

UCH-FC  
D. Ambiental  
S 213  
E.1

ESCUELA DE PREGRADO - FACULTAD DE CIENCIAS - UNIVERSIDAD DE CHILE



# **DIVERSIDAD, MORFOLOGÍA FOLIAR Y CLIMA: ANÁLOGOS MODERNOS PARA EL ESTUDIO DE HOJAS FÓSILES EN EL SUR DE CHILE**

Seminario de Título

entregado a la

Universidad de Chile

en cumplimiento parcial de los requisitos

para optar al Título de

BIÓLOGO AMBIENTAL

por

ISABEL ANTONIA SANDOVAL BROWNE

Director de Seminario de Título: Dr. Luis Felipe Hinojosa Opazo

Noviembre de 2009

Santiago - Chile





## DIVERSIDAD, MORFOLOGÍA FOLIAR Y CLIMA: ANÁLOGOS MODERNOS PARA EL ESTUDIO DE HOJAS FÓSILES EN EL SUR DE CHILE

**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.**

*Isabel Antonia Sandoval Browne*

A handwritten signature in black ink, appearing to read 'Isabel Antonia Sandoval Browne', written over a horizontal line.

*Dr. Luis Felipe Hinojosa Opazo*  
**Director Seminario de Título**

**Comisión de Evaluadora**

*Dr. Patricio Iván Moreno Moncada*  
**Presidente Comisión**

A handwritten signature in black ink, appearing to read 'Patricio Iván Moreno Moncada', written over a horizontal line.

*Dra. María Fernanda Pérez Trautmann*  
**Correctora**

A handwritten signature in black ink, appearing to read 'María Fernanda Pérez Trautmann', written over a horizontal line.





Nací en La Serena, pero crecí y termine la enseñanza media en Rancagua. Realicé mis estudios de pregrado en la Facultad de ciencias de la Universidad de Chile, casa de estudios de la cual estoy muy agradecida y orgullosa de pertenecer. Mis intereses han estado siempre ligados a la naturaleza y especialmente a los bosques, hecho creo se inició tempranamente en vacaciones con mi padre, recorriendo parques nacionales.



A mis padres Mario Sandoval y Catalina Browne





**Agradecimientos:**

A mi tutor, Dr Luis Felipe Hinojosa, a mis revisores Dra. María Fernana Pérez y Dr. Patricio Moreno. Al equipo de trabajo del laboratorio de Paleoecología.  
A familia y amigos.

Instituto Milenio de Ecología y Biodiversidad

Proyecto Fondecyt N° 1060041

Proyecto Fondecyt N° 1090339

## ÍNDICE

• RESUMEN .....	x
• ABSTRACT .....	xii
1. INTRODUCCIÓN .....	1
2. OBJETIVOS .....	8
3. SITIO DE ESTUDIO .....	9
4. MATERIALES Y MÉTODOS .....	11
4.1. Descripción de la vegetación .....	11
4.2. Identificación de patrones de diversidad .....	12
4.3. Asociación de patrones de diversidad con variables climáticas .....	14
4.4. Comparación de la riqueza de especies del transecto con una muestra de hojarasca arrastrada por el río.....	16
4.5. Relación morfología foliar-clima como modelo para estimar variables climáticas .....	17
5. RESULTADOS .....	19
5.1. Descripción de la vegetación .....	19
5.2. Patrones de diversidad en la hojarasca .....	25
5.3. Asociación de patrones de diversidad con variables climáticas .....	28
5.4. Comparación de la riqueza de especies del transecto con una muestra de hojarasca arrastrada por el río.....	33



5.5. Relación morfología foliar-clima como modelo para estimar variables climáticas	
.....	35
6. DISCUSIÓN .....	37
7. CONCLUSIONES .....	45
8. BIBLIOGRAFÍA .....	47



## ÍNDICE DE TABLAS

- Tabla 1: Características de los sitios de toma de datos y muestras ..... 12
- Tabla 2: Porcentajes de coberturas totales de vegetación en cada sitio de muestreo según estratos ..... 20
- Tabla 3: Modelos multivariados usados para obtener estimaciones de variables climáticas correspondientes a la flora de Río Caunahue ..... 32
- Tabla 4: Valores estimados de las variables climáticas a partir de modelos multivariados para sitios en Río Caunahue ..... 32





## ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1: Patrones de Diversidad ..... 7
- Figura 2: Ubicación del sitio de estudio y puntos de muestreo ..... 10
- Figura 3: Análisis de Conglomerados basado en índice de similitud de Sorensen para sitios estudiados en Río Caunahue ..... 20
- Figura 4: Porcentaje de cobertura de las especies según estrato ..... 24
- Figura 5: Curvas de rarefacción en un transecto altitudinal en Río Caunahue ..... 26
- Figura 6: Índices de diversidad en relación a la altitud ..... 27
- Figura 7: Diagrama de ordenación de sitios según Análisis de Correspondencia Canónica incluyendo un transecto altitudinal en Río Caunahue ..... 29
- Figura 8: Relaciones entre la altitud de los sitios y la posición en los vectores resultantes del ACC ..... 30
- Figura 9: Relación entre la riqueza de especies de cada sitio y la posición en el vector de precipitación durante la estación de crecimiento (PEC)..... 31
- Figura 10: Comparación de la riqueza de especies en la hojarasca entre una muestra del lecho del río y los sitios de bosque en conjunto ..... 34
- Figura 11: Diagrama de ordenación de sitios según Análisis de Correspondencia Canónica incluyendo Río Caunahue y una muestra de hojarasca colectada en el lecho del río ..... 36



## ÍNDICE DE ANEXOS

- ANEXO I: LISTADOS DE ESPECIES ..... 51
  - A. Listado de especies encontradas a través del método de intercepto de puntos a distintas altitudes en los alrededores de Río Caunahue ..... 51
  - B. Listado de especies encontradas en la hojarasca a distintas altitudes en los alrededores de Río Caunahue ..... 53
- ANEXO II: Caracteres foliares medidos y utilizados para hacer el Análisis de Correspondencia Canónica ..... 55
- ANEXO III: Variables ambientales utilizadas en el Análisis de Correspondencia Canónica, asignadas al sitio de Río Caunahue ..... 56
- ANEXO IV: Correlación de las variables ambientales con los ejes de ordenación ( $r_{\text{canónicos}}$ ) para los Análisis de Correspondencia Canónica ..... 57
- ANEXO V: Gráficos de las regresiones obtenidas a partir del análisis fisionómico foliar para estimar temperatura media anual (TMA) y precipitación durante la estación de crecimiento (PEC) ..... 58



## RESUMEN

Estudios paleoecológicos nos entregan información sobre la historia de la vegetación y con ello es posible documentar sus respuestas frente a cambios ambientales en el pasado. Este aspecto representa un antecedente útil a la hora de predecir las posibles respuestas de la biota frente al cambio climático futuro. La posibilidad de tener un análogo moderno sobre el estado y comportamiento de la vegetación frente a las condiciones ambientales actuales permite desarrollar reconstrucciones cuantitativas de parámetros climáticos, facilitando así interpretaciones de condiciones pasadas a través del registro fósil. En el presente Seminario de Título se confecciona un análogo moderno para el estudio de hojas fósiles, en cuanto a patrones de diversidad de plantas y su asociación con parámetros climáticos de temperatura y humedad, intentando responder las preguntas *¿cómo cambia la composición y diversidad actual de especies vegetales y su morfología foliar a lo largo de un transecto altitudinal? y ¿representa este gradiente de diversidad y morfología un análogo moderno capaz de estimar de manera cuantitativa y precisa condiciones ambientales y de diversidad actuales y pasadas de la zona?*

El estudio se centra en un sector de la cuenca del río Caunahue, Futrono, XIV Región de Chile, lugar donde se encuentran depósitos lacustres Pleistocénicos y Holocénicos, datados entre  $12.310 \pm 40$  y  $4.580 \pm 30$  años  $^{14}\text{C}$  antes del presente [=AP], que contienen hojas fósiles. Se describió la vegetación en un transecto altitudinal entre 145 y 530 m.s.n.m., se analizó la riqueza de especies en la hojarasca a través de curvas de rarefacción y se relacionó el gradiente de riqueza de especies con variables ambientales a través de un análisis de morfología foliar. Luego se comparó la riqueza de especies encontrada en la

hojarasca de bosques con una muestra de hojarasca arrastrada por el río y finalmente se probaron modelos multivariados para estimar la temperatura media anual (TMA) y precipitación durante la estación de crecimiento (PEC) a partir de muestras herborizadas de los sitios estudiados y de la muestra de hojarasca arrastrada por el río.

Los resultados indican que la riqueza de especies en la hojarasca actual disminuye con el aumento de la altitud, lo que se correlaciona con una disminución en la posición en el vector de la precipitación durante la estación de crecimiento que indica la morfología de las hojas. Las hojas arrastradas por el río presentan una riqueza de especies equivalente a la encontrada en los sitios del transecto altitudinal, pero se encuentran algunas especies propias de esta muestra que podrían indicar que el río capta hojarasca de otros sectores de la cuenca. Respecto al modelo probado para estimar parámetros climáticos, las ecuaciones obtenidas sobreestiman la TMA en todos los sitios de Río Caunahue y también en el caso de la muestra de hojarasca arrastrada por el río. En el caso de PEC, las estimaciones son menores que el valor instrumental, pero se encuentran dentro del error estándar. La muestra de hojarasca no entrega estimaciones significativamente diferentes de las obtenidas a través de las hojas del dosel.

Finalmente, mayores exactitudes del análogo moderno requerirán de un aumento del rango en el transecto altitudinal de estudio, de manera de captar mayor variación tanto en vegetación, riqueza de especies y variables climáticas. Asimismo, estudios similares en otras cuencas permitirían poner a prueba la aplicabilidad del patrón aquí descrito a nivel regional.

Palabras Clave: transecto altitudinal, gradiente de diversidad, hojarasca, modelos para estimación de variables climáticas.

## ABSTRACT

Palaeoecological studies provide information about vegetation history and the possible responses of vegetation to climatic changes occurred in the past. These represent interesting antecedent in predicting the possible effects on the biota of the future climate change. A modern analog about the state and behavior of vegetation on the present environmental conditions is necessary to achieve a good palaeoecologic study. In the present study, a modern analog of plant diversity patterns and its association with climatic parameters of temperature and precipitation, have been made to be used for a research about fossil leaves and to try answering the questions: *How the actual plant species diversity, composition and its foliar morphology changes in an altitudinal gradient?, Does this diversity gradient and its associated morphology represent a modern analogue able to quantitatively estimate environmental conditions and the diversity in the past and present of the area?*

The study was performed in the Río Caunahue basin, Futrono, XIV district of Chile, where Plesitocenic - Holocenic ( $12.310 \pm 40 - 4580 \pm 30$   $^{14}\text{C}$  years before present (BP)) lacustrine sediments which contain fossil leaves was found. The vegetation was described in an altitudinal transect (145 – 530 m); species richness found in leaf litter at this gradient was analyzed through rarefaction curves and correlated with environmental variables using leaf morphology analysis. Then the species richness found in the leaf litter was compared with leaf litter dragged by the river. Finally multivariate models were used to estimate the mean annual temperature (MAT) and the growing season precipitation (GSP), using collected samples (branches) from the studied sites at Río Caunahue and the leaf litter carried by the river.

The results indicate that the richness of species within actual leaf litter decreases with the altitude, and this correlates with a decrease in the position of growing season precipitation vector. The richness of species within the leaves dragged by the river is equivalent to the one that was found in the forest sites studied. However but it also contains some unique species that indicates dragging of some leaf litter from other sides of the basin by the river. Regarding the models used to estimate climatic variables, the equations obtained overestimate MAT for all sites at Río Caunahue and for the leaves dragged by the river. The GSP estimations are lower than the instrumental value but they are within the standard error. The estimations obtained from leaves dragged by the river are not significantly different from those obtained through canopy leaves.

Finally, it is suggested to increase this type of study, increasing the altitudinal range with the aim of capturing a broader variation of vegetations, species richness, as well as climatic variables. Additionally, similar studies in other river basins could help elaborating the findings of the present one.

Keywords: altitudinal transect, diversity gradient, leaf litter, models for estimate climatic parameters.

## 1. INTRODUCCIÓN

Dentro del actual escenario de cambio global, el cambio climático es uno de los componentes que más ha llamado la atención tanto a la comunidad científica como a las autoridades políticas y otros actores de nuestra sociedad. Un aspecto de interés para la investigación en campos como la ecología y la biogeografía dice relación con las respuestas de los sistemas biológicos frente a un eventual y acelerado cambio en las variables climáticas. Una aproximación para conocer las respuestas de las comunidades biológicas frente a cambios ambientales es analizar su respuesta frente a cambios en el pasado.

Variaciones climáticas han ocurrido muchas veces en la historia de la Tierra y, en conjunto con eventos geológicos, han condicionado profundos cambios en las comunidades biológicas. En una escala de millones de años, eventos de cambios climáticos globales destacables son: i) Óptimo climático del Eoceno (~50 millones de años atrás [Ma]), que coincide con la dispersión y diversificación de plantas y animales; ii) Enfriamiento global de la transición Eoceno-Oligoceno (~35 Ma), el que se asocia con el inicio de la glaciación de Antártica (Zachos y col., 2001). En una escala de decenas y cientos de miles de años, los ciclos glaciales-interglaciares representan la mayor variabilidad climática del Cuaternario, con variaciones o reversiones de rápidos pulsos de enfriamiento y calentamiento durante el paso de una condición a otra. Asociado a este tipo de eventos, evidencia palinológica indica en algunos casos una rápida respuesta de la vegetación en cuanto a su distribución, lo que se podría asociar con cambios acelerados en los ensambles faunísticos (Post, 2003).

En el caso de la vegetación de Chile, su actual composición y distribución está íntimamente asociada a cambios climáticos y tectónicos que han actuado en diferentes escalas temporales. En una escala de tiempo de millones de años de interacciones vegetación-ambiente, el aislamiento paulatino que experimentaron los bosques de Chile y los Andes Argentinos adyacentes debido al desarrollo de la Diagonal Árida de Sudamérica durante el Cenozoico (Villagrán & Hinojosa, 1997; Villagrán & Armesto, 2005), les han otorgado el carácter de únicos en Sudamérica y el mundo. Esto se puede observar a nivel de la flora de estos bosques: la presencia de muchas familias que contienen 1 y 2 géneros, géneros con similar número de especies; y el gran número de especies, e incluso familias (Aextoxicaceae, Gomortegaceae) endémicas, sugieren una relación con antiguas floras del Cenozoico y una alta tasa de extinción (Villagrán & Hinojosa, 1997). En cuanto a su estado de conservación, cabe destacar que representan casi un tercio de los remanentes mundiales de bosques templados poco alterados (WRI, 2002), además de estar dentro de las 25 áreas claves de conservación de la biodiversidad en el mundo (Myers y col., 2000).

La distribución actual de la vegetación de bosques en Chile sería resultado de su historia glacial cuaternaria (últimos 2,6 millones de años, Walker & Geissman, 2009), época en que la cobertura directa de glaciares y la depresión de temperaturas podrían haber incidido en cambios del área ocupada o disponible para los bosques (Villagrán & Hinojosa, 1997; Villagrán & Armesto, 2005; Villagrán & Hinojosa, 2005). Posterior al Último Máximo Glacial (29.000–14.000 AP), las temperaturas medias de verano se elevaron entre 6–8°C, con reversiones de enfriamiento a los 12.500 y 11.500 AP (Moreno, 1997; Heusser y col., 1999; Moreno & Leon, 2003); para luego instaurarse las



condiciones actuales durante el Holoceno (últimos 10.000 años, Villagrán & Hinojosa, 2005). Estos cambios se han evidenciado principalmente por cambios en la distribución y abundancia de la vegetación, expresado en la expansión de taxa arbóreos resistentes al frío y la disminución de taxa termófilos durante pulsos de enfriamiento, y viceversa. En este contexto, cambios en las distribuciones de las especies durante el término de la última glaciación han sido los patrones más ampliamente estudiados. Sin embargo, no se han realizado estudios con énfasis en los patrones de cambio en la biodiversidad, considerando la variación de las riquezas de especies en el registro fósil en función de dichos cambios climáticos.

### **Patrones de diversidad global y chilenos**

A nivel global la riqueza de especies disminuye conforme aumenta la latitud, encontrándose la mayor concentración en zonas tropicales. Este patrón ha sido documentado desde los primeros exploradores y naturalistas para muchos grupos de microorganismos, plantas y animales; aunque existen excepciones, como por ejemplo, pingüinos y coníferas (Brown & Lomolino, 1998). Explicaciones para este patrón se han relacionado con el gradiente de temperatura ecuador-polo, el área disponible para la biota, la productividad o energía disponible, etc. (Gaston, 2000). Resultados de meta-análisis apoyan la idea de que el clima y la productividad juegan el rol más importante en condicionar la riqueza de especies a grandes escalas (Field y col., 2009). En el caso de Chile las plantas vasculares de bosque no cumplen a cabalidad este patrón ya que la riqueza de estas especies encuentra un máximo a latitudes medias, alrededor de los 38°

Lat. S (Villagrán & Hinojosa, 1997). En la región comprendida entre los ríos Maule y Valdivia, entre 35° y 40°S, se concentra entre el 50 y el 70% de la especies de plantas vasculares de bosques de Chile (Fig. 1A, Villagrán & Armesto, 2005), y en esta misma zona se encuentran la mayoría de las especies endémicas de estrecho rango geográfico, como son *Gomortega keule* (Gomortegaceae), *Nothofagus alessandrii*, *Nothofagus glauca* (Nothofagaceae), *Pitavia punctata* (Rutaceae), entre otras (Villagrán & Hinojosa, 1997; Hechenleitner y col., 2005). Estos patrones biogeográficos evidencian procesos biológicos y geológicos como los mencionados previamente, los que han llevado a proponer a la Cordillera de la Costa como una zona de refugio para vegetación de bosque durante periodos glaciales (Villagrán, 1991).

Otro patrón de diversidad se refiere a una disminución de la riqueza de especies con el incremento en altitud (Fig. 1B, Gaston, 2000). Pareciera evidente ya que similar a lo que pasa con la latitud, la temperatura disminuye al aumentar la altitud, sin embargo, a diferencia del anterior este patrón no ha sido extensamente documentado a nivel mundial y en muchos casos se ha observado un máximo de diversidad en elevaciones intermedias (Brown & Lomolino, 1998). Este fenómeno se ha tratado de explicar por el hecho de que en un transecto altitudinal pueden encontrarse varios gradientes, siendo opuestos los dos principales: temperatura, que disminuye con la altitud, y humedad, que aumenta. En el caso de Chile, este patrón ha sido descrito, por ejemplo, en los faldeos de la Cordillera de la Costa de la región de Valdivia, donde las zonas menores a 600 metros de altitud presentan mayor riqueza de especies que zonas más altas (Smith-Ramírez y col., 2007).

A través del paso del tiempo también se ha logrado identificar patrones de diversidad (expresada como riqueza de especies) en relación al clima en un dominio temporal, así por ejemplo, en las regiones tropicales del norte de Sudamérica se ha documentado mayor diversidad vegetal asociada a elevadas temperaturas durante el Cenozoico (Jaramillo y col., 2006). Una relación similar es posible encontrar, durante este tiempo, en la porción austral de este continente (Wilf y col., 2003).

Finalmente, otro patrón encontrado relaciona la fisionomía de la vegetación con el clima de la región donde se encuentre. Dentro de estas relaciones, la que se da entre la morfología de las hojas de las plantas (especialmente de dicotiledóneas leñosas) y variables climáticas, estaría reflejando adaptaciones convergentes. Esto quiere decir, que es posible encontrar combinaciones similares de caracteres morfológicos en ensambles florísticos que viven en ambientes con climas similares (Wolfe, 1993; Kowalski, 2002). Correlaciones entre la aparición de un cierto carácter morfológico foliar y variables climáticas (por ejemplo, porcentaje de especies con hojas de borde entero en función a la temperatura media anual), han sido utilizadas como base para confeccionar modelos que permiten estimar paleoclima en función de morfología de hojas fósiles. Por otra parte, la contabilización de hojas fósiles como una medida de riqueza de especie, permite realizar estudios de la relación diversidad/clima durante el Cenozoico; por lo que el estudio de diversidad asociados a la hojarasca forestal resulta pertinente para el estudio de esta relación.

A partir de lo discutido en los párrafos precedentes se hace evidente que para dar respuestas a interrogantes que relacionan la diversidad biológica y condiciones climáticas medias, tanto en el futuro como en el pasado, es esencial contar con un marco

de referencia que dé cuenta de la situación o comportamiento de la vegetación y patrones de diversidad actuales para una zona en particular, en relación a su clima actual. Este marco referencial se denomina análogo moderno. Preguntas básicas que surgen en este sentido incluyen: *¿cómo cambia la composición y diversidad actual de especies vegetales y su morfología foliar en un transecto altitudinal?, ¿representa este gradiente de diversidad y morfología un análogo moderno capaz de estimar de manera cuantitativa y precisa condiciones ambientales y de diversidad, actuales y pasadas de la zona?*

El objetivo de este trabajo es documentar patrones de diversidad foliar en transectos altitudinales y elaborar modelos fisionómico-climáticos que sirvan como base para futuras interpretaciones paleoclimáticas. Por un lado, se espera que la diversidad de especies vegetales disminuya con el aumento de la altitud y que caracteres morfológicos asociados a temperaturas y precipitación respondan en función del comportamiento de estas variables con la altitud. En relación a si estos gradientes representan un análogo moderno para el estudio de hojas fósiles, se espera que una muestra tipo fósil se corresponda con alguno de los sitios estudiados y sea un subconjunto de la diversidad en todo el transecto. Por último, se espera que la morfología foliar de esta muestra tipo entregue estimaciones de variables ambientales que repliquen los valores instrumentales. Esta predicción estaría restringida a ambientes y tiempos de depositación comparables.

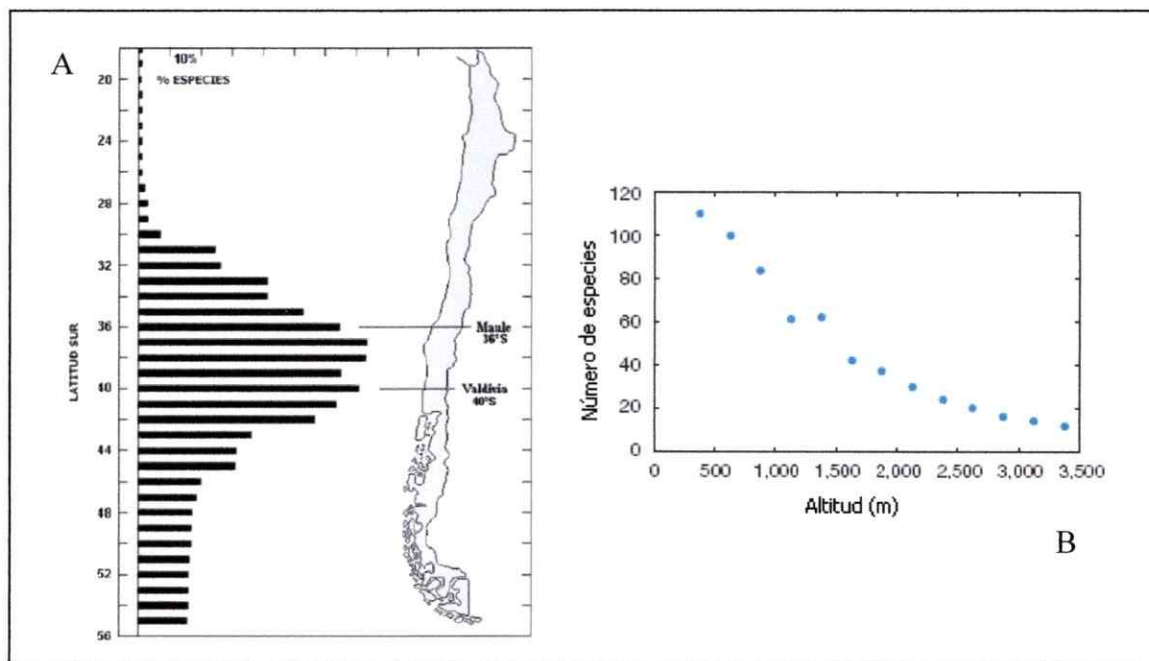


Figura 1: Patrones de Diversidad. A) Distribución latitudinal del porcentaje de especies forestales chilenas respecto del total de especies vegetales de Chile, mostrando la concentración de especies entre el Maule y Valdivia (36°-40°S). Fuente: Villagrán & Armesto, 2005. B) Relación especies-altitud: murciélagos en Parque Nacional Manu, Reserva de la Biósfera, Perú (Gaston, 2000).

## 2. OBJETIVOS

### 2.1. Objetivo General

Estudiar patrones de diversidad vegetal en un transecto altitudinal y elaborar modelos fisionómico-climáticos que sirvan como base para interpretaciones paleoclimáticas.

### 2.2. Objetivos Específicos

- i. Describir la vegetación actual en un transecto altitudinal entre ~100 y 500 metros sobre el nivel del mar, en la Cordillera de los Andes, Región de los Ríos, sur de Chile.
- ii. Caracterizar patrones de riqueza de especies en un transecto altitudinal mediante análisis de rarefacción con muestras de hojarasca.
- iii. Asociar los patrones de riqueza de especies con variables climáticas de temperatura y humedad mediante un análisis de morfología foliar-clima.
- iv. Comparar la riqueza de especies encontrada en el transecto altitudinal con una muestra de hojarasca arrastrada por el río.
- v. Someter a prueba el análisis de morfología foliar-clima como modelo para estimar variables climáticas, utilizando la muestra de hojarasca arrastrada por el río como muestra problema.

### 3. SITIO DE ESTUDIO

El estudio se realizó en los alrededores de Futrono, XIV región, cercanos a la localidad fosilífera de Río Caunahue (40°S; 72°W). La XIV Región de los Ríos se destaca por la presencia lagos de origen glacial, uno de los cuales es el lago Ranco, el cual posee una superficie cercana a los 410 km<sup>2</sup> y se ubica a una altitud de 70 m.s.n.m. Lago Ranco es alimentado desde la cordillera andina a través de varios tributarios, entre los que se encuentra el río Caunahue (DGA, 2004). El clima de la zona es templado frío lluvioso con influencia mediterránea (Di Castri & Hajek, 1976). Las temperaturas medias anuales fluctúan entre 6,5 y 15,2°C, mientras que las precipitaciones promedio son de 1800 mm/año (Estación Meteorológica Lago Ranco, 40,3° S; 72,3° W, NOAA 2006). La vegetación dominante en esta zona es de tipo Bosque Valdiviano (Schmithüsen, 1956), donde las especies dominantes son *Eucryphia cordifolia*, *Laureliopsis philippiana* y *Weinmania trichosperma*, con abundancia de *Nothofagus dombeyi*. Otras clasificaciones de la vegetación de la zona son: Bosque Laurifolio Templado Interior de *Nothofagus dombeyi* y *Eucryphia cordifolia*, según Luebert & Pliscoff (2006) y Bosque Laurifolio de los Lagos según Gajardo (1994), las cuales se corresponden entre sí y con la formación antes nombrada.

En el sector de Río Caunahue, en la esquina nororiental del Lago Ranco (40° S) se exponen depósitos lacustres que contienen una secuencia sedimentaria postglacial con microfósiles de hojas bien preservadas, polen y escarabajos (Heusser, 1981; Markgraf, 1991; Hoganson & Ashworth, 1992), correspondientes a fines del Pleistoceno y primera mitad del Holoceno (12.310±40–4.580±30 años <sup>14</sup>C AP, errores a una desviación

estándar) (Center for Applied Isotopes Studies, University of Georgia; Hinojosa com. pers.). En esta localidad se están llevando a cabo investigaciones sobre diversidad de restos fósiles de plantas y su asociación con el clima a cargo del Laboratorio de Paleoecología de la Facultad de Ciencias de la Universidad de Chile.

El muestreo de la vegetación se realizó en el sector aledaño a río Caunahue durante el mes de abril de 2008. Esta zona corresponde a un área ribereña y presenta impacto antrópico (actividad forestal y ganadera a pequeña escala). La Figura 2 muestra la ubicación del sitio de estudio y de los puntos de muestreo.

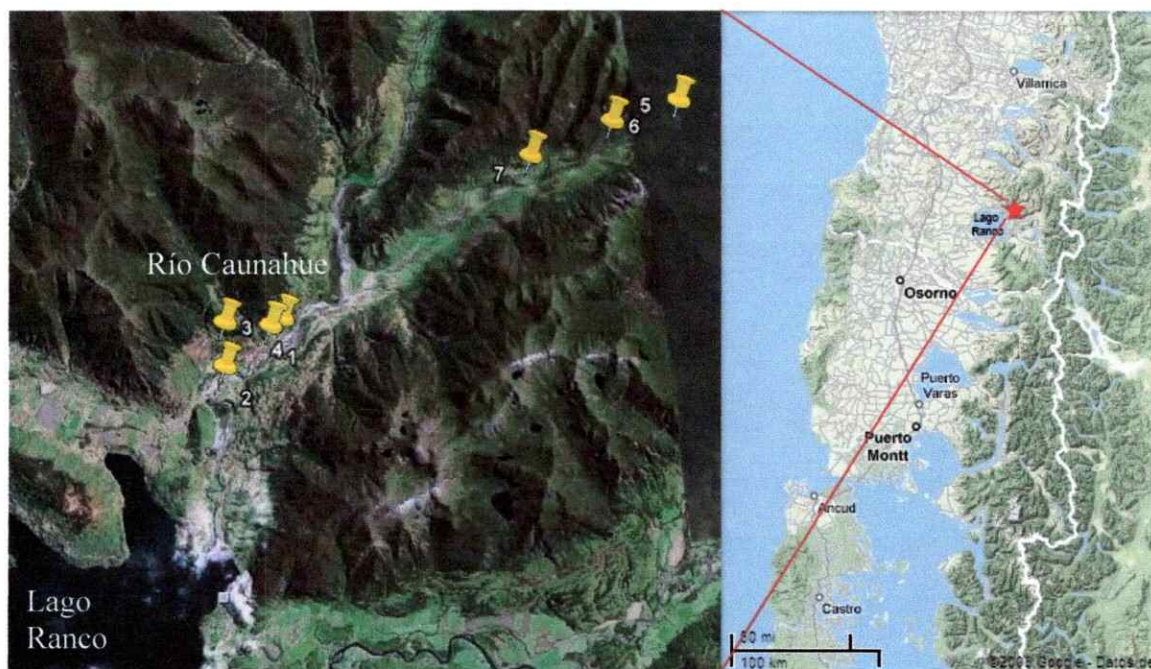


Figura 2: Ubicación del área de estudio y sitios de muestreo (alfileres amarillos). El área corresponde a Río Caunahue, que desemboca en lago Ranco, XIV región, Chile.



## 4. MATERIALES Y MÉTODOS

### 4.1. Descripción de la vegetación actual.

La descripción de la vegetación se obtuvo siguiendo la metodología de intercepto de puntos según Mueller-Dombois & Ellenberg (1974). Se realizaron 2 transectos de 60 metros de largo en cada nivel altitudinal, los cuales se encuentran espaciados a intervalos de ~100 metros de altitud desde 145 a 530 metros (Tabla 1). En cada sitio se registró la aparición de las especies, distinguiendo en la vegetación un estrato bajo: 0-1 m de altura; un estrato medio: 1-2 m de altura; y un estrato alto: >2 m de altura. Estos estratos se corresponden en principio a *herbáceo*, *arbustivo* y *arbóreo*, respectivamente, sin embargo, algunos ejemplares de árboles pueden aparecer en estratos inferiores si son juveniles, así como algunos arbustos pueden aparecer en el estrato inferior si es muy pequeño o entre el estrato mayor si es muy alto. Adicionalmente, en cada sitio se colectó material arbóreo (ramas) para herborización y posterior análisis de su morfología foliar.

La semejanza entre los sitios fue evaluada mediante un análisis de similitud de Sorensen. El índice de Similitud de Sorensen expresa el grado en el que dos sitios son semejantes sobre la base de las especies presentes en ellas:

$$ISS = 2c / (a + b)$$

donde "a" corresponde al número de especies presentes en el sitio A, "b", al número de especies presentes en el sitio B, y "c", al número de especies presentes en ambos sitios (especies compartidas). En este trabajo se aplicó el índice de Sorensen considerando sólo las especies que aparecieron en el estrato más alto (> 2 metros de altura), ya que la

presencia de especies en los estratos inferiores puede estar influenciada por condiciones microclimáticas, más que responder al clima general de la zona.

La matriz de similitud resultante fue agrupada a través de un análisis de conglomerados y UPGMA (MVSP 3.13, Kovach, 1998). Se evaluó la significancia estadística mediante remuestreo (bootstrap), utilizando 1000 aleatorizaciones.

Tabla 1: Características de los sitios de toma de datos y muestras.

Sitio	Altitud (msnm)	Coordenadas Geográficas	Nº de Transectos	Nº de Parcelas de Hojarasca	Observaciones
1	126	40° 07,762' S 72° 13,976' W	0	3	Lecho de río Caunahue
2	146	40° 08,256' S 72° 14,984' W	2	6	Ladera exposición sur.
3	250	40° 07,622' S 72° 14,834' W	2	6	Ladera exposición sur
4	145	40° 07,687' S 72° 13,715' W	2	6	Ladera exposición norte
5	530	40° 05,479' S 72° 15,473' W	2	6	Ladera exposición norte
6	424	40° 05,627' S 72° 06,805' W	1	3	Ladera exposición norte
7	350	40° 05,904' S 72° 08,437' W	2	6	Ladera exposición norte

#### 4.2. Identificación de patrones de diversidad.

Sobre cada transecto se ubicaron al azar 3 parcelas de 1 m<sup>2</sup> de donde se colectó hojarasca, que luego fue analizada en el laboratorio. Además se muestreó hojarasca a nivel del río (lecho del río, a 126 msnm), que corresponde a hojas arrastradas por éste. En este caso las parcelas tuvieron un área de 2 m<sup>2</sup> dispuestas al azar en el área.

En el laboratorio se mezcló igual volumen de hojarasca de cada parcela correspondiente a la misma altitud y luego, con una caja de volumen conocido igual a  $1.080 \text{ cm}^3$ , se obtuvieron submuestras para cuantificar la abundancia de hojas por especie. Con estos datos se confeccionaron curvas de rarefacción para cada altitud muestreada (Analytic Rarefaction 1.3 [Holland, 2003], EstimateS 8.0 [Colwell, 2006]). El número de submuestras a analizar ( $\sim 20$  de cada sitio) se determinó mediante una curva de rarefacción basada en muestras (Figura 5A). Los datos de los sitios 2 y 4 fueron combinados ya que ambos corresponden a una misma altitud.

Las curvas de acumulación de especies o curvas de rarefacción corresponden a un gráfico en el que se muestra el número de especies observadas en función de alguna medida del esfuerzo de muestreo que se requirió para encontrarlas (Colwell y col., 2004). Las curvas de rarefacción pueden construirse en función del número de muestras (*rarefacción basada en muestras*), donde cada muestra es una parcela o unidad de observación del sistema a estudiar, o pueden basarse en el número de individuos observados (*rarefacción basada en individuos*) (Gotelli y Colwell, 2001). Estas curvas sirven para diseñar métodos de muestreo al determinar el esfuerzo mínimo de muestreo necesario para que sea representativa de la riqueza de especies de un determinado sitio. Por otro lado, estas curvas permiten hacer comparaciones entre distintos sitios que presenten distintos esfuerzos de muestreo o no sean muy similares en sus características, así como también se utilizan para estudiar grupos de organismos hiperdiversos o muy desconocidos (insectos, por ejemplo) (Jiménez-Valverde & Hortal, 2003).

Adicionalmente se calculó el índice de diversidad de Shannon-Wiener ( $H'$ ) y el índice de equitabilidad de Pielou ( $J'$ ) para probar si existe alguna relación entre estos índices y la altitud. El índice de diversidad de Shannon-Wiener expresa la uniformidad de los valores de importancia a través de todas las especies de la muestra, está definido por la ecuación:

$$H' = - \sum p_i \ln p_i$$

donde  $p_i$  corresponde a la abundancia relativa de la especie  $i$  (Moreno, 2001). El índice de equitabilidad de Pielou mide la proporción de la diversidad observada con relación a la máxima diversidad esperada, definido por la ecuación:

$$J' = \frac{H'}{H'_{\text{Max}}}$$

donde  $H'_{\text{Max}} = \ln(S)$ ;  $S$  = número total de especies (Moreno, 2001).

Luego se realizan análisis de correlación y regresión entre estos índices y la altitud (STATISTICA 7.0; StatSoft, Inc., 2004).

#### **4.3. Asociación de patrones de diversidad con variables climáticas.**

La asociación entre el gradiente de diversidad y parámetros climáticos de temperatura y humedad se realizó mediante análisis de la morfología foliar a partir de las muestras herborizadas colectadas en Río Caunahue. El fundamento de este método reside en la correlación entre las características morfológicas (por ejemplo el tamaño foliar, tipo de borde, etc.) de las hojas de angiospermas dicotiledóneas leñosas y el clima. Existen varios modelos que permiten hacer estimaciones de parámetros climáticos

basándose en estas asociaciones; entre ellos modelos univariados y multivariados, los cuales se han utilizado para estimar paleoclima mediante hojas fósiles (Wolf, 1993; Wilf y col. 2003; Wilf y col., 2005; Hinojosa, 2005; Hinojosa & Villagrán, 2005). Dentro de los modelos multivariados, uno de los más utilizados es el Programa de Análisis Multivariado Hoja-Clima (CLAMP, por sus siglas en inglés), desarrollado por Wolfe en 1993. La base de datos original de este programa considera una colección de datos de plantas (morfologías foliares) y clima de localidades ubicadas en América del Norte y Asia. Sin embargo, ésta ha sido actualizada en varias oportunidades, agregándose datos de Sudamérica, los que incluyen algunos sitios de la Cordillera de la Costa, Chile (CLAMP3B SA; Gregory-Wodzicki, 2000; Hinojosa y col., 2006).

Siguiendo la metodología de CLAMP, las asociaciones clima-morfología foliar se obtienen realizando un Análisis de Correspondencia Canónica (ACC). En este estudio fue realizado un ACC a partir de la base de datos CLAMP3B SA (Hinojosa, 2003; Hinojosa, 2005), a la que se le suman los datos de morfología foliar obtenidos en los sitios de Río Caunahue, utilizando el programa CANOCO versión 4.5 (Ter Braak y Smilauer, 1998). Se incluyen datos sobre 31 caracteres foliares, los cuales fueron medidos en las muestras herborizadas de los sitios de Río Caunahue (Anexo II) y 8 variables ambientales de temperatura y humedad obtenidas a partir de registros de la estación meteorológica más cercana (Anexo III). En este Análisis de Correspondencia Canónica se incluyen sólo datos de morfología foliar provenientes de cada sitio muestreado (Tabla 1), dejando vacíos los datos de las variables ambientales. El objetivo de este análisis es determinar si el modelo detecta variación en los parámetros climáticos entre distintas altitudes, lo que indicaría que esto se ve reflejado en las morfologías de

las plantas presentes en cada sitio. No se pudieron asignar valores de variables climáticas a cada piso altitudinal ya que para la zona no se cuenta con estaciones meteorológicas que detecten variabilidad a la escala espacial de este trabajo. La significancia estadística de este ACC se evaluó a través de un test de permutaciones de Montecarlo, realizando 1000 permutaciones de la matriz de datos de caracteres foliares y variables climáticas por sitio.

A partir de los resultados del ACC se obtienen ecuaciones para estimar temperatura media anual (TMA) y precipitación durante la estación de crecimiento (PEC), que corresponde a aquellos meses en que la temperatura media supera los 10° C (Wolfe, 1993), a través de regresiones no lineales entre la proyección ortogonal de cada set de datos en el correspondiente vector y el valor instrumental de la variable climática. Utilizando estas ecuaciones, se estiman valores de TMA y PEC para cada sitio estudiado en Río Caunahue.

#### **4.4. Comparación de la riqueza de especies del transecto con una muestra de hojarasca arrastrada por el río.**

La comparación de la riqueza de especies entre la hojarasca muestreada en los sitios de bosque y la hojarasca en el borde del río se realizó mediante curvas de rarefacción: se construye una curva a partir de los datos de hojarasca en el lecho del río y se compara con la curva de rarefacción para el total de la cuenca (todos los sitios de bosque combinados) y con una curva construida utilizando el estimador de diversidad (riqueza de especies) Chao 1 (EstimateS 8.0) de la misma muestra (lecho del río). El

estimador Chao I se basa en el número de especies raras que presenta el muestreo (Chao, A. 1984; Colwell & Coddington, 1994) y está definido por la ecuación:

$$S^* = S_{\text{obs}} + (a^2/2b)$$

donde  $S_{\text{obs}}$  corresponde al número total de especies encontradas en la muestra, “a” corresponde a *singletones* o especies que aparecen sólo una vez en la muestra, y “b”, a *dobletones* o especies que aparecen sólo dos veces en la muestra. Adicionalmente, se calculó el Índice de Similitud de Sorensen entre la muestra de hojarasca en el lecho del río y el total de datos de hojarasca de los sitios de bosque con el fin de hacer una comparación en cuanto a la composición de especies de estas muestras.

#### **4.5. Relación morfología foliar-clima como modelo para estimar variables climáticas.**

Se realizó un Análisis de Correspondencia Canónica similar a lo descrito en el punto 4.3, pero esta vez se combinan los datos de los sitios e bosque muestreados en Río Caunahue para agregarlos como un solo punto y se le asignan datos climáticos provenientes de la estación meteorológica más cercana, con un registro no menor a 30 años. En este caso, la estación escogida fue “Lago Ranco” (40,3° S; 72,3° W; NOAA, 2006; Anexo III), la cual presenta 30 años de datos de precipitación, pero sólo 10 años de mediciones de temperatura, no obstante se utilizó de todas maneras ya que no existía otra fuente que fuera más adecuada. Adicionalmente, se agregan los datos morfológicos correspondientes a la muestra de hojarasca tomada en el lecho de Río Caunahue, siendo considerada como variable muda en el modelo. La significancia estadística de este ACC

fue evaluada mediante un test de permutaciones de Montecarlo, realizando 1000 permutaciones de la matriz de datos de caracteres foliares y variables climáticas por sitio.

A partir del ACC se obtuvieron ecuaciones para estimar TMA y PEC a través de regresiones no lineales entre la proyección ortogonal de cada set de datos en el correspondiente vector y el valor instrumental de la variable climática. Finalmente se comparan las estimaciones para estos dos parámetros con los valores instrumentales.



## 5. RESULTADOS

### 5.1. Descripción de la vegetación.

La vegetación del área de estudio incluye especies típicas del Bosque Valdiviano como *Eucryphia cordifolia*, *Caldecluvia paniculata*, *Nothofagus obliqua*, *Nothofagus dombeyi* y *Laureliopsis philippiana* entre los árboles. Entre los arbustos, son importantes especies como *Luma apiculata*, *Ugni molinae*, *Chusquea sp.*, *Berberis darwinii*. En el estrato herbáceo dominan helechos del género *Blechnum*, acompañados por *Nertera granadensis* y *Acaena ovalifolia*, entre otras. En general las especies presentes a lo largo del transecto altitudinal son las mismas (Anexo I.A), pero cambian las dominancias en cuanto a su cobertura (Figura 4). El sitio que más se diferencia es el n° 7, ubicado a 350 m.s.n.m (Tabla 1; Figura 3) y corresponde a un sector muy alterado por factores antrópicos (tala) y recolonizado principalmente por *Aristotelia chilensis* y *Chusquea sp.* (Figura 4; Anexo I.A). Por otro lado, el resto de los sitios se agrupan en dos unidades (Figura 3).

Los cálculos de cobertura total de la vegetación indican valores sobre el 70% en el dosel (< 2 metros de altura) y sobre el 45% en el estrato intermedio (Tabla 2). El sitio n° 6, ubicado a 424 m.s.n.m., constituye una excepción con menores valores de cobertura total en el estrato alto y medio (49 y 38% respectivamente). El estrato bajo presenta coberturas por sobre el 60% en todos los sitios muestreados (Tabla 2).

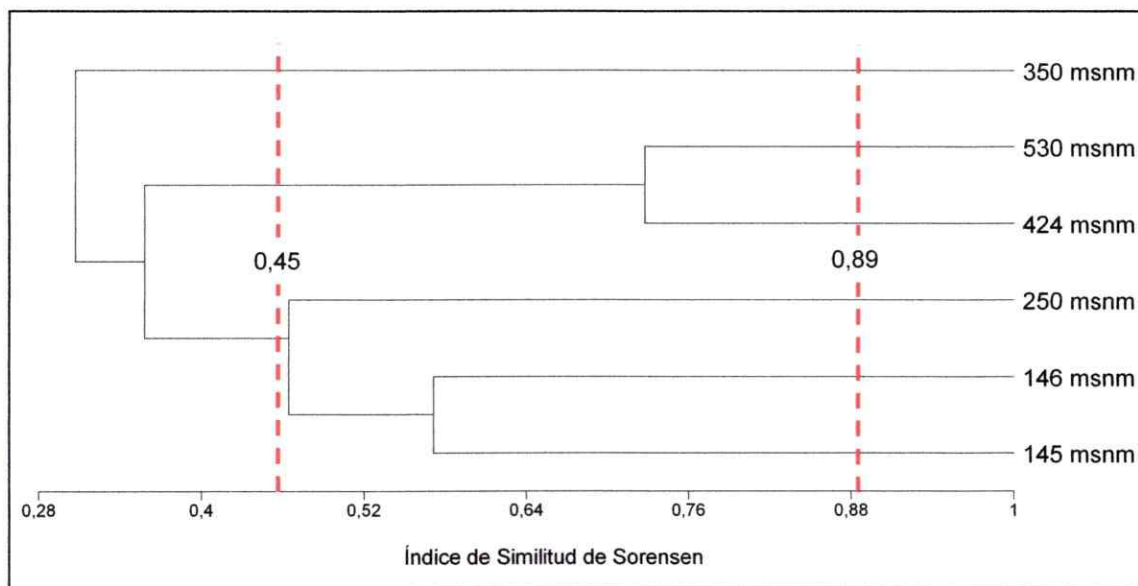


Figura 3: Análisis de Conglomerados basado en índice de similitud de Sorensen para muestreo de vegetación del estrato alto (sobre los 2 metros de altura) en sitios de distintas altitudes en Río Caunahue. Las líneas de color rojo delimitan el área de agrupamiento esperado por el azar obtenido a través del análisis de remuestreo (bootstrap).

Tabla 2: Porcentajes de coberturas totales para cada sitio de muestreo según estratos.

COBERTURA TOTAL EN PORCENTAJE				
Sitio	Altitud (msnm)	Estrato bajo	Estrato medio	Estrato alto
4	145	89.2	87.5	92
2	146	67.5	68.3	100
3	250	69.2	89.2	99
7	350	70.0	80.0	70
6	424	78.3	38.3	49
5	530	70.8	48.3	99

Estrato Bajo: 0 - 1 m; Estrato Medio: 1 - 2 m, Estrato Alto: > 2 m de altura.

A continuación se describe la vegetación presente en cada sitio de muestreo, en orden altitudinal ascendente. Los porcentajes nombrados se corresponden con la Figura 4.

126 m.s.n.m. (sitio 1): corresponde al lecho del río, se colectó hojarasca que representa las hojas transportadas por vía fluvial.

145 m.s.n.m. (sitio 2): corresponde a un bosque dominado en el estrato arbóreo por *Nothofagus dombeyi*, *Nothofagus obliqua* (con 39,2 y 56,7% de cobertura, respectivamente) y en menor grado *Aristotelia chilensis*, *Dasyphyllum diacanthoides* y *Persea lingue* (~5% cada una). Dentro del estrato arbustivo, destaca la presencia de lianas como *Boquila trifoliolata*, (42,5 %) y *Cissus striata* (15%); arbustos como *Aristotelia chilensis* (23,3 %), *Ugni molinae* (18,3%) y *Aextoxicon punctatum* (15%). En el estrato herbáceo destacan *Blechnum hastatum* (54,2%), *Berberis darwinii* (35,8%), *Chusquea sp.* (20,8%) y *Ribes magellanicum* (17,5%).

146 m.s.n.m. (sitio 4): las especies dominantes en el dosel alto son *Persea lingue* (67,5%), *Nothofagus dombeyi* (34,2%), *Aristotelia chilensis* (25,8%) y *Nothofagus obliqua* (14,2%). También aparecen en este sitio *Aextoxicon punctatum*, *Eucryphia cordifolia*, *Laureliopsis philippiana*, *Lomatia hirsuta* y *Tristerix corymbosus*, pero con menores porcentajes de coberturas. En el estrato intermedio dominan las especies *Persea lingue* (14,2%) y *Aristotelia chilensis* (13,3%), siendo importantes también *Eucryphia cordifolia* (12,5%), *Tristerix corymbosus* (9,2%), *Luna apiculata* (6,7%), *Ugni molinae*

(5,8%) y lianas como *Boquila trifoliolata* (10,8%) y *Lapageria rosea* (6,7%). En el estrato inferior dominan *Boquila trifoliolata* (31,7%), *Raukawa valdiviensis* (16,7%), juveniles de *Ugni molinae* (13,3%), *Luma apiculata* (15,5%) y *Persea lingue* (11,7%).

250 m.s.n.m. (sitio 3): el estrato superior está dominado por las especies *Eucryphia cordifolia*, *Caldcluvia paniculata* y *Laureliopsis philippiana* con coberturas de 65,8%, 55,8% y 35,8%, respectivamente; acompañadas por *Weinmania trichosperma*, *Lomatia ferruginea*, *Aextoxicon punctatum*, *Rhaphithamnus spinosus* y *Nothofagus dombeyi*. En el estrato intermedio las especies con mayor cobertura son *Lophosoria quadripinnata* (30%), junto a juveniles de *Laureliopsis philippiana* (15%), *Caldcluvia paniculata* (14,2%) y *Eucryphia cordifolia* (12,5%). Entre las especies del estrato inferior destaca *Blechnum chilense* (28,3%) y *Chusquea sp.* (16,7%).

350 m.s.n.m. (sitio 7): este sitio muestra claros indicios de perturbación antrópica, los árboles crecían más espaciados por lo que las especies dominantes en los estratos medio y alto son casi las mismas. *Aristotelia chilensis* (35,8%), *Nothofagus obliqua* (31,7%), *Chusquea sp.* (16,7%) y *Rhaphithamnus spinosus* (11,7%), son las especies que dominan el dosel alto, mientras que en el estrato intermedio son *Chusquea sp.* (47,5%) y *Aristotelia chilensis* (44,2%), seguidos de *Rhaphithamnus spinosus* (17,5%) y *Nothofagus obliqua* (17,5%). En el estrato bajo destacan *Berberis darwinii* (18,3% de cobertura), *Blechnum hastatum* (17,5%), *Chusquea sp.* (15,8%), *Nertera granadensis* (15,8%), *Ranunculus repens* (10,8%) y juveniles de *Rhaphithamnus spinosus* (10%).

424 m.s.n.m. (sitio 6): corresponde a una zona un poco más abierta. Entre las especies presentes en el dosel arbóreo dominan *Nothofagus obliqua* (47,5% de cobertura), seguido en menor importancia de *Aristotelia chilensis* (10%) y *Dasyphyllum diacanthoides* (9,2%). En el estrato intermedio destacan *Myrceugenia planipes* (17,5% de cobertura) y *Chusquea sp.* (14,2%). En el estrato bajo, destacan *Chusquea sp.* (28,3% de cobertura), *Acaena ovalifolia* (18,3%), *Ranunculus repens* (20%), *Nertera granadensis* (15%), *Boquila trifoliolata* (11,7%) y *Mitraria coccinea* (11,7%).

530 m.s.n.m. (sitio 5): el dosel arbóreo es dominado principalmente por *Nothofagus dombeyi* (95,8% de cobertura), acompañado por *Rhaphithamnus spinosus* (10%), *Caldcluvia paniculata* (6,7%) y *Aristotelia chilensis* (6,7%). En el estrato intermedio destacan *Aristotelia chilensis* (16,7% de cobertura) y *Rhaphithamnus spinosus* (12,5%), junto a *Dasyphyllum diacanthoides* (9,2%), *Eucryphia cordifolia* (5%) y *Luma apiculata* (4,2%). En el sotobosque domina *Nertera granadensis* (34,2% de cobertura), acompañada en menor grado por *Equisetum bogotense* (6,7%) y juveniles de *Laureliopsis philippiana* (6,7%) y *Rhaphithamnus spinosus* (5%).

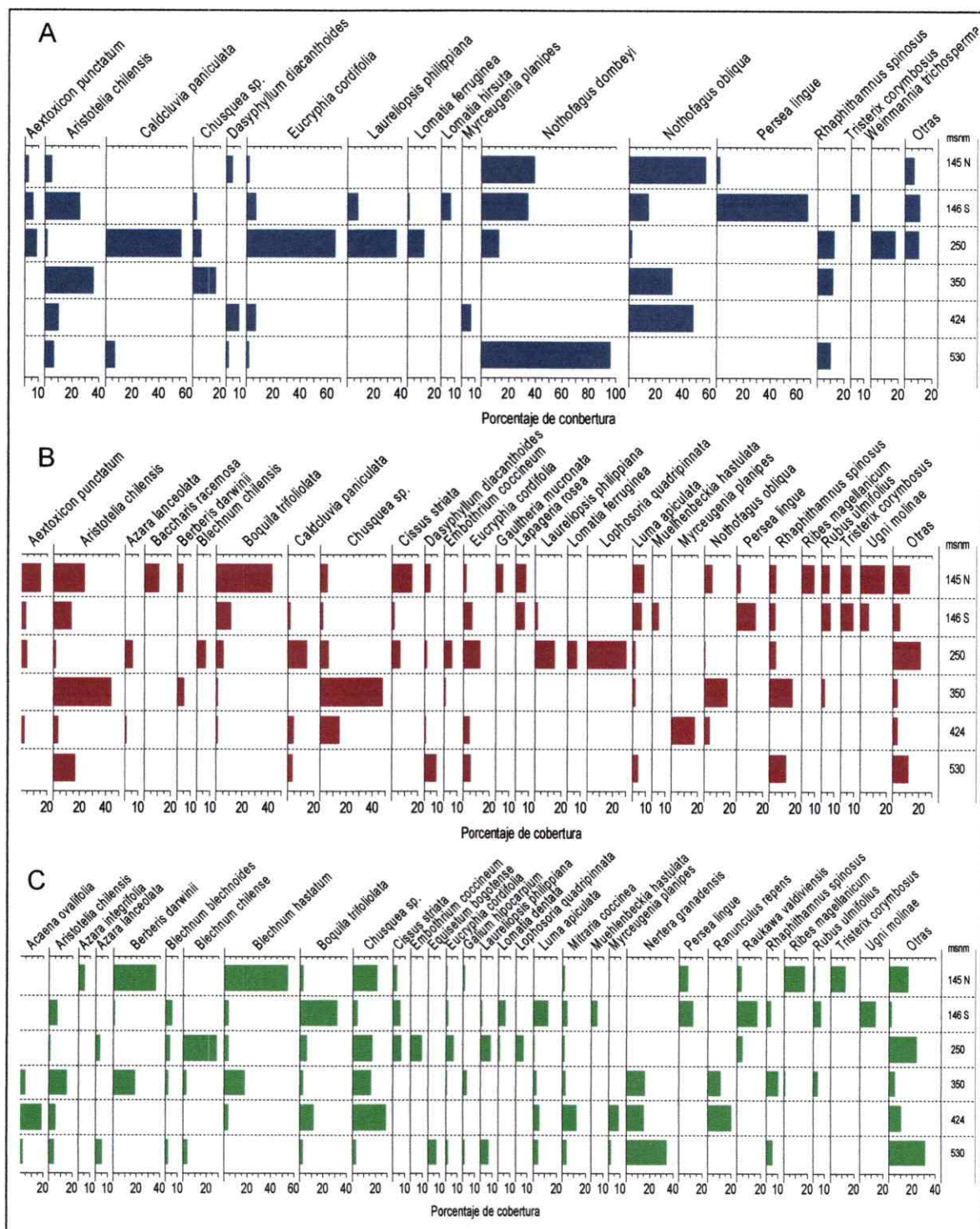


Figura 4: Porcentajes de cobertura de las especies según estrato: alto (A), medio (B) y bajo (C); y según altitud del sitio de muestreo. Se muestran las especies que tienen una cobertura mayor al 5% en al menos un sitio, el resto se ha agrupado en "Otras".

## 5.2. Patrones de diversidad en la hojarasca.

En el análisis de la hojarasca se encontraron 68 especies en total distribuidas en 34 familias (Anexo I), de las cuales 3 especies (*Lotus uliginosus*, *Pinus radiata* y *Rubus ulmifolius*) correspondieron a plantas no nativas.

Los análisis de rarefacción sugieren que la riqueza de especies está adecuadamente muestreada al interior de las parcelas colectadas (Figura 5A). En la rarefacción basada en muestras (Figura 5A) aparece un patrón poco distinguible de disminución de la riqueza de especies con la altura; las diferencias no son significativas excepto en el sitio ubicado en lecho del río, a 126 m.s.n.m., el cual muestra una gran riqueza de especies.

Las curvas de rarefacción basadas en individuos (hojarasca) muestran que a medida que aumenta la altitud, la riqueza de especies disminuye (Figura 5B), siendo el sitio de mayor riqueza el lecho del río, a 126 m.s.n.m. La única excepción es el sitio ubicado a 350 m.s.n.m., el cual presenta menor riqueza de especies que el sitio que le sigue en altitud, a 424 m.s.n.m.

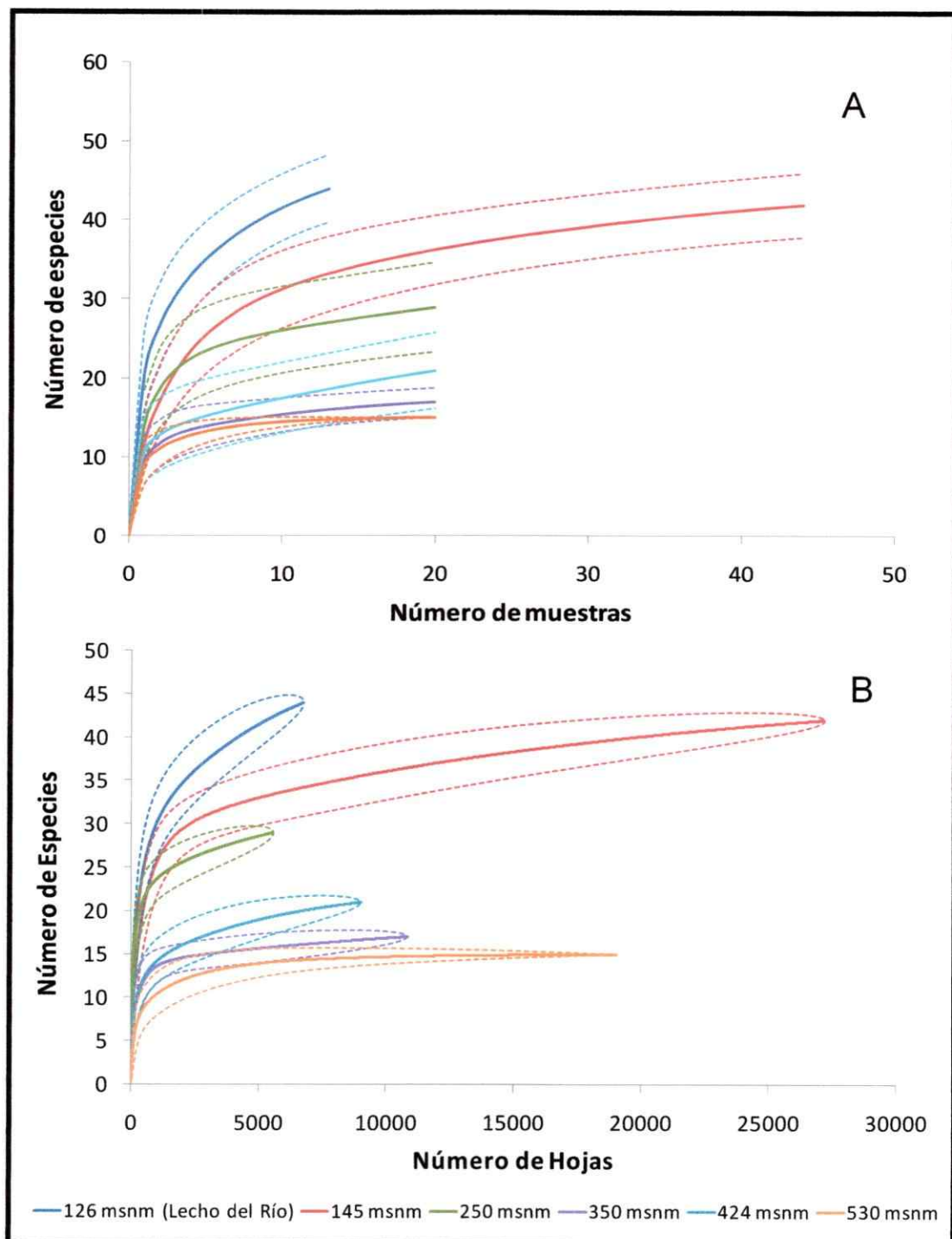
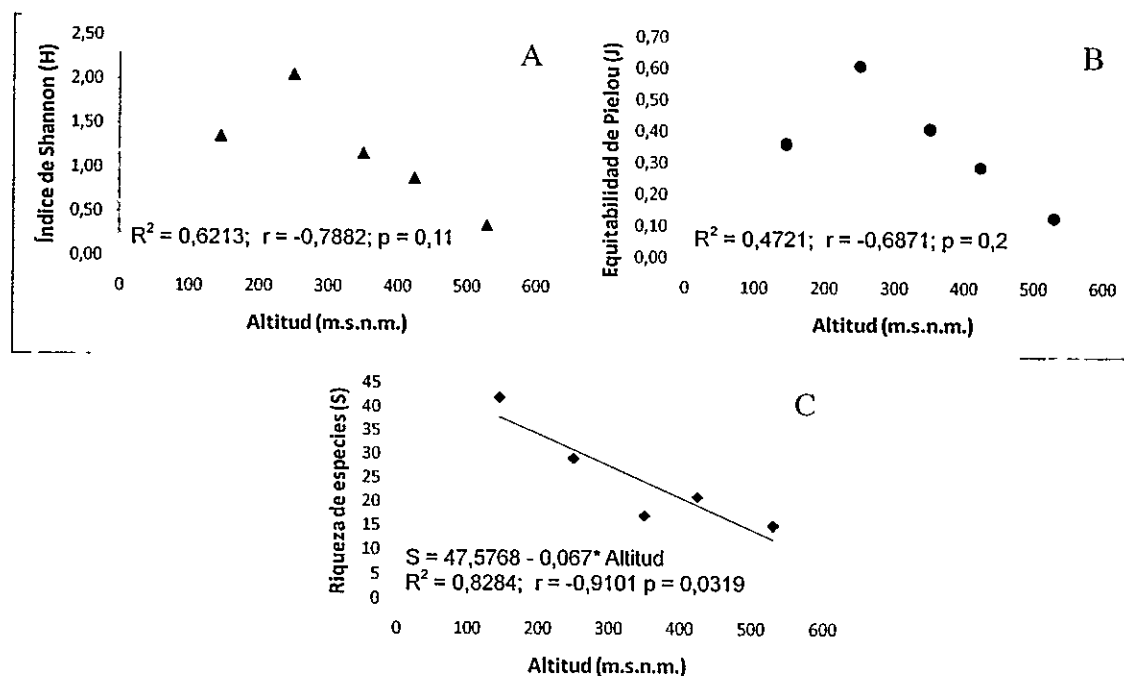


Figura 5: Curvas de rarefacción en un transecto altitudinal en Río Caunahue, XIV región calculadas sobre la base de (A) muestras volumétricas de hojarasca, (B) hojarasca. Las líneas punteadas marcan el intervalo de confianza del 95%.



Adicionalmente, se calcularon los índices de diversidad Shannon-Wiener y de equitabilidad de Pielou a partir de los datos de hojarasca colectada en los sitios de bosque. La riqueza de especies disminuye conforme aumenta la altitud ( $R^2 = 0,83$ ;  $r = -0,91$ ;  $p = 0,032$ ; Fig. 6C), sin embargo, no se encontró relación significativa entre la altitud y el índice de diversidad de Shannon-Wiener (Fig. 6A) ni entre la altitud y la equitabilidad (Fig. 6B). Por otro lado, la máxima diversidad (Shannon) se encuentra en el sitio n°3, ubicado a 250 m.s.n.m., coincidentemente con la máxima equitabilidad, pero no así con la máxima riqueza. En este sitio se encuentra un bosque dominado por *Eucryphia cordifolia* y *Caldcluvia paniculata*, mientras que en los otros sitios, bosques dominados por especies del género *Nothofagus* (roble, coigue, Figura 4).

Figura 6: Índices de diversidad en relación a la altitud. Valores de (A) índice de Shannon-Wiener, (B) equitabilidad de Pielou, y (C) riqueza de especies, de hojarasca en un transecto altitudinal en los alrededores de Río Caunahue, XIV región, Chile.



### 5.3. Asociación de patrones de diversidad con variables climáticas.

Los dos primeros ejes del Análisis de Correspondencia Canónica que incluía sólo datos morfológicos de las hojas en los sitios sobre el transecto altitudinal en Río Caunahue dan cuenta del 87% de la varianza total (Figura 7). La morfología foliar resultó estar significativamente asociada a las variables ambientales (F-ratio = 31,6;  $p < 0,001$ ). Las variables climáticas que mejor dan cuenta de esta relación son la temperatura media anual (TMA) ( $r_{\text{canónico}} = -0,8742$ , primer eje de ordenación), y la precipitación durante la estación de crecimiento (PEC) ( $r_{\text{canónico}} = 0,8367$ ; segundo eje de ordenación, Anexo IV).

Los sitios estudiados se agrupan en el centro del diagrama (Figura 7) y más cercanamente a otros sitios chilenos estudiados anteriormente, ubicados en la Cordillera de la Costa, zona centro-sur de Chile. La ubicación central indicaría que los sitios estudiados presentan valores intermedios entre el conjunto de datos.

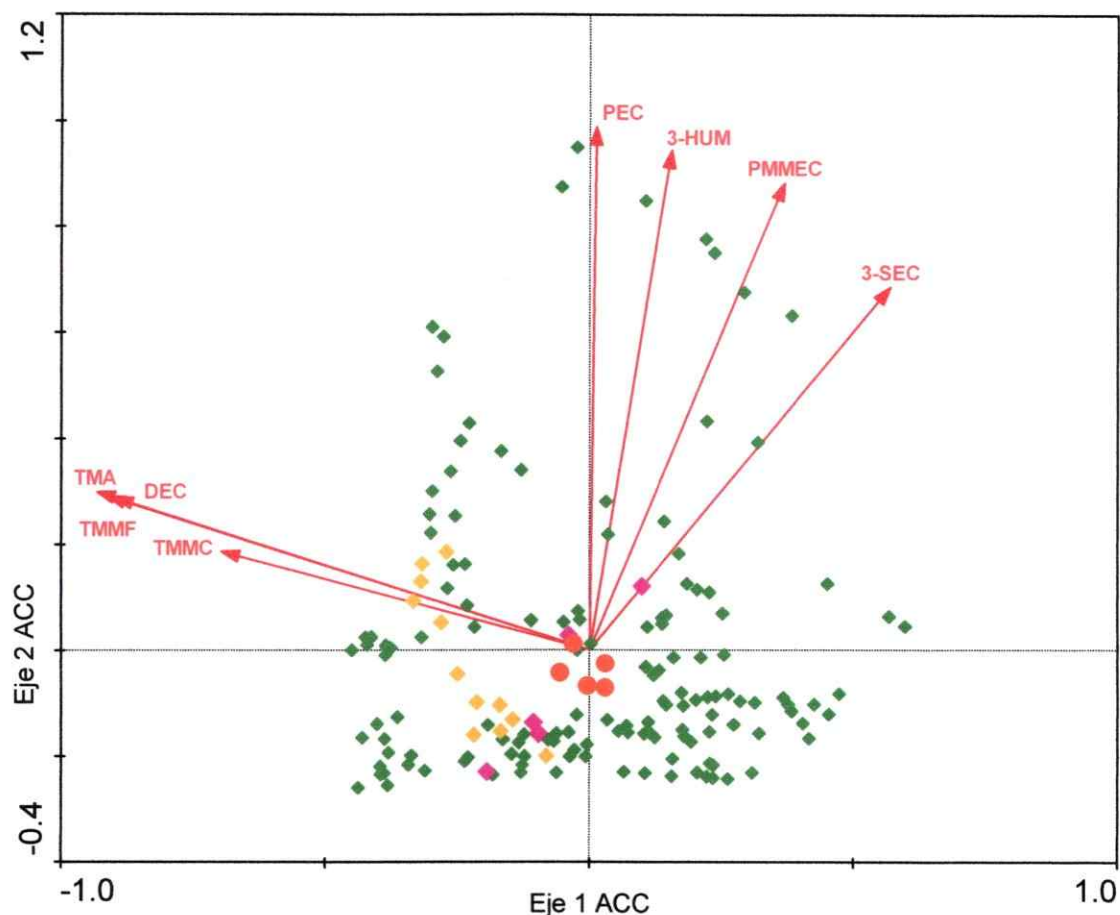


Figura 7: Diagrama de ordenación de sitios según Análisis de Correspondencia Canónica incluyendo sitios dispuestos en un transecto altitudinal en Río Caunahue. Simbología de puntos (sitios): Diamantes verdes: base de datos CLAMP; diamantes amarillos: Sudamérica tropical; diamantes magenta: Chile (Cordillera de la Costa); círculos rojos: sitios en Río Caunahue (este estudio). Simbología de vectores (variables ambientales): TMA: temperatura media anual, TMMF: temperatura media del mes más frío, TMMC: temperatura media del mes más cálido, DEC: duración de la estación de crecimiento, PEC: precipitación durante la estación de crecimiento, PMMEC: precipitación media mensual durante la estación de crecimiento, 3-SEC: precipitación durante los tres meses más secos, 3-HUM: precipitación durante los tres meses más húmedos.

Respecto a las relaciones entre los sitios muestreados en este trabajo y las variables ambientales de mayor incidencia en los resultados del ACC, no existe asociación significativa entre la posición en el vector de TMA y la altitud de los sitios, pero sí entre ésta y la posición en el vector de PEC (Figura 8). A mayor altitud la posición en el vector de PEC se hace más negativa, lo que se asocia con menores precipitaciones durante la estación de crecimiento. A su vez, los sitios de mayor altitud presentaron menor riqueza de especies, lo que se pudo correlacionar también con la posición en el vector de PEC (Figura 9); una posición más baja o negativa en el vector de PEC, es decir, menor precipitación durante la estación de crecimiento, se correlaciona con sitios con menor riqueza de especies (Figura 9).

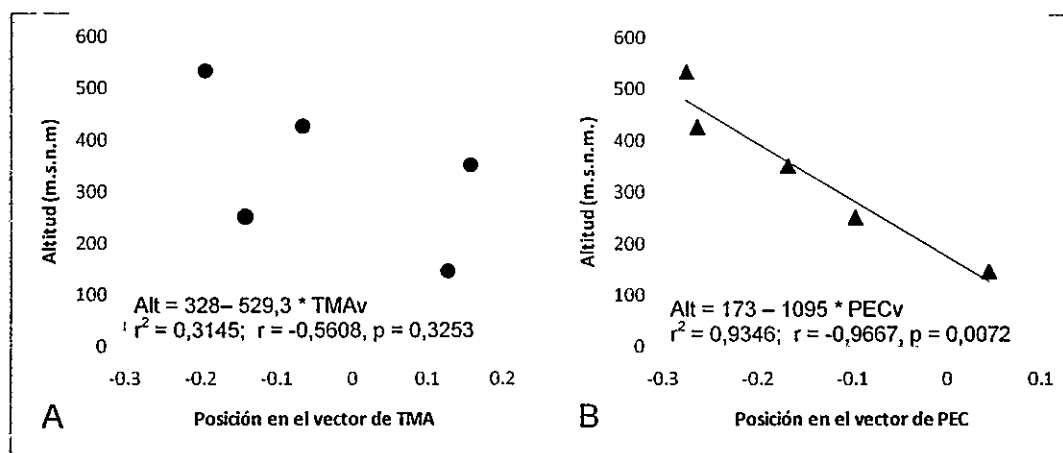


Figura 8: Relaciones entre la altitud de los sitios y la posición en los vectores resultantes del primer ACC de (A) temperatura media anual (TMA) y (B) precipitación durante la estación de crecimiento (PEC).

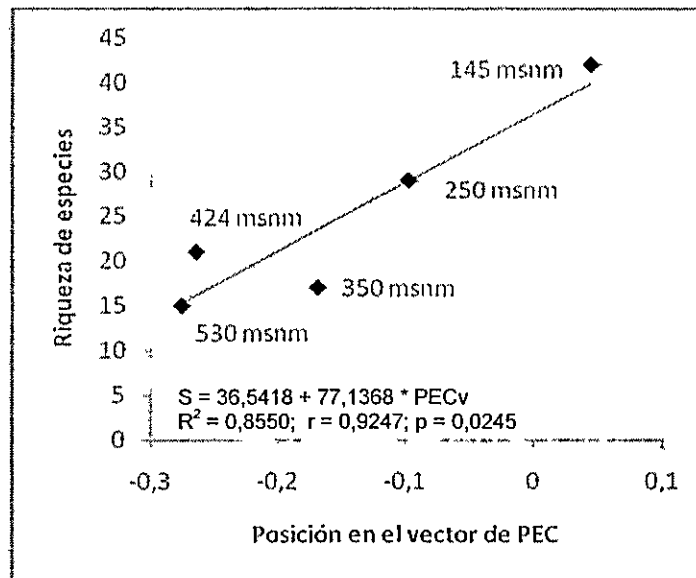


Figura 9: Relación entre la riqueza de especies de cada sitio y la posición en el vector la precipitación durante la estación de crecimiento (PEC) resultante en el ACC que incluye sólo variables morfológicas para los sitios muestreados en Río Caunahue.

Las ecuaciones obtenidas para las estimaciones de TMA y PEC a través de regresiones no lineales entre la proyección de los sitios sobre el vector correspondiente y el valor instrumental de la variable se muestran en la Tabla 3. Las estimaciones resultantes a partir de éstas se muestran en la Tabla 4. Las estimaciones obtenidas no dan cuenta de la variación altitudinal en las variables climáticas, o esto no se ve reflejado a través de la morfología de las hojas. Pareciera que tanto la TMA como la PEC disminuyen con el aumento de la altura, sin embargo, estas diferencias no son significativas si consideramos el error estándar de las ecuaciones.

Tabla 3: Modelos multivariados usados para obtener estimaciones de variables climáticas correspondientes a la flora de Río Caunahue.

Modelo	Ecuación	$R^2$	Error Estándar	Datos
TMA 1	$TMA = -7,8 + \exp(3,07 + (0,25 * TMA_v))$	0,9	2,07 °C	CLAMP3B SA + morfología transecto altitudinal Caunahue
PEC 1	$PEC = 75,9 * \exp(-0,51 * PEC_v)$	0,7	43,8 cm	CLAMP3B SA + morfología transecto altitudinal Caunahue
TMA 2	$TMA = -6,6 + \exp(3,02 + (0,26 * TMA_v))$	0,9	2,08 °C	CLAMP3B SA + Río Caunahue
PEC 2	$PEC = 75,9 * \exp(-0,51 * PEC_v)$	0,7	43,7 cm	CLAMP3B SA + Río Caunahue

TMA: temperatura media anual; PEC: precipitación durante la estación de crecimiento.

Tabla 4: Valores estimados de las variables climáticas a partir de modelos multivariados aplicados a sitios en Río Caunahue.

Sitio	Valores estimados		Valor Instrumental	
	TMA ( $\pm 2,1$ °C)	PEC ( $\pm 44$ cm)	TMA (°C)	PEC (cm)
145 m.s.n.m.	14.6	77.7	-	-
250 m.s.n.m.	13.2	72.2	-	-
350 m.s.n.m.	14.8	69.6	-	-
424 m.s.n.m.	13.6	66.3	-	-
530 m.s.n.m.	13.0	65.9	-	-
Hojarasca lecho del río.	14.5	71.3	-	-
Sector de Río Caunahue	14.7	73.7	10.5	66.0

TMA: temperatura media anual; PEC: precipitación durante la estación de crecimiento. Los valores instrumentales corresponden a promedios de 10 (TMA) y 30 (PEC) años de datos medidos en la estación meteorológica Lago Ranco, 40,3° S; 72,3° W. Fuente: NOAA, 2006).

#### 5.4. Comparación de la riqueza de especies en el transecto con una muestra arrastrada por el río.

Al construir una curva de rarefacción para el transecto completo (sumando los datos de hojarasca de todos los sitios de bosque) y comparar esta curva con la correspondiente al lecho del río, se observa que la hojarasca colectada en el lecho del río alcanza una riqueza de especies equivalente a la representada en el total de los sitios, ajustada al número de hojas observadas (Figura 10). El estimador Chao 1 de riqueza de especies también indica que la muestra del lecho del río alcanza una riqueza de especies equivalente a la colectada en el total de sitios de bosque, ya que pese a que entrega un valor más alto, el error asociado se sobrepone con los errores de las rarefacciones.

Al calcular el índice de similitud de Sorensen entre ambas muestras: hojarasca encontrada en el lecho del río y hojarasca de bosque, se obtiene un valor de similitud de 0,66. Especies únicas de la muestra colectada en el lecho del río son *Baccharis sp.*, *Equisetum bogotense*, *Myrceugenia chrysocarpa*, *Nothofagus alpina* y *Saxe-gothaea conspicua* (Anexo IB).

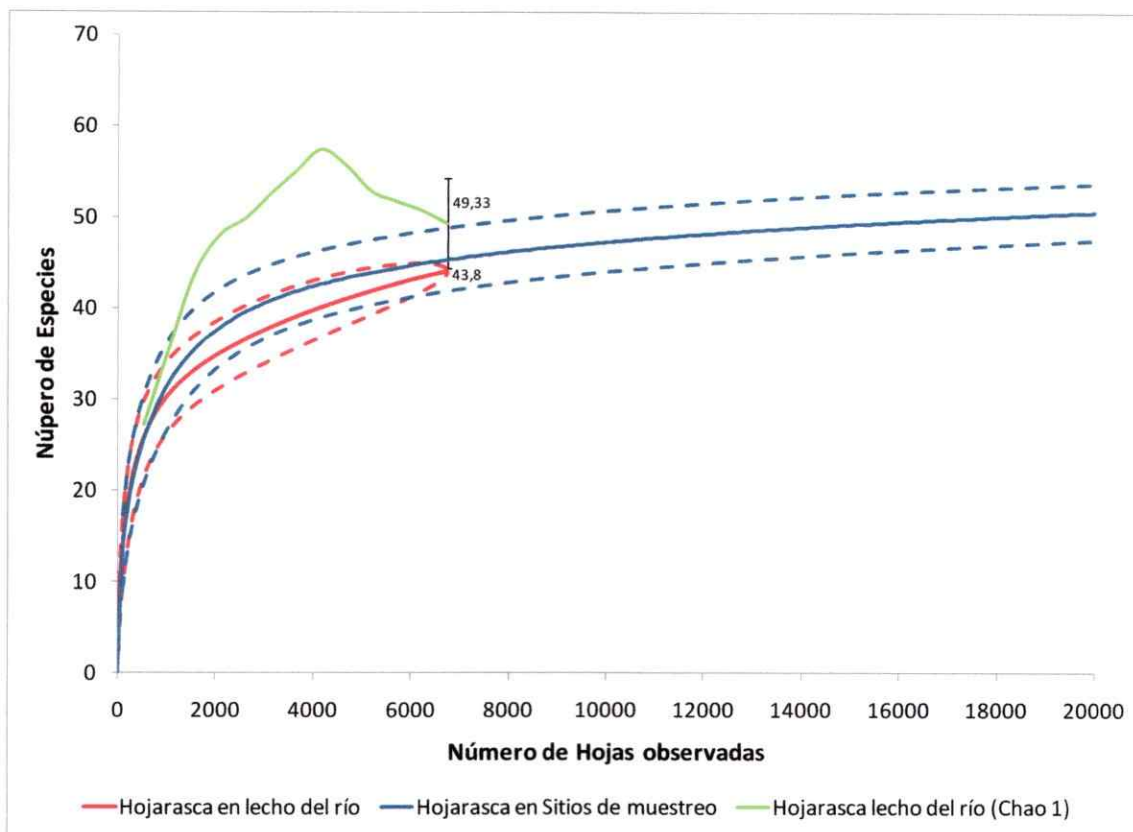


Figura 10: Comparación entre curvas de rarefacción para la hojarasca encontrada en el lecho del río (curva roja), rarefacción considerando todos los sitios de hojarasca bajo bosque en conjunto (curva azul), y estimación de la riqueza de especies en la hojarasca arrastrada por el río (Chao 1, curva verde). Las líneas punteadas marcan el intervalo de confianza del 95%, mientras que la barra muestra la desviación estándar asociada al estimador Chao 1.



### **5.5. Relación morfología foliar-clima como modelo para estimar variables climáticas.**

El segundo ACC incluyó la combinación de los datos de morfología foliar de las muestras herborizadas de los sitios estudiados y los valores instrumentales de la estación meteorológica Lago Ranco. Como muestra muda (sin valores climáticos) se agregó la muestra de hojarasca obtenida en el lecho del Río Caunahue. En la Figura 11, los dos primeros ejes de ordenación dan cuenta del 87% de la varianza total. La relación entre la morfología foliar y las variables ambientales es estadísticamente significativa ( $F\text{-ratio} = 31,2$ ;  $p < 0,001$ ). Las variables ambientales que mejor dan cuenta de esta relación son la TMA ( $r_{\text{canónico}} = -0,8723$ , primer eje de ordenación), y la PEC ( $r_{\text{canónico}} = 0,8365$ ; segundo eje de ordenación. Anexo IV). La posición relativa entre la muestra de hojarasca del lecho del río y las muestras herborizadas del sitio Río Caunahue, indica que se diferenciarían más en valores de temperatura que en valores de humedad (Figura 11).

Respecto a las estimaciones calculadas utilizando las ecuaciones que se muestran en la Tabla 3, en todos los casos los modelos utilizados sobrestiman la temperatura media anual (TMA) respecto del valor instrumental, mientras que las estimaciones de precipitación durante la estación de crecimiento (PEC) se acercan al valor instrumental y están dentro del error estándar (Tabla 4). La muestra de hojarasca no entrega estimaciones significativamente diferentes de las obtenidas a través de hojas del dosel herborizadas, por lo que se podría decir que representa la morfología foliar de la flora de la zona.

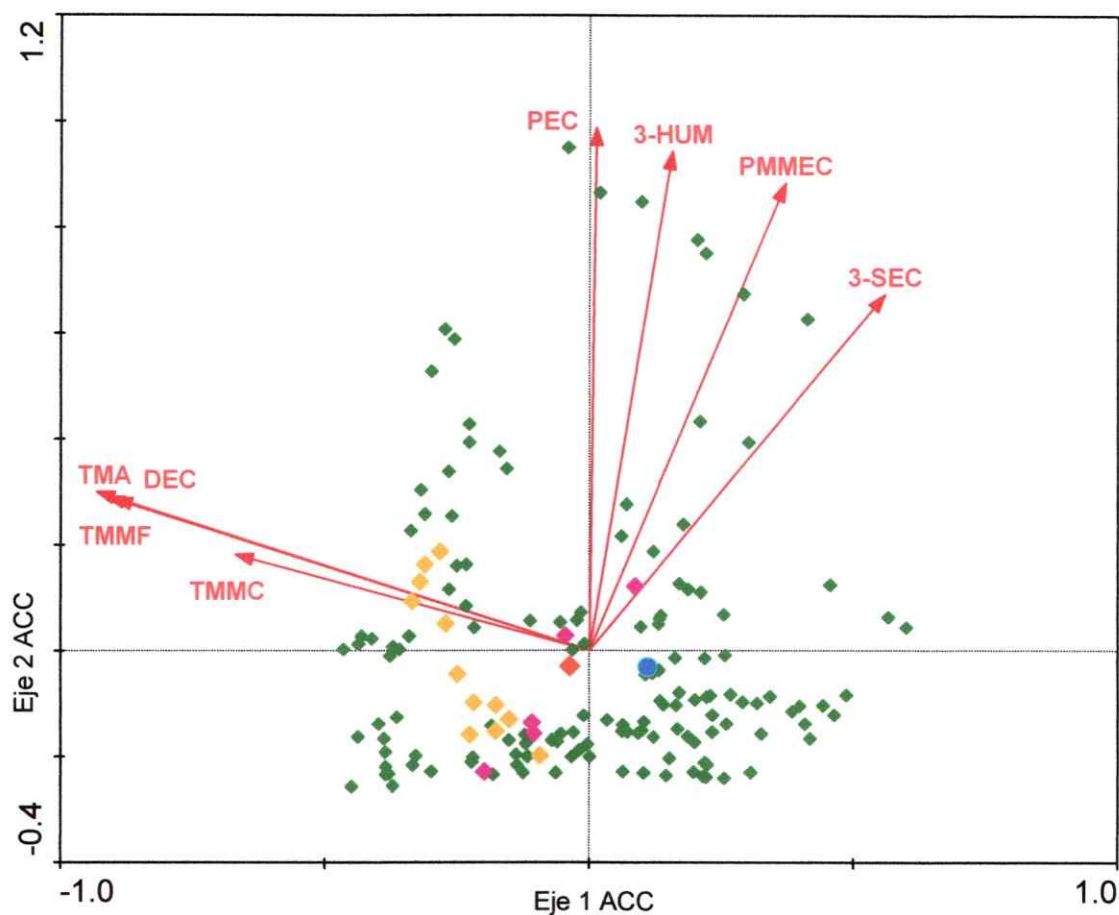


Figura 11: Diagrama de ordenación de sitios según ACC incluyendo los datos combinados de los sitios de Río Caunahue asociados a valores de variables climáticas de la estación Lago Ranco, y datos morfológicos de hojarasca colectada en el lecho del río (muestra muda). Simbología de puntos (sitios): diamantes verdes: base de datos CLAMP; diamantes amarillos: Sudamérica tropical; diamantes magenta: Chile (Cordillera de la Costa); diamante rojo: Río Caunahue (este estudio); círculo azul: hojarasca en lecho del río Caunahue (este estudio). Simbología de vectores (variables ambientales): TMA: temperatura media anual, TMMF: temperatura media del mes más frío, TMMC: temperatura media del mes más cálido, DEC: duración de la estación de crecimiento, PEC: precipitación durante la estación de crecimiento, PMMEC: precipitación media mensual durante la estación de crecimiento, 3-SEC: precipitación durante los tres meses más secos, 3-HUM: precipitación durante los tres meses más húmedos.

## 6. DISCUSIÓN

La vegetación encontrada en Río Caunahue se corresponde, en cuanto a las especies dominantes, con el tipo forestal Valdiviano descrito a partir de altitudes similares (100–600 m.s.n.m.) en el Parque Nacional Puyehue (Muñoz, 1980), así como con el piso de vegetación “Bosque Laurifolio Templado Interior de *Nothofagus dombeyi* y *Eucryphia cordifolia*” (Luebert & Pliscoff, 2006) y con la formación de “Bosque Laurifolio de los Lagos” (Gajardo 1994). En general, todas estas unidades se definen por la presencia de las especies *Nothofagus dombeyi*, *Eucryphia cordifolia*, *Laureliopsis philippiana* y *Weinmannia trichosperma*, las que en este estudio han resultado ser las dominantes en la mayoría de los sitios muestreados. Las variaciones entre los sitios estudiados son mínimas en cuanto a su vegetación y pueden deberse a efectos locales asociados al relieve de la zona, perturbación local y la cercanía al río. El bosque presenta una notoria intervención en el área ribereña (actividad forestal y ganadera a pequeña escala) y lo muestreado corresponde a parches de vegetación remanente, no obstante representa de buena manera las clasificaciones establecidas por los autores nombrados.

En relación al análisis de conglomerados basado en la similitud de los sitios de distintas altitudes (Figura 3), el análisis apoya la distinción del sitio n° 7, ubicado a 350 m.s.n.m. respecto de los demás y la agrupación en dos unidades del resto de los sitios. El sitio n° 7, ubicado a 350 m.s.n.m. presenta menos especies respecto del resto de los sitios (Anexo I.A) y una mayor cobertura de *Aristotelia chilensis* y *Chusquea sp.* (Figura 4), lo que podría estar dando cuenta de esta diferencia. A partir de observaciones de

terreno se puede concluir que representa un ambiente alterado probablemente por tala de la vegetación nativa y presenta una etapa sucesional temprana dada principalmente por las especies *Aristotelia chilensis* y *Chusquea sp.* La agrupación en dos unidades del resto de los sitios estudiados podría atribuirse a diferencias por altitud, diferencias locales asociadas al relieve, exposición al sol o perturbación.

La hojarasca colectada bajo bosque representa la composición de la vegetación que se encuentra en estos sitios (Anexo I), aunque no fue posible hacer una asociación estadística directa debido a las grandes diferencias en el tipo de muestreo que afectan la forma de contabilizar la abundancia de cada especie. El método de intercepto de puntos permite calcular coberturas observando el follaje en distintos estratos, sin importar el número de individuos presentes; mientras que el muestreo de hojarasca se basa en parcelas y las entidades cuantificadas corresponden a hojas. Las abundancias relativas de cada especie pueden no ser las mismas y el total de especies encontradas a través de cada método puede no coincidir, lo que hace no comparables los datos.

Respecto a la riqueza de especies en la hojarasca, las curvas de rarefacción permiten identificar un gradiente de diversidad asociado a la altitud. El patrón identificado de disminución de la diversidad con la altitud ya había sido documentado por Smith-Ramírez y col. (2007), sobre la base de datos colectados en bosques de la Cordillera de la Costa del sur de Chile ( $39^{\circ}30'$ – $41^{\circ}25'$  S). En dicho sector los autores encontraron menor riqueza de especies a altitudes de  $>600$  m.s.n.m., sin embargo la biota de altura es distinta y no es un subconjunto de la biota a altitudes bajas.

En relación a los índices de diversidad calculados, el sitio con el mayor valor obtenido de diversidad de Shannon (H) coincide con el sitio de mayor valor de

equitabilidad (J): sitio n° 3 ubicado a 250 m.s.n.m., dominado por *Eucryphia cordifolia* y *Caldcluvia paniculata*. Sin embargo, la mayor riqueza de especies se encuentra en el sitio n° 2 ubicado a 145 m.s.n.m., el que está dominado por especies del género *Nothofagus*, al igual que el resto de los sitios. Este resultado se puede relacionar con el hecho de que las especies del género *Nothofagus* tienden a formar bosques puros (dosel dominado mayoritariamente por especies de este género), mientras que *Eucryphia cordifolia* y *Caldcluvia paniculata* generalmente se encuentran acompañadas de otras especies y las dominancias se comparten entre varias especies (Donoso, 2006).

Comparaciones entre la diversidad de especies de diferentes ensambles fósiles, ya sean de tiempos diferentes o de lugares distantes en un mismo tiempo geológico, se han realizado mediante curvas de rarefacción (Wing & Harrington, 2001; Wilf y col., 2003; Wilf y col., 2005). En teoría, comparaciones similares podrían llevarse a cabo entre la diversidad actual y en el pasado, a través de curvas de rarefacción, utilizando hojarasca actual y hojas o improntas foliares fósiles. Sin embargo, se debe tener en cuenta sesgos asociados al proceso de fosilización. El arrastre diferencial de hojas de sol y de sombra hasta el sitio de fosilización, las diferencias en la descomposición según especie, la destrucción de las hojas de mayor tamaño y de las deciduas o más delgadas, la sobrerrepresentación de especies ribereñas, la erosión por diferencia de caudales, etc. debieran llevar a una pauperización en especies. Otro aspecto importante a considerar en relación a esta comparación es el tiempo depositacional de la unidad censada; un mayor tiempo considerado podría integrar mayor diversidad. Este aspecto es de especial relevancia al analizar muestras fósiles ya que tomar muestras que abarquen un mayor o

menor rango estratigráfico puede estar implicando grandes diferencias en el tiempo y con ello en la diversidad que se está muestreando. Sin embargo, para estudios de paleodiversidad que comparan episodios en una escala de miles de años, las diferencias que pudieran surgir de este error en los datos de diversidad estarían afectando principalmente a las abundancias más que a la riqueza de especies. En el caso de este trabajo no se determinó el tiempo involucrado en la depositación de las muestras actuales de hojarasca estudiadas ya que para el caso de las muestras colectadas bajo bosque se podrían considerar equivalentes dado que se tomaron todas en una misma época del año.

Un acercamiento a los sesgos antes mencionados, lo representa la muestra de hojarasca encontrada en el lecho del río, ya que es una submuestra que recoge hojas de toda la zona que caen al río y son arrastradas hasta un lugar propicio para la acumulación/fosilización. En el caso de este trabajo, la muestra de hojarasca del lecho del río resultó ser más rica en especies que cada sitio estudiado y equivalente al total de los datos en conjunto y, respecto a su composición, posee elementos de todos los sitios estudiados y también algunos elementos únicos (Anexo I). El estimador Chao 1 entregó una riqueza de especies equivalente a la alcanzada por los sitios de bosque en conjunto, sin embargo, la similitud de sólo 0,66 encontrada a través del coeficiente de Sorensen y la presencia de especies únicas en esta muestra (*Baccharis sp.*, *Equisetum bogotense*, *Myrceugenia chrysocarpa*, *Nothofagus alpina* y *Saxe-gothaea conspicua*, Anexo IB) apoyan la idea de que las hojarascas arrastradas por el río representan la diversidad de la cuenca aledaña al río, abarcando un área mayor que la muestreada en sitios de bosque en

este estudio. Por otro lado, el posible efecto de la erosión en el borde del río con caudales diferentes en distintas épocas del año, como también cambios en los regímenes fluviales, podrían estar afectando la diversidad encontrada en la muestra del lecho del río. Sin embargo, en este estudio no fue posible manejar estos factores. Sería necesario entonces, calibrar estos aspectos y hacer un balance entre depositación y erosión para un correcto estudio de muestras de bordes de río, así como observar las variaciones temporales en las precipitaciones.

Otra forma de aproximarse a la riqueza de especies de muestras de hojas fósiles lo podría representar la estimación de ésta a través de estimadores asintóticos de riqueza de especies, como es Chao 1, utilizado en este trabajo. Existen diversos estimadores de riqueza de especies, los que generalmente se basan en las especies raras o escasas que aparecen en las muestras, y sus aplicaciones en ecología incluyen también la estimación de tamaños poblacionales (Colwell & Coddington, 1994). Además de la riqueza de especies se podría comparar la composición entre ensambles actuales y fósiles en función de las especies dominantes encontradas en la hojarasca actuales y las hojas fósiles, y considerando los sesgos antes mencionados.

Respecto a la asociación con parámetros climáticos, no se pudo detectar variación altitudinal en las estimaciones obtenidas a partir de los datos morfológicos de las hojas muestreadas, lo que podría deberse a la poca amplitud del transecto altitudinal y espacio climático estudiado (~150–530 m.s.n.m.) y con ello a la escasa variación de la vegetación. Sí se logró relacionar el transecto altitudinal, y con ello las variaciones de riqueza de especies encontradas, con la posición en el vector de la PEC, indicando que

menores riquezas de especies se encontrarían en sitios a mayor altitud y con posibles menores precipitaciones durante la estación de crecimiento (PEC). Esta relación se observa también en las estimaciones, aunque las diferencias no son significativas si se considera el error del modelo. A primera vista esta disminución podría parecer paradójica, ya que se asocia normalmente un aumento de las precipitaciones con la altitud. Sin embargo, hay que considerar que la PEC corresponde a la precipitación de aquellos meses en que la temperatura es mayor que 10°C (Wolfe, 1993); si disminuye la temperatura con la altura, disminuyen también los meses que se consideran de crecimiento y con ello la precipitación durante estos meses. La relación entre la posición en el vector y la altitud se estableció considerando sólo los sitios de Río Caunahue, mientras que las estimaciones fueron obtenidas a través de un modelo que consideraba todos los sitios de la base de datos CLAMP3B SA, lo que podría estar causando la pérdida de significancia en las diferencias encontradas en las estimaciones de PEC para cada sitio (altitud) en Río Caunahue.

La ubicación de las muestras de Río Caunahue en el centro del diagrama de los ACC es un resultado que se repite dentro de la flora de bosques chilenos (Hinojosa & Villagrán, 2005; Hinojosa y col., 2006), ubicándose en lugares medios de los gradientes de temperatura y humedad. Además los modelos utilizados sobrestiman los valores de temperatura media anual respecto del valor instrumental de la estación meteorológica "Lago Ranco". Este hecho se repite para otras localidades de Sudamérica con TMA  $\leq$  21°C, en las que diversos modelos basados en morfología foliar sobreestiman el valor de esta variable (Gregory-Wodzicki, 2000; Kowalski, 2002); como también para los



mismos datos, pero utilizando modelos univariados basados en el porcentaje de especies con hojas de borde entero (datos no publicados). Este tipo de fenómenos llevan a postular que las relaciones morfología foliar-clima son diferentes y propias de cada región del planeta, y por lo tanto, a la hora de hacer estimaciones sobre la base de floras fósiles habría elegir una base de datos acorde con las características y relaciones de cada región (Gregory-Wodzicki, 2000; Kowalski, 2002). Se hace evidente entonces la necesidad de aumentar los datos y sitios estudiados en Sudamérica de manera de aclarar si esta región tiene o no relaciones particulares entre la morfología foliar y el clima y poder mejorar las estimaciones de paleoclima que se realizan.

La ubicación en el centro de los diagramas para los sitios de Río Caunahue y la sobreestimación de la TMA por el modelo, podría estar evidenciando la historia por la que han pasado los bosques de Chile. Se ha postulado que la flora de los bosques chilenos presentaría un componente relictual pre-Pleistocénico (65-10 Ma); esto basado en afinidades fitogeográficas de la flora, endemismo y taxa monotípicos (Villagrán & Hinojosa, 1997), y al hecho de que las características morfológicas de las hojas de las plantas chilenas se relacionan con floras fósiles asociadas a climas más cálidos de lo que existen hoy (Hinojosa y col., 2006; Aizen & Ezcurra, 2007).

Por último, los caracteres morfológicos de la hojarasca podrían proveer estimaciones más precisas que los datos provenientes del dosel. Dilcher y colaboradores (2009) estudiando un bosque pantanoso en Florida (EEUU), encontraron que valores estimados de precipitación durante la estación de crecimiento (PEC) obtenidos de la hojarasca, son más cercanos al valor instrumental y son significativamente menores que

aquellos obtenidos en el dosel del mismo sitio. En el presente estudio, los valores estimados de PEC obtenidos tanto de muestras herborizadas, de hojarasca y del valor instrumental, no se diferencian significativamente entre sí. Estos resultados apoyarían la utilización de este modelo para estimar parámetros de humedad en la región. Respecto a la TMA, en ambos estudios no se encuentran diferencias significativas entre estimaciones a partir de caracteres morfológicos de hojas del dosel y de hojarasca.

## 7. CONCLUSIONES

Se realizó un estudio sobre biodiversidad de plantas y su relación con las condiciones ambientales actuales, intentando responder las siguientes preguntas: *¿cómo cambia la composición y diversidad actual de especies vegetales y su morfología foliar a lo largo de un transecto altitudinal? y ¿representa este gradiente de diversidad y morfología un análogo moderno capaz de estimar de manera cuantitativa y precisa condiciones ambientales y de diversidad actuales y pasadas de la zona?*

Los resultados de este trabajo indican que la riqueza de especies disminuye con la altitud en Río Caunahue dentro de una misma unidad de vegetación. Por otro lado, la morfología de las hojas incluidas en el modelo CLAMP permitió observar que el gradiente de riqueza de especies encontrado coincide con la disminución del vector de la precipitación durante la estación de crecimiento (PEC), lo que se asocia con una disminución de las precipitaciones durante los meses en que la temperatura media es mayor a 10°C. Sin embargo, las estimaciones de temperatura y humedad obtenidas a partir del análisis fisionómico son indistinguibles entre sí estadísticamente, lo que hace necesario aumentar el rango altitudinal más allá del considerado en este estudio.

En cuanto a la representatividad de estos gradientes como análogo moderno para el estudio de hojas fósiles, la vegetación de todos los sitios muestreados corresponde a una sola unidad (Bosque Valdiviano, Schmithüsen, 1956), por lo que no se pudo asociar la muestra del lecho del río con ningún sitio específico. El modelo CLAMP utilizado entregó estimaciones de temperatura (TMA) mayores que los valores instrumentales, mientras que los valores del parámetro de precipitación (PEC) no son significativamente

distintos del valor instrumental. Por otro lado, la muestra de hojarasca resultó ser representativa tanto de las morfologías foliares como de la riqueza de especies de la flora de la zona de Río Caunahue, pero la presencia de especies únicas sugiere que recoge hojas de un área más amplia que lo estrictamente muestreado en este trabajo. En consecuencia, mayores exactitudes del análogo moderno requerirán de un aumento del rango en el transecto altitudinal de estudio, de manera de captar mayor variación tanto en vegetación, riqueza de especies y variables climáticas. Asimismo, estudios similares en otras cuencas permitirían poner a prueba el patrón aquí descrito.

## 8. BIBLIOGRAFÍA

Aizen, M.A. y Ezcurra, C. 2007. Do leaf margins of the temperate forest flora of southern South America reflect a warmer past? *Global Ecology and Biogeography*, **17**: 164 – 174.

Brown, J.H., y Lomolino, M.V. 1998. *Biogeography*. Segunda Edición. Sinauer Associates, Massachusetts. 691 pp.

Chao, A. 1984. Nonparametric Estimation of the Number of Classes in a Population. *Scand. J. Statist.* **11**: 265 – 270.

Colwell R.K., Mao C.X., y Chang J. 2004, Interpolating, Extrapolating, and Comparing Incidence-Based Species Accumulation Curves. *Ecology*: **85**: 2717–2727

Colwell R.K., y Coddington J.A. 1994, Estimating Terrestrial Biodiversity through Extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society (Series B)* **345**: 101-118.

Colwell, R.K. 2006. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8. Persistent URL <[purl.oclc.org/estimates](http://purl.oclc.org/estimates)>.

Di Castri, F. y Hajek, E.R. 1976. *Bioclimatología de Chile*. Vicerrectoría Académica, Universidad Católica de Chile. Santiago. 129 pp.

Dilcher, D.L., Kowalski, E.A., Wiemann, M.C., Hinojosa, L.F. y Lott, T.A. 2009. A Climatic and Taxonomic comparison between leaf litter and standing vegetation from a Florida swamp woodland. *American Journal of Botany*, en prensa.

Dirección General de Aguas (DGA). 2004. Diagnóstico y Clasificación de los Cursos y Cuerpos de Agua según objetivos de Calidad, Cuenca del río Bueno. Ministerio de Obras Públicas, Gobierno de Chile. 141 pp.

Donoso, C. 2006. Las especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina: Autoecología. Marisa Cuneo Ediciones, Valdivia. 678 pp.

Field, R., Hawkins, B.A., Cornell, H.B., Currie, D.J., Diniz-Filho J.A.F., Guégan, J.F., Kaufman, D.M., Kerr, J.T., Mittelbach, G.G., Oberdorff, T., O'Brien, E.M. y Turner, J.R.G. 2009. Spatial species-richness gradients across scales: a meta-analysis. *Journal of Biogeography*, **36**: 132 – 147.

Gajardo, R. 1994. *La Vegetación Natural de Chile: Clasificación y Distribución Geográfica*. Editorial Universitaria, Santiago. 165 pp.

Gaston, K.J. 2000. Global patterns in Biodiversity. *Nature*. **405**: 220 – 227.

Gotelli, N.J. y Colwell, R.K. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*, **4**: 379 – 391.

- Gregory-Wodzicki, K.M. 2000. Relationships between leaf morphology and climate, Bolivia: implications for estimating paleoclimate from fossil floras. *Paleobiology*, **26**: 668 – 688.
- Hechenleitner, P., Gardner, M.F., Thomas, P.I., Echeverría, C., Escobar, B., Brownless, P. y Martínez, C. 2005. *Plantas Amenazadas del Centro-Sur de Chile. Distribución, Conservación y Propagación*. Universidad Austral de Chile y Real Jardín Botánico de Edimburgo. Chile. 188 pp.
- Heusser, C.J. 1981. Palynology of the last interglacial-glacial cycle in midlatitudes of southern Chile. *Quaternary Research* **16**: 293 – 312.
- Heusser, C.J., Heusser, L.E. y Lowell, T.V., 1999: Paleocology of the southern Chilean Lake District-Isla Grande de Chiloé during middle-late Llanquihue glaciation and deglaciation. *Geografiska Annaler*. **81**: 231-284.
- Hinojosa, L.F. 2003. *Fisionomía Foliar y Clima de las Paleofloras Mixtas del Terciario de Sudamérica*. Tesis Doctoral. Universidad de Chile, Santiago. 174 pp.
- Hinojosa, L.F. 2005. Cambios climáticos y vegetacionales inferidos a partir de paleofloras cenozoicas del sur de Sudamérica *Revista Geológica de Chile*, **32**: 95-115.
- Hinojosa, L.F., Armesto, J.J. y Villagrán, C. 2006. Are Chilean coastal forests pre-Pleistocene relicts? Evidence from foliar physiognomy, palaeoclimate and phytogeography. *Journal of Biogeography*. **33**: 331 – 341.
- Hinojosa, L.F., Villagrán, C. 2005. Did South American Mixed Paleofloras evolved under thermal equability or in the absence a fan effective Andean barrier during the Cenozoic? *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **217**: 1 – 23.
- Hoganson, J.W. y Ashworth, A.C. 1992. Fossil Beetle Evidence for Climatic Change 18,000 – 10,000 Years B.P. in South-Central Chile. *Quaternary Research*, **37**: 101 – 116.
- Holland, S. 2003. Analytic Rarefaction 1.3, [www.uga.edu/~strata/software](http://www.uga.edu/~strata/software)
- Jaramillo C., Rueda, M.J. y Mora, G. 2006. Cenozoic Plant Diversity in the Neotropics. *Science*. **311**: 1893 – 1896.
- Jimenez-Valverde, A. y Hortal J. 2003. Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. *Revista Ibérica de Aracnología*. **8**: 151 – 161.
- Kovach, W.L. 1998. MVSP - A Multivariate Statistical Package for Windows, ver. 3.0. Kovach Computing Services, Pentraeth, Wales, U.K.
- Kowalski, E.A. 2002. Mean annual temperature estimation based on leaf morphology: a test from tropical South America. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **188**: 141 – 165.

- Lowell, T.V., C.J. Heusser, B.G. Andersen, P.I. Moreno, A. Hauser, G.H. Denton, L.E. Heusser, C. Schluchter & D. Marchant. 1995. Interhemispheric correlation of Late Pleistocene Glacial events. *Science* **269**: 1541-1549.
- Luebert, F. y Plischoff, P. 2006. Sinopsis Bioclimática y Vegetacional de Chile. Editorial Universitaria, Santiago. 318 pp.
- Markgraf, V. 1991, Younger Dryas in southern South America? *Boreas*, **20**: 63 – 69.
- Moreno C.E. 2001. Métodos para medir la biodiversidad.: 1-64. Manuales y Tesis SEA. Sociedad Entomológica Aragonesa. Madrid, España. 83 pp.
- Moreno, P.I. 1997. Vegetation and climate near Lago Llanquihue in the Chilean Lake District between 20 200 and 9500 14C yr BP. *Journal of Quaternary Science*, **12**: 485–500.
- Moreno, P.I. and León, A.L. 2003. Abrupt vegetation changes during the last glacial to Holocene transition in mid-latitude South America. *Journal of Quaternary Science*, **18**: 787–800.
- Mueller-Dombois, D. y Ellenberg, H. 1974. Aims and Methods of Vegetation Ecology. Wiley, New York. 547 pp.
- Muñoz, M. 1980. Flora del Parque Nacional Puyehue. Editorial Universitaria, Santiago. 557 pp.
- Myers, N., Mittermeier, R.A, Mittermeier, C.G., da Fonseca, G.A.B. y Ken, J. 2000. Biodiversity hotspots for Conservation Priorities. *Nature*. **403**: 853 - 858.
- NOAA NCDC GCPS MONTHLY STATION. Baseline climatological dataset of weather station temperature and precipitation data derived from the Global Historical Climate Network. Visitado en: <http://iridl.ldeo.columbia.edu/SOURCES/NOAA/NCDC/GCPS/MONTHLY/STATION/>; última actualización: Fri, 29 Sep 2006 02:02:14 GMT.
- Post, E. 2003. Climate-vegetation dynamics in the fast lane. *TRENDS in Ecology and Evolution*. **18**: 551 – 553.
- Schmithüsen, J. 1956. Die räumliche Ordnung der chilenischen Vegetation. *Bonner Geographische Abhandlungen* **17**:1-86.
- Smith-Ramirez, C., Díaz, I., Plischoff, P., Valdovinos, C., Méndez, M.A., Larraín, J. & Samaniego, H. 2007. Distribution patterns of flora and fauna in southern Chilean Coastal rain forests: Integrating Natural History and GIS. *Biodiversity and Conservation* **16**: 2627–2648.
- StatSoft, Inc. 2004. STATISTICA (data analysis software system), version 7. [www.statsoft.com](http://www.statsoft.com).

- Ter Braak, C. y Smilauer, P. 1998. Canoco Reference Manual and User's Guide to Canoco for Windows: Software for Canonical Community Ordination (version 4). In. Microcomputer Power, Ithaca, New York.
- Villagrán, C. 1991, Historia de los Bosques Templados del sur de Chile durante el Tradiglacial y Postglacial. *Revista Chilena de Historia Natural*. **64**: 447 – 460.
- Villagrán, C. y Armesto, J.J. 2005. Fitogeografía Histórica de la Cordillera de la Costa de Chile. *En* Smith-Ramirez, C., Armesto, J.J. y Valdovinos, C. (Eds), *Historia, Biodiversidad y Ecología de los Bosques Costeros de Chile*. pp 101-119. Editorial Universitaria, Chile. 710 pp.
- Villagrán, C. y Hinojosa, L.F. 1997. Historia de los Bosques del sur de Sudamérica, II: Análisis Fitogeográfico. *Revista Chilena de Historia Natural*, **70**: 241- 267.
- Villagrán, C. y Hinojosa, L.F. 2005. Esquema Biogeográfico de Chile. *En* Bousquets, J.L. y Morrone, J.J. (Eds), *Regionalización Biogeográfica en Iberoamérica y tópicos afines*. pp 551-577. Ediciones de la Universidad Nacional Autónoma de México, Jiménez Editores, Méjico. 577 pp.
- Walker, J.D. y Geissman, J.W. 2009. Geologic Time Scale: Geologic Society of America. Visitado en: <http://www.geosociety.org/science/timescale/>
- Wilf, P., Cúneo, N.R., Johnson, K.R., Hicks, J.F., Wing, S.L. y Obradovich, J.D. 2003. High plant diversity in Eocene South America: evidence from Patagonia. *Science* **300**: 122–125.
- Wilf, P., Johnson, K.R., Cúneo, N.R., Smith, M.E., Singer, B.S. y Gandolfo, M.A. 2005. Eocene plant diversity at Laguna del Hunco and Rio Pichileufu, Patagonia, Argentina. *American Naturalist* **165**: 634-650.
- Wing, S.L. y Harrington, G.J. 2001. Floral response to rapid warming in the earliest Eocene and implications for concurrent faunal change. *Paleobiology*: **27**: 539–563.
- Wolfe, J.A. 1993. A Method of Obtaining Climatic Parameters from Leaf Assemblages. U.S. Geological Survey bulletin; 2040. Washington. 71 pp.
- World Resources Institute (WRI), Comité Nacional Pro Defensa de la Fauna y Flora (CODEFF) y Universidad Austral de Chile (UACH). 2002. Chile's frontier forest: conserving a global treasure. A Global Forest Watch report. Chile. 55 pp.
- Zachos, J; Pagani, M; Sloan, L; Thomas, E y Billups, K. 2001, Trends, Rhythms, and Aberrations in Global Climate 65 Ma to Present. *Science*, **292**: 686 – 693.



## ANEXO I: LISTADOS DE ESPECIES

A. Listado de especies encontradas a través del método de intercepto de puntos a distintas altitudes en sectores aledaños a Río Caunahue.

Familia	Especie	Origen	145 msnm	146 msnm	250 msnm	350 msnm	424 msnm	530 msnm
Adiantaceae	<i>Adiantum sp.</i>	Nativo					x	
Aetoxicaceae	<i>Aetoxicon punctatum</i>	Nativo	x	x	x	x	x	
Apiaceae	<i>Osmorhiza chilensis</i>	Nativo						x
Apocynaceae	<i>Elytropus chilensis</i>	Nativo			x			
Araliaceae	<i>Raukaua laetevirens</i>	Nativo			x			x
Araliaceae	<i>Raukaua valdiviensis</i>	Nativo	x	x	x			
Asteraceae	<i>Acrisione denticulata</i>	Nativo	x					
Asteraceae	<i>Baccharis racemosa</i>	Nativo	x					
Asteraceae	<i>Dasyphyllum diacanthoides</i>	Nativo	x		x		x	x
Asteraceae	<i>Senecio triodon</i>	Nativo	x					
Berberidaceae	<i>Berberis darwinii</i>	Nativo	x	x		x		
Berberidaceae	<i>Berberis sp.</i>	Nativo			x			
Blechnaceae	<i>Blechnum blechnoides</i>	Nativo		x	x	x		x
Blechnaceae	<i>Blechnum chilensis</i>	Nativo			x	x		x
Blechnaceae	<i>Blechnum hastatum</i>	Nativo	x	x	x	x	x	
Cunoniaceae	<i>Caldcluvia paniculata</i>	Nativo		x	x		x	x
Cunoniaceae	<i>Eucryphia cordifolia</i>	Nativo	x	x	x	x	x	x
Cunoniaceae	<i>Weinmannia trichosperma</i>	Nativo			x			x
Cyperaceae	<i>Uncinia sp.</i>	Nativo			x			x
Dicksoniaceae	<i>Lophosoria quadripinnata</i>	Nativo			x			
Elaeocarpaceae	<i>Aristolelia chilensis</i>	Nativo	x	x	x	x	x	x
Equisetacea	<i>Equisetum bogotense</i>	Nativo						x
Ericaceae	<i>Gaultheria mucronata</i>	Nativo	x		x			x
Flacourtiaceae	<i>Azara integrifolia</i>	Nativo	x					
Flacourtiaceae	<i>Azara lanceolata</i>	Nativo			x		x	x
Gesneriaceae	<i>Mitraria coccinea</i>	Nativo	x	x	x	x	x	x
Grossulariaceae	<i>Ribes magellanicum</i>	Nativo	x			x		
Hydrangeaceae	<i>Hydrangea serratifolia</i>	Nativo			x		x	x
Hymenophyllaceae	<i>Hymenoglossum cruentum</i>	Nativo						x
Hymenophyllaceae	<i>Hymenophyllum dentatum</i>	Nativo			x			

Hymenophyllaceae	<i>Hymenophyllum dicranotrichum</i>	Nativo								x
Lamiaceae	<i>Prunella vulgaris</i>	Alóctono		x						
Lardizabalaceae	<i>Boquila trifoliolata</i>	Nativo	x	x	x	x	x	x	x	
Lauraceae	<i>Persea lingue</i>	Nativo	x	x						
Loranthaceae	<i>Tristerix corymbosus</i>	Nativo	x	x						
Luzuriagaceae	<i>Luzuriaga polyphylla</i>	Nativo				x				x
Monimiaceae	<i>Laureliopsis philippiana</i>	Nativo		x	x					x
Myrtaceae	<i>Amomyrtus luma</i>	Nativo								x
Myrtaceae	<i>Luma apiculata</i>	Nativo	x	x	x	x	x	x	x	
Myrtaceae	<i>Myrceugenia planipes</i>	Nativo							x	x
Myrtaceae	<i>Ugni molinae</i>	Nativo	x	x						
Nothofagaceae	<i>Nothofagus dombeyi</i>	Nativo	x	x	x					x
Nothofagaceae	<i>Nothofagus obliqua</i>	Nativo	x	x	x	x	x	x		
Onagraceae	<i>Fuchsia magellanica</i>	Nativo	x				x	x	x	
Philesiaceae	<i>Lapageria rosea</i>	Nativo	x	x						
Poaceae	<i>Chusquea sp.</i>	Nativo	x	x	x	x	x	x	x	
Poaceae	<i>Cortaderia sp.</i>	Nativo	x							
Polygonaceae	<i>Muelhembeckia hastulata</i>	Nativo	x	x						
Polytrichaceae	<i>Dendroligotrichum dendroides</i>	Nativo								x
Proteaceae	<i>Embothrium coccineum</i>	Nativo				x	x			
Proteaceae	<i>Lomatia dentata</i>	Nativo	x	x	x					
Proteaceae	<i>Lomatia ferruginea</i>	Nativo		x	x					
Proteaceae	<i>Lomatia hirsuta</i>	Nativo	x	x						
Ranunculaceae	<i>Ranunculus repens</i>	Nativo					x	x		
Rosaceae	<i>Acaena ovalifolia</i>	Nativo					x	x	x	
Rosaceae	<i>Rubus ulmifolius</i>	Alóctono	x	x			x			
Rubiaceae	<i>Galium hipocarpium</i>	Nativo	x				x			
Rubiaceae	<i>Nertera granadensis</i>	Nativo					x	x	x	
Vervencaceae	<i>Rhaphithamnus spinosus</i>	Nativo	x	x	x	x	x			x
Vitaceae	<i>Cissus striata</i>	Nativo	x	x	x					
Winteraceae	<i>Drimys winteri</i>	Nativo								x
Desconocida	NN1									x
Desconocida	NN2		x							
Desconocida	NN3					x				

B. Listado de especies encontradas en la hojarasca a distintas altitudes en sectores  
aledaños a Río Caunahue.

Familia	Especie	Origen	Lecho del Río (126 msnm)	145 msnm	250 msnm	350 msnm	424 msnm	530 msnm
Adiantaceae	<i>Adiantum sp.</i>	Nativo					x	
Aetoxicaceae	<i>Aetoxicon punctatum</i>	Nativo	x	x	x			
Asteraceae	<i>Acrisione denticulata</i>	Nativo		x				
Asteraceae	<i>Baccharis racemosa</i>	Nativo		x				
Asteraceae	<i>Baccharis sp.</i>	Nativo	x					
Asteraceae	<i>Dasyphyllum diacanthoides</i>	Nativo	x	x	x		x	x
Berberidaceae	<i>Berberis darwinii</i>	Nativo	x	x		x		
Berberidaceae	<i>Berberis sp.</i>	Nativo	x					
Blechnaceae	<i>Blechnum blechnoides</i>	Nativo		x		x		
Blechnaceae	<i>Blechnum chilense</i>	Nativo	x		x			
Blechnaceae	<i>Blechnum hastatum</i>	Nativo		x		x		
Celastraceae	<i>Maytenus boaria</i>	Nativo	x	x				
Cunoniaceae	<i>Caldcluvia paniculata</i>	Nativo			x		x	x
Cunoniaceae	<i>Eucryphia cordifolia</i>	Nativo	x	x	x		x	x
Cunoniaceae	<i>Weinmannia trichosperma</i>	Nativo	x		x			x
Elaeocarpaceae	<i>Aristotelia chilensis</i>	Nativo	x	x	x	x	x	x
Equisetaceae	<i>Equisetum bogotense</i>	Nativo	x					
Ericaceae	<i>Gaultheria mucronata</i>	Nativo	x	x	x		x	
Fabaceae	<i>Lotus uliginosus</i>	Alóctono		x				
Flacourtiaceae	<i>Azara integrifolia</i>	Nativo		x				
Flacourtiaceae	<i>Azara lanceolata</i>	Nativo	x		x			
Gesneriaceae	<i>Mitraria coccinea</i>	Nativo	x	x	x	x	x	
Grossularia	<i>Ribes magellanicum</i>	Nativo		x		x		
Hydrangeaceae	<i>Hydrangea serratifolia</i>	Nativo	x	x	x		x	x
Lardizabalaceae	<i>Boquila trifoliolata</i>	Nativo		x	x	x	x	
Lauraceae	<i>Persea lingue</i>	Nativo	x	x				
Lophosoriaceae	<i>Lophosoria quadripinnata</i>	Nativo	x		x			
Loranthaceae	<i>Tristerix corymbosus</i>	Nativo		x				
Monimiaceae	<i>Laurelia sempervirens</i>	Nativo			x			
Monimiaceae	<i>Laureliopsis philippiana</i>	Nativo	x	x	x		x	x
Myrtaceae	<i>Luma apiculata</i>	Nativo	x	x	x	x	x	x
Myrtaceae	<i>Myrceugenia chrysocarpa</i>	Nativo	x					
Myrtaceae	<i>Myrceugenia planipes</i>	Nativo	x				x	
Myrtaceae	<i>Myrtaceae ssp.</i>	Nativo	x	x	x			
Myrtaceae	<i>Ugni molinae</i>	Nativo	x	x			x	x
Nothofagaceae	<i>Nothofagus alpina</i>	Nativo	x					
Nothofagaceae	<i>Nothofagus dombeyi</i>	Nativo	x	x	x	x	x	x
Nothofagaceae	<i>Nothofagus obliqua</i>	Nativo	x	x	x	x	x	x
Onagraceae	<i>Fuchsia magellanica</i>	Nativo	x	x	x			x

Philesiaceae	<i>Lapageria rosea</i>	Nativo	x	x				
Pinaceae	<i>Pinus radiata</i>	Alóctono	x	x				
Poaceae	<i>Chusquea sp.</i>	Nativo	x	x	x	x	x	x
Podocarpaceae	<i>Saxe-gothaea conspicua</i>	Nativo	x					
Polygonaceae	<i>Muehlenbeckia hastulata</i>	Nativo	x	x	x			
Polytrichaceae	<i>Dendrologotrichum dendroides</i>	Nativo						x
Proteaceae	<i>Embothrium coccineum</i>	Nativo	x	x	x			x
Proteaceae	<i>Gevuina avellana</i>	Nativo	x		x			
Proteaceae	<i>Lomatia dentata</i>	Nativo	x	x				
Proteaceae	<i>Lomatia ferruginea</i>	Nativo			x			
Proteaceae	<i>Lomatia hirsuta</i>	Nativo	x	x	x			
Rosaceae	<i>Acaena ovalifolia</i>	Nativo				x		x
Rosaceae	<i>Rubus ulmifolius</i>	Alóctono	x	x		x		
Rubiaceae	<i>Galium hypocarpium</i>	Nativo		x		x		
Rubiaceae	<i>Nertera granadensis</i>	Nativo						x
Vervenaceae	<i>Rhaphithamnus spinosus</i>	Nativo	x	x	x	x		x
Vitaceae	<i>Cissus striata</i>	Nativo	x	x	x	x		
Desconocida	11 especies no identificadas		x	x	x	x		x

## ANEXO II: Caracteres foliares medidos y utilizados para hacer el ACC:

Porcentajes de especies que presentan los caracteres foliares para cada sitio en Río Caunahue.

	Sitio	T2 - 145 msnm	T4 - 145 msnm	T3 - 250 msnm	T7 - 350 msnm	T6 - 424 msnm	T5 - 530 msnm	Río Caunahue Total	Lecho del río
	Lobada	5	4	4	3	3	6	3	0
	Borde Entero	47	33	31	43	33	31	38	46
Tipos de Dientes	Regulares	38	46	57	45	50	50	44	38
	Cercanos	39	45	55	40	44	54	43	28
	Redondos	24	28	15	20	25	29	25	7
	Agudos	32	37	52	37	42	40	39	44
	Compuestos	11	7	4	7	6	8	8	21
Tamaño Foliar	Nanofila	2	3	2	6	6	4	5	1
	Leptofila 1	11	12	14	15	14	16	13	9
	Leptofila 2	17	21	22	27	20	18	18	26
	Microfila 1	25	20	23	27	25	21	22	31
	Microfila 2	23	21	22	15	21	15	19	24
	Microfila 3	15	12	11	7	10	14	13	9
	Mesofila 1	6	7	6	3	4	12	8	0
	Mesofila 2	1	1	0	0	0	1	1	0
Mesofila 3	1	1	0	0	0	0	0	0	
Tipo de Ápice	Emarginado	13	9	8	7	11	12	18	0
	Redondos	52	46	49	46	36	31	43	40
	Agudo	38	33	36	26	50	54	39	50
	Atenuado	10	22	15	29	14	14	18	10
Tipo de Base	Cordada	8	7	6	7	8	9	7	3
	Redonda	34	37	29	37	33	22	31	35
	Aguda	58	57	65	57	58	69	62	63
Relación Largo : Ancho	< 1:1	0	0	0	0	0	0	0	0
	1- 2:1	41	42	40	41	39	45	40	32
	2- 3:1	40	44	42	41	35	38	37	44
	3- 4:1	13	9	15	14	22	12	16	18
	> 4:1	7	5	4	3	3	4	7	6
Forma Foliar	Obovada	13	10	13	19	11	12	17	25
	Elíptica	56	69	71	49	64	60	58	57
	Ovada	31	21	17	32	25	29	25	18

## ANEXO III:

Valores de las variables ambientales utilizadas en el Análisis de Correspondencia  
Canónica, asignadas al sitio de Río Caunahue.

SITIO	TMA	TMMF	TMMC	DEC	PEC	PMMEC	3-SEC	3-HUM
Lago Ranco	10,5	6,5	15,2	7	66	9,4	22,6	79

TMA: temperatura media anual (°C), TMMF: temperatura media del mes más frío (°C), TMMC: temperatura media del mes más cálido (°C), DEC: duración de la estación de crecimiento (meses), PEC: precipitación durante la estación de crecimiento (cm), PMMEC: precipitación media mensual durante la estación de crecimiento (cm), 3-SEC: precipitación durante los tres mese más secos (cm), 3-HUM: precipitación durante los tres meses más húmedos (cm). Fuente: estación meteorológica "Lago Ranco" (40,3 S; 72,3 W. NOAA, 2006).

## ANEXO IV:

Correlación de las variables ambientales con los ejes de ordenación ( $r_{\text{canónicos}}$ ) para los  
Análisis de Correspondencia Canónica.

ACCI: variables ambientales mudas para transecto altitudinal en Río Caunahue				
Variable Ambiental	Eje 1	Eje 2	Eje 3	Eje 4
<b>TMA</b>	<b>-0.8742</b>	0.253	-0.0572	-0.0429
TMMC	-0.6539	0.1579	-0.1472	-0.3982
TMMF	-0.8421	0.2439	-0.0206	0.1407
DEC	-0.8555	0.2455	0.1391	-0.0256
<b>PEC</b>	0.0115	<b>0.8367</b>	0.0146	-0.0279
PMMEC	0.3455	0.7477	0.0233	-0.1649
3-HUM	0.1457	0.8	0.1422	-0.0659
3-SEC	0.5333	0.5805	0.0282	-0.272

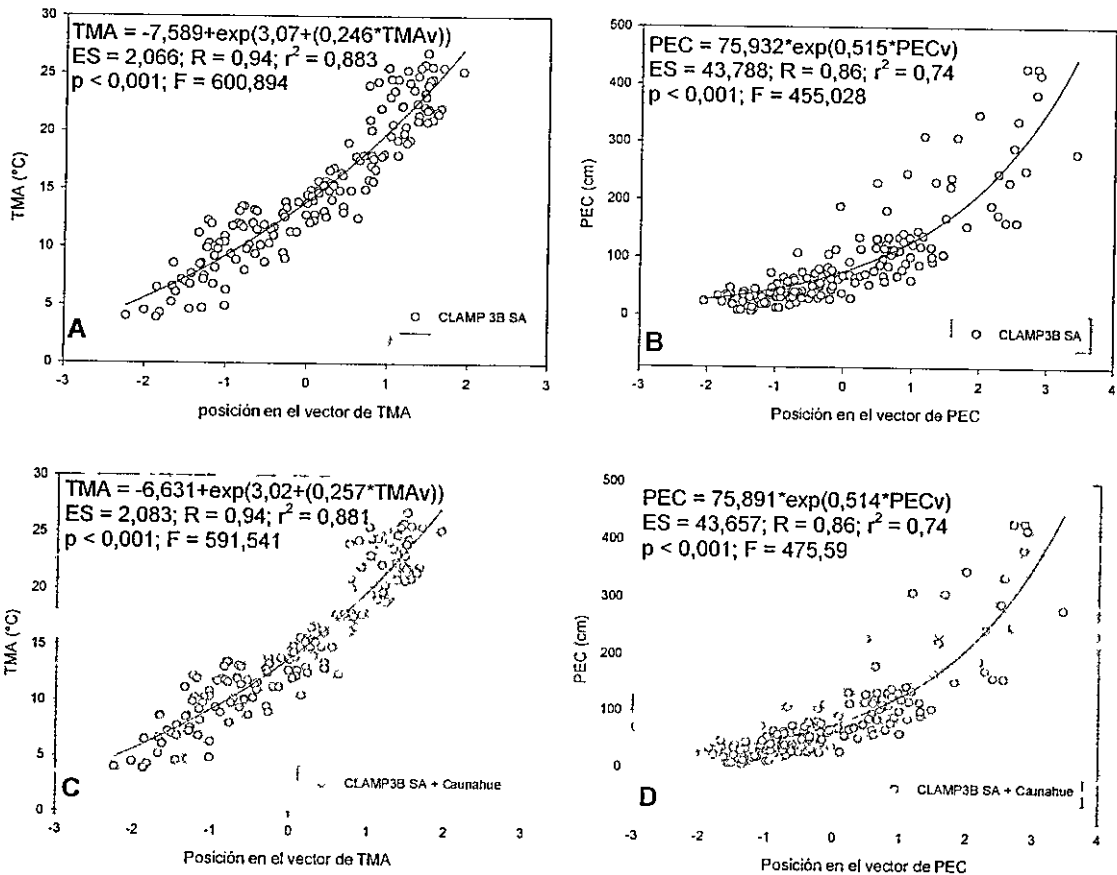
  

ACC2: variables ambientales de Río Caunahue incluidas				
Variable Ambiental	Eje 1	Eje 2	Eje 3	Eje 4
<b>TMA</b>	<b>-0.8723</b>	0.2534	-0.064	0.0472
TMMC	-0.6269	0.1536	-0.2047	0.3663
TMMF	-0.8408	0.2434	0.0051	-0.1269
DEC	-0.8542	0.2458	0.133	0.0454
<b>PEC</b>	0.0118	<b>0.8365</b>	0.0102	0.0277
PMMEC	0.3458	0.7475	0.0095	0.1625
3-HUM	0.1464	0.7988	0.1302	0.0748
3-SEC	0.5228	0.5703	0.0359	0.2736

Los valores destacados corresponden a los  $r_{\text{canónicos}}$  que muestran una mayor correlación entre variable ambiental y el eje en cuestión. TMA: temperatura media anual (°C), TMMC: temperatura media del mes más cálido (°C), TMMF: temperatura media del mes más frío (°C), DEC: duración de la estación de crecimiento (meses), PEC: precipitación durante la estación de crecimiento (mm), PMMEC: precipitación media mensual durante la estación de crecimiento (mm), 3-HUM: precipitación durante los tres meses más húmedos, 3-SEC: precipitación durante los tres meses más secos.

## ANEXO V:

Gráficos de las regresiones obtenidas a partir del análisis fisionómico foliar para estimar temperatura media anual (TMA) y precipitación durante la estación de crecimiento (PEC).



A: Regresión usada para estimar temperatura media anual (TMA) en el transecto altitudinal estudiado en Río Caunahue; B: Regresión usada para estimar precipitación durante la estación de crecimiento (PEC) en el transecto altitudinal estudiado en Río Caunahue; C: Regresión usada para estimar TMA a partir de la muestra de hojarasca en el lecho del río; D: Regresión usada para estimar PEC a partir de la muestra de hojarasca en el lecho del río.