los contenidos disponibles de macronutrientes (nitrógeno, fósforo y potasio) y aumentan los contenidos totales de cobre en los suelos. Estas condiciones podrían limitar la distribución de algunas plantas altoandinas hacia mayores altitudes.

La variación en la composición de especies vegetales altoandinas en el área de estudio puede ser atribuida al factor altitud y a la variación espacial de algunas propiedades químicas del suelo, principalmente el fósforo disponible y la concentración de cobre total y secundariamente, el nitrógeno y potasio disponibles. Esto indicaría que las especies vegetales altoandinas se distribuyen en el espacio en función de la disponibilidad de macronutrientes esenciales y que podrían presentar requerimientos diferenciales por éstos.

Si las plantas altoandinas presentan diferencias en los requerimientos de nutrientes, la variabilidad espacial de macronutrientes encontrada en los suelos del área de estudio podría condicionar la separación espacial de las especies y constituir un factor de gran influencia sobre la composición y la diversidad de las comunidades vegetales en la zona altoandina del SNYL, en adición a las variaciones climáticas asociadas a un gradiente altitudinal de alta montaña.

En relación al gradiente altitudinal analizado, el patrón de variación composicional de la vegetación zonal altoandina es principalmente continuo. Sin embargo, fue identificado un cambio composicional abrupto o discontinuidad en este patrón, el cual se encuentra asociado a suelos con contenidos elevados y anómalos de cobre. Esto sugiere que la distribución de las especies vegetales en el área de estudio es afectada por el exceso de este metal.

Sólo algunas especies vegetales están presentes en suelos con contenidos elevados de cobre, tales como *Armeria maritima*, *Calandrinia caespitosa* y *Montiopsis potentilloides*, las cuales se distribuyen únicamente en este tipo de suelos. Estas especies podrían haber desarrollado mecanismos de tolerancia al exceso de Cu.

La tolerancia al exceso de Cu del suelo en algunas especies vegetales o bien, la competencia interespecífica, podrían dar cuenta de las unidades discretas de vegetación asociadas a suelos con elevado contenido de Cu. Por ello, debe determinarse experimentalmente cuál de estos factores influencia la distribución espacial de las plantas altoandinas.

Las plantas altoandinas con óptimos de distribución en suelos con contenidos elevados y anómalos de Cu pueden ser consideradas como indicadoras de este tipo de suelos. Si tales especies poseen tolerancia a cobre, podrían ser de utilidad para la revegetación de suelos contaminados con este metal, especialmente en zonas altoandinas ya que estas especies vegetales son capaces de resistir las bajas temperaturas características de este tipo de ambientes.

7. REFERENCIAS

ADRIANO DC (2001) Trace Elements in Terrestrial Environments. Biogeochemistry, Bioavailability and Risks of Metals. 2nd Edition. Springer, New York. 867 pp.

AIBA S & K KITAYAMA (1999) Structure, composition and species diversity in an altitude-substrate matrix of rain forest tree communities on Mount Kinabalu, Borneo. *Plant Ecology* 140: 139-157.

ANTONOVICS J, AD BRADSHAW & RG TURNER (1971) Heavy metal tolerance in plants. *Advances in Ecological Research* 7:1-85.

ARROYO MTK, C MARTICORENA, O MATTHEI, M MUÑOZ & P PLISCOFF (2002) Analysis of the contribution and efficiency of the Santuario de la Naturaleza Yerba Loca, 33°S in protecting the regional vascular plant flora (Metropolitan and fifth regions of Chile). *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 767-792.

ARROYO MTK, JJ ARMESTO & C VILLAGRÁN (1981) Plant phenological patterns in the high Andean Cordillera of central Chile. *Journal of Ecology* 61: 205-233.

ARROYO MTK, FA SQUEO, JJ ARMESTO & C VILLAGRÁN (1988) Effects of Aridity on Plant Diversity in The Northern Chilean Andes: Results of a Natural Experiment. *Annals Missouri Botanical Garden* 75: 55-78.

AUERBACH M & SHMIDA AVI (1993) Vegetation change along an altitudinal gradient on Mt Hermon, Israel – no evidence for discrete communities. *Journal of Ecology* 81: 25-33.

AUSTIN MP (1985) Continuum Concept, Ordination Methods, and Niche Theory. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16: 39-61.

AUSTIN MP (1987) Models for the analysis of species' response to environmental gradients. *Vegetatio* 69: 35-45.

AUSTIN MP & TM SMITH (1989) A new model for the continuum concept. *Vegetatio* 83: 35-47.

AUSTIN MP & MJ GAYWOOD (1994) Current problems of environmental gradients and species response curves in relation to continuum theory. *Journal of Vegetation Science* 5: 473-482.

AUSTIN MP, AO NICHOLLS, MD DOHERTY & JA MEYERS (1994) Determining species response functions to an environmental gradient by means of a β -function. *Journal of Vegetation Science* 5: 215-228.

AUSTIN MP (1999) A silent clash of paradigms : some inconsistencies in community ecology. *Oikos* 86 (1): 170-178.

- AUSTIN MP (2002) Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling. *Ecological Modelling* 157: 101-118.
- BABALONAS D, AP MAMOLOS & M KONSTANTINOOU (1997) Spatial Variation in a Grassland on Soil Rich in Heavy Metals. *Journal of Vegetation Science* 8 (4): 601-604.
- BAKER AJM (1987) Metal Tolerance. *The New Phytologist* 106: 93-111.
- BAKER AJM, SP MCGRATH, RD REEVES & JAC SMITH (2000) Metal Hyperaccumulator Plants: A review of the ecology and physiology of a biological resource for phytoremediation of metal-polluted soils. En: Terry N & GS Bañuelos (eds) *Phytoremediation of contaminated soil and water*: 85 – 107. Lewis Publishers.
- BARCELÓ J (1984) *Geología del Santuario de la Naturaleza Yerba Loca, Región Metropolitana, Chile*. CONAF. 38 pp.
- BASSI HGL (1982) *Geología y potencialidad minera del distrito cuprífero Bronces-Yerba Loca, pcia. De Santiago, Chile*. Actas Quinto Congreso Latinoamericano de Geología, Argentina III: 111-145.
- BILLINGS WD (1952) The Environmental Complex in Relation to Plant Growth and Distribution. *The Quarterly Review of Biology* 27 (3): 251 – 265.
- BILLINGS WD (1974) Adaptations and Origins of Alpine Plants. *Arctic and Alpine Research* 6 (2):129-142.
- BLISS LC (1971) Arctic and Alpine Plant Life Cycles. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2: 405-438.
- BOWMAN WD, TA THEODOSE, JC SCHARDT & RT CONANT (1993) Constraints of nutrient availability on primary production in two alpine tundra communities. *Ecology* 74 (7): 2085-2097.
- BOYCE RL, R CLARK & C DAWSON (2005) Factors Determining Alpine Species Distribution on Goliath Peak, Front Range, Colorado, U.S.A. *Arctic, Antarctic and Alpine Research* 37 (1): 88 – 96.
- BROOKS RR, JA McCLEAVE & F MALAISSE (1977) Copper and cobalt in African species of *Crotalaria* L. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 197 (1127): 231-236.
- BROOKS RR, F MALAISSE & A EMPAIN (1985) *The Heavy Metal-Tolerant Flora of South-Central Africa: A multidisciplinary approach*. A.A.Balkema, Rotterdam. 352 pp.
- BROWN JH & MV LOMOLINO (1998) *Biogeography*. 2nd Edition. Sinauer associates Inc. 691 pp.

BURKE IC, WK LAUENROTH, MA VINTON, PB HOOK, RH KELLY, HE EPSTEIN, MR AGUIAR, MD ROBLES, MO AGUILERA, KL MURPHY & RA GILL (1998) Plant-Soil Interactions in Temperate Grasslands. *Biogeochemistry* 42: 121-143.

CABRERA H (2002) Respuestas ecofisiológicas de plantas en ecosistemas de zonas con clima mediterráneo y ambientes de altamontaña. *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 625-637.

CAMUS F (2003) Geología de los Sistemas Porfíricos en los Andes de Chile. Servicio Nacional de Geología y Minería, Chile. 267 pp.

CAVIERES LA & MTK ARROYO (1999) Tasa de enfriamiento adiabático del aire en el Valle del Río Molina, Provincia de Santiago, Chile central (33°). *Revista Geográfica de Chile Terra Australis* 44: 79– 86.

CAVIERES LA, A PEÑALOZA & MTK ARROYO (2000) Altitudinal vegetation belts in the high-Andes of central Chile (33°S). *Revista Chilena de Historia Natural* 73: 331-344.

CHAPMAN JL & MJ REISS (1992) *Ecology: principles and Applications*. Cambridge University press. 294 pp.

CLEMENTS FE (1936) Nature and Structure of the Climax. *The Journal of Ecology* 24 (1): 252-284.

COLIN JB (1990) *Processes of Vegetation Change*. Unwin Hyman Ltd, London. 551 pp.

COLLINS SL, SM GLENN & DW ROBERTS (1993) The hierarchical continuum concept. *Journal of Vegetation Science* 4: 149-156.

CRAWLEY MJ (1986) Life History and Environment. En: Crawley MJ (ed). *Plant Ecology*: 253 – 290. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

DAHMANI-MULLER H, F VAN OORT, B GÉLIE & M BALABANE (2000) Strategies of heavy metal uptake by three plant species growing near a metal smelter. *Environmental Pollution* 109: 231-238.

DARMODY RG, CE THORN, P SCHLYTER & JC DIXON (2004) Relationship of Vegetation Distribution to Soil Properties in Kärkevagge, Swedish Lapland. *Arctic, Antarctic and Alpine Research* 36 (1): 21-32.

DI CASTRI F & ER HAJEK (1976) *Bioclimatología de Chile*. Ediciones Pontificia Universidad Católica de Chile, Santiago. 128 pp.

DREW A & C REILLY (1972) Observations on Copper Tolerance in the Vegetation of a Zambian Copper Clearing. *The Journal of Ecology* 60 (2) : 439-444.

EIJSACKERS H (1987) The impact of heavy metals on terrestrial ecosystems: biological adaptation through behavioral and physiological avoidance. En: Ravera O. (ed.) Ecological assessment of environmental degradation, pollution and recovery: 245-259. Elsevier Scientific Publishers bv, Amsterdam.

ERNST WH (1990) Mine vegetation in Europe. En: Shaw AJ (ed) Heavy metal tolerance in Plants: Evolutionary Aspects: 21-37. CRC press, Florida.

ESCUDERO A, L GIMÉNEZ - BENAVIDES, JM IRIONDO & A RUBIO (2004) Patch Dynamics and Islands of Fertility in a High Mountain Mediterranean Community. Arctic, Antarctic and Alpine Research 36 (4): 518-527.

FERNANDES JC & FS HENRIQUES (1991) Biochemical, Physiological, and Structural Effects of Excess Copper in Plants. Botanical Review 57 (3): 246-273.

FERREYRA M, A CINGOLANI, C EZCURRA & D BRAN (1998) High-Andean vegetation and environmental gradients in northwestern Patagonia, Argentina. Journal of Vegetation Science 9: 307-316.

FITTER A, A HODGE & D ROBINSON (2000) Plant response to patchy soils. En: Hutchings MJ, EA John & AJA Stewart (eds) The Ecological Consequences of Environmental Heterogeneity: 71 – 90. Blackwell Science, Oxford.

GAUCH HG & RH WHITTAKER (1972) Coenocline Simulation. Ecology 53 (3): 446-451.

GEIR A, PS BECK & T ENGELSKJØN (2007) Soil Acidity, Content of Carbonates, and Available Phosphorus are the Soil Factors Best Correlated with Alpine Vegetation: Evidence from Troms, North Norway. Arctic, Antarctic and Alpine Research 39 (2): 189 – 199.

GENSAC P (1990) Plant and Soil Groups in the Alpine Grasslands of the Vanoise Massif, French Alps. Arctic and Alpine Research 22 (2): 195-201.

GINOCCHIO R (1997) Aplicabilidad de los modelos de distribución espacio-temporales de la vegetación en ecosistemas terrestres sujetos a procesos de contaminación. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias Biológicas, Pontificia Universidad Católica de Chile. 209 pp.

GLEASON HA (1939) The Individualistic Concept of the Plant Association. American Midland Naturalist 21 (1): 92-110.

GRUBB PJ (1977a) Control of forest growth and distribution on wet tropical mountains: with special reference to mineral nutrition. Annual Review of Ecology and Systematics 8: 83 – 107.

GRUBB PJ (1977b) The Maintenance of Species – Richness in Plant Communities: The importance of the Regeneration Niche. Biological Reviews 52: 107-145.

GUREVITCH J, SM SCHEINER & GA FOX (2002) *The Ecology of Plants*. Sinauer Associates, Inc., U.S.A. 523 pp.

GÜSEWELL S (2004) N:P Ratios in Terrestrial Plants: Variation and Functional Significance. *New Phytologist* 164 (2): 243-266.

HAMMER Ø, DAT HARPER & PD RYAN (2001) PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4 (1): 9 pp.

HEER C & C KÖRNER (2002) High elevation pioneer plants are sensitive to mineral nutrient addition. *Basic and Applied Ecology* 3: 39-47.

HINOJOSA LF & C VILLAGRÁN (1997) Historia de los bosques del sur de Sudamérica, I: antecedentes paleobotánicos, geológicos y climáticos del Terciario del cono sur de América. *Revista Chilena de Historia Natural* 70: 225-239.

HOFFMANN A, MTK ARROYO, F LIBERONA, M MUÑOZ & J WATSON (1998) *Plantas altoandinas en la flora silvestre de Chile*. Ediciones Fundación Claudio Gay, Santiago. 281 pp.

HOGENBIRK JC & RJ READER (1989) Biotic versus abiotic control of plant density: studies of *Medicago lupulina* L. on a topographic gradient. *Journal of Biogeography* 16: 269-277.

JARVIS SC (1974) Soil factors affecting the distribution of plant communities on the cliffs of Craig Breidden, Montgomeryshire. *The Journal of Ecology* 62 (3) : 721-733.

JEFFREE EP & CE JEFFREE (1994) Temperature and the Biogeographical Distributions of Species. *Functional Ecology* 8 (5): 640-650.

KENT M & P COKER (1992) *Vegetation description and analysis. A practical approach*. John Wiley & Sons, Chichester. 363 pp.

KITAYAMA K (1992) An altitudinal transect study of the vegetation on Mount Kinabalu, Borneo. *Vegetatio* 102: 149 - 171.

KIRKPATRICK JB & BRIDLE KL (1998) Environmental relationships of floristic variation in the alpine vegetation of southeast Australia. *Journal of Vegetation Science* 9: 251 - 260.

KNAPIK L, G SCOTTER & W PETTAPIECE (1973) Alpine Soil and Plant Community Relationships of the Sunshine Area, Banff National Park. *Arctic and Alpine Research* 5 (3): A161-A170.

KÖRNER C (1995) Alpine plant diversity: a global survey and functional interpretations. En: Chapin FS III & C Körner (eds). *Arctic and alpine biodiversity: Patterns, causes and ecosystem consequences*: 45-62. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.

KÖRNER C (2003) Alpine Plant Life . Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems. 2nd Edition. Springer, Berlin. 344 pp.

LEPŠ J & P ŠMILAUER (2003) Multivariate Analysis of Ecological Data using CANOCO. Cambridge University Press, Cambridge. 269 pp.

LLORENTE-BOUSQUETS J & JJ MORRONE (2001) Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones. UNAM, México. 277 pp.

LUEBERT F & P PLISCOFF (2006) Sinopsis bioclimática y vegetacional de Chile. Primera edición. Editorial Universitaria, Santiago de Chile. 316 pp.

MALAISSE F, J GREGOIRE, R BROOKS, R MORRISON & R REEVES (1978) *Aeolanthus biformifolius* De Wild.: A Hyperaccumulator of Copper from Zaïre. Science, New Series 199 (4331): 887-888.

MALAISSE F, J GREGOIRE, RS MORRISON, RR BROOKS & RD REEVES (1979) Copper and Cobalt in Vegetation of Fungurume, Shaba Province, Zaïre. Oikos 33 (3): 472-478.

MARK AF, KJ DICKINSON & RG HOFSTEDE (2000) Alpine Vegetation, Plant Distribution, Life Forms, and Environments in a Perhumid New Zealand Region: Oceanic and Tropical High Mountain Affinities. Arctic, Antarctic and Alpine Research 32 (3): 240-254.

MCINTOSH RP (1967) The Continuum Concept of Vegetation. Botanical Review 33 (2): 130-187.

MOONEY HA & WD BILLINGS (1965) Effects of Altitude on Carbohydrate Content of Mountain Plants. Ecology 46 (5): 750-751.

MUELLER-DOMBOIS D & H ELLENBERG (1974) Aims and methods of vegetation ecology. Wiley, New York. 547 pp.

NICORA EG & ZE RÚGOLO DE AGRASAR (1987) Los géneros de gramíneas de América Austral: Argentina, Chile, Uruguay y áreas limítrofes de Bolivia, Paraguay y Brasil. Primera edición. Hemisferio Sur, Argentina. 611 pp.

OKSANEN J & PR MINCHIN (2002) Continuum theory revisited: what shape are species responses along ecological gradients?. Ecological Modelling 157: 119-129.

ORCUTT DM & ET NILSEN (2000) The Physiology of Plants Under Stress: Soil and Biotic Factors. John Wiley & Sons, Inc, New York. 683 pp.

OSMOND CB, MP AUSTIN, JA BERRY, WD BILLINGS, JS BOYER, JWH DACEY, PS NOBEL, SD SMITH & WE WINNER (1987) Stress Physiology and the Distribution of Plants. BioScience 37 (1): 38-48.

PALMER MW (1993) Putting Things in Even Better Order: The Advantages of Canonical Correspondence Analysis. *Ecology* 74 (8): 2215-2230.

PETERSON KM & WD BILLINGS (1982) Growth of Alpine Plants under Controlled Drought. *Arctic and Alpine Research* 14 (3): 189-194.

PRENTICE IC, W CRAMER, SP HARRISON, R LEEMANS, RA MONSERUD & AM SOLOMON (1992) A Global Biome Model Based on Plant Physiology and Dominance, Soil Properties and Climate Source. *Journal of Biogeography* 19 (2): 117-134.

REEVES R & A BAKER (2000) Metal – Accumulating Plants. En: Raskin Ilya & BD Ensley (eds) *Phytoremediation of Toxic Metals: Using Plants to Clean Up the Environment* : 193 – 229 . John Wiley & Sons, Inc.

REYES CA (1992) Análisis del Ecosistema de la Cuenca del Estero Yerba Loca (Cuenca Superior Río Mapocho) Zonación Altitudinal de la Vegetación. Facultad de Arquitectura y Urbanismo, Escuela de Geografía, Universidad de Chile. 150 pp.

ROZZI R, JD MOLINA & P MIRANDA (1989) Microclima y períodos de floración en laderas de exposición ecuatorial y polar en los Andes de Chile central. *Revista Chilena de Historia Natural* 62: 75-84.

RUTHSATZ B & C VILLAGRÁN (1991) Vegetation pattern and soil nutrients of a Magellanic moorland on the Cordillera de Piuchué, Chiloé Island, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 64: 461 – 478.

SAKAI A & W LARCHER (1987) *Frost Survival of Plants: Responses and Adaptation to Freezing Stress*. Springer-Verlag, Germany. 321 pp.

SALISBURY FB & CW ROSS (1992) *Plant Physiology*. Fourth Edition. Wadsworth Publishing Company, California . 682 pp.

SANTIBÁÑEZ F & JM URIBE (1990) *Atlas Agroclimático de Chile: Regiones V y Metropolitana*. Universidad de Chile, Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, Santiago. 66 pp.

SCHULZE ED, E BECK & K MULLER-HOHENSTEIN (2005) *Plant Ecology*. Springer, Berlin. 702 pp.

SEASTEDT TR & L VACCARO (2001) Plant Species Richness, Productivity, and Nitrogen and Phosphorus Limitations across a Snowpack Gradient in Alpine Tundra, Colorado, U.S.A. *Arctic, Antarctic and Alpine Research* 33 (1): 100-106.

SIMON E (1978) Heavy Metals in Soils, Vegetation Development and Heavy Metal Tolerance in Plant Populations from Metalliferous Areas. *New Phytologist* 81 (1): 175-188.

- SKEWES MA & CR STERN (1994) Tectonic trigger for the formation of late Miocene Cu-rich breccia pipes in the Andes of Central Chile. *Geology* 22: 551-554.
- SQUEO F, H VEIT, G ARANCIO, JR GUTIÉRREZ, MTK ARROYO & N OLIVARES (1993) Spatial heterogeneity of high mountains vegetation in the Andean desert zone of Chile. *Mountain Research and Development* 13: 1-10.
- SQUEO FA, R OSORIO & G ARANCIO (1994) Flora de Los Andes de Coquimbo: Cordillera de Doña Ana. Ediciones Universidad de La Serena. 168 pp.
- SQUEO FA, F RADA, C GARCÍA, M PONCE, A ROJAS & A AZÓCAR (1996) Cold resistance mechanisms in high desert Andean plants. *Oecologia* 105: 552-555.
- SQUEO FA, J CEPEDA, N OLIVARES & M ARROYO (2006) Interacciones Ecológicas en la Alta Montaña del Valle del Elqui. En: Cepeda PJ (ed). *Geoecología de los Andes desérticos. La Alta Montaña del Valle del Elqui*: 69 – 103. Ediciones Universidad de La Serena, La Serena, Chile.
- STATSOFT (2008) STATISTICA. Data analysis software system. Disponible en [<http://www.statsoft.com>].
- TEILLIER S, G ALDUNATE, P RIEDEMANN & H NIEMEYER (2005) Flora de la Reserva Nacional Río Clarillo. Impresos Socías Ltda. 367pp.
- TER BRAAK CJF (1986) Canonical Correspondence Analysis: A New Eigenvector Technique for Multivariate Direct Gradient Analysis. *Ecology* 67 (5): 1167 – 1179.
- TER BRAAK CJF & ŠMILAUER P (2002) Canoco Reference Manual and CanoDraw for Windows User's Guide: Software for Canonical Community Ordination (version 4.5). Microcomputer Power, Ithaca, USA. 500 pp.
- THEODOSE TA & WD BOWMAN (1997) Nutrient availability, plant abundance, and species diversity in two alpine tundra communities. *Ecology* 78 (6): 1861 – 1872.
- TILMAN D (1982) Resource competition and community structure. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA. 296 pp.
- TILMAN D (1984) Plant dominance along an experimental nutrient gradient. *Ecology* 65 (5): 1445 – 1453.
- TILMAN D (1986) Resources, Competition and the Dynamics of Plant Communities. En: Crawley MJ (ed). *Plant Ecology*: 51 – 75. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- TILMAN D (1987) Secondary Succession and the Pattern of Plant Dominance Along Experimental Nitrogen Gradients. *Ecological Monographs* 57 (3): 190-214.
- VILÀ M & J SARDANS (1999) Plant Competition in Mediterranean-Type Vegetation. *Journal of Vegetation Science* 10 (2): 281-294.

- WEISNER SEB (1993) Long-Term Competitive Displacement of *Typha latifolia* by *Typha angustifolia* in a Eutrophic Lake. *Oecologia* 94 (3): 451-456.
- WENK E & T DAWSON (2007) Interspecific Differences in Seed Germination, Establishment, and Early Growth in Relation to Preferred Soil Type in an Alpine Community. *Arctic, Antarctic and Alpine Research* 39 (1): 165-176.
- WIJESINGHE DK, EA JOHN & MJ HUTCHINGS (2005) Does pattern of soil resource heterogeneity determine plant community structure? An experimental investigation. *Journal of Ecology* 93: 99 – 112.
- WISER SK, R PEET & PS WHITE (1996) High-elevation rock outcrop vegetation of the Southern Appalachian Mountains. *Journal of Vegetation Science* 7: 703-722.
- WHITTAKER RH (1956) Vegetation of The Great Smoky Mountains. *Ecological Monographs* 26 (1): 2 – 80.
- WHITTAKER RH (1967) Gradient Analysis of Vegetation. *Biological Reviews* 42: 207-264.
- WHITTAKER RH (1970) *Communities and Ecosystems*. The Macmillan Company, New York. 158 pp.
- WIERENGA PJ, JMH HENDRICKX, MH NASH, J LUDWIG & LA DAUGHERTY (1987) Variation of soil and vegetation with distance along a transect in the Chihuahuan Desert. *Journal of Arid Environments* 13: 53-63.
- WILSON SD (2000) Heterogeneity, diversity and scale in plant communities. En: Hutchings MJ, EA John & AJA Stewart (eds) *The Ecological Consequences of Environmental Heterogeneity*: 53 – 69. Blackwell Science, Oxford.
- WOODWARD FI & BG WILLIAMS (1987) Climate and plant distribution at global and local scales. *Vegetatio* 69: 189-197.
- YEATON RI, RW YEATON & JE HORENSTEIN (1980) The Altitudinal Replacement of Digger Pine by Ponderosa Pine on the Western Slopes of the Sierra Nevada. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 107 (4): 487-495.
- ZAR JH (1984) *Biostatistical Analysis*. 2nd Edition. Prentice – Hall, New Jersey. 718 pp.

8. ANEXO

8. 1: Valores de las variables ambientales obtenidas para los 74 sitios de muestreo de vegetación y suelos establecidos en el Santuario de la Naturaleza Yerba Loca.

Nº de identificación del sitio de muestreo en el ACC	Altitud (m.s.n.m)	Exposición (grados)	Concentración total de Cobre del suelo (mg kg ⁻¹)	Concentración de Nitrógeno disponible del suelo (mg kg ⁻¹)	Concentración de Fósforo disponible del suelo (mg kg ⁻¹)	Concentración de Potasio disponible del suelo (mg kg ⁻¹)
1	1972	159,3	59,4	19,1	12,9	210,5
2	1973	142,4	58,8	25,6	47,1	427,2
3	1973	165,3	61,1	76,0	72,0	810,3
4	1980	115,8	78,4	17,1	41,8	282,4
5	1988	165,3	64,2	23,5	31,7	202,1
6	2009	305,9	91,7	29,1	32,6	277,9
7	2015	243,4	73,9	19,3	43,1	411,0
8	2044	98,5	65,3	21,7	34,9	388,7
9	2055	276,8	470,6	18,7	23,1	281,7
10	2063	204,3	94,5	13,1	28,1	529,1
11	2067	0	120,0	14,3	31,1	326,0
12	2078	115,8	46,0	19,7	24,9	193,4
13	2085	98,5	76,0	20,5	36,8	221,7
14	2100	115,8	41,2	23,5	38,0	336,7
15	2100	117,3	97,1	18,2	31,4	207,6
16	2101	269,3	131,1	12,3	35,2	179,4
17	2121	243,0	63,8	32,9	32,5	283,5
18	2131	0	77,7	26,9	43,9	389,8
19	2136	124,5	95,1	14,3	27,8	365,3
20	2138	282,4	97,0	17,6	31,0	366,5
21	2142	280,0	83,5	20,3	32,1	307,9
22	2144	257,8	84,1	20,5	28,3	276,3
23	2152	244,5	74,5	27,9	46,6	537,8
24	2159	234,1	51,7	21,8	23,3	400,6
25	2160	163,9	133,5	27,1	36,3	331,1
26	2178	277,7	49,5	27,3	32,5	228,4
27	2184	264,3	45,2	18,4	33,8	527,0
28	2188	215,4	81,8	15,3	40,4	448,5
29	2205	281,5	104,7	21,2	33,0	362,3
30	2208	286,4	138,7	28,5	24,7	377,5
31	2243	276,0	75,9	18,2	38,7	293,6
32	2258	267,8	103,0	10,0	27,0	184,0
33	2260	151,1	105,2	5,2	29,3	198,3
34	2260	151,1	111,7	14,4	33,1	213,9
35	2315	154,6	81,9	10,0	36,0	271,0
36	2334	138,3	290,9	15,0	21,0	215,0
37	2334	285,7	459,4	19,0	30,8	127,9
38	2339	138,3	189,0	16,1	33,8	199,2
39	2347	0	112,4	14,6	27,9	240,1
40	2348	189,3	142,6	14,4	23,0	159,5
41	2355	0	392,0	19,7	24,5	105,5
42	2361	0	173,3	24,1	28,8	185,3
43	2363	148,4	114,2	11,9	26,1	151,8
44	2378	147,0	96,9	9,7	30,4	114,5

45	2378	161,0	147,0	8,5	24,4	144,6
46	2380	121,6	90,3	20,2	53,1	239,3
47	2395	267,4	79,8	12,0	22,2	156,3
48	2415	285,7	114,5	19,6	23,9	213,9
49	2431	271,0	81,4	19,9	27,1	266,6
50	2519	0	122,0	17,0	34,0	270,0
51	2522	277,2	92,5	8,0	19,0	189,0
52	2545	302,9	114,9	13,0	36,0	209,0
53	2638	265,8	161,1	28,7	28,1	311,9
54	2645	270,1	365,8	20,6	17,3	110,0
55	2646	273,9	94,6	8,0	18,0	107,0
56	2740	265,8	74,1	19,0	20,0	229,0
57	2807	0	109,6	7,0	5,0	129,0
58	2815	0	157,3	9,7	14,3	267,6
59	2833	300,1	171,8	10,9	9,3	142,6
60	2834	279,3	30,5	6,0	7,0	80,0
61	2840	0	530,3	3,8	12,6	46,3
62	2898	0	517,4	4,3	7,5	47,1
63	2908	271,8	84,8	6,0	13,0	167,0
64	2950	203,1	507,8	0,5	10,6	256,3
65	3059	196,2	1.265,3	49,0	8,0	190,0
66	3196	305,9	978,6	0,5	7,3	295,1
67	3225	0	372,3	7,4	18,3	202,8
68	3234	259,6	238,5	3,3	9,7	170,4
69	3244	178,0	724,4	0,7	16,3	107,2
70	3261	185,7	794,8	5,0	15,0	28,0
71	3267	304,5	177,1	7,1	14,1	144,9
72	3280	295,1	328,9	6,2	14,7	204,3
73	3285	295,1	211,8	8,5	33,8	41,6
74	3323	245,5	596,9	1,5	5,4	99,9

Valores de las variables ambientales obtenidas para 74 sitios de muestreo de vegetación y suelos establecidos en el Santuario de la Naturaleza Yerba Loca (Continuación).

Nº de identificación del sitio de muestreo en el ACC	pH del suelo	Pendiente (%)	Concentración total de Hierro del suelo (g kg ⁻¹)	Concentración total de Cinc del suelo (mg kg ⁻¹)	Material particulado > 2mm	Material particulado < 2µm
1	4,9	19,8	50,8	71,2	32,2	17,3
2	6,3	31,3	54,2	198,8	40,7	15,5
3	6,5	27,0	47,7	160,1	29,2	15,2
4	5,3	28,3	36,1	172,8	31,9	15,7
5	6,0	27,0	53,9	138,1	28,4	18,0
6	5,7	21,0	44,3	142,4	18,1	14,2
7	6,2	22,5	47,6	168,7	27,9	16,0
8	5,7	35,6	63,7	192,7	31,8	16,7
9	5,9	19,5	38,2	172,5	21,5	14,5
10	6,1	19,2	47,1	112,4	18,4	17,7
11	6,0	0	47,3	202,9	49,2	14,8
12	4,7	33,7	82,6	78,1	37,9	15,5
13	5,3	37,7	48,0	168,7	21,3	13,9
14	5,1	34,3	48,4	102,4	48,2	15,6
15	5,6	22,9	60,2	125,2	34,8	14,5
16	5,2	20,3	42,4	181,5	26,8	16,8
17	5,4	22,9	36,7	112,8	16,4	11,5
18	5,3	0	41,8	204,1	35,2	16,3
19	6,0	30,4	53,5	118,0	49,4	17,5
20	5,7	24,2	42,1	174,3	25,5	13,8
21	5,5	30,9	58,5	167,5	37,4	14,8
22	5,9	35,5	48,1	112,8	17,9	12,5
23	6,2	38,6	49,0	153,8	40,8	18,5
24	5,6	23,5	53,0	164,2	32,5	16,3
25	5,4	24,9	47,5	183,8	28,6	14,3
26	5,6	14,9	54,4	105,0	28,2	15,1
27	6,5	31,9	52,9	153,4	51,1	17,6
28	5,7	45,4	43,0	129,9	48,8	17,3
29	5,8	27,8	41,7	168,8	10,5	24,9
30	5,8	29,9	47,2	159,1	24,1	14,5
31	5,1	26,2	52,8	169,5	19,8	11,8
32	5,4	18,6	45,2	142,7	36,2	13,0
33	5,5	16,0	42,9	112,9	34,2	10,7
34	5,8	16,0	33,6	161,8	40,1	10,7
35	5,7	37,9	37,6	122,3	63,2	14,4
36	5,9	32,5	49,7	140,0	36,0	9,6
37	4,9	29,0	49,5	275,4	25,0	9,5
38	5,4	32,6	47,8	163,3	26,6	9,0
39	5,3	0	35,5	225,6	18,2	13,8
40	5,7	22,6	55,1	141,5	27,4	8,2
41	4,8	0	46,7	276,3	26,4	8,9
42	5,8	0	54,3	178,7	29,8	9,0
43	5,5	20,7	56,3	158,5	23,8	6,5
44	5,7	40,2	52,7	150,6	20,5	6,5
45	5,4	27,1	45,7	235,1	31,4	8,8
46	6,5	53,2	55,8	141,9	36,3	10,7
47	6,3	20,6	49,6	148,0	14,2	13,5

48	5,5	32,1	41,4	176,3	28,3	9,6
49	5,6	24,6	54,3	125,3	21,0	12,1
50	5,5	0	32,7	140,1	52,2	11,3
51	6,0	30,4	43,8	120,5	21,2	11,3
52	5,6	20,3	35,8	171,5	52,4	13,1
53	6,1	33,2	30,6	169,5	32,6	8,1
54	6,1	35,6	53,7	112,7	35,2	5,7
55	5,8	40,7	39,5	118,0	15,1	7,3
56	6,1	21,4	34,9	237,4	71,0	14,4
57	7,5	0	41,5	133,6	64,9	16,5
58	6,0	0	37,4	141,5	21,3	11,7
59	5,3	18,8	38,9	175,5	46,9	9,1
60	7,1	47,9	26,8	132,5	51,7	10,3
61	4,1	0	51,4	165,1	18,0	7,5
62	4,2	0	45,3	172,1	20,3	5,8
63	6,5	31,7	40,4	98,7	46,3	7,3
64	5,4	31,0	48,8	338,8	25,6	11,7
65	5,3	18,6	39,4	220,0	51,3	13,1
66	5,0	36,3	49,3	186,5	56,6	11,3
67	5,3	0	30,6	173,6	53,1	8,8
68	6,6	17,4	48,8	184,6	60,9	7,4
69	5,3	28,5	52,3	301,0	35,6	14,4
70	7,0	35,9	50,9	353,2	69,2	11,5
71	6,4	28,1	48,5	208,2	63,8	7,3
72	6,1	21,3	34,8	174,3	61,4	9,1
73	5,4	19,7	58,0	101,6	56,8	20,1
74	5,4	27,7	51,0	356,5	39,3	7,4

8. 2. Resultados de la selección manual (forward selection) de variables ambientales.

Variable	Name Extra fit
1 pH	0.32
2 N	0.60
3 P	0.63
4 Cu	0.63
5 Zn	0.52
6 Fe	0.38
7 K	0.59
8 Altitud	0.79
9 MP > 2 mm	0.46
10 MP < 2 μ m	0.55
11 Pendiente	0.39
12 Exposición	0.45

Environmental variable 8 tested

P-value 0.0010 (variable 8; F-ratio= 2.31; number of permutations= 1000)

Environmental variable 8 added to model

Environmental variable 2 tested

P-value 0.0799 (variable 2; F-ratio= 1.65; number of permutations= 1000)

Environmental variable 3 tested

P-value 0.0120 (variable 3; F-ratio= 1.61; number of permutations= 1000)

Environmental variable 3 added to model

Environmental variable 2 tested

P-value 0.0480 (variable 2; F-ratio= 1.49; number of permutations= 1000)

Environmental variable 2 added to model

Environmental variable 4 tested

P-value 0.0160 (variable 4; F-ratio= 1.44; number of permutations= 1000)

Environmental variable 4 added to model

Environmental variable 12 tested

P-value 0.0090 (variable 12; F-ratio= 1.34; number of permutations= 1000)

Environmental variable 12 added to model

Environmental variable 7 tested

P-value 0.0529 (variable 7; F-ratio= 1.29; number of permutations= 1000)

Environmental variable 7 added to model

Environmental variable 10 tested

P-value 0.1698 (variable 10; F-ratio= 1.26; number of permutations= 1000)

Environmental variable 6 tested

P-value 0.1718 (variable 6; F-ratio= 1.14; number of permutations= 1000)

Environmental variable 1 tested

P-value 0.2208 (variable 1; F-ratio= 1.13; number of permutations= 1000)

Environmental variable 5 tested

P-value 0.2507 (variable 5; F-ratio= 1.11; number of permutations= 1000)

Environmental variable 11 tested

P-value 0.2557 (variable 11; F-ratio= 1.06; number of permutations= 1000)

Environmental variable 9 tested

P-value 0.3147 (variable 9; F-ratio= 1.06; number of permutations= 1000)

8. 3. Cobertura relativa (%) de formas de vida en los sitios de muestreo de vegetación.
 (*) Indica especie identificada a nivel de género o familia.

Numeración del sitio	Altitud (m.s.n.m.)	Hierba anual	Hierba bianual	Hierba perenne	Subarbusto	Arbusto	Arbol	Cojín	*No determinada
1	1972	3,02	1,78	74,20	1,42	18,86	0	0	0,71
2	1973	17,79	9,23	40,32	0	9,01	0	0	23,65
3	1973	18,76	0	1,14	0	80,09	0	0	0
4	1980	21,82	0,40	23,41	30,95	12,38	5,38	0	5,65
5	1988	51,57	0	32,68	0	15,75	0	0	0
6	2009	42,16	0	9,50	0,29	47,48	0	0	0,58
7	2015	11,63	0	0	0	24,10	64,27	0	0
8	2044	1,45	0,48	13,25	4,82	80,00	0	0	0
9	2055	0,12	0,24	1,60	1,18	96,87	0	0	0
10	2063	9,10	1,14	42,98	20,86	22,76	0	0	3,16
11	2067	19,63	0,88	79,10	0	0,39	0	0	0
12	2078	0,30	0	9,12	10,64	79,33	0	0	0,61
13	2085	18,81	0	29,21	1,18	50,36	0	0	0,24
14	2100	1,34	0	74,78	5,97	17,91	0	0	0
15	2100	0,30	0	9,34	5,48	83,52	0	0	1,37
16	2101	0,03	0,29	27,51	11,76	16,17	0	0	44,24
17	2121	13,38	0,67	5,67	0	80,27	0	0	0
18	2131	0,61	0,61	2,43	0,76	95,60	0	0	0
19	2136	0	2,38	19,05	0,40	59,92	0	0	18,25
20	2138	3,21	0	5,46	0,13	91,20	0	0	0
21	2142	0	0	0	0,17	6,43	92,97	0,43	0
22	2144	4,99	1,25	1,87	7,11	84,79	0	0	0
23	2152	0,05	5,06	69,59	25,30	0	0	0	0
24	2159	7,58	0,32	29,72	5,25	56,71	0	0	0,42
25	2160	0	0	36,92	36,31	26,77	0	0	0
26	2178	4,29	0	45,12	4,23	42,35	0	0	0
27	2184	33,19	1,90	20,67	0	18,96	0	0	25,28
28	2188	0	0,64	12,54	83,60	3,22	0	0	0
29	2205	0,36	0,12	0	16,57	82,96	0	0	0
30	2208	0,54	0,27	0,87	98,05	0	0	0	0,27
31	2243	0,42	0	3,53	11,30	84,75	0	0	0
32	2258	0,83	4,13	8,26	20,66	66,22	0	0	0
33	2260	0,61	0	10,00	1,52	87,88	0	0	0
34	2260	6,47	0	0	3,84	89,69	0	0	0
35	2315	46,55	0	13,45	0,34	39,66	0	0	0
36	2334	2,49	0,36	33,45	0	63,35	0	0	0,36
37	2334	0	0	72,50	0	27,50	0	0	0
38	2339	1,53	0	19,44	0	78,01	0	0	1,02
39	2347	1,03	0	44,44	11,37	43,15	0	0	0
40	2348	2,38	0,68	24,83	0	71,43	0	0	0,68
41	2355	0	0	68,37	0	12,46	0	0	19,17
42	2361	0	0	59,37	0	18,65	0	9,10	12,88
43	2363	1,43	0	8,31	0	90,26	0	0	0
44	2378	1,60	0	41,42	0	13,73	0	42,33	0,92
45	2378	0,85	0	25,21	0	73,09	0	0	0,85
46	2380	0	0	6,06	8,08	84,85	0	0	1,01
47	2395	0,16	0	84,12	0	15,72	0	0	0
48	2415	1,43	0	80,37	0	17,38	0	0	0,82
49	2431	2,33	0	4,24	16,95	76,27	0	0	0,21
50	2519	0,28	0,28	66,30	0	33,15	0	0	0
51	2522	5,56	0	36,44	16,22	41,78	0	0	0
52	2545	1,82	0	25,32	0	63,75	0	9,11	0
53	2638	5,15	0	20,96	0	73,90	0	0	0
54	2645	0,56	0	43,18	13,37	42,06	0	0	0,84
55	2646	0	0	12,87	4,59	82,54	0	0	0
56	2740	1,17	0	23,43	0	50,64	0	24,73	0,04
57	2807	0	0	38,16	0	22,37	0	39,47	0
58	2815	0,05	0	49,48	0	0	0	46,95	3,52
59	2833	0	0	19,14	0	55,76	0	23,23	1,86
60	2834	1,46	0	56,38	0,24	31,68	0	9,75	0,49
61	2840	0	0	26,50	0	0,06	0	73,44	0
62	2898	0	0	19,69	0	69,95	0	10,36	0
63	2908	2,92	0	50,38	0	5,84	0	29,19	11,68
64	2950	27,32	0	52,81	0	8,88	0	10,93	0,05
65	3059	0	0	51,48	0	0	0	48,52	0
66	3196	0	0	95,90	0	0	0	4,10	0
67	3225	0	0	84,78	0	0	0	14,49	0,72
68	3234	0	0	24,88	0	56,34	0	18,78	0
69	3244	0	0	76,80	0	0	0	0	23,20
70	3261	0	0	100	0	0	0	0	0
71	3267	0	0	10,93	0	0	0	88,55	0,52
72	3280	0	0	100	0	0	0	0	0
73	3285	0	0	100	0	0	0	0	0
74	3323	0	0	83,87	0	0	0	0	16,13

8. 4. Resultados de la prueba de Kruskal Wallis y de las comparaciones múltiples.

Variable	Rango altitudinal	N	Promedio rangos	gl	H	p
Cu	1	23	23,85	2	30,19	< 0,0001
Cu	2	23	42,32			
Cu	3	23	57,39			

Comparaciones múltiples: Valores de Q (estadígrafo de prueba)				
Trat.	Ranks	1	2	3
1	23,85		3,14	5,35
2	42,32	3,14		2,20
3	57,39	5,35	2,20	

En color rojo se indican los grupos que presentan diferencias significativas ($Q > Q$ crítico correspondiente a $Q_{0,05; 3} = 2,39$).

Comparaciones múltiples: Valores de p				
Trat.	Ranks	1	2	3
1	23,85		0,005	< 0,001
2	42,32	0,005		0,082
3	57,39	< 0,001	0,082	

En color rojo se indican los grupos que presentan diferencias significativas ($p < 0,05$).

Especies / sitio de muestreo	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74
<i>Oxalis</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0,10	0	0	0	0
<i>Oxalis squamata</i>	0,60	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Perezia carthagenoides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Perezia poeppigii</i>	1,00	0,40	0	0,10	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phacelia brachyantha</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phacelia cumingii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phacelia secunda</i>	0	0,10	0,10	0	0	0,01	0	0,30	0	0,10	0	0,20	0
<i>Plantago grandiflora</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Plantago lanceolata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Poa holciformis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Poa resinosa</i>	0	0	0	0	1,00	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Poa</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Poa trivialis</i>	0	0	0,25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Poaceae 1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Poaceae 2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,50
Poaceae 3	0	0	0	0	0	0,01	0	0	0	0	0	0	0
Poaceae 4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Poaceae 5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vulpia</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trisetum aff. lasiolepis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Polygala salicaria</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,50	0	0	0
<i>Polygonum bowenianum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pozoa coriacea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,50	0	0
<i>Trisetum caudatum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Quinchamalium chilense</i>	4,00	0,25	0,20	1,00	0	0,50	0	0,10	0,50	0	0	0	0
<i>Quinchamalium parviflorum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1,00	0	0	0
<i>Rhodophiala andina</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rhodophiala rhodostrion</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ribes cucullatum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ribes polyanthes</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ribes punctatum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ribes triflorum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rytidosperma violaceum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,20
<i>Rytidosperma viridescens</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Schinus molle</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Schizanthus hookeri</i>	0	0	0	0	0,33	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Scyphanthus elegans</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Senecio anthemidiphyllus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Senecio bustillosianus</i>	7,00	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Senecio claroneifolius</i>	0	0	0	0	0	0	0	0,05	0	0	0	0	0
<i>Senecio davilae</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Senecio eruciformis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Senecio polygaloides</i>	0	2,50	0,20	0,50	0,33	0,40	0	0	0	0	0	0	0
<i>Senecio</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0,50	0,20	0	0	0	0	0
<i>Seyrinchium arenarium</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Seyrinchium arenarium</i> ssp. <i>adenostemon</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Seyrinchium cuspidatum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Seyrinchium graminifolium</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Seyrinchium</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Solanum ligustrinum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Solenomelus segetalis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,01	0	0	0
<i>Stachys abscissa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Stachys philippiana</i>	0	0,30	0	1,00	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Stipa chrysophylla</i>	0	0	0	2,00	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Stipa speciosa</i>	0	0	0,20	0	0	0	0	0	0	0	0,25	0	0
<i>Taraxacum</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Taraxacum officinale</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,01	0	0
<i>Tetraglochin aintum</i>	0	0	3,00	5,00	11,00	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Triplion capillatum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trisetum lasiolepis</i>	0	0	0	0	0	1,00	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tropaeolum leptophyllum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0,20	0	0	0	0	0
<i>Tropaeolum sessilifolium</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tropaeolum tricolor</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Valeriana brigei</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Valeriana stricta</i>	0	0	2,25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Valeriana</i> sp. 1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Valeriana</i> sp. 2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Verbascum thapsus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vicia vicina</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vicia aff. philippii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0,01	0	0	0	0	0
<i>Vilfa maritima</i>	0	0	1,00	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Wendtia gracilis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Zoeltnerium andinum</i>	0	0	0	0	0,01	0	0	0	0	0	0	0	0