



UNIVERSIDAD DE CONCEPCIÓN
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y OCEANOGRÁFICAS

DIVERSIDAD FLORÍSTICA Y FUNCIONAL EN NEVADOS DE
CHILLÁN: IMPORTANCIA DEL MICROCLIMA EN EXPLICAR
CONTRASTES ENTRE LADERAS

Tesis para optar al título profesional de Biólogo

Por: Diego Alejandro González Concha

Profesora Guía: Dra. Angela Sierra Almeida

Concepción, Chile, 2023

Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas

Profesora guía

Dra. Angela Sierra Almeida

Universidad de Concepción

Concepción

Profesores evaluadores

Dr. Alfredo Oliver Saldaña

Universidad de Concepción

Concepción

Dr. Carlos Marcelo Baeza Perry

Universidad de Concepción

Concepción

Coordinador seminario de título

Dr. Víctor Hernández Santander

Universidad de Concepción

Concepción

Agradecimientos

*A todas y todos quienes estuvieron conmigo durante estos años de carrera,
para aquellos me quisieron y que hoy están lejos, infinitas gracias.*

Partir agradeciendo a mi profe, la Dra. Angela Sierra, sin duda un ejemplo de aguante y perseverancia. Una persona que desde muy temprano en la carrera me abrió las puertas de su laboratorio para que pudiera curiosear y explorar, por su paciencia con un ser a veces tan ido, por su infinito cariño y calidez. Gracias porque sin su apoyo quizás hubiese abandonado la carrera hace mucho, por encausar mis ideas y sueños eternamente agradecido.

Agradecer también a su proyecto VRID-UdeC 2021000184INV que nos permitió pasar tiempo en la montaña estudiando e investigando. Al proyecto UCO2195 Comunidades Sustentables, por su apoyo en la fase inicial de mi tesis y por la visión hacia la protección y conservación de los ecosistemas.

Al profe Alfredo por recibirme en su oficina, por enseñarme las maravillas de la ecología de poblaciones, por aceptarme como ayudante en ecología, por su disposición de bancarme y ayudarme todas las veces que se lo pedí, por sus cartas de recomendación y por sobre todo gracias por ese DCA y los análisis de diversidad...qué grande.

A la profe Alicia Marticorena por mostrarme el mundo del herbario, por recibirme en su oficina y ayudarme con la identificación de esos benditos *Haplopappus*. También agradecer al Paulo por la ayuda en la identificación de especies, por acompañarme a la montaña y poner su vida en riesgo, todo por las plantitas.

Al Gonzalo por ser otro sensei que tengo, porque, sin quererlo me llevó por el camino del naturalista, del biólogo de campo, porque no todas las prácticas terminan con la cumbre al Volcán Antuco gracias por el apañe y la confianza.

Quiero agradecer a mi queridísima familia, a mi mamá y a mi papá, por apoyarme en todos mis sueños y locuras, sé que no les gusta mucho la idea de un Diego montañista pero ahí están, deseándome lo mejor y tragándose las ganas de decirme que mejor no vaya, que hace frío, que me quede en casa. A mis hermanos el Pablo y el Vicho por

hacer más divertida mi vida, por sus bromas y risas, esas risas que alivianan la vida y que espero todo el día. A mi hermana mayor la Javi por jugársela, por cuidarme, por poner el estilo en mi outfit y presentaciones y porque como buena hermana mayor es mi ejemplo a seguir.

Agradecer a mi querido GET: Carla, Esteban, Loreto y Cata, por las risas y la compañía, la complicidad y el apañe... porque soñamos juntos con las plantas y la montaña, porque los admiro muchísimo y son por lejos las personas más inteligentes que conozco.

Un párrafo exclusivo a una personita muy especial, la Javi, que a pesar de ser un honguito del bosque subió conmigo a la montaña, aguantó y vivió durante 5 días la poca comida, falta de agua, cansancio y calor para que yo tuviera mis datos. Porque te quiero mucho. Aún no sé cuál es esa cosa que ves en mí, una grandeza que no estoy seguro de poseer. Gracias por quererme y confiar en mí siempre.

A mis amigos de montaña y escalada porque cada lunes y miércoles me recibían con un abrazo y unos mates para distraer la mente, para seguir adelante. Al Nacho, al Diego, a la Ara, al Ro como los quiero pibes. A mi querida amiga Bobi por su apañe y compañía. Al Jona y al Sobal que desde las cumbres siempre están atentos a lo que sucede aquí abajo. A la Frani por su increíble cariño y ternura en momentos difíciles.

Quiero agradecer también, a aquellos que no están, a esos que decidieron que estas cumbres no eran lo suficientemente altas. Quiero agradecer al Nacho Vásquez, al guatón, por sus abrazos, por llegar a mi vida de forma tan repentina y violenta, por revolverlo todo, dejar todo patas pa' arriba, "vo eri inquieto y a la gente inquieta hay que apoyarla" y así como llegaste te fuiste; seguir con la tesis mientras te despedíamos no fue lo mismo, muchas veces quise dejar todo tirado y desaparecer un rato. Gracias, amigo por encender una llama dentro mío, por invitarme a soñar junto a ti, por el cariño y las aventuras que no pudimos tener, te abrazo hermano mío. Por ser el maestro que siempre esperé, por tu cariño y humildad te agradezco y saludo donde quiera que estés. Al final del día estoy tranquilo, porque sé que un día nos volveremos a ver y entonces seré más grande, más fuerte y te cobraré todas las expediciones que no pudimos hacer.

A mi querida montaña y a mis plantas, a ellas siempre.

ÍNDICE DE FIGURAS	1
ÍNDICE DE TABLAS.....	3
RESUMEN.....	4
ABSTRACT	5
INTRODUCCIÓN.....	6
METODOLOGÍA.....	8
RESULTADOS	12
DISCUSIÓN.....	24
CONCLUSIÓN.....	27
REFERENCIAS	29

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Laderas de distinta exposición en el sector Las Fumarolas y el sendero hacia El Valle de Aguas Calientes: a) ladera norte, b) ladera oeste y c) ladera sur. / Slopes of different exposures in Las Fumarolas and the trail to the Aguas Calientes Valley: a) north slope, b) west slope, and c) south slope. 9

Figura 2. Cobertura (%) de las distintas familias encontradas en los Nevados de Chillán/ Coverage (%) of the different families found in Los Nevados de Chillán. 13

Figura 3. Diversidad florística en laderas con diferente exposición (N, S, O) en Nevados de Chillán. Se muestran los parámetros de a) riqueza de especies (S), b) equitatividad (E) y el c) índice de diversidad de Shannon (H). / Plant diversity on slopes with different exposures (N, S, O) in Los Nevados de Chillán. The parameters of a) species richness (S), b) evenness (E) and c) Shannon's diversity index (H) are shown. 16

Figura 4. Condiciones climáticas en el complejo volcánico Nevados de Chillán. a) Temperaturas máximas y mínimas del aire en laderas con distinta exposición. Los registros se realizaron a 15 cm sobre el suelo. La línea punteada marca los umbrales fisiológicos de daño por alta (30°C) y baja temperatura (0°C). b) Potencial hídrico del suelo (MPa) medido en tres laderas con distinta exposición. Los registros se realizaron a 15 cm de profundidad. Los valores corresponden a la media \pm EE (n = 3). Las flechas azules indican las nevadas. a) Climatic conditions at the Nevados de Chillán volcano complex. a) maximum and minimum air temperatures on three slopes with different exposures. Recording was conducted at 15 cm above soil ground. The dotted lines correspond to physiological thresholds for heat (30°C) and cold damage (0°C) in plants. b) Soil water potential measured on three slopes with different exposure. It was measured at 15 cm soil depth. Values correspond to the mean \pm SE (n = 3). Blue arrows indicate snowfall..... 18

Figura 5. Análisis de correspondencia sin tendencia (DCA) para las comunidades vegetales presentes en laderas con distinta orientación en Nevados de Chillán. La dirección de las flechas muestra la relación entre las variables latentes y variables ambientales. Las cuales fueron humedad relativa mínima (Hmin), Mpa (potencial hídrico del suelo), Tmin (temperatura mínima) y Hmax (humedad relativa máxima) con

respecto a las variables latentes. La longitud de las flechas muestra la fuerza explicativa de cada variable. / Detrended correspondence analysis (DCA) for plant communities between slopes with different exposures, Nevados de Chillán. The direction of the arrows shows the relationship between latent variables and environmental variables. These were minimum relative humidity (Hmin), Mpa (soil water potential), Tmin (minimum temperature), and Hmax (maximum relative humidity). The length of the arrows shows the explanatory power of each variable. 21

Figura 6. Análisis de correspondencia sin tendencia (DCA) comparación de la composición de las comunidades vegetales según PGF entre laderas con distinta exposición (DCA), Nevados de Chillán/ Detrended Correspondence Analysis (DCA) comparison of plant community composition according to plant growth form (PGF) between slopes with different exposures, Nevados de Chillán..... 22

Figura 7. Porcentaje de cobertura vegetal (%) de las distintas formas de crecimiento (PGFs) presentes en laderas de distinta exposición en la alta montaña de Nevados de Chillán. ARB: arbusto; GRAM: gramíneas; SUB: subarbusto; ROS: roseta; NROS: herbáceas no roseta. /Percentage of plant cover (%) of the different plant growth forms (PGFs) present on slopes with contrasting exposure in the high mountain of Nevados de Chillán. ARB: shrub; GRAM: grasses; SUB: dwarf shrub; ROS: plant rosette; NROS: non-rosette herbaceous. 23

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Listado de especies registradas en el piso de alta montaña de Los Nevados de Chillán (Ñuble, Chile). / List of species registered in the high elevation belt at Nevados de Chillán (Ñuble, Chile). 14

Tabla 2. Temperaturas medias, máximas y mínimas (oC) y humedad relativa del aire (%) máximas y mínimas en laderas de diferente exposición. Ambas variables fueron medidas a 15cm sobre el suelo. Las diferencias estadísticas entre laderas están representada con letras/ Mean maximum and minimum temperatures (oC) and maximum and minimum relative humidity (%) of the north, south and west slopes. Temperature and relative humidity were measured by HOBO laced on stakes 15 cm above the ground. Differences between temperatures were evaluated with Kruskal Wallis non-parametric analysis of variance ($p < 0.05$). 19

Tabla 3. Correlación entre las variables ambientales y ejes de ordenación o variables latentes DCA. /Correlation between environmental variables and ordination axes or DCA latent variables..... 20

Floristic and functional diversity in Nevados de Chillán: importance of microclimate in explaining contrasts between slopes

González-Concha Diego^{1,2}

¹Grupo de Ecofisiología Térmica (GET), Departamento de Botánica, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción.

² Centro Internacional Cabo de Hornos (CHIC), Puerto Williams, Chile.

González, D.:diegonzalez2016@udec.cl Disciplina: Botánica

RESUMEN

Los ecosistemas de alta montaña son ambientalmente rigurosos y espacialmente heterogéneos. Las laderas con distinta orientación son microhábitats que contrastan en microclima, e.g. temperaturas extremas y humedad, influyendo en la diversidad vegetal que en ellas habita. El Valle de Aguas Calientes está a 80 km al Este de Chillán (Chile) y alberga un cinturón de vegetación altoandina caracterizado por una alta diversidad florística, dada la superposición de floras de origen mediterráneo y templado. Por lo mismo, el clima se caracteriza por presentar veranos secos, días calurosos y heladas nocturnas. Nuestro objetivo fue estudiar la diversidad de especies y formas de crecimiento de plantas en la zona altoandina y cómo ésta es influenciada por factores microclimáticos que cambian con la exposición de ladera. Para ello, se establecieron 3 parcelas de 100 m² por ladera donde se midió la composición, riqueza de especies y sus abundancias relativas. También instalamos sensores de humedad y temperatura del aire y del suelo en 3 laderas con distinta exposición: Norte (N), Sur (S) y Oeste (W), caracterizando las temperaturas (T) y humedad relativa (HR) máximas y mínimas del aire, así como la temperatura y humedad del suelo (WP). Encontramos que la ladera Sur fue más diversa que la de exposición Norte, con la Oeste en una situación intermedia. Esta tendencia se sustentó en una mayor riqueza de especies, i.e. S: 46; O: 42; N: 29 y una mayor equitatividad. De acuerdo con la DCA según la composición de especies, las diferencias observadas entre laderas estarían parcialmente explicadas por HR mínima del aire en primer lugar y por su T mínima en segundo lugar. A pesar de esto, gran parte de la ordenación no está

explicada por los factores estudiados, por lo que es fundamental explorar la influencia de otros factores como la perturbación y la competencia.

Palabras clave: Alta montaña, diversidad, grupos funcionales, ladera, disponibilidad hídrica.

ABSTRACT

High mountain ecosystems are environmentally harsh and spatially heterogeneous. Differently oriented slopes are microhabitats that contrast in microclimate, e.g. temperature extremes and humidity, influencing plant diversity. El Valle de Aguas Calientes is located at 80 km east of Chillán (Chile) and harbors a high Andean vegetation belt characterized by a high floristic diversity, given the superposition of floras of Mediterranean and temperate origin. In addition, it is an area with dry summers, hot days and night frosts. Our goal was to study the diversity of species and plant growth forms in the high Andean zone and how plant diversity is influenced by microclimatic factors that change with slope exposure. For this, we established 3 plots of 100 m² per slope, where we measured the plant species composition, richness and their relative abundances. In addition, we installed air and soil sensors to measure moisture and temperature on 3 slopes with different exposures: North, South, and West, characterizing air maximum and minimum temperatures (T) and relative humidity (RH), as well as soil temperature and moisture (WP). We found that the southern slope was more diverse than the northern slope, with the western slope in an intermediate situation. This trend was supported by a higher plant species richness, i.e. S: 46; W: 42; N: 29 and a higher evenness. The DCA of the slopes based on plant species composition, was partially explained by minimum RH of the air primarily, and by minimum T secondly. However, most of the ordination was not explained by studied climatic factors. Therefore, it is essential to explore the influence of other factors such as disturbance and competition on plant diversity.

Keywords: Functional groups, high-mountain, moisture, plant diversity, slope aspect.

INTRODUCCIÓN

1. SISTEMAS DE ALTA MONTAÑA

Los ecosistemas de alta montaña alrededor del mundo se caracterizan por su severidad climática, lo que se traduce en bajas temperaturas del aire y suelo, fuertes vientos, alta radiación solar e inestabilidad del sustrato (Körner 2012). Dicha severidad climática puede aumentar o disminuir con la altitud (Körner 2004), generando que la vegetación se organice en franjas altitudinales. El cinturón de alta montaña tiene como límite inferior el 'límite arbóreo' que corresponde al punto de término del crecimiento natural de los árboles, mientras que su límite superior es la zona de las nieves eternas (Körner 2004). En la franja de alta montaña, la fisionomía de la vegetación cambia, caracterizándose por plantas de menor estatura y achaparradas. Las formas de crecimiento (PGF, por su sigla en inglés de Plant Growth Form) que se encuentran en estos sistemas son: plantas en cojines, en rosetas, gramínoideas o champas, arbustos achaparrados y herbáceas no arrosetadas como las geófitas. Estas plantas al carecer de la protección contra la radiación solar excesiva y el fuerte viento que otorgan los árboles experimentan variaciones en la severidad climática que son observables a escala de micrositio (Körner, 2004; Arroyo & Cavieres 2013; Winkler et al. 2016). Dichas diferencias microclimáticas se traducen en diferencias de distribución y composición de las comunidades vegetales en espacios acotados, e.g. laderas de exposición contrastante, zonas expuestas vs. protegidas, etc. En particular, las diferencias en patrones de diversidad en relación con la orientación de las laderas han sido descritos en detalle en varios estudios (e.g., Grabherr, 1997; Theurillat et al. 1998), mostrando un gran mosaico de rasgos taxonómicos y ecológico-funcionales (Körner, 2004; Scherrer and Körner, 2011; Graham et al. 2012; Sklenář et al. 2016). En términos taxonómicos la riqueza de especies disminuye con el aumento de la severidad ambiental (Rahbek 1995, Grytnes 2003), comúnmente evaluada en gradientes de altitud. Sin embargo, a una misma elevación, las laderas más cálidas suelen ser más diversas, tanto para ecosistemas de alta montaña templados, como para ecosistemas boreales (Winkler et al. 2016). Este efecto de la temperatura puede enmascarse en ambientes mediterráneos por la acción combinada de la sequía, que es considerada un factor altamente limitante en la conformación de las comunidades vegetales en este tipo de ambientes (Sternberg and Shoshany 2001; Badano et al. 2005). Un estudio reciente evidencia

que las bajas temperaturas o temperaturas congelantes interactúan con la escasez hídrica de manera sinérgica a distintas escalas, cuya sumatoria de presiones determinan la composición y ensamblaje propio de las comunidades altoandinas de Chile central (López-Angulo et al. 2018).

Los aspectos funcionales son adaptaciones fisiológicas y morfológicas, las cuales, podemos encontrar integradas en las distintas formas de crecimiento que exhiben las plantas. Éstas, pueden favorecer el desacople térmico y la habilidad de las plantas de tolerar estrés ambiental (Squeo et al. 1991; Ramsay, 2001; Körner, 2004). Sin embargo, la efectividad de las PGFs para influenciar la temperatura de la planta está directamente relacionada con el microclima, siendo algunas PGFs más eficientes en condiciones soleadas y expuestas versus condiciones más frías y/o protegidas (Graham et al. 2012; Skelnař et al. 2016). La temperatura no es el único factor que influencia la diversidad de aspectos funcionales (e.g. SLA, estatura de la planta, PGF) que podemos encontrar en las plantas de alta montaña. Por ejemplo, estudios realizados en la meseta tibetana de Qing-Hai, China los rasgos funcionales anteriormente mencionados tendrían una relación positiva con el contenido de agua del suelo (Li et al, 2011). Es por esto, que, si bien es probable encontrar diversidad de formas de crecimiento en distintas condiciones climáticas, es probable que las proporciones en que lo hacen se diferencien producto de su efectividad bajo distintas condiciones microclimáticas (Sklenář et al. 2016).

PROPUESTA DE INVESTIGACIÓN

El complejo volcánico Nevados de Chillán se encuentra en una zona de transición climática entre los climas mediterráneos y templados, lo que se traduce en una gran diversidad florística, a pesar de las presiones climáticas características de la alta montaña (e.g. escasez hídrica, temperaturas extremas). Además, presenta una topografía compleja e irregular (González-Ferrán, 1995; Dixon et al., 1999), que aumenta la heterogeneidad climática entre y dentro de las laderas (Aguilera et al. 2022), propiciando altos niveles de diversidad florística y endemismos (Rodríguez et al. 2008; Pfanzelt et al. 2008). Todas estas características, hacen de la zona de alta montaña de Nevados de Chillán un sitio sumamente llamativo para la investigación botánica. Si bien, en el pasado se han hecho múltiples estudios florísticos en la zona, la última actualización sobre la diversidad florística de Los Nevados de Chillán se

realizó hace más de 10 años, la cual abarcó una mirada general de la zona, sin un foco particular en la franja de vegetación de alta montaña. Los cambios evidentes en el clima producto del calentamiento global, sumado a la intensa actividad antrópica en la zona pueden haber afectado negativamente su diversidad vegetal. Por ello, este sistema de alta montaña es un área apropiada para estudiar la composición taxonómica y funcional de sus plantas y su relación con el microclima que experimentan en laderas de exposición contrastante. Por ello, nos propusimos I) estudiar la diversidad de especies y formas de crecimiento de plantas en laderas de exposición contrastante, II) evaluar cómo ésta es influenciada por factores microclimáticos particulares que cambian con la exposición de la ladera. En principio, esperamos encontrar que la riqueza y abundancia relativa de especies y de formas de crecimiento sean mayores en las laderas más templadas y menos secas. Además, esperamos que las temperaturas extremas (máximas y mínimas) y la humedad del suelo sean los factores microclimáticos que expliquen las diferencias en cuanto a la composición de las comunidades vegetales en términos de identidad y abundancia de especies.

METODOLOGÍA

El estudio se realizó en los alrededores del complejo volcánico Nevados de Chillán (36°51' S 71°34' O), ubicado a 80 km de Chillán, Región de Ñuble, Chile. Esta zona se caracteriza por estar ubicada en la zona de transición climática entre el clima mediterráneo y templado lluvioso del sur de Chile (Grau 1995; Arroyo *et al.* 2004; Pfanzelt *et al.* 2008). El límite inferior de la franja de alta montaña está marcado por el límite arbóreo, que en esta zona se ubica alrededor de los 2100 metros de altitud y está constituido principalmente por *Nothofagus pumilio* y *N. antarctica* (Fajardo *et al.* 2011; Piper *et al.* 2016). Esta franja se extiende hasta los 2.700 m, con la vegetación organizada en asociaciones de plantas que van desde formas arbustivas en la parte inferior, a dominada por herbáceas y graminoides en la parte superior (Pfanzelt *et al.* 2008). Las precipitaciones anuales sobrepasan los 2000 mm, con veranos particularmente secos donde las precipitaciones no superan los 25 mm entre los meses de diciembre y febrero. La temperatura durante la temporada de crecimiento puede fluctuar entre 0°C y 23°C (DGA, 2022).

El Valle de Aguas Calientes se puede dividir en pisos altitudinales dominados por asociaciones de especies claramente distinguibles. Por ejemplo, el piso inferior de este sistema está dominado por asociaciones de *Discaria chacaye* (G. Don) Tortosa, *Azorella prolifera* (Cav.) G.M. Plunkett & A.N. Nicolas y *Berberis empetrifolia* Lam (Moreira & Cereceda 2013) y hacia los pisos más altos encontramos un cambio en la composición y dominancia de especies en las comunidades, donde son distinguibles las asociaciones de *Adesmia emarginata-Loasa lateritia* y de *Nassauvia revoluta-Poa obvallata* en los pisos superiores, las cuales van formando una matriz con menor cobertura entre rocas y coladas de lava (Pfanzelt *et al.* 2008).

El área se caracteriza por una accidentada topografía y gran heterogeneidad espacial. Estudios preliminares indican diferencias climáticas significativas en cuanto a fluctuaciones térmicas y extremos de temperatura y humedad entre laderas con orientación norte y Sur (Aguilera *et al.* 2022). Por ello, seleccionamos tres laderas con orientaciones contrastantes: una ladera de exposición norte ($36^{\circ}54'20.74''S$ $71^{\circ}24'3.05''O$) en sector Las Fumarolas, a una altitud de 1,979 msnm; una ladera de exposición sur ($36^{\circ}54'16.60''S$ $71^{\circ}23'58.32''O$), a una altitud de 2.094 msnm y una ladera de exposición oeste ($36^{\circ}54'13.83''S$ $71^{\circ}23'24.73''O$), a una altitud de 2.254 msnm, éstas dos últimas camino a el Valle de Aguas Calientes (Fig. 1).



Figura 1. Laderas de distinta exposición en el sector Las Fumarolas y el sendero hacia El Valle de Aguas Calientes: a) ladera norte, b) ladera oeste y c) ladera sur. / Slopes of different exposures in Las Fumarolas and the trail to the Aguas Calientes Valley: a) north slope, b) west slope, and c) south slope.

ESTIMACIÓN DE LA DIVERSIDAD

Para estimar la diversidad florística y funcional se instalaron un total de 3 parcelas de 10x10m en cada una de las laderas (total = 9 parcelas). En las esquinas de cada una de las parcelas se instalaron cuadrantes de 2x2m donde se estimó la riqueza taxonómica, funcional y la abundancia relativa de cada una de las especies. Un único especialista estimó la cobertura en términos porcentuales, los cuales fueron posteriormente transformados con una escala Braun-Blanquet modificada para su posterior análisis (Matteucci & Colma 2002).

Se colectaron individuos de todas las especies registradas en los cuadrantes, los cuales fueron prensados y transportados a la Universidad de Concepción. Estas plantas fueron secadas en estufa a 60°C por 48 h para su posterior identificación taxonómica e ingreso al Herbario de la Universidad (CONC). La nomenclatura de las especies siguió a Rodríguez *et al.* (2018). Con esta información se confirmó la identidad de las especies y se corrigieron los datos de abundancia y cobertura para cada una de ellas.

La diversidad alfa de cada ladera fue estimada, calculando la **riqueza** de especies (**S**), que corresponde al número de especies de plantas registrado en cada una de los cuadrantes; la equitatividad, utilizando el **índice de equitatividad** de Pielou (**E**), que considera la representatividad de las especies en términos de abundancia en cada una de los cuadrantes. De esta forma, una comunidad presenta valores más altos cuando sus grupos o especies están más equitativamente representados (Pielou 1966). Por último, el índice de **diversidad de Shannon** (**H**) es un índice que refleja la diversidad de una comunidad, sobre dos factores principales: el número de especies (**S**) y la equitatividad (**E**) (Whittaker 1972).

Para estimar la diversidad funcional, las especies identificadas en los cuadrantes se clasificaron de acuerdo con su forma de crecimiento, siguiendo la categorización de PGFs de especies de alta montaña (Körner, 2004). Las PGFs identificadas fueron: **arbustos** (ARBS), plantas lanosas densamente ramificadas, pueden ser perennes o caducifolias, de hasta 1 metro de estatura. Es posible encontrar formas más bajas creciendo apegadas al piso en pisos alpinos más elevados (Körner, 2021). **Subarbustos** (SUB) variante de los arbustos perennes, generalmente plantas pequeñas que se ramifican libremente, las ramas principales basales lignificadas y las ramillas secundarias de consistencia herbácea. **Graminoides** (GRAM) la mayor

parte de las gran alpinas (Juncaceae, Cyperaceae, Poaceae) forman “champas” o “tussocks”. Estas plantas poseen una arquitectura compacta que acumulan mucho material muerto en pie. En términos de biomasa y productividad anual las gramíneas representan la forma de crecimiento alpino más importante a nivel mundial. **Rosetas (ROS)** su característica más distintiva es la formación de una roseta basal, comúnmente de pequeño tamaño (a veces altas) y bastante apegadas al piso. Su arquitectura se basa en la reducción de órganos aéreos en beneficio del crecimiento de estructuras subterráneas. **Herbáceas no arrosietadas (NROS)** Estas hierbas se encuentran a menudo en parches ricos en nutrientes, pero suelen estar confinadas a microhábitats protegidos. Las inflorescencias, normalmente compactas, crean su propio microclima (más cálido) (i.e. *Lupinus* sp, *Rumex*).

CARACTERIZACIÓN MICROCLIMÁTICA DE LAS LADERAS

Se caracterizó el microclima de las tres laderas en base a las condiciones hídricas y térmicas que imperan durante la temporada de crecimiento (octubre-marzo). En cada una de las laderas se instalaron tres sensores de temperatura de aire (°C) y humedad relativa (%) (U23 Hobo Pro v2 6', Onset Comp, EE.UU). Los sensores fueron instalados en estacas a 15 cm sobre el suelo y se programaron para registrar cada 30 minutos a lo largo de la temporada. Para la ladera norte y oeste los sensores fueron instalados el 28 de octubre de 2021, mientras que para la ladera sur se instalaron el 2 de diciembre de 2021, momento en el que se derritió la nieve en esta ladera.

El potencial hídrico del suelo (MPa) fue monitoreado mediante el uso de psicrómetros (PST-55, C52 Wescor Inc., Utah, EE. UU). Para ello se instalaron tres sensores por ladera a 15 cm de profundidad. Estos fueron enterrados en la misma fecha que los sensores de aire. El potencial hídrico fue registrado manualmente una vez al mes con un microvoltímetro (HR 33T; Wescor Inc., Utah, EE. UU.). Durante el mes de abril no se pudieron obtener lecturas de potencial hídrico del suelo, ya que el área se cubrió de nieve el día del monitoreo. Todos los sensores fueron retirados el 19 de abril de 2022.

ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

Para evaluar diferencias microclimáticas (i.e. T_{min}, T_{max}, HR_{min}, HR_{max}, WP) entre laderas se utilizó análisis de varianza no-paramétrico Kruskal-Wallis y la prueba a posteriori Pairwise Wilcoxon test, dado que los datos no cumplieron con los supuestos requeridos aún luego de transformarlos.

Para evaluar las diferencias de los patrones de diversidad taxonómica entre laderas se utilizó un ANOVA de una vía, donde la variable predictora fue la orientación de la ladera. Posteriormente se aplicó una prueba post hoc Tukey HSD. Las diferencias en la diversidad funcional se evaluaron comparando la proporción de cobertura de las PGFs entre laderas mediante análisis de varianza no paramétrico Kruskal Wallis.

Para evaluar las diferencias entre las comunidades vegetales entre laderas se utilizó un análisis de correspondencia sin tendencia (DCA), que ubicó cada cuadrante en un espacio de menor dimensionalidad, definido por atributos ambientales y comunitarios. De esta forma aquellos cuadrantes con más semejanzas aparecen más cerca y los que son distintos más lejos (Farrel et al. 1995; Saldaña & Lusk 2003). Los ejes de ordenación, también conocidos como variables latentes, son la combinación de varias variables ambientales que podrían estar explicando la ordenación. Una vez obtenida la ordenación, se hizo un análisis de correlación entre las variables latentes y las variables ambientales.

RESULTADOS

IDENTIDAD Y COBERTURA DE LAS ESPECIES

Se registraron un total de 54 especies pertenecientes a 27 familias (Tabla 1) dentro de todos los cuadrantes. De éstas, el 92,6% fueron especies nativas. Las familias con más representantes fueron Asteraceae (19), Poaceae (12) y Rosaceae (4). Las familias con mayor porcentaje de cobertura fueron Asteraceae (18%), Fabaceae (13%) y Poaceae (10%) (Figura 2). No obstante, el porcentaje de cobertura de cada una de las familias varió dependiendo de la ladera. Por ejemplo, en la ladera norte las familias más abundantes fueron Calyceraceae (18%), Poaceae (14%) y Fabaceae (13%); en la ladera sur fueron Asteraceae (19%), Fabaceae (16%) y Rosaceae (10%),

mientras que en la ladera oeste la cobertura fue dominada por Asteraceae (23%), Fabaceae (10%) y Poaceae (14%) (Figura 2). A nivel de especies, en la ladera norte dominaron *Gamocarpha alpina* (18%), *Adesmia emarginata* (12%) y *Ephedra chilensis* (11%). En la ladera sur fueron más abundantes *Anemone multifida* (15%), *Draba gilliesii* (10%) y *Berberis empetrifolia* (8%), mientras que en la ladera oeste *Poa denudata* (12%), *Anemone multifida* (9%) y *Adesmia emarginata* (8%) fueron las especies más abundantes.

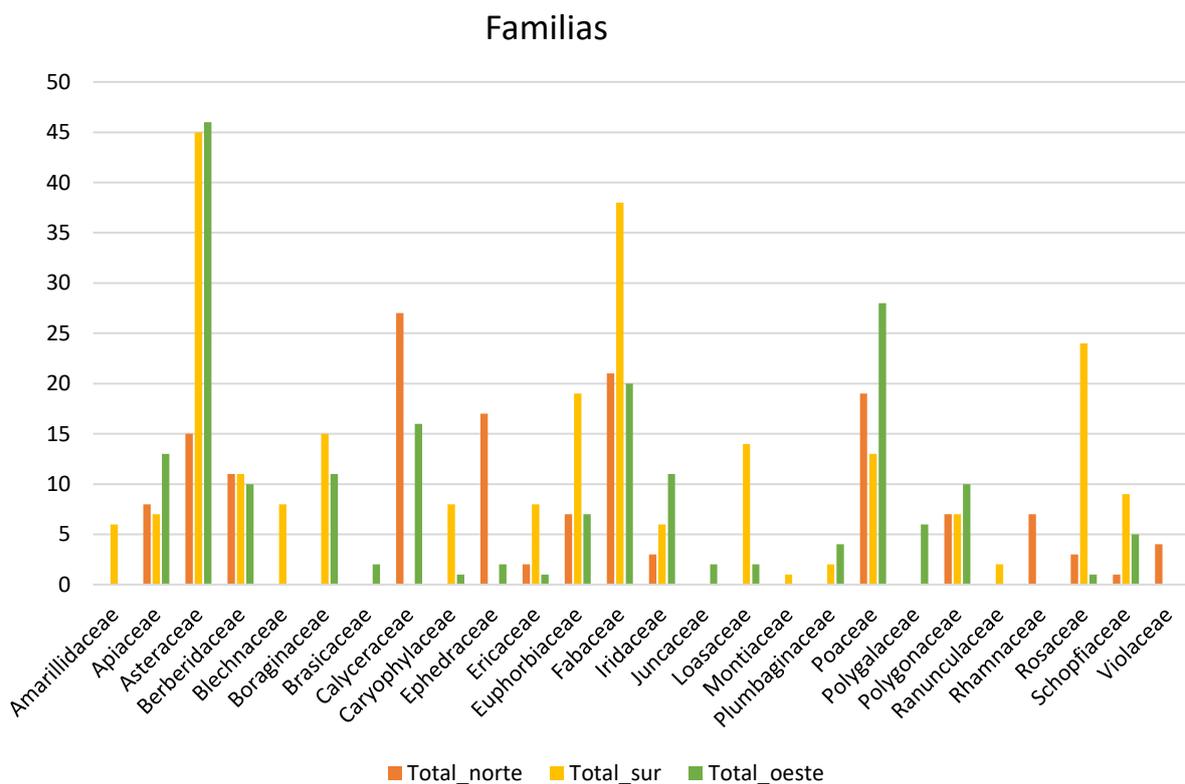


Figura 2. Cobertura (%) de las distintas familias encontradas en los Nevados de Chillán/ Coverage (%) of the different families found in Los Nevados de Chillán.

Los índices de diversidad alfa variaron según la ladera (Figura 3). La riqueza de especies (S) varió entre laderas ($F = 5,46$, $gl = 2$, $p = 0,008$). S fue un 36% mayor en la ladera sur en comparación a la ladera norte ($p = 0,006$, Figura 3a), mientras que, no se observaron diferencias en S entre las laderas norte y oeste ($p = 0,312$). Tampoco, entre las laderas sur y oeste ($p = 0,179$). (SS: 46; SO: 42; SN: 29). La equitatividad (E) varió entre laderas (Fig. 3b; $F = 5,46$; $p = 0,009$), siendo la E de la ladera sur 4,1 veces mayor que en la ladera norte ($p = 0,006$), mientras que, no se

encontraron diferencias entre las laderas norte y oeste ($p = 0,312$), ni entre las laderas sur y oeste ($p = 0,179$). De acuerdo con el índice de Diversidad Shannon (H'), las laderas presentaron distintos valores de diversidad ($F = 6,3$, $gl = 2$; $p = 0,004$), encontrándose los valores más altos H' en la ladera sur en comparación a la ladera norte ($p = 0.003$), mientras que no se observaron diferencias para H' entre las laderas norte y oeste ($p = 0,266$), ni entre las laderas sur y oeste ($p = 0,138$).

Tabla 1. Listado de especies registradas en el piso de alta montaña de Los Nevados de Chillán (Ñuble, Chile). / List of species registered in the high elevation belt at Nevados de Chillán (Ñuble, Chile).

ID	Familia	Origen	Forma de crecimiento
<i>Tristagma nivale</i> Poepp. fma. Nivale	Amarillidaceae	Nativa	NROS
<i>Osmorhiza glabrata</i> Phil.	Apiaceae	Nativa	NROS
<i>Azorella prolifera</i> (Cav.) G.M. Plunkett & A.N. Nicolas	Apiaceae	Nativa	SUB
<i>Baccharis magellanica</i> (Lam.) Pers.	Asteraceae	Nativa	ARBS
<i>Chilotrichum diffusum</i> (G. Forst.) Kuntze	Asteraceae	Nativa	ARBS
<i>Erigeron andicola</i> DC	Asteraceae	Nativa	ROS
<i>Haplopappus grindelioides</i> (Less.) DC.	Asteraceae	Nativa	SUB
<i>Hypochaeris radicata</i> L	Asteraceae	Introducida	NROS
<i>Hypochaeris tenuifolia</i> (Hook. & Arn.) Griseb.	Asteraceae	Nativa	NROS
<i>Leucheria papilosa</i> Cabrera	Asteraceae	Nativa	SUB
<i>Nassauvia aculeata</i> (Less.) Poepp. & Endl	Asteraceae	Nativa	SUB
<i>Nassauvia lagascae</i> (D. Don) F. Meigen var. <i>lanata</i> (Phil.) Skottsbo.	Asteraceae	Nativa	SUB
<i>Nassauvia pygmaea</i> (Cass.) Hook.f. var. <i>intermedia</i> (Phil.) Cabrera	Asteraceae	Nativa	SUB
<i>Perezia pilifera</i> (D. Don) Hook. & Arn.	Asteraceae	Nativa	ROS
<i>Senecio polyphyllus</i> Kunze ex DC.	Asteraceae	Nativa	SUB
<i>Senecio subumbellatus</i> Phil. var. <i>subumbellatus</i>	Asteraceae	Nativa	SUB
<i>Senecio subumbellatus</i> Phil. var. <i>subumbellatus</i>	Asteraceae	Nativa	SUB
<i>Berberis empetrifolia</i> Lam.	Berberidaceae	Nativa	ARBS
<i>Berberis microphylla</i> G. Forst.	Berberidaceae	Nativa	ARBS
<i>Blechnum microphyllum</i> (Goldm.) C.V. Morton	Blechnaceae	Nativa	NROS
<i>Phacelia secunda</i> J.F. Gmel.	Boraginaceae	Nativa	ROS
<i>Draba gilliesii</i> Hook. & Arn.	Brassicaceae	Nativa	NROS
<i>Gamocarpha alpina</i> (Poepp. ex Less.) H.V. Hansen subsp. <i>alpina</i>	Calyceraceae	Nativa	SUB
<i>Cerastium arvense</i> L.	Caryophyllaceae	Introducida	NROS
<i>Ephedra chilensis</i> C. Presl	Ephedraceae	Nativa	ARBS

<i>Gaultheria poeppigii</i> DC.	Ericaceae	Nativa	ARBS
<i>Euphorbia collina</i> Phil. var. <i>collina</i>	Euphorbiaceae	Nativa	SUB
<i>Adesmia emarginata</i> Clos	Fabaceae	Nativa	ARBS
<i>Lathyrus multiceps</i> Clos	Fabaceae	Nativa	ARBS
<i>Olsynium junceum</i> (E. Mey. ex C. Presl) Goldblatt	Iridaceae	Nativa	NROS
<i>Sisyrinchium arenarium</i> Poepp.	Iridaceae	Nativa	NROS
<i>Luzula racemosa</i> Desv.	Juncaceae	Nativa	GRAM
<i>Pinnasa pinnatifida</i> (Gillies ex Arn.) Weigend & R.H. Acuña	Loasaceae	Nativa	NROS
<i>Montiopsis gayana</i> (Barnéoud) D.I. Ford	Montiaceae	Nativa	NROS
<i>Armeria maritima</i> (Mill.) Willd.	Plumbaginaceae	Nativa	ROS
<i>Bromus tunicatus</i> Phil.	Poaceae	Nativa	GRAM
<i>Chusquea quila</i> Kunth	Poaceae	Nativa	ARBS
<i>Festuca acanthophylla</i> var. <i>acanthophylla</i>	Poaceae	Nativa	GRAM
<i>Festuca magellanica</i> Lam.	Poaceae	Nativa	GRAM
<i>Hordeum jubatum</i> L	Poaceae	Introducida	GRAM
<i>Koeleria barbinodis</i> (Trin.) Barberá, Quintanar, Soreng & P.M. Peterson var. <i>Barbinodis</i>	Poaceae	Nativa	GRAM
<i>Koeleria barbinodis</i> (Trin.) Barberá, Quintanar, Soreng & P.M. Peterson var. <i>Barbinodis</i>	Poaceae	Nativa	GRAM
<i>Poa denudata</i> Steud.	Poaceae	Nativa	GRAM
<i>Poa denudata</i> Steud.	Poaceae	Nativa	GRAM
<i>Rytidosperma virescens</i> (E. Desv.) Nicora var. <i>Virescens</i>	Poaceae	Nativa	GRAM
<i>Polygala salasiana</i> Gay	Polygalaceae	Nativa	ARBS
<i>Rumex acetosella</i> L	Polygonaceae	Introducida	NROS
<i>Anemone multifida</i> Poir.	Ranunculaceae	Nativa	ROS
<i>Discaria chacaye</i> (G. Don) Tortosa	Rhamnaceae	Nativa	ARBS
<i>Acaena pinnatifida</i> Ruiz & Pav.	Rosaceae	Nativa	ROS
<i>Quinchamalium chilense</i> Molina	Schopfiaceae	Nativa	NROS
<i>Viola cotyledon</i> Ging.	Violaceae	Nativa	ROS

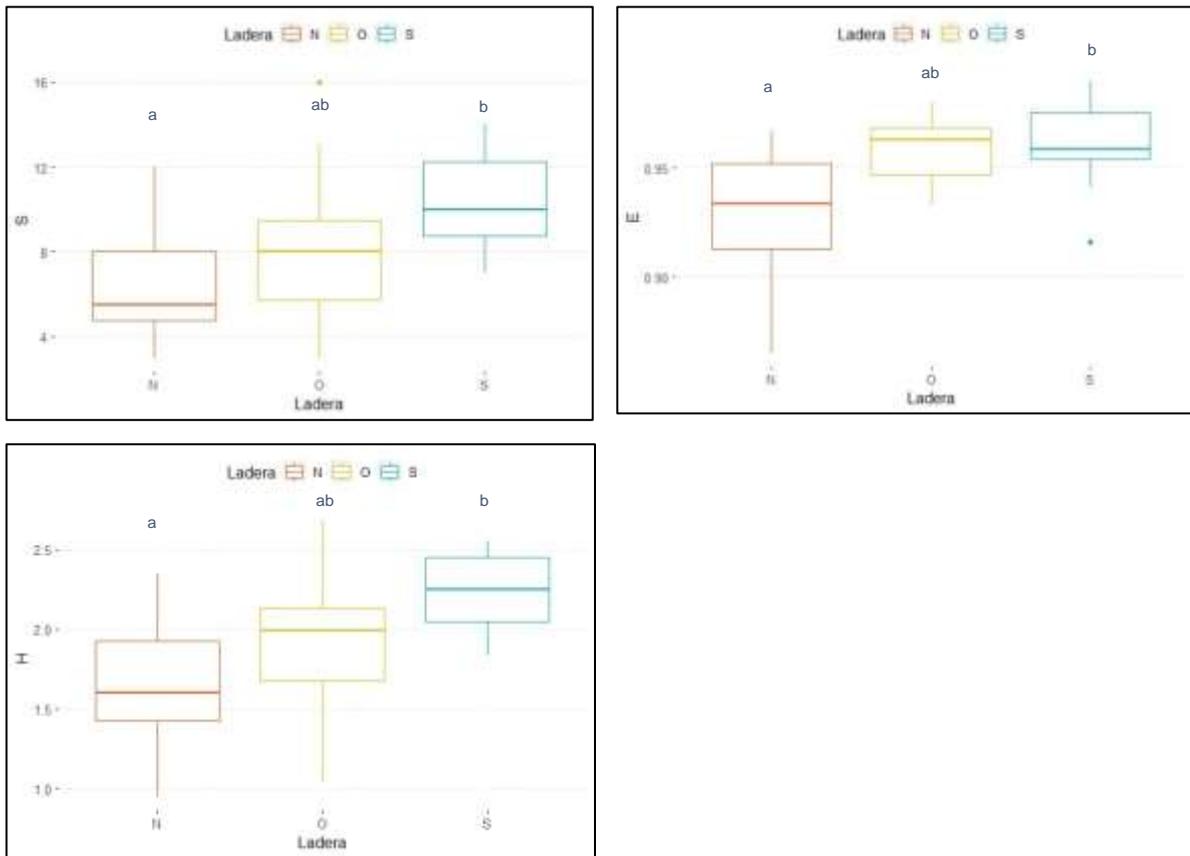


Figura 3. Diversidad florística en laderas con diferente exposición (N, S, O) en Nevados de Chillán. Se muestran los parámetros de a) riqueza de especies (S), b) equitatividad (E) y el c) índice de diversidad de Shannon (H). / Plant diversity on slopes with different exposures (N, S, O) in Los Nevados de Chillán. The parameters of a) species richness (S), b) evenness (E) and c) Shannon's diversity index (H) are shown.

CARACTERIZACIÓN CLIMÁTICA DE LAS LADERAS

La ladera norte fue potencialmente más extrema que la ladera sur y oeste, según los datos microclimáticos obtenidos durante el periodo completo sin nieve (Figura 4a). En este período se registraron 73 días con temperaturas por sobre los 30°C y 93 días con temperaturas inferiores a 0°C (Tabla 2). Por ejemplo, se registraron diferencias en la media de **temperaturas mínimas (Tmin) del aire** registradas entre laderas

($H=20,8$; $df:2$; $p<0,0001$). Las T_{min} más bajas fueron registradas en la ladera norte ($2,4 \pm 0,30C$; Tabla 2) siendo en promedio $1,50C$ más fría que la T_{min} de la ladera sur ($p=0,0001$; Tabla 2) y $1,40C$ más fría que la registrada en la ladera oeste ($p = 0,0003$; Tabla 2). Las temperaturas mínimas del aire entre la ladera sur y la oeste fueron similares en este período ($p = 0,902$, Tabla 2). Por otro lado, las **medias de temperaturas máximas del aire (T_{max})** fueron mayores en la ladera norte en comparación con las otras dos laderas ($H=31,8$; $df=2$; $p<0,0001$, Tabla 2). En esta ladera la T_{max} fue en promedio $2,10C$ más cálida que en la ladera sur ($24,6 \pm 0,4$ frente a $22,4 \pm 0,30C$; $p=0,003$) y $3,6$ °C más cálida que en la ladera oeste ($p < 0,0001$, Tabla 2).

La **humedad relativa mínima del aire (H_{min})** fluctuó entre los $20,3 \pm 0,9\%$ y $84,8 \pm 0,9\%$ entre las laderas ($H= 28,4$; $df:2$; $p=0,001$). En promedio, la ladera sur registró una media de $26,3 \pm 1.1\%$, esto es $6,01\%$ más que la ladera norte ($29,3 \pm 0,9$; $p < 0,0001$), y un $4,3\%$ más que la ladera oeste ($26,3 \pm 1,1$ frente a $22,0 \pm 1$, $p < 0,0001$, Tabla 2). Los valores de **humedad relativa máxima del aire (H_{max})** fluctuaron entre los $84,8 \pm 0,9\%$, y los $76,6 \pm 1,4\%$ registrándose los valores máximos en la ladera norte y los mínimos en la ladera oeste ($H=12,2$; $df=2$; $p=0,002$), mientras que la ladera sur presentó valores medios de $80,9 \pm 15,1\%$ (Tabla 2). La H_{max} fue similar entre la ladera norte y sur ($p = 0,18$) y fue un 8% superior en la ladera norte comparada con la y oeste ($p < 0,05$). Por otro lado, **el potencial hídrico del suelo (WP)** difirió entre laderas, pero solo al final de la temporada (Figura 4b). En esta fecha se observó una clara disminución de WP en la ladera norte desde $-0,68$ MPa en diciembre del 2021 a $-1,96$ MPa en marzo del 2022 (Fig. 2b). Durante este periodo, el WP fue $2,4$ veces menor en la ladera norte en comparación a la ladera sur ($p < 0,001$) y $1,6$ veces menor que en la ladera oeste ($p = 0,002$). No se observaron diferencias de WP entre las laderas oeste y sur ($p = 0,017$; Tabla 2). Durante el mes de abril no se alcanzaron a realizar registros porque la nieve cubrió los sensores el día del monitoreo (Figura 4b).

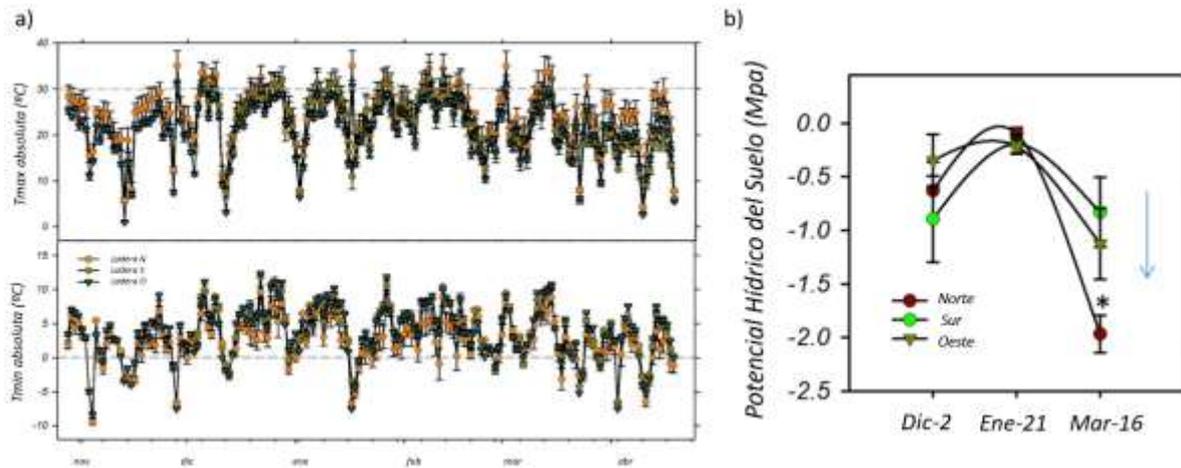


Figura 4. Condiciones climáticas en el complejo volcánico Nevados de Chillán. a) Temperaturas máximas y mínimas del aire en laderas con distinta exposición. Los registros se realizaron a 15 cm sobre el suelo. La línea punteada marca los umbrales fisiológicos de daño por alta (30°C) y baja temperatura (0°C). b) Potencial hídrico del suelo (MPa) medido en tres laderas con distinta exposición. Los registros se realizaron a 15 cm de profundidad. Los valores corresponden a la media \pm EE (n = 3). Las flechas azules indican las nevadas. a) Climatic conditions at the Nevados de Chillán volcano complex. a) maximum and minimum air temperatures on three slopes with different exposures. Recording was conducted at 15 cm above soil ground. The dotted lines correspond to physiological thresholds for heat (30oC) and cold damage (0oC) in plants. b) Soil water potential measured on three slopes with different exposure. It was measured at 15 cm soil depth. Values correspond to the mean \pm SE (n = 3). Blue arrows indicate snowfall.

Tabla 2. Temperaturas medias, máximas y mínimas (oC) y humedad relativa del aire (%) máximas y mínimas en laderas de diferente exposición. Ambas variables fueron medidas a 15cm sobre el suelo. Las diferencias estadísticas entre laderas están representada con letras/ Mean maximum and minimum temperatures (oC) and maximum and minimum relative humidity (%) of the north, south and west slopes. Temperature and relative humidity were measured by HOBO laced on stakes 15 cm above the ground. Differences between temperatures were evaluated with Kruskal Wallis non-parametric analysis of variance ($p < 0.05$).

Variable	Norte	Oeste	Sur
Días con temperaturas +30°C	73	4	1
Días con temperaturas -0°C	93	63	115
Temperatura mínima (°C)	2,4 ± 0,3(a)	3,8 ± 0,3(b)	3,9 ± 0,2(b)
Temperatura máxima (°C)	24,6 ± 0,4(a)	21,0 ± 0,3(b)	22,4 ± 0,5(c)
Humedad relativa mínima (%)	20,3 ± 0,9(a)	22,0 ± 1,0(a)	26,3 ± 1,1(b)
Humedad relativa máxima (%)	84,8 ± 0,9(a)	76,6 ± 1,4(b)	80,9 ± 1,1(a b)
Potencial hídrico del suelo (MPa)	-1,8 ± 0,1 (a)	-1,1 ± 0,5 (b)	-0,8 ± 0,4 (b)

El DCA nos muestra una diferencia en la identidad y abundancia de las especies en las comunidades vegetales entre las laderas (Figura 5). La diferenciación entre las comunidades estaría mayormente soportada por el eje 1 (eigen-value = 0.66, tabla 3). La correlación entre las variables latentes y las variables climáticas (Tabla 3) mostró una mayor correlación entre el eje 1 y la variable ambiental Hmin ($r = -0,547$; $p < 0,05$).

En segundo lugar, la variable ambiental que se correlacionó con el eje 1 fue el WP ($r = -0,03$; $p < 0,05$). Por otro lado, las correlaciones más altas entre las variables ambientales y el Eje 2 (eigen-value = 0,46; Tabla 3) fueron la Hmax ($r = -0,67$; $p < 0,05$) y la Tmin ($r = 0.466$; $p < 0,05$) (Tabla 3).

Tabla 3. Correlación entre las variables ambientales y ejes de ordenación o variables latentes DCA. /Correlation between environmental variables and ordination axes or DCA latent variables.

		Eje 1		Eje 2	
Porcentaje		11.775		8.247	
Eigen value		0.657		0.46	
	R	P	R	P	
Pendiente	-0,04	0,707	0,371	0,0257*	
Temperatura mínima	-0,206	0,227	0,466	0,00411*	
Temperatura máxima	0,07	0,684	-0,338	0,0431*	
Humedad relativa mínima	-0,547	0,0000554***	0,270	0,11	
Humedad relativa máxima	-0,172	1,32e-05 ***	-0,672	1,32e-05 ***	
Potencial hídrico del suelo	-0,335	0,334*	0,387	0,0195*	

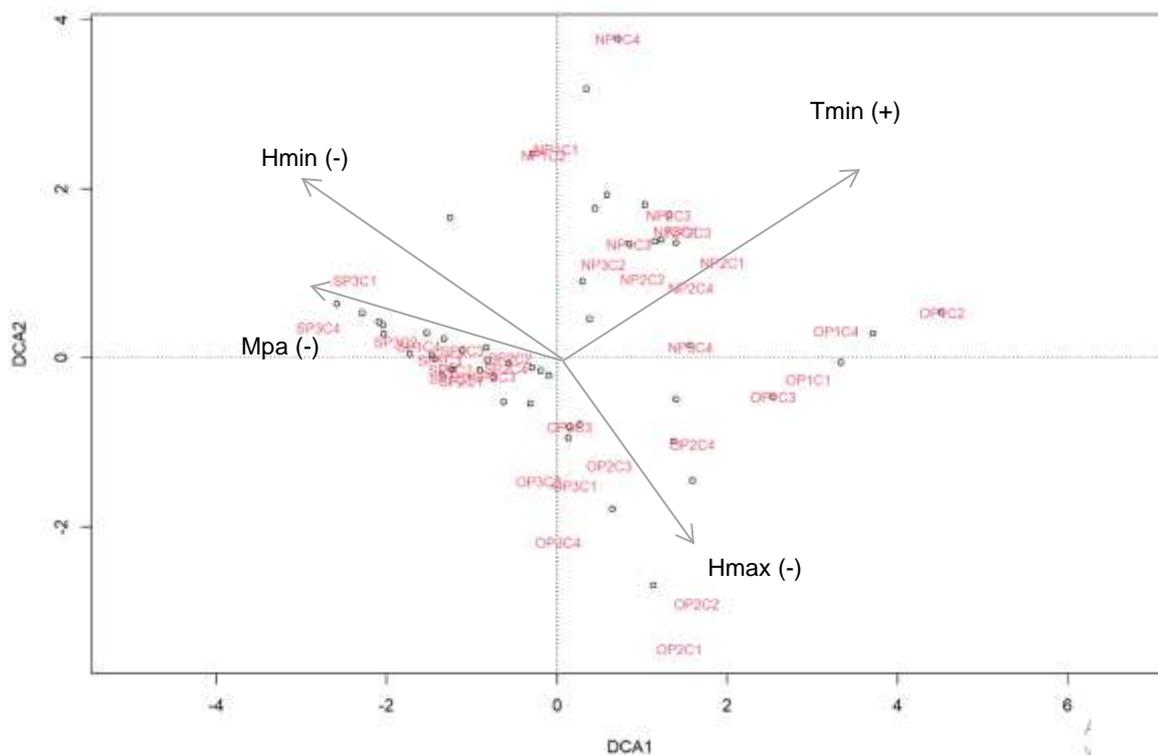


Figura 5. Análisis de correspondencia sin tendencia (DCA) para las comunidades vegetales presentes en laderas con distinta orientación en Nevados de Chillán. La dirección de las flechas muestra la relación entre las variables latentes y variables ambientales. Las cuales fueron humedad relativa mínima (Hmin), Mpa (potencial hídrico del suelo), Tmin (temperatura mínima) y Hmax (humedad relativa máxima) con respecto a las variables latentes. La longitud de las flechas muestra la fuerza explicativa de cada variable. / Detrended correspondence analysis (DCA) for plant communities between slopes with different exposures, Nevados de Chillán. The direction of the arrows shows the relationship between latent variables and environmental variables. These were minimum relative humidity (Hmin), Mpa (soil water potential), Tmin (minimum temperature), and Hmax (maximum relative humidity). The length of the arrows shows the explanatory power of each variable.

FORMAS DE CRECIMIENTO

Se identificaron un total de 5 formas de crecimiento: arbustos (ARBS), subarbustos (SUB), gramínoideas (GRAM), rosetas (ROS) y herbáceas no arrosetadas (NROS), las cuales estuvieron presentes en todas las laderas independiente de su orientación. No

se observó una diferencia en la ordenación (DCA) de las PGFs entre laderas (Figura 6). Es decir, no se evidenció exclusividad o un patrón de distribución evidente para las PGFs. Se evaluó la diferencia de cobertura de las distintas formas de crecimiento entre laderas. Al comparar las diferencias de proporciones de PGF entre laderas no se encontraron diferencias en la forma de crecimiento ARB ni tampoco en las SUB ($p > 0,05$). Para la PGF GRAM no se evidenciaron diferencias entre las laderas norte y oeste ($p > 0,05$), pero si se encontró que esta PGF tuvo 2,3 veces más cobertura en la ladera oeste versus la ladera sur ($p < 0,05$) (Figura.6). Para las formas de crecimiento ROS y NROS no se lograron registrar réplicas suficientes en cada ladera para hacer las comparaciones ($n < 10$).

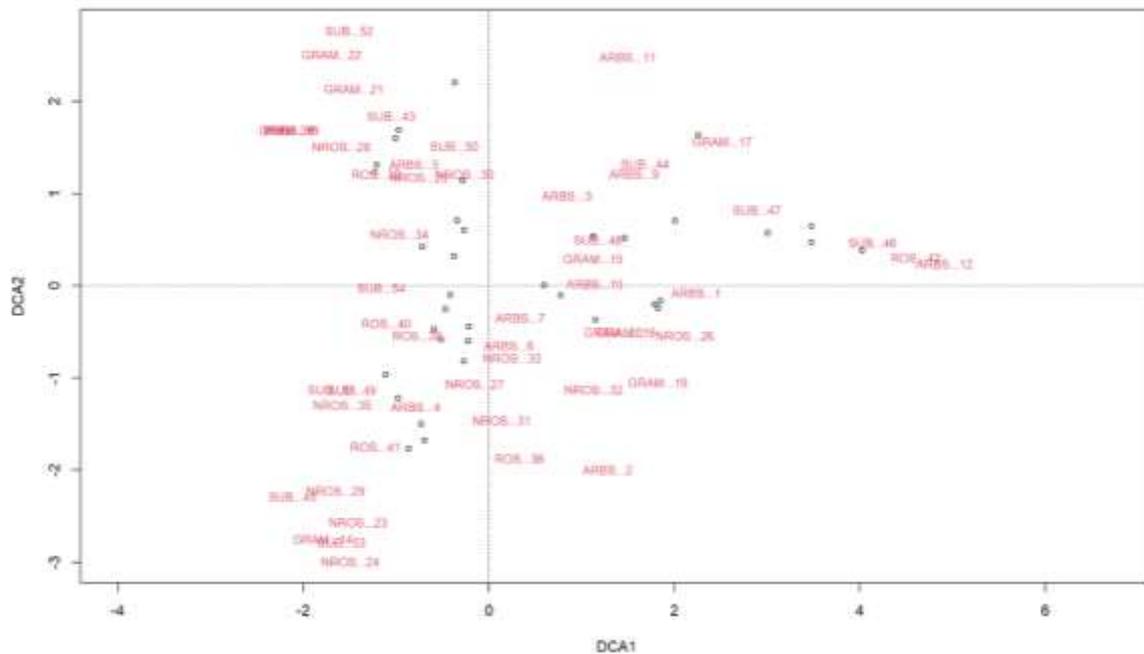


Figura 6. Análisis de correspondencia sin tendencia (DCA) comparación de la composición de las comunidades vegetales según PGF entre laderas con distinta exposición (DCA), Nevados de Chillán/ Detrended Correspondence Analysis (DCA) comparison of plant community composition according to plant growth form (PGF) between slopes with different exposures, Nevados de Chillán.

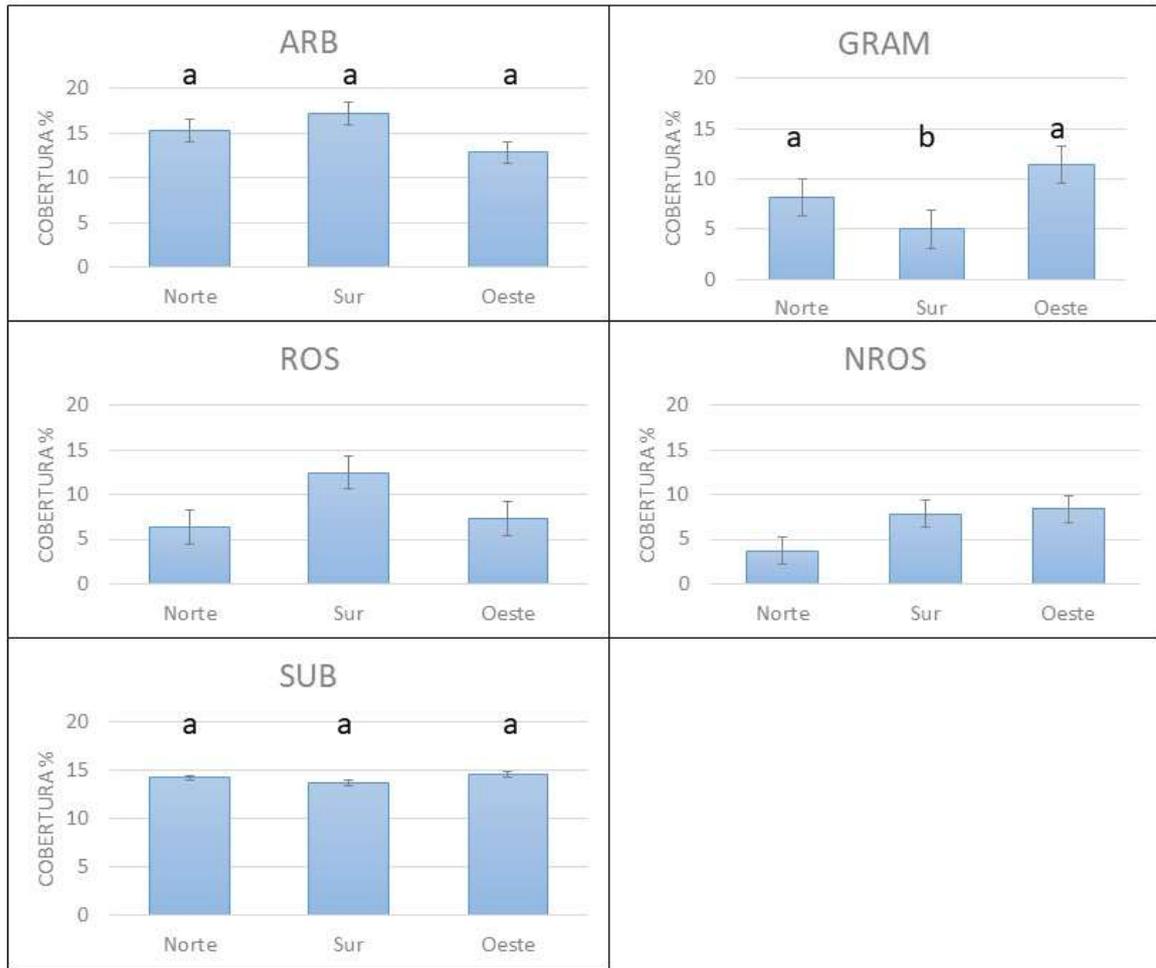


FIGURA 7. PORCENTAJE DE COBERTURA VEGETAL (%) DE LAS DISTINTAS FORMAS DE CRECIMIENTO (PGFs) PRESENTES EN LADERAS DE DISTINTA EXPOSICIÓN EN LA ALTA MONTAÑA DE NEVADOS DE CHILLÁN. ARB: ARBUSTO; GRAM: GRAMÍNEAS; SUB: SUBARBUSTO; ROS: ROSETA; NROS: HERBÁCEAS NO ROSETA. /PERCENTAGE OF PLANT COVER (%) OF THE DIFFERENT PLANT GROWTH FORMS (PGFs) PRESENT ON SLOPES WITH CONTRASTING EXPOSURE IN THE HIGH MOUNTAIN OF NEVADOS DE CHILLÁN. ARB: SHRUB; GRAM: GRASSES; SUB: DWARF SHRUB; ROS: PLANT ROSETTE; NROS: NON-ROSETTE HERBACEOUS.

DISCUSIÓN

Si bien, Los Nevados de Chillán tienen una larga historia de expediciones naturalistas y botánicas que se remontan al siglo XIX (Philippi, 1862a, 1862b) el último registro de su diversidad florística fue hace más de diez años (Rodríguez et al. 2008; Pfanzelt et al. 2008) y sin un foco específico en las comunidades altoandinas. La composición de las comunidades vegetales cambia a través del tiempo y en un contexto de cambio climático, estar al tanto de estos cambios nos permite tener una idea sobre, qué comunidades serían potencialmente más sensibles a un aumento de las temperaturas o disminución de las precipitaciones.

Nuestros resultados muestran que, tal como lo habíamos propuesto, la diversidad de especies fue menor en la ladera norte con respecto a la ladera sur, presentando mayor riqueza y equitatividad en las especies que la componen. La ladera oeste se establece como una zona intermedia, no alejándose de ninguna de las otras dos laderas en estos parámetros. Bajo este mismo prisma, se evidenciaron diferencias micro climáticas entre las laderas. En ladera norte se registraron los valores más extremos de Tmax y Tmin, además, fue la que presentó mayor sequía hacia finales de la temporada de crecimiento. Lo anterior podría explicar las diferencias en riqueza de especies encontrada. La ordenación de las comunidades vegetales entre laderas también varió, siendo distintas entre las laderas norte y sur (S-N), la ladera oeste no se distancia de ninguna de estas las variables ambientales que con mayor fuerza explican esta variación son la Hmin y la Tmin.

A grandes rasgos la ladera sur fue la que presentó mayores valores de diversidad de especies (S, E y H), además, fue la ladera más templada y húmeda, en comparación con las otras dos laderas. Estos resultados son los esperados, pues; si bien en los ecosistemas boreales y templados las laderas con temperaturas más cálidas son las que presentan una mayor diversidad de especies (Winkler et al. 2016), en los ecosistemas con influencias de clima mediterráneo, como es el caso de Los Nevados de Chillán, la disponibilidad hídrica se posiciona como una variable determinante en la riqueza y composición de las comunidades vegetales (Li et al. 2011; Liu & Wang 2013), muchas veces asociado a un exceso de evapotranspiración (Li et al. 2013;

Winkler 2016). Esta situación, sumada a la gran amplitud térmica y a las bajas temperaturas registradas en la ladera norte, podrían explicar la diferencia entre laderas y los bajos valores de riqueza de especies encontrada en esta ladera, especialmente cuando las temperaturas extremas son uno de los principales factores que limitan la vida en las altas cumbres (Sakai & Larcher Scherrer & Körner, 2011; Körner and Hiltbrunner 2018).

Comúnmente las diferencias en la diversidad funcional están asociadas a la riqueza de especies, las cuales, están relacionadas con características químicas del suelo y factores micro climáticos (Pescador et al, 2016; Zhang et al. 2022). A pesar de esto, no se encontraron patrones de distribución claros para las PGFs, tampoco se evidenciaron diferencias en las coberturas de cada grupo funcional entre las laderas. Salvo para las gramíneas, donde, se registró mayor cobertura de esta PGF en la ladera norte y oeste en comparación con la ladera sur. Este grupo, ha mostrado una gran habilidad de resistencia a las temperaturas congelantes y a la formación de hielo extracelular (Márquez et al., 2006), como también, al estrés térmico por calor, incluso, en condiciones de estrés hídrico (Sumner et al., 2022) lo que podría explicar su mayor cobertura en laderas climáticamente más severas. Además, las interacciones bióticas (por ejemplo, la competencia), pueden restringir las distribuciones de las especies (Wisz et al., 2013) lo que podría ser un factor que explique la menor abundancia de esta PGFs en ambientes climáticamente menos severos.

La ordenación espacial de los cuadrantes indicaría que existen diferencias en la composición de las comunidades vegetales entre cada una de las laderas, y que tal ordenación está explicada en mayor proporción por la humedad relativa del aire y el potencial hídrico del suelo. Si bien, las temperaturas congelantes se han establecido como una variable ambiental determinante en el ensamblaje estructural de las comunidades alpinas (Billings 1974; Sakai & Larcher 1987; Körner, 2003), nuestros resultados muestran a la escasez hídrica y humedad del aire como factores claves que diferencian la composición de las comunidades. Estudios como el de Pescador et al. (2016) proponen una restricción concomitante entre la sequía y las heladas estivales en relación con la resistencia al congelamiento de las plantas. Estos mecanismos podrían ser la explicación que subyace los patrones de diversidad de especies observados en este estudio. Nuestros resultados refuerzan la tendencia que

se observa en los ecosistemas andinos con influencias mediterráneas, donde la escasez hídrica se posiciona como el principal factor determinante de la diversidad florística que se observa entre laderas (Badano et al. 2015; Winkler et al. 2016). Otro resultado relevante de nuestra investigación refleja que existe una variación en la composición de las comunidades vegetales dependiendo de la exposición de la ladera. Que al igual que en otros estudios factores bióticos como el contenido de agua del suelo y las bajas temperaturas explicarían la diversidad de especies entre comunidades (Li et al. 2011, Liu et al. 2022).

Las propiedades del suelo como los nutrientes, características químicas y microbiota afectan la salud de las comunidades vegetales. A pesar de que estas variables no fueron consideradas en este estudio es importante recalcar su importancia. Los suelos contienen diversas comunidades de microorganismos que interactúan con las plantas y contribuyen en servicios ecosistémicos esenciales como el ciclado de nutrientes, descomposición y nutrición de las plantas (Van Elsas et al., 2006). Particularmente, la diversidad de bacterias promotoras del crecimiento (PGPB), que contribuyen con mecanismos relacionados con el crecimiento de las plantas están influenciadas por el pH del suelo (Glick, 2012). Más específicamente la diferencia del pH entre sitios de estudios es un factor que se asocia fuertemente con la diversidad de especies (Zhang 2022). Si bien, en estudios anteriores realizados en este sitio no se encontraron diferencias significativas en el pH del suelo entre laderas, si se encontraron diferencias en la actividad de las PGPB entre laderas, siendo mayor en la ladera norte que en la sur, pero con tendencias dependientes de las especies vegetales. (Aguilera et al. 2022). Por lo tanto, estudiar de qué manera las comunidades de bacterias y propiedades del suelo afectan la diversidad de las comunidades vegetales es sumamente interesante para entender la estructuración de éstas.

A pesar de los resultados obtenidos, existe una fuerte perturbación antrópica en la ladera norte producto de un turismo escasamente regulado (i.e. cambio de uso de suelo y patrones vegetacionales) (Rodríguez et al. 2008; Pfanzelt et al. 2008). Es sabido que, la actividad humana es la mayor responsable del deterioro y pérdida de los ecosistemas (Schultz 2012), por lo tanto, es sumamente relevante determinar qué factores no climáticos podrían estar afectando los patrones de distribución de las

especies. Más estudios son requeridos para esclarecer en que proporción el grado la diversidad florística de este sistema está determinada por factores climáticos y en qué grado se ve afectado por la presencia de turismo no regulado en la zona. Además, es necesario evaluar otros factores climáticos que estén incidiendo en la composición de las comunidades vegetales de la alta montaña. Sin embargo, es necesario recalcar que, debido a lo acotado de nuestro muestreo, y al gran intercambio de especies que ocurre en ambientes andinos durante la temporada estival, que nuestros resultados son una fotografía de un momento en particular hacia el final de la temporada. Un muestreo más intensivo y extendido a lo largo de la estación es necesario para poder esclarecer las diferencias en composición de las comunidades entre laderas en los ecosistemas de transición climática.

CONCLUSIÓN

Los resultados obtenidos nos muestran que, las diferencias micro climáticas entre laderas de distinta exposición tendrían un efecto en los patrones de diversidad de las comunidades vegetales, en la identidad y cobertura de las especies. A pesar de lo descrito en la literatura estos resultados vienen a reforzar las particularidades de los ecosistemas mediterráneos y cómo en ellos, la humedad y no la temperatura se establece como un factor climático angular en la diversidad de las comunidades vegetales. Las diferencias más notorias en cuanto a microclima y diversidad de especies se visualizan entre las laderas norte-sur, mientras que la ladera oeste permanece como un intermedio climático y de composición florística entre estas dos laderas. Las diferencias en cobertura encontradas para las formas de crecimiento, si bien, no abarcó a todas las PGFs, se encontraron diferencias en la cobertura entre laderas para las gramíneas, probablemente asociadas a la intensidad de las condiciones microclimáticas de las laderas. A pesar de que nuestros resultados se condicen con la literatura y sienta un precedente más, en cuanto a, la estructuración de las comunidades vegetales altoandinas, debido a lo acotado del muestreo se sugiere aumentar los esfuerzos de muestreo a lo largo de la temporada y buscar réplicas de las laderas en otros cordones montañosos aledaños. Además, se sugiere incorporar nuevas variables al estudio como efecto antrópico sobre estas comunidades.

Si bien, la flora del complejo Nevados de Chillán esta ampliamente descrita el estudio de las comunidades y su variación entre microclimas y a través del tiempo se hace sumamente relevante en un contexto de cambio climático, sobre todo en el ecosistema andino que entrega una gran variedad de servicios ecosistémicos. Escalecer de qué manera el clima afecta la biodiversidad de especies, para proyectar sus posibles cambios con el aumento de las temperaturas y tomar decisiones sobre cómo proteger y conservar dichos ecosistemas.

REFERENCIAS

- Aguilera-Torres, C., Riveros, G., Morales, L. V., Sierra-Almeida, A., Schoebitz, M., & Hasbún, R. (2022). Relieving your stress: PGPB associated with Andean xerophytic plants are most abundant and active on the most extreme slopes. *Frontiers in Microbiology*, 13:1062414.
- Badano, E. I., Cavieres, L. A., Molina-Montenegro, M. A., & Quiroz, C. L. 2005. Slope aspect influences plant association patterns in the Mediterranean matorral of central Chile. *Journal of Arid Environments*, 62(1), 93-108.
- Billings, W. D. 1974. Arctic and alpine vegetation: plant adaptations to cold summer climates. *Arctic and alpine environments*, 403-443.
- Dixon, HJ, Murphy, MD, Sparks, SJ, Chávez, R., Naranjo, JA, Dunkley, & Pringle, MR. 1999. La geología del volcán Nevados de Chillán, Chile. *Revista geológica de Chile* , 26 (2), 227-253.
- Fajardo, A. & Piper, F. I. 2011. Intraspecific trait variation and covariation in a widespread tree species (*Nothofagus pumilio*) in southern Chile. *New Phytologist*, 189(1), 259-271.
- Farrel E, A Critchley & L Cid. 1995. Análisis multivariado de comunidades de algas. En: Alveal K, M Ferrario, E Oliveira & E Sar (eds) *Manual de métodos ficológicos*: 795-823. Ediciones Universidad de Concepción, Concepción, Chile.
- González-Ferrán, O. 1995. *Volcanes de Chile*. Editorial IGM, Santiago de Chile. 640 pp.
- Grabherr, G.: 1997, 'The High-Mountain Ecosystems of the Alps', in Wielgolaski, F. E. (ed.), *Polar and Alpine Tundra, Ecosystems of the World 3*, Elsevier, Amsterdam, pp. 97–121.
- Graham, E. A., Rundel, P. W., Kaiser, W., Lam, Y., Stealey, M., & Yuen, E. M. 2012. Fine-scale patterns of soil and plant surface temperatures in an alpine fellfield habitat, White Mountains, California. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 44(3), 288-295.
- Grau, J. 1995. Aspectos geográficos de la flora de Chile. En: C. Marticorena y R. Rodríguez (eds.), *Flora de Chile 1*: 63-83.

- Grytnes, J. A. 2003. Species-richness patterns of vascular plants along seven altitudinal transects in Norway. *Ecography*, 26(3), 291-300.
- Körner, C. 2004. Mountain biodiversity, its causes and function. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, 33(sp13), 11-17.
- Körner, C. 2007. The use of 'altitude' in ecological research. *Trends in ecology & evolution*, 22(11), 569-574.
- Körner, C. 2012. *Alpine treelines: functional ecology of the global high elevation tree limits*. Springer Science & Business Media.
- Körner, C.; Hiltbrunner, E. 2018. The 90 ways to describe plant temperature. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 30: 16–21.
- Li, L., Wang, Z., Zerbe, S., Abdusalih, N., Tang, Z., Ma, M., ... & Fang, J. 2013. Species richness patterns and water-energy dynamics in the drylands of Northwest China. *PLoS One*, 8(6), e66450.
- Liu, M. X., & Wang, G. 2013. Responses of plant community diversity and soil factors to slope aspect in alpine meadow. *Chinese Journal of Ecology*, 32(2), 259.
- López-Angulo J, Pescador DS, Sánchez AM, Mihoč MAK, Cavieres LA, Escudero A. 2018. Determinants of high mountain plant diversity in the Chilean Andes: From regional to local spatial scales. *PLoS ONE* 13(7): e0200216.
- López-Angulo, J., Swenson, N. G., Cavieres, L. A., & Escudero, A. 2018. Interactions between abiotic gradients determine functional and phylogenetic diversity patterns in Mediterranean-type climate mountains in the Andes. *Journal of Vegetation Science*, 29(2), 245-254.
- Márquez, E. J., Rada, F., & Fariñas, M. R. 2006. Freezing tolerance in grasses along an altitudinal gradient in the Venezuelan Andes. *Oecologia*, 150, 393-397.
- McMaster, G.S. & Wilhelm, W.W. 1997. Growing Degree-Days: One Equation, Two Interpretations. *Agricultural and Forest Meteorology*, 87, 291-300.
- Moreira, A. & Cereceda, P. 2013. Diversidad y fragilidad del paisaje botánico de Chile mediterráneo. *Revista Chagual*, XI (11): 30-40.

- Pescador, D. S., Sierra-Almeida, Á., Torres, P. J., & Escudero, A. 2016. Summer freezing resistance: a critical filter for plant community assemblies in Mediterranean high mountains. *Frontiers in Plant Science*, 7, 194.
- Philippi, R.A. 1862a. Viaje a los baños i al nuevo volcán de Chillan. *Anales de la Universidad de Chile* 20: 279-306.
- Philippi, R.A. 1862b. Viaje a los baños i al nuevo volcán de Chillan. Tercera parte. *Anales de la Universidad de Chile* 21: 377-389.
- Piper, F. I., Viñegla, B., Linares, J. C., Camarero, J. J., Cavieres, L. A., & Fajardo, A. 2016. Mediterranean and temperate treelines are controlled by different environmental drivers. *Journal of Ecology*, 104(3), 691-702.c
- Rahbek, C. 1995. The elevational gradient of species richness: a uniform pattern?. *Ecography*, 200-205.
- Ramsay, P. M., & Oxley, E. B. 2001. An assessment of aboveground net primary productivity in Andean grasslands of central Ecuador. *Mountain Research and Development*, 21(2), 161-167.
- Rodríguez, R., Grau, J., Baeza, C., & Davies, A. 2008. Lista comentada de las plantas vasculares de los Nevados de Chillán, Chile. *Gayana. Botánica*, 65(2), 153-197.
- Saldaña, A. & C.H. Lusk. 2003. Influencia de las especies del dosel en la disponibilidad de recursos y regeneración avanzada en un bosque templado lluvioso del sur de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 76: 639-650.
- Scherrer, D., & Körner, C. 2011. Topographically controlled thermal-habitat differentiation buffers alpine plant diversity against climate warming. *Journal of biogeography*, 38(2), 406-416.
- Squeo, F. A., Rada, F., Azócar, A., & Goldstein, G. 1991. Freezing tolerance and avoidance in high tropical Andean plants: is it equally represented in species with different plant height?. *Oecologia*, 86(3), 378-382.
- Squeo, F. A., Rada, F., García, C., Ponce, M., Rojas, A., & Azócar, A. 1996. Cold resistance mechanisms in high desert Andean plants. *Oecologia*, 105(4), 552-555.

- Theurillat, J.-P., Felber, F., Geissler, P., Gobat, J.-M., Fierz, M., Fischlin, A., Küpfer, P., Schlüssel, A., Velutti, C., & Zhao, G.-F. 1998. Sensitivity of Plant and Soils Ecosystems of the Alps to Climate Change', in Cebon, P., Dahinden, U., Davies, H. C., Imboden, D., and Jaeger, C. C.(eds.), 'Views from the Alps: Regional Perspectives on Climate Change', MIT Press, Cambridge, MA, pp. 225–308.
- Pfanzelt, S., Grau, J., & Rodríguez, R. 2008. A vegetation map of Nevados de Chillan volcanic complex, bio-Bío region, Chile. *Gayana Botánica*, 65(2), 209-219.
- Pielou EC. 1966. The measurement of diversity in different types of biological collections. *Journal of Theoretical Biology* 13: 131-144.
- Saldaña, A., & Lusk, C. H. 2003. Influencia de las especies del dosel en la disponibilidad de recursos y regeneración avanzada en un bosque templado lluvioso del sur de Chile. *Revista chilena de historia natural*, 76(4), 639-650.
- Scherrer, D., & Körner, C. 2010. Infra-red thermometry of alpine landscapes challenges climatic warming projections. *Global Change Biology*, 16(9), 2602-2613.
- Scherrer, D., & Körner, C. 2011. Topographically controlled thermal-habitat differentiation buffers alpine plant diversity against climate warming. *Journal of biogeography*, 38(2), 406-416.
- Schultz, P. W., and F. G. Kaiser. 2012. Promoting pro environmental behavior. In press in S. Clayton, editor. *Handbook of environmental and conservation psychology*. Oxford University Press, Oxford, United Kingdom.
- Sklenář, P., Kučerová, A., Macková, J., & Romoleroux, K. 2016. Temperature microclimates of plants in a tropical alpine environment: how much does growth form matter?. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 48(1), 61-78.
- Sumner, E. E., Williamson, V. G., Gleadow, R. M., Wevill, T., & Venn, S. E. 2022. Acclimation to water stress improves tolerance to heat and freezing in a common alpine grass. *Oecologia*, 199(4), 831-843.
- Winkler, M., Lamprecht, A., Steinbauer, K., Hülber, K., Theurillat, J. P., Breiner, F., ... & Pauli, H. 2016. The rich sides of mountain summits—a pan-European view on aspect preferences of alpine plants. *Journal of Biogeography*, 43(11), 2261-2273.

- Wisz, M. S., Pottier, J., Kissling, W. D., Pellissier, L., Lenoir, J., Damgaard, C. F., Dormann, C. F., Forchhammer, M. C., Grytnes, J. A., Guisan, A., Heikkinen, R. K., Høye, T. T., Kühn, I., Luoto, M., Maiorano, L., Nilsson, M. C., Normand, S., Öckinger, E., Schmidt, N. M., Termansen, M., ... Svenning, J. C. 2013. The role of biotic interactions in shaping distributions and realised assemblages of species: implications for species distribution modelling. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 88(1), 15–30.
- Whittaker, R. H. 1972. Evolution and Measurement of Species Diversity. *Taxon*, 21(2/3), 213–251.
- Zhang, S., Yang, X., Li, D., Li, S., Chen, Z., & Wu, J. 2022. A meta-analysis of understory plant removal impacts on soil properties in forest ecosystems. *Geoderma*, 426, 116116.