



Universidad de Concepción
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas



Respuestas fotosintéticas a la sequía en plantas de bofedal en Los Andes de Chile Central: Nativas vs. Exóticas

Seminario de Título presentado a la
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas
Para optar al título de Bióloga

María Ignacia Ferrer Herrera

Concepción, Agosto de 2024



Este Seminario de Título ha sido desarrollado en el Departamento de Botánica,
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción.



Prof. Guía

Dr. Lohengrin Cavieres

Prof. Evaluadores

Dra. Luisa Bascuñan

Dr. Enrique Ostria

Prof. Coordinador Seminario de Título

Dr. Víctor Hernández Santander

Concepción, Agosto de 2024

AGRADECIMIENTOS

Mi más profundo agradecimiento es para mi mamá, quien siempre creyó en mí. A pesar de la distancia, nunca dejó de recibirme con su cálido abrazo y el confort de un hogar lleno de amor. A mi tío Benito, por su inagotable bondad, siempre pendiente de mi bienestar, por ser mi partner y seguir consintiéndome pese a los años. No puedo dejar de mencionar lo difícil que fue estar lejos de mi familia y de mi querido campito, ese hermoso lugar que me inspiró a seguir este camino en el estudio de la vida. Gracias, abuelita, por dejarme disfrutar de tu compañía en aquel campito en un rincón de la zona central.

Extiendo mi sincero agradecimiento a todos los amigos que me han alentado a lo largo de este camino. A Benjamín, no puedo imaginar este proceso sin tu invaluable apoyo y compañía. A Noemí, por siempre estar dispuesta a ayudarme con tu generosidad y comprensión. A Nachi, Constanza y a cada persona que se tomó el tiempo para ofrecerme su apoyo y aliento. También, agradezco a la que fue mi casa en Concepción, ese lugar donde inesperadamente encontré no solo un refugio, sino también la calidez que extrañaba y la compañía de lindas personas. En especial, a Gerardo, cuyo aliento constante me ha impulsado a completar esta etapa y a seguir desarrollando otra de mis pasiones, el arte.

A Gonzalo, agradezco profundamente por estar siempre a mi lado durante estos últimos años, en los momentos buenos y en los difíciles. Tu compañía ha sido un pilar esencial.

Mi agradecimiento al Dr. Lohengrin Cavieres, mi profesor guía, por recibirme en su laboratorio y proporcionarme las herramientas y recursos necesarios para desarrollar mi tesis, así como por su apoyo durante esta etapa final. También agradezco a todos los integrantes del laboratorio que, de alguna manera, contribuyeron a mi formación.

A todos aquellos que han sido parte de este proceso, directa o indirectamente, les debo una parte de este logro. Su apoyo, paciencia y compañía han sido fundamentales para llegar hasta aquí, y por ello, les estaré siempre agradecida.

A los proyectos ACT210038, FB 210006 y FONDECYT 1211197.

INDICE GENERAL

AGRADECIMIENTOS	3
INDICE GENERAL	4
INDICE DE FIGURAS	6
INDICE DE TABLAS	8
RESUMEN	9
ABSTRACT	10
INTRODUCCIÓN	11
METODOLOGIA.....	15
<i>Área de estudio</i>	<i>15</i>
<i>Colecta y mantención del material vegetal</i>	<i>15</i>
<i>Diseño experimental</i>	<i>16</i>
<i>Contenido volumétrico de agua en el suelo (VWC)</i>	<i>17</i>
<i>Contenido relativo de agua en la hoja (CRA)</i>	<i>17</i>
<i>Eficiencia fotoquímica máxima del fotosistema II (Fv/Fm)</i>	<i>17</i>
<i>Tasa fotosintética máxima (A_{max}) y conductancia estomática (g_s).....</i>	<i>18</i>
<i>Análisis estadísticos.....</i>	<i>18</i>
RESULTADOS	20
<i>Contenido volumétrico del agua en el suelo (VWC)</i>	<i>20</i>
<i>Contenido relativo del agua (CRA).....</i>	<i>21</i>
<i>Eficiencia fotoquímica máxima del PSII (Fv/Fm)</i>	<i>23</i>
<i>Tasa fotosintética máxima (A_{max}).....</i>	<i>25</i>
<i>Conductancia estomática (g_s)</i>	<i>27</i>
DISCUSIÓN	29
CONCLUSIÓN	32

ANEXO.....	33
LITERATURA CITADA.....	35

INDICE DE FIGURAS

Figura 1. Medición de intercambio de gases utilizando WALZ GFS-3000 equipado con cubeta LCF.	18
Figura 2. Contenido volumétrico de agua en el suelo (VWC) a lo largo del tiempo de todas las especies nativas y exóticas, tanto en tratamiento como en control.	20
Figura 3. Pendiente de la recta del Índice de Interacción Relativa para el Contenido Relativo del Agua (CRA) de acuerdo con el origen nativo o exótico a lo largo del tiempo.....	21
Figura 4. Pendiente de la recta del Índice de Interacción Relativa del contenido relativo de agua (CRA) para cada especie. Exóticas: A) <i>Taraxacum officinale</i> , B) <i>Poa annua</i> y Nativas: C) <i>Phleum alpinum</i> , D) <i>Werneria pygmeae</i> y E) <i>Plantago barbata</i>	22
Figura 5. Pendiente de la recta del Índice de Interacción Relativa para Fv/Fm de acuerdo con el origen nativo o exótico a lo largo del tiempo.	23
Figura 6. Pendiente de la recta del Índice de Interacción Relativa de Fv/Fm para cada especie. Exóticas: A) <i>Taraxacum officinale</i> , B) <i>Poa annua</i> y Nativas: C) <i>Phleum alpinum</i> , D) <i>Werneria pygmeae</i> y E) <i>Plantago barbata</i>	24
Figura 7. Pendiente de la recta del Índice de Interacción Relativa para la Tasa fotosintética máxima (A_{max}) de acuerdo con el origen nativo o exótico a lo largo del tiempo.	25
Figura 8. Pendiente de la recta del Índice de Interacción Relativa de A_{max} para cada especie. Exóticas: A) <i>Taraxacum officinale</i> , B) <i>Poa annua</i> y Nativas: C) <i>Phleum alpinum</i> , D) <i>Werneria pygmeae</i> y E) <i>Plantago barbata</i>	26
Figura 9. Pendiente de la recta del Índice de Interacción Relativa para la Conductancia estomática (g_s) de acuerdo con el origen nativo o exótico a lo largo del tiempo.	27
Figura 10. Pendiente de la recta del Índice de Interacción Relativa de la Conductancia estomática para cada especie. Exóticas: A) <i>Taraxacum officinale</i> , B) <i>Poa annua</i> y Nativas: C) <i>Phleum alpinum</i> , D) <i>Werneria pygmeae</i> y E) <i>Plantago barbata</i>	28
Figura 11. Valores del CRA para cada especie. Exóticas: A) <i>Taraxacum officinale</i> , B) <i>Poa annua</i> y Nativas: C) <i>Phleum alpinum</i> , D) <i>Werneria pygmeae</i> y E) <i>Plantago barbata</i>	33

Figura 12. Valores de A_{max} para cada especie. Exóticas: A) *Taraxacum officinale*, B) *Poa annua* y Nativas: C) *Phleum alpinum*, D) *Werneria pygmeae* y E) *Plantago barbata*.....33

Figura 13. Valores de g_s para cada especie. Exóticas: A) *Taraxacum officinale*, B) *Poa annua* y Nativas: C) *Phleum alpinum*, D) *Werneria pygmeae* y E) *Plantago barbata*.

Figura 14. Valores de F_v/F_m para cada especie. Exóticas: A) *Taraxacum officinale*, B) *Poa annua* y Nativas: C) *Phleum alpinum*, D) *Werneria pygmeae* y E) *Plantago barbata*.....34

INDICE DE TABLAS

Tabla 1. Familia, origen y descripción de las especies estudiadas.	15
Tabla 2. Valor promedio del CRA (%) por especie y según el origen (nativa o exótica) al inicio y al final del tratamiento.	21
Tabla 3. Valor p de comparación de la pendiente del CRA entre cada par de especie. El símbolo – se usó para completar celdas con valores repetidos y celdas de especies que no se compararon con ellas mismas.	22
Tabla 4. Valor promedio de Fv/Fm por especie y según el origen (nativa o exótica) al inicio y al final del tratamiento.	23
Tabla 5. Valor p de comparación de la pendiente de Fv/Fm entre cada par de especie. El símbolo – se usó para completar celdas con valores repetidos y celdas de especies que no se compararon con ellas mismas.	24
Tabla 6. Valor promedio de A_{max} por especie y según el origen (nativa o exótica) al inicio y al final del tratamiento.	25
Tabla 7. Valor p de comparación de la pendiente de A_{max} entre cada par de especie. El símbolo – se usó para completar celdas con valores repetidos y celdas de especies que no se compararon con ellas mismas.	26
Tabla 8. Valor promedio de g_s por especie y según el origen (nativa o exótica) al inicio y al final del tratamiento.	27
Tabla 9. Valor p de comparación de la pendiente de g_s entre cada par de especie. El símbolo – se usó para completar celdas con valores repetidos y celdas de especies que no se compararon con ellas mismas.	28

RESUMEN

Uno de los factores ambientales más restrictivos para las plantas es la sequía, la cual se define como un periodo de tiempo anormalmente seco y prolongado que puede provocar un grave desequilibrio hidrológico. Las plantas pueden diferir en su capacidad de resistir condiciones de sequía. Dentro de las respuestas a la sequía se encuentra el cierre estomático, el cual podría reducir algunos procesos vitales, tales como la fotosíntesis. Por ello, parámetros como la tasa fotosintética, conductancia estomática y la eficiencia fotoquímica máxima de fotosistema II permitirían evaluar los efectos de la sequía en las plantas.

La vegetación que crece en condiciones de abundante agua se puede clasificar como azonal. Dentro de este tipo de vegetación se encuentran los bofedales, los cuales se desarrollan cerca de los límites hidrológicos y altitudinales para la vida vegetal. Los bofedales altoandinos en Chile Central se encuentran expuestos a condiciones ambientales adversas tales como las bajas temperaturas. Estas condiciones podrían ser una barrera para las invasiones de plantas. Sin embargo, el aumento de temperaturas asociado al cambio climático podría explicar el establecimiento de plantas introducidas en ambientes de alta montaña.

Las especies vegetales exóticas invasoras serían exitosas en ambientes caracterizados por una alta disponibilidad de los recursos. En condiciones de sequía, se ha descrito que especies de plantas invasoras presentan un menor crecimiento en comparación a especies nativas. Dado que el éxito de las especies de plantas invasoras es dependiente de una alta disponibilidad de recursos, se espera que las especies exóticas invasoras en bofedales altoandinos de Chile central sean menos resistentes a la sequía en comparación a especies vegetales nativas de estos ecosistemas.

El objetivo del presente estudio fue determinar la resistencia a condiciones de sequía de plantas nativas y exóticas de un bofedal altoandino de Chile central. Para evaluar esto, se determinó la tasa fotosintética máxima, conductancia estomática y la eficiencia fotoquímica máxima del fotosistema II en plantas sometidas a un tratamiento de sequía. Posteriormente, los resultados de cada variable fisiológica fueron comparados de acuerdo a su origen y se concluyó que no existían diferencias en plantas de origen nativo y exótico de un bofedal en los andes de Chile central.

Palabras claves: Sequía, Fotosíntesis, Bofedal, Plantas nativas y exóticas.

ABSTRACT

One of the most restrictive environmental factors for plants is drought, which is defined as an abnormally dry and prolonged period of time that can cause a serious hydrological imbalance. Plants may differ in their ability to withstand drought conditions. Among the responses to drought is stomatal closure, which could reduce some vital processes, such as photosynthesis. Therefore, parameters such as photosynthetic rate, stomatal conductance and maximum photochemical efficiency of photosystem II would allow the evaluation of the effects of drought on plants.

Vegetation that grows in conditions of abundant water can be classified as azonal. Within this type of vegetation are the bofedales, which develop near the hydrological and altitudinal limits for plant life. The high Andean bofedales in Central Chile are exposed to adverse environmental conditions such as low temperatures. These conditions could be a barrier to plant invasions. However, the increase in temperatures associated with climate change could explain the establishment of introduced plants in high mountain environments. Invasive exotic plant species would be successful in environments characterized by high resource availability. In drought conditions, invasive plant species have been described to have lower growth compared to native species. Since the success of invasive plant species is dependent on high resource availability, it is expected that invasive exotic species in high Andean bofedales of central Chile are less resistant to drought compared to native plant species of these ecosystems.

The objective of the present study was to determine the resistance to drought conditions of native and exotic plants of a high Andean bofedale in central Chile. To evaluate this, the maximum photosynthetic rate, stomatal conductance and maximum photochemical efficiency of photosystem II were determined in plants subjected to a drought treatment. Subsequently, the results of each physiological variable were compared according to their origin and it was concluded that there were no differences in plants of native and exotic origin from a bofedale in the Andes of central Chile.

Keywords: Drought, Photosynthesis, Wetland, Native and exotic plants.

INTRODUCCIÓN

El agua constituye entre el 80 al 95% del peso fresco de tejidos no leñosos tales como las hojas (Kirkham, 2005) y es esencial para el crecimiento y funcionamiento de las plantas. La disponibilidad de agua es un determinante importante de la distribución de plantas y biomas (Hirota et al., 2011), actuando como una fuerza selectiva (Hanson & Hitz, 1982). En consecuencia, uno de los factores ambientales más restrictivos para la productividad de las plantas es la sequía (Anjum et al., 2011), la cual fue definida por la WMO (1992) como un periodo de tiempo anormalmente seco, el cual puede ser prolongado y provocar un grave desequilibrio hidrológico. Una de las consecuencias de la sequía, es la disminución de la disponibilidad de agua en el suelo, provocando que en las plantas se produzca lo que se conoce como estrés hídrico, es decir, que la transpiración exceda el agua absorbida por las raíces (Munns & Tester, 2008). Se ha documentado que el estrés hídrico produciría mayores limitaciones en la productividad de las plantas en comparación a las que podrían provocar otros factores estresantes (Boyer, 1985).

La capacidad para resistir al estrés hídrico puede variar entre especies (Tomás et al., 2014) y depende de la intensidad y duración de éste (Engelbrecht, 2001). Al conocer el estado hídrico de las plantas se puede estimar la magnitud del estrés, por ejemplo, a través del contenido relativo de agua (CRA), es decir, la cantidad de agua del tejido en comparación con la cantidad de agua que podría contener en hidratación completa (Azcón-Bieto & Talón, 2001). Se ha demostrado que el CRA en las hojas disminuye con el aumento del estrés hídrico (Mahfouz et al., 2020). De acuerdo al valor del CRA, el estrés por sequía es clasificado como leve, moderado y severo (Hsiao, 1973).

Para resistir a periodos de estrés hídrico, las plantas presentan respuestas a nivel fisiológico, celular y molecular (Chaves et al., 2009). Los estomas, estructuras que regulan la salida del vapor de agua y el ingreso de CO₂ en las hojas (intercambio gaseoso), son los responsables de la mayor proporción de pérdida de agua en las plantas. Por ello, uno de los mecanismos de resistencia al estrés hídrico está constituido por el cierre estomático (Taiz & Zeiger, 2006). Sin embargo, este mecanismo es considerado como uno de los mayores factores de limitación de la fotosíntesis (Flexas et al., 2014).

La productividad de las plantas depende del proceso de fotosíntesis y, en consecuencia, de la eficiencia de la planta para utilizar el agua disponible (Sharma et al.

2019). La fotosíntesis, proceso a través del cual el CO₂ atmosférico es transformado en compuestos orgánicos a través de una serie de procesos gracias a la energía lumínica (Lambers, 2019), se ve limitada cuando las plantas intentan controlar la pérdida de agua al disminuir la conductancia estomática (gs) (Flexas et al., 2006). Bajo condiciones de estrés hídrico, el cierre estomático también puede afectar el aparato fotosintético a través del daño oxidativo que producen las especies reactivas de oxígeno (ROS) (Cruz de Carvalho, 2008), que están directamente relacionadas con el grado de afectación de la actividad fotosintética (Smirnoff, 1996). Estas especies reactivas conducen a que la demanda de ATP y NADPH de la fase fotoquímica disminuya, provocando la reducción excesiva de la cadena de transporte de electrones (Logan et al., 2014), y la fotooxidación de la subunidad central D1 del fotosistema II (PSII) (Henmi et al., 2004), el cual es considerado el núcleo del proceso fotosintético (Ferreira et al., 2004). A través de la medición de la fluorescencia de la clorofila a, se ha demostrado que el rendimiento cuántico máximo del PSII (Fv/Fm) disminuye a medida que decrece el contenido de agua en las plantas (Proctor, 2010).

La vegetación asociada a sitios con presencia permanente de humedad o anegamiento constante es denominada vegetación azonal (Ahumada & Faúndez, 2007) y es característica de humedales, tales como los bofedales Andinos (Alzéraca, 1988). Los bofedales Andinos se encuentran en las tierras altas desde Venezuela hasta Chile (De Carolis, 1987; Moreau, 2002). En los Andes del sur, generalmente ocupan una banda de menor elevación (2000-3500 msnm) que en los Andes centrales (4000-5000 msnm) (Scott & Carbonell, 1986). Se desarrollan cerca de los límites hidrológicos y altitudinales para la vida vegetal (Wright, 1967) por su localización y fragmentación dentro de una matriz ambiental seca (Anthelme et al., 2014). Las comunidades de bofedales altoandinos están conformadas principalmente por plantas en cojín que forman turba, las cuales pueden ser considerados plantas fundadoras (Ellison, 2005; Meneses et al., 2014). Estas especies principalmente pertenecen a las familias Juncaceae, Cyperaceae, Asteraceae, Plantaginaceae y Poaceae (Ostria, 1987; Squeo et al., 2006; Cooper et al., 2010; Ruthsatz, 2012).

Los bofedales se abastecen de aguas subterráneas, precipitaciones o el derretimiento de los glaciares (Cooper et al., 2010, 2019; Polk et al., 2017). Esto los haría extremadamente sensibles al cambio climático, producto del retroceso glaciar y el impacto del aumento de las temperaturas (Baraer et al., 2012). A lo anterior se suman disturbios de origen antropogénico

como el cambio del uso de suelo, quema, actividad minera o drenaje, principalmente porque se reduciría la disponibilidad de agua a largo plazo, afectando negativamente la diversidad y productividad de los bofedales (Squeo et al., 2006). Dado que los bofedales se encuentran a alta elevación donde las condiciones ambientales se caracterizan por vientos de alta velocidad, radiación solar intensa, una temporada de crecimiento corta, bajas temperaturas y una capa de nieve estacional (Earle et al., 2003; Prieto et al., 2003; Squeo et al., 2006), se había considerado dichas condiciones como una barrera para las invasiones de plantas (Alpert et al., 2000). Sin embargo, condiciones más cálidas facilitarían la invasión de especies hacia elevaciones más altas (Theurillat & Guisan, 2001). De ahí que las invasiones de plantas en ecosistemas de alta montaña serían cada vez más frecuentes y severas en el futuro (Loope & Giambelluca, 1998; Walter et al., 2002), ya que el cambio climático eliminaría las limitantes abióticas que predominan en dichas zonas (Carboni et al., 2018).

Las especies exóticas (no nativas o introducidas) son aquellas que se han establecido y propagado fuera de su área de distribución natural (Callaway & Aschehoug., 2000; Byers et al., 2002; Hejda et al., 2009). Las especies exóticas invasoras serían exitosas en ambientes caracterizados por una alta disponibilidad de los recursos, en los cuales estas especies tienden a presentar rasgos asociados a crecimiento rápido, tales como mayores valores de SLA (Área foliar específica), tasa fotosintética y nitrógeno foliar (Leishman et al., 2007; 2010). Bajo condiciones de sequía, se ha descrito que especies invasoras presentan un menor crecimiento en comparación a especies nativas (Liu et al., 2017; Valliere et al., 2019; Kelso et al., 2020; Zhang et al., 2023) lo cual se podría explicar por una alta demanda de recursos de las especies invasoras.

Los Andes de Chile central (30-37°S) presenta un clima de tipo Mediterráneo (di Castri & Hajek, 1976), el cual se caracteriza por una sequía estival (Cavieres et al., 2006). En la última década, en Chile central se ha observado una reducción del 25% al 45 % en la precipitación anual (Garreaud et al., 2021). Según el Centro de Ciencia del Clima y la Resiliencia (CR2) (2015) esta tendencia se mantendría durante el siglo XXI.

Aunque los efectos del cambio climático favorecerían la invasión de plantas exóticas al eliminar la barrera abiótica, la potencial reducción de las precipitaciones podría afectar a la vegetación de bofedales altoandinos, tanto a especies nativas como a especies invasoras que han sido descritas en bofedales de los Andes de Chile central (Ginocchio et al., 2008;

Muñoz & Cavieres, 2008). Dado este contexto, sería de particular interés, comprender de acuerdo con su origen biogeográfico, ¿qué grupo de plantas presentes en los bofedales de los andes de Chile central presentará mayor resistencia a los efectos de la sequía?

Debido que el éxito de las especies vegetales exóticas invasoras es dependiente de una alta disponibilidad de recursos, se ha planteado como hipótesis que especies exóticas invasoras en bofedales altoandinos de Chile central serían menos resistentes a la sequía en comparación a especies de plantas nativas de estos ecosistemas.

El objetivo del presente estudio es determinar las respuestas fotosintéticas a condiciones de sequía de plantas nativas y exóticas de un bofedal altoandino de Chile central. Para ello, se han propuesto los siguientes objetivos específicos: (I) Determinar la fotosíntesis y la conductancia estomática de plantas nativas y exóticas de un bofedal de Chile central expuestas a condiciones de sequía. (II) Evaluar la integridad del aparato fotosintético de plantas nativas y exóticas de un bofedal de Chile central expuestas a condiciones de sequía. (III) Comparar la resistencia a sequía entre grupos de especies (nativas y exóticas) de un bofedal altoandino de Chile central.

METODOLOGIA

Área de estudio

El área de estudio corresponde a la localidad de Farellones (33°2'S, 70°1'W), ubicado en Los Andes de Chile central (30-37°S). Esta zona presenta un clima de tipo mediterráneo, con alta variabilidad interanual en las precipitaciones y sequía estival (di Castri & Hajek 1976, Aceituno 1990, Cavieres et al. 2006).

Colecta y mantención del material vegetal

En temporada de verano (marzo 2023) se colectaron individuos de las plantas nativas y exóticas (Tabla 1) creciendo en un bofedal ubicado a 3400 msnm en el sector del centro de ski Valle Nevado. Las plantas fueron obtenidas de forma manual con sus respectivos rizomas y parte del sustrato, para posteriormente ser trasladadas al invernadero de la Universidad de Concepción, en donde se trasplantaron utilizando turba y perlita en proporción 2:1. Se mantuvieron en condiciones hídricas similares a su sitio de origen hasta el inicio del experimento.

Tabla 1. Familia, origen y descripción de las especies estudiadas.

Especies	Familia	Origen	Descripción
<i>Plantago barbata</i> G. Forst. ssp. <i>barbata</i>	Plantaginaceae	Nativa	Hierba perenne. Nativa de Argentina y Chile. En Chile se encuentra en la Cordillera de los Andes de la Provincia de Huasco hasta la Provincia de Tierra del Fuego entre los 28° - 54° S (Murillo, 2010).
<i>Phleum alpinum</i> L.	Poaceae	Nativa	Hierba perenne, nativa de Asia templada, Europa, norte y sur de América (Arroyo 1992).
<i>Werneria pygmaea</i> Gillies ex Hook. & Arn. var. <i>Pygmaea</i>	Asteraceae	Nativa	Hierba perenne. Crece entre la I y la región metropolitana. Prefiere las vegas (Riedemann et al. 2019).

<i>Poa annua</i> L.	Poaceae	Exótica	Hierba anual, bienal o perenne. Originaria de Europa, es capaz de colonizar rápidamente el suelo descubierto, formando densas poblaciones que compiten fuertemente por agua y luz con especies nativas. En Chile, se encuentra entre la Región de Antofagasta y la Región de Magallanes. Además del Archipiélago de Juan Fernández e Isla de Pascua (Fuentes et al 2014).
<i>Taraxacum officinale</i> F.H. Wigg.	Asteraceae	Exótica	Hierba perenne. Originaria de Eurasia, es un importante colonizador de zonas perturbadas. Forma densas poblaciones que desplazan a la vegetación nativa. Se encuentra en todo el territorio continental. Además de Isla de Pascua (Fuentes et al 2014).

Diseño experimental

Para determinar la resistencia fotosintética de las especies nativas y exóticas en condiciones de sequía, se seleccionaron 30 individuos por especie de estudio, de los cuales 15 fueron usados como control (riego constante) y 15 asignados a un tratamiento de sequía (suspensión del riego). De los 15 en tratamiento y 15 controles se seleccionaron al azar 4 individuos de cada especie para determinar el estado hídrico de la planta mediante la determinación del CRA y 6 individuos de cada especie para determinar la tasa fotosintética máxima (A_{max}), la conductancia estomática (g_s) y la eficiencia cuántica máxima de la actividad fotoquímica del PSII (Fv/Fm) cada 7 días.

Contenido volumétrico de agua en el suelo (VWC)

Para evaluar las diferencias en el contenido hídrico entre controles y tratamiento sequía se determinó el contenido volumétrico de agua (VWC) en el sustrato, correspondiente a la proporción del volumen de agua en el sustrato dividido por el volumen total del recipiente. Para ello, en las macetas se insertaron sensores Teros 11 conectados a un registrador de datos METER ZL6 configurado para registrar cada una hora el VWC.

Contenido relativo de agua en la hoja (CRA)

Para conocer el estado hídrico y estimar la magnitud del déficit hídrico de los individuos se determinó el CRA en las hojas. Se seleccionó una hoja madura sana en cada planta y se pesó en una balanza analítica FA2104N en tres momentos, es decir, inmediatamente después de ser cortado el material foliar (Peso Fresco), tras ser hidratado en agua destilada por 24h (Peso Túrgido) y luego tras haber secado el material foliar en una estufa LABWIT ZXFD-B5090 a 70° C por 48h (Peso Seco). Se calculo según la fórmula de Bars & Weatherly (1962) como:

$$CRA = ((\text{Peso Fresco} - \text{Peso Seco}) / (\text{Peso Túrgido} - \text{Peso Seco})) * 100$$

Eficiencia fotoquímica máxima del fotosistema II (Fv/Fm)

Para evaluar la integridad del aparato fotosintético se realizaron mediciones con un fluorímetro de frecuencia modulada Mini-PAM Hansatech FMS. Para realizar las mediciones las hojas de las plantas fueron sometidas previamente a oscuridad por 30 minutos con el fin de que los centros de reacción del PSII se abrieran. Transcurrido el tiempo en oscuridad se indujo una luz inicial de baja intensidad ($0,1 \mu\text{mol de fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$) para obtener la fluorescencia mínima (F0), e inmediatamente se expuso a un pulso de luz saturante (ca. $3000 \mu\text{mol de fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$), para que los centros de reacción del PSII se cierren y así obtener la fluorescencia máxima (Fm). A partir de esto se obtuvo Fv/Fm, que es alrededor de 0,83 para plantas sanas, con valores más pequeños que indican fotoinhibición (Baker, 2008). Se calculo como:

$$Fv/Fm = (Fm - F0) / Fm$$

Tasa fotosintética máxima (A_{max}) y conductancia estomática (g_s)

Tanto la tasa fotosintética máxima (A_{max} , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) como la conductancia estomática (g_s , $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) se midieron cada 7 días con un sistema de intercambio de gases en el infrarrojo (IRGA; Infra Red Gas Analyzer) WALZ GFS-3000 equipado con cubeta LFC (Figura 1). Usando parámetros de radiación fotosintéticamente activa (PAR por sus siglas en inglés) de $1500 \mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ y 400 ppm, a una humedad relativa entre 40-60% y temperatura ambiente de 15°C .

Para las mediciones, se usó una cubeta de 3 cm^2 y cuando el material foliar no cubrió por completo el área, los datos arrojados por el equipo fueron corregidos en base al área real utilizada, la cual se obtuvo mediante el registro fotográfico analizado con el programa ImageJ 1.53K.



Figura 1. Medición de intercambio de gases utilizando WALZ GFS-3000 equipado con cubeta LFC.

Análisis estadísticos

Para facilitar la interpretación de los resultados y hacer comparables la respuesta de diferentes especies a las variables fisiológicas, se utilizó el Índice de Interacción Relativa (RII) propuesto por Armas et al. (2004), este índice tiene valores que van de -1 a 1, donde el “-1” representa el máximo efecto negativo de un tratamiento frente al control y “1” representa el máximo efecto del tratamiento frente al control, pero positivo. En el caso del valor 0, este indica un nulo efecto frente a un tratamiento. Se calculo como:

$$\text{RII} = (\text{Valor Control} - \text{Valor Tratamiento}) / (\text{Valor Control} + \text{Valor Tratamiento})$$

Para determinar las variaciones que presentó el RII en las variables fisiológicas $A_{\max}$, g_s y F_v/F_m durante el experimento, se realizaron regresiones lineales entre el RII y el tiempo (en semanas) de cada variable. De este análisis se obtuvo el valor de la pendiente, para cada especie estudiada y también tanto de acuerdo con el origen (nativo o exótico).

Valores de pendientes negativas más lejanos a cero indican mayor magnitud del efecto negativo (-) de la exposición al tratamiento sequía. Así mismo, valores de pendientes positivas (+) lejanos a cero, indican mayor magnitud del efecto, pero positivo en la exposición al tratamiento.

Para evaluar nuestra hipótesis, se llevó a cabo un análisis comparativo de las pendientes de la recta en cada variable fisiológica con la prueba t de Student. Previo a la prueba t de Student para determinar la significancia de las diferencias observadas, se verificó la homocedasticidad de los datos para garantizar su validez. Valores t indican la magnitud y dirección de la diferencia entre las pendientes comparadas y valores p, indican la significancia estadística de estas diferencias. El nivel de significancia establecido fue de 0.05, y se consideró que existía al menos alguna diferencia significativa si el valor p obtenido era menor a este umbral. Todos los análisis estadísticos se realizaron con el software R versión 4.3.2.

RESULTADOS

Contenido volumétrico del agua en el suelo (VWC)

Al inicio del estudio, todas las especies vegetales, tanto en los grupos de tratamiento como en los de control, presentaron un VWC en el suelo cercano a $0.4 \text{ m}^3/\text{m}^3$. Sin embargo, a medida que transcurrió el tiempo, y como consecuencia del cese de riego, se observó una notable disminución en el contenido volumétrico de agua en el sustrato con el tratamiento de déficit hídrico en comparación con el grupo de control (Figura 2). Este descenso en el VWC sugiere que las especies bajo tratamiento de sequía progresiva efectivamente experimentaron condiciones ambientales de pérdida de humedad en el suelo, en comparación con las especies del grupo de control que fueron continuamente regadas.

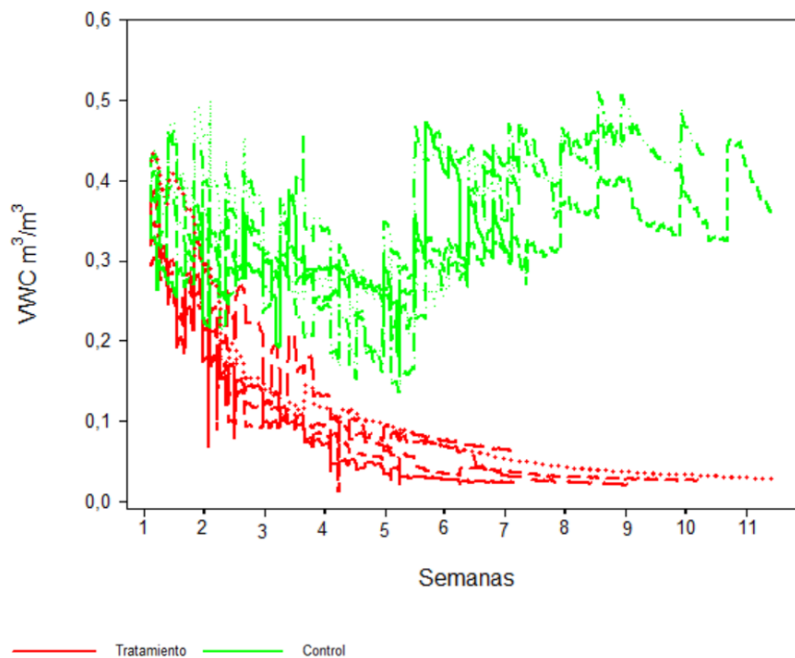


Figura 2. Contenido volumétrico de agua en el suelo (VWC) a lo largo del tiempo de todas las especies nativas y exóticas, tanto en tratamiento como en control.

Contenido relativo del agua (CRA)

En los resultados de los valores del contenido relativo de agua (CRA) (Tabla 2), se observó una disminución en todas las especies evaluadas, tanto nativas como exóticas, al comparar los valores iniciales y finales del tratamiento de sequía.

Tabla 2. Valor promedio del CRA (%) por especie y según el origen (nativa o exótica) al inicio y al final del tratamiento.

	Origen	CRA inicial	CRA final
<i>Taraxacum officinale</i>	Exótica	76,92 ± 3,41	54,75 ± 10,09
<i>Poa annua</i>	Exótica	88,92 ± 0,50	34,49 ± 8,59
<i>Phleum alpinum</i>	Nativa	90,13 ± 2,03	33,51 ± 14,08
<i>Werneria pygmaea</i>	Nativa	75,05 ± 6,10	51,48 ± 5,64
<i>Plantago barbata</i>	Nativa	77,05 ± 2,43	58,74 ± 3,58
Promedio Exóticas		82,93 ± 2,77	44,62 ± 7,23
Promedio Nativas		80,74 ± 2,89	47,91 ± 5,68

El análisis de regresión con el RII reveló que las especies exóticas presentaron una pendiente de la recta de regresión de $-0.033 (\pm 0.005 \text{ SE})$, mientras que las especies nativas mostraron una pendiente promedio de $-0.023 (\pm 0.004 \text{ SE})$ (Figura 3). La comparación de estas pendientes no reveló una diferencia estadísticamente significativa en la variación temporal tras la suspensión de riego en el Contenido Relativo del Agua (CRA) entre las especies exóticas y las nativas ($t = -1.532$, $p = 0.368$).

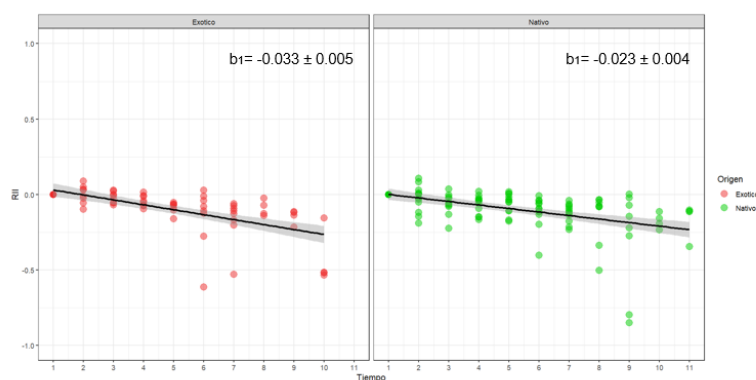


Figura 3. Pendiente de la recta del Índice de Interacción Relativa para el Contenido Relativo del Agua (CRA) de acuerdo con el origen nativo o exótico a lo largo del tiempo.

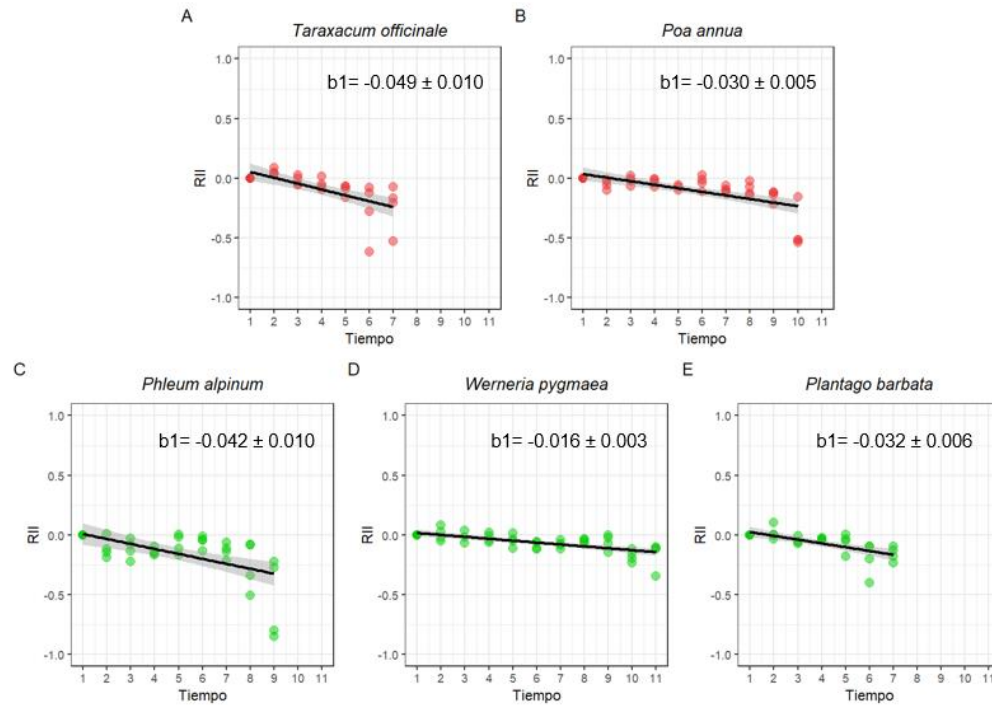


Figura 4. Pendiente de la recta del Índice de Interacción Relativa del contenido relativo de agua (CRA) para cada especie. Exóticas: A) *Taraxacum officinale*, B) *Poa annua* y Nativas: C) *Phleum alpinum*, D) *Werneria pygmaea* y E) *Plantago barbata*.

Al comparar la pendiente entre cada par de especies (Figura 4 y Tabla 3), ninguna de las comparaciones resultó en una significancia estadística, sugiriendo que no hay diferencias entre las especies comparadas.

Tabla 3. Valor p de comparación de la pendiente del CRA entre cada par de especie. El símbolo – se usó para completar celdas con valores repetidos y celdas de especies que no se compararon con ellas mismas.

	<i>Taraxacum officinale</i>	<i>Poa annua</i>	<i>Phleum alpinum</i>	<i>Werneria pygmaea</i>	<i>Plantago barbata</i>
<i>Taraxacum officinale</i>	-	-	-	-	-
<i>Poa annua</i>	0.3452	-	-	-	-
<i>Phleum alpinum</i>	0.6881	0.4844	-	-	-
<i>Werneria pygmaea</i>	0.1975	0.2518	0.2391	-	-
<i>Plantago barbata</i>	0.3855	0.8621	0.5515	0.2574	-

Eficiencia fotoquímica máxima del PSII (Fv/Fm)

En los resultados de los valores de la eficiencia fotoquímica máxima del fotosistema II (Fv/Fm) (Tabla 4), se observó una disminución en todas las especies evaluadas, tanto nativas como exóticas, al comparar los valores iniciales y finales del tratamiento de sequía.

Tabla 4. Valor promedio de Fv/Fm por especie y según el origen (nativa o exótica) al inicio y al final del tratamiento.

	Origen	Fv/Fm inicial	Fv/Fm final
<i>Taraxacum officinale</i>	Exótica	0,85 ± 0,01	0,81 ± 0,01
<i>Poa annua</i>	Exótica	0,80 ± 0,01	0,66 ± 0,04
<i>Phleum alpinum</i>	Nativa	0,84 ± 0,00	0,74 ± 0,05
<i>Werneria pygmaea</i>	Nativa	0,85 ± 0,01	0,76 ± 0,03
<i>Plantago barbata</i>	Nativa	0,81 ± 0,02	0,83 ± 0,07
Promedio Exóticas		0,83 ± 0,01	0,74 ± 0,03
Promedio Nativas		0,83 ± 0,01	0,75 ± 0,02

El análisis de regresión con el RII reveló que las especies exóticas presentaron una pendiente de la recta de regresión de $-0.005 (\pm 0.002 \text{ SE})$, mientras que las especies nativas mostraron una pendiente promedio de $-0.006 (\pm 0.001 \text{ SE})$ (Figura 5). La comparación de estas pendientes no reveló una diferencia estadísticamente significativa en la variación temporal tras la suspensión de riego en Fv/Fm entre las especies exóticas y las nativas ($t = 0.2555$, $p = 0.8408$).

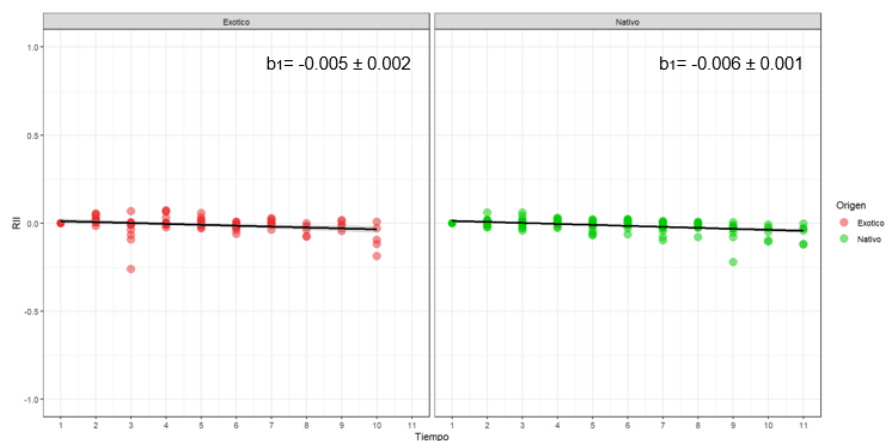


Figura 5. Pendiente de la recta del Índice de Interacción Relativa para Fv/Fm de acuerdo con el origen nativo o exótico a lo largo del tiempo.

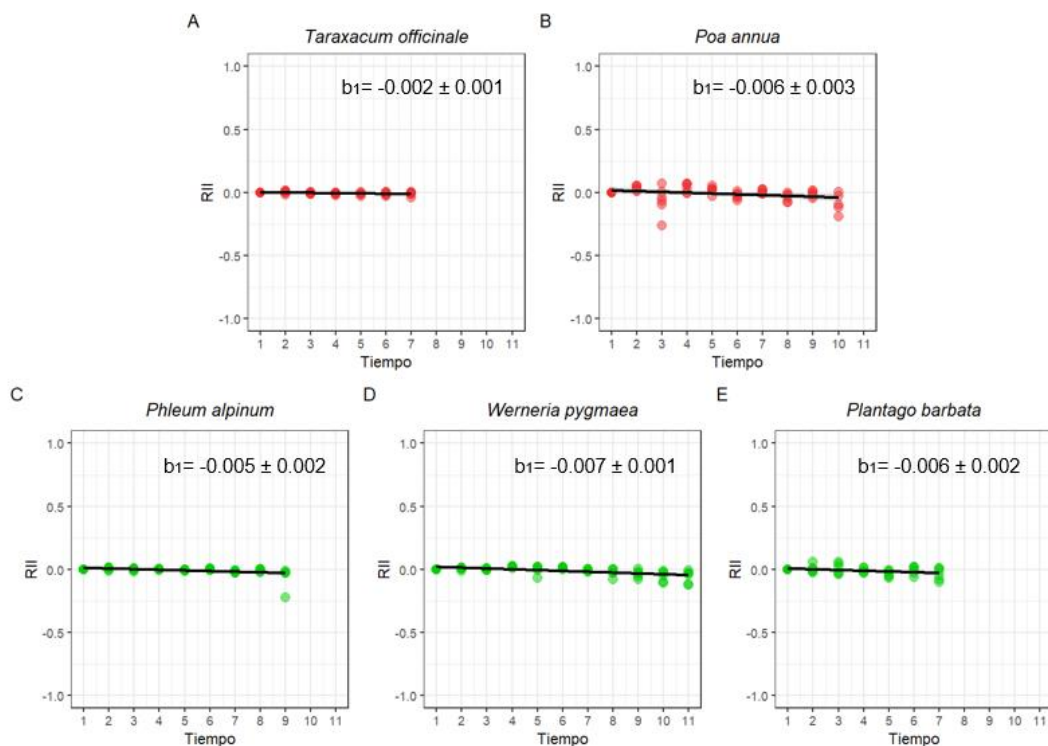


Figura 6. Pendiente de la recta del Índice de Interacción Relativa de Fv/Fm para cada especie. Exóticas: A) *Taraxacum officinale*, B) *Poa annua* y Nativas: C) *Phleum alpinum*, D) *Werneria pygmaea* y E) *Plantago barbata*.

Al comparar la pendiente entre cada par de especies (Figura 6 y Tabla 5), ninguna de las comparaciones resultó en una significancia estadística, sugiriendo que no hay diferencias entre las especies comparadas.

Tabla 5. Valor p de comparación de la pendiente de Fv/Fm entre cada par de especie. El símbolo – se usó para completar celdas con valores repetidos y celdas de especies que no se compararon con ellas mismas.

	<i>Taraxacum officinale</i>	<i>Poa annua</i>	<i>Phleum alpinum</i>	<i>Werneria pygmaea</i>	<i>Plantago barbata</i>
<i>Taraxacum officinale</i>	-	-	-	-	-
<i>Poa annua</i>	0.3821	-	-	-	-
<i>Phleum alpinum</i>	0.3690	0.7597	-	-	-
<i>Werneria pygmaea</i>	0.1979	0.9372	0.5841	-	-
<i>Plantago barbata</i>	0.3969	0.9398	0.8179	0.8570	-

Tasa fotosintética máxima (A_{max})

En los resultados de los valores de la tasa fotosintética máxima (A_{max}) (Tabla 6), se observó una disminución en todas las especies evaluadas, tanto nativas como exóticas, al comparar los valores iniciales y finales del tratamiento de sequía.

Tabla 6. Valor promedio de A_{max} por especie y según el origen (nativa o exótica) al inicio y al final del tratamiento.

	Origen	A_{max} inicial	A_{max} final
<i>Taraxacum officinale</i>	Exótica	$5,22 \pm 1,85$	$2,91 \pm 0,28$
<i>Poa annua</i>	Exótica	$3,17 \pm 0,95$	$1,12 \pm 0,51$
<i>Phleum alpinum</i>	Nativa	$4,32 \pm 0,78$	$1,76 \pm 0,44$
<i>Werneria pygmaea</i>	Nativa	$14,85 \pm 2,52$	$3,69 \pm 0,37$
<i>Plantago barbata</i>	Nativa	$6,21 \pm 1,07$	$1,92 \pm 0,51$
Promedio Exóticas		$4,20 \pm 1,04$	$2,10 \pm 0,39$
Promedio Nativas		$8,20 \pm 1,32$	$2,54 \pm 0,33$

El análisis de regresión con el RII reveló que las especies exóticas presentaron una pendiente de la recta de regresión de $-0.050 (\pm 0.011 \text{ SE})$, mientras que las especies nativas mostraron una pendiente promedio de $-0.037 (\pm 0.008 \text{ SE})$ (Figura 7). La comparación de estas pendientes no reveló una diferencia estadísticamente significativa en la variación temporal tras la suspensión de riego en A_{max} entre las especies exóticas y las nativas ($t = -0.984$, $p = 0.505$). Sin embargo, es importante mencionar que las especies nativas sobrevivieron una semana más al tratamiento que las especies exóticas.

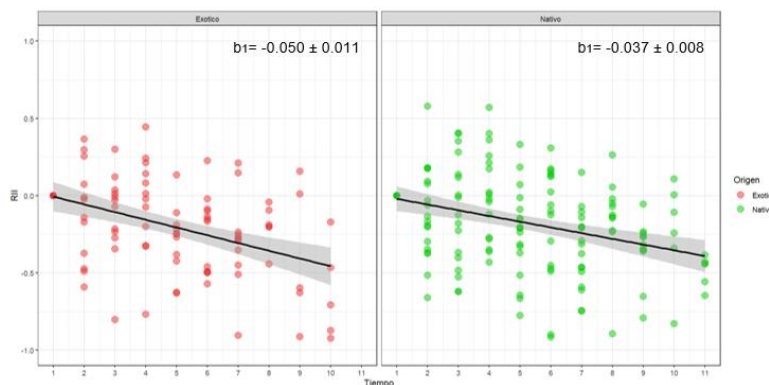


Figura 7. Pendiente de la recta del Índice de Interacción Relativa para la Tasa fotosintética máxima (A_{max}) de acuerdo con el origen nativo o exótico a lo largo del tiempo.

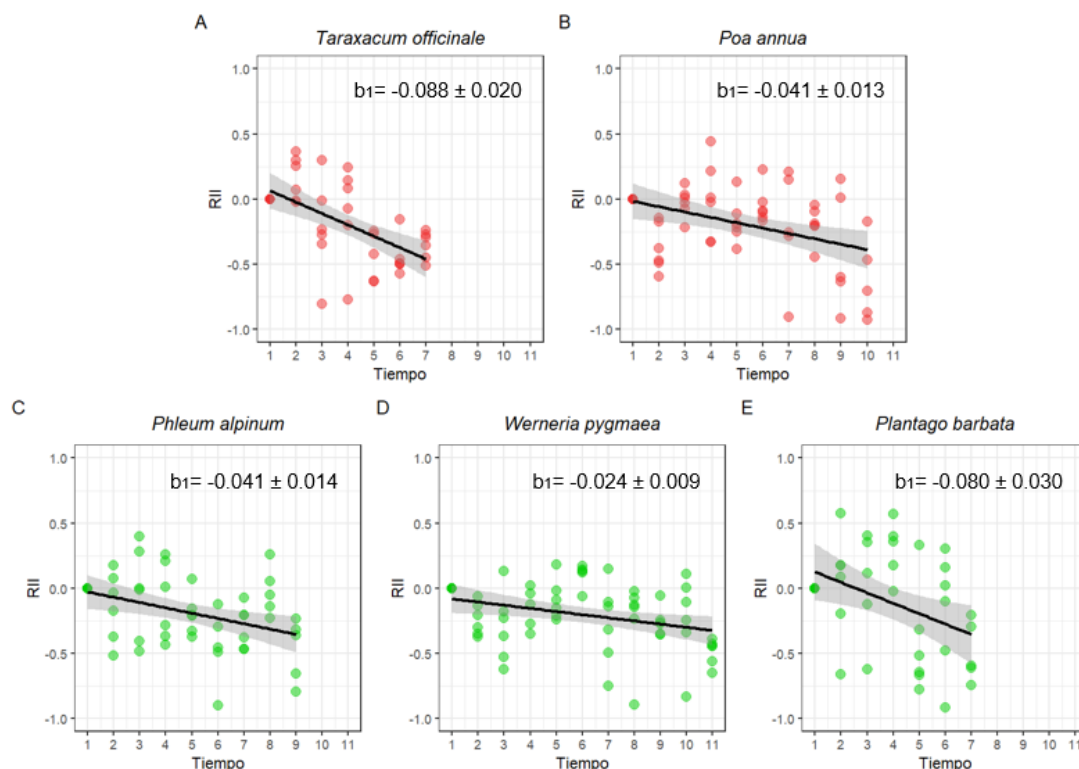


Figura 8. Pendiente de la recta del Índice de Interacción Relativa de Amax para cada especie. Exóticas: A) *Taraxacum officinale*, B) *Poa annua* y Nativas: C) *Phleum alpinum*, D) *Werneria pygmaea* y E) *Plantago barbata*.

Al comparar la pendiente de $A_{\max}$ entre cada par de especies (Figura 8 y Tabla 7), ninguna de las comparaciones resultó en una significancia estadística, sugiriendo que no hay diferencias entre las especies comparadas.

Tabla 7. Valor p de comparación de la pendiente de $A_{\max}$ entre cada par de especie. El símbolo – se usó para completar celdas con valores repetidos y celdas de especies que no se compararon con ellas mismas.

	<i>Taraxacum officinale</i>	<i>Poa annua</i>	<i>Phleum alpinum</i>	<i>Werneria pygmaea</i>	<i>Plantago barbata</i>
<i>Taraxacum officinale</i>	-	-	-	-	-
<i>Poa annua</i>	0.2946	-	-	-	-
<i>Phleum alpinum</i>	0.2973	0.9828	-	-	-
<i>Werneria pygmaea</i>	0.2051	0.4830	0.5071	-	-
<i>Plantago barbata</i>	0.8637	0.4481	0.4473	0.3277	-

Conductancia estomática (g_s)

En los resultados de los valores de la conductancia estomática (g_s) (Tabla 8), se observó una disminución en todas las especies evaluadas, tanto nativas como exóticas, al comparar los valores iniciales y finales del tratamiento de sequía.

Tabla 8. Valor promedio de g_s por especie y según el origen (nativa o exótica) al inicio y al final del tratamiento.

	Origen	g_s inicial	g_s final
<i>Taraxacum officinale</i>	Exótica	$330 \pm 92,01$	$110 \pm 16,67$
<i>Poa annua</i>	Exótica	$521 \pm 111,63$	$40,48 \pm 18,93$
<i>Phleum alpinum</i>	Nativa	$387 \pm 115,18$	$43,50 \pm 10,33$
<i>Werneria pygmaea</i>	Nativa	$453 \pm 75,58$	$52,80 \pm 5,74$
<i>Plantago barbata</i>	Nativa	$724 \pm 11,29$	$190 \pm 97,48$
Promedio Exóticas		$478 \pm 63,33$	$75,34 \pm 16,62$
Promedio Nativas		$535,77 \pm 66,77$	$92,15 \pm 33,15$

El análisis de regresión con el RII reveló que las especies exóticas presentaron una pendiente de la recta de regresión de $-0.046 (\pm 0.011 \text{ SE})$, mientras que las especies nativas mostraron una pendiente promedio de $-0.036 (\pm 0.008 \text{ SE})$ (Figura 9). La comparación de estas pendientes no reveló una diferencia estadísticamente significativa en la variación temporal tras la suspensión de riego en g_s entre las especies exóticas y las nativas ($t = -0.9839$, $p = 0.5052$).

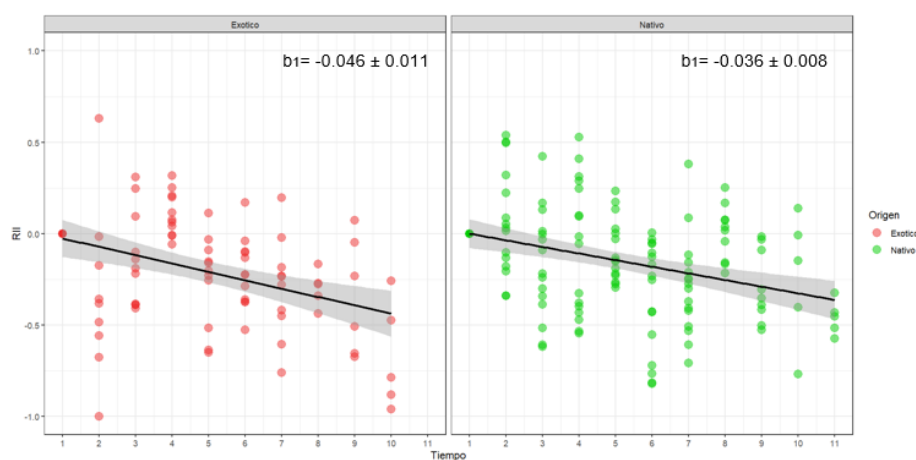


Figura 9. Pendiente de la recta del Índice de Interacción Relativa para la Conductancia estomática (g_s) de acuerdo con el origen nativo o exótico a lo largo del tiempo.

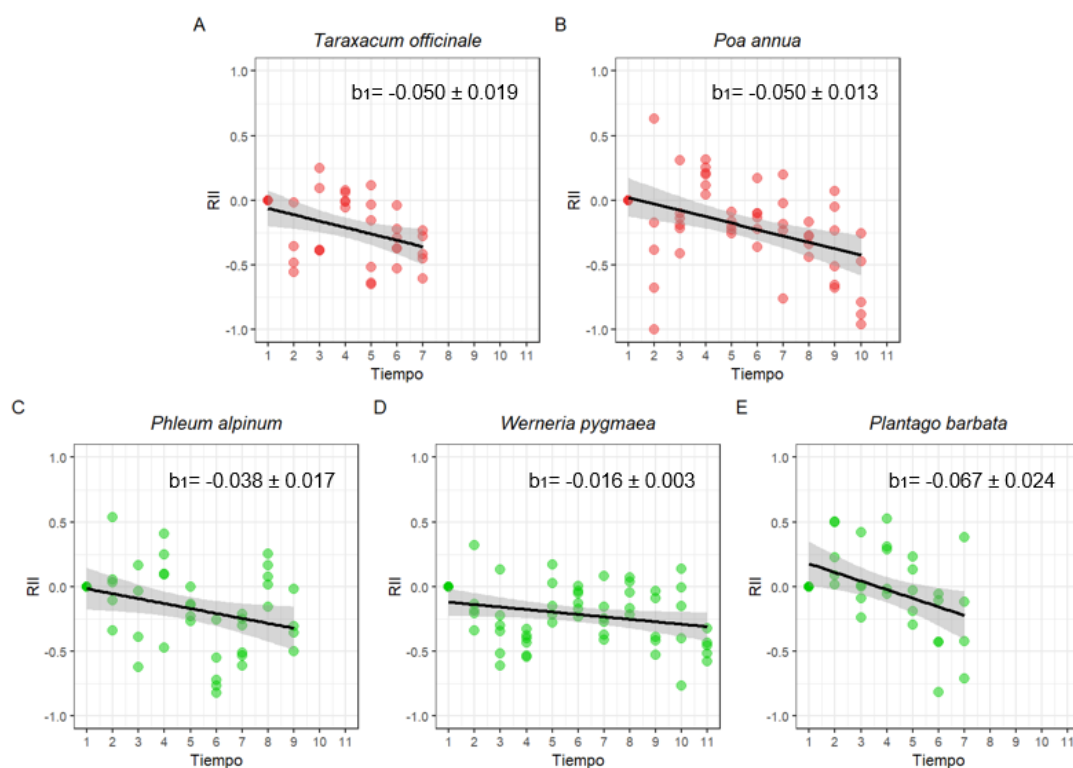


Figura 10. Pendiente de la recta del Índice de Interacción Relativa de la Conductancia estomática para cada especie. Exóticas: A) *Taraxacum officinale*, B) *Poa annua* y Nativas: C) *Phleum alpinum*, D) *Werneria pygmaea* y E) *Plantago barbata*.

Al comparar la pendiente de g_s entre cada par de especie (Figura 10 y Tabla 9), ninguna de las comparaciones resultó en una significancia estadística, sugiriendo que no hay diferencias entre las especies comparadas.

Tabla 9. Valor p de comparación de la pendiente de g_s entre cada par de especie. El símbolo – se usó para completar celdas con valores repetidos y celdas de especies que no se compararon con ellas mismas.

	<i>Taraxacum officinale</i>	<i>Poa annua</i>	<i>Phleum alpinum</i>	<i>Werneria pygmaea</i>	<i>Plantago barbata</i>
<i>Taraxacum officinale</i>	-	-	-	-	-
<i>Poa annua</i>	0.9935	-	-	-	-
<i>Phleum alpinum</i>	0.7331	0.6945	-	-	-
<i>Werneria pygmaea</i>	0.3288	0.2575	0.4231	-	-
<i>Plantago barbata</i>	0.6799	0.6597	0.5164	0.2877	-

DISCUSIÓN

El objetivo de este estudio fue evaluar las respuestas fotosintéticas a la sequía de especies nativas y exóticas en los bofedales de los Andes centrales, con el fin de determinar si las especies nativas son más resistentes a condiciones de estrés hídrico. Se planteó que las especies exóticas, al priorizar la adquisición de recursos para crecer y reproducirse rápidamente en nuevos ambientes, compensarían esta ventaja con una baja inversión en mecanismos de defensa. Esto, a su vez, las haría menos resistentes a condiciones estresantes como el déficit hídrico, en comparación con las especies nativas. Sin embargo, nuestros resultados no apoyan nuestra hipótesis. En nuestro estudio, la resistencia al déficit hídrico no difirió significativamente entre especies nativas y exóticas. Las mediciones del contenido relativo del agua, el rendimiento fotoquímico, la tasa fotosintética y la conductancia estomática fueron similares para todas las especies estudiadas, independientemente de su origen biogeográfico.

Nuestros hallazgos no son consistentes con los encontrados por Liu et al. (2016) y Sorte et al. (2012), quienes también observaron que las especies exóticas invasoras tendían a ser ligeramente menos tolerantes a la sequía que las especies nativas, aunque no de manera significativa. Sin embargo, estos metaanálisis abarcaron un amplio espectro de especies procedentes de diversos ambientes. Tampoco concuerdan con otros estudios donde especies exóticas mostraron menor resistencia a condiciones de sequía (Valliere et al., 2019; Kelso et al., 2020; Zhang et al., 2023).

Tanto *Poa annua* como *Taraxacum officinale* han sido descritas como sensibles a la sequía (Brock & Galen 2005; Carroll et al. 2022). Por ejemplo, Brock y Galen (2005) observaron que *T. officinale* experimentó una disminución significativa en su tasa fotosintética en comparación con sus congéneres nativos en la tundra alpina. En la tundra alpina, las plantas nativas enfrentan condiciones similares a las de los Andes de Chile Central (Billings 1987; Kammer y Mohl 2002), esto sugiere que la vegetación zonal nativa estaría mejor adaptada a condiciones estresantes como la sequía. Sin embargo, a diferencia de este, las especies nativas de los Andes de Chile Central evaluadas en nuestro estudio corresponde a vegetación azonal que crece en bofedales, es decir, en lugares anegados donde existe una clara dependencia del aporte hídrico para la vegetación azonal (Ahumada & Faúndez 2009). Esta dependencia podría suponer una desventaja para las especies nativas cuando se

enfrentan a condiciones de sequía, resultando en similitudes en su respuesta a las variables fisiológicas estudiadas.

En este estudio, al analizar el impacto de acuerdo a los valores de la pendiente, se observó que entre las especies exóticas *T. officinale* fue la más afectada, tanto en el CRA como en $A_{\max}$, con una supervivencia de 7 semanas. *P. annua* mostró la misma afectación que *T. officinale* en g_s pero los valores netos disminuyeron considerablemente más, pasando de una g_s inicial de $521 \pm 111,63$ a una g_s final de $40,48 \pm 18,93$, con una supervivencia de 10 semanas. Estos resultados sugieren que *P. annua* puede tener una mayor capacidad de resistencia en comparación con *T. officinale* que podría ser atribuida al impacto en la g_s de *P. annua*, este sacrificio temporal en la fijación de carbono permite a la planta conservar el agua, incrementando así sus posibilidades de sobrevivir hasta que las condiciones mejoren (Claeys & Inze 2013).

Por otro lado, entre las especies nativas, *Plantago barbata* fue la que se vio más afectada por las limitaciones en $A_{\max}$ y g_s con una supervivencia de 7 semanas. Seguida por *Phleum alpinum* que tuvo mayores impactos en el CRA, siguiendo a *P. barbata* en $A_{\max}$ y g_s , pero con una supervivencia de 9 semanas. *Werneria pygmaeae* fue la especie más resistente al tratamiento de sequía, finalizando el experimento en la semana 11, donde los impactos más negativos se observaron en la pendiente de su CRA. Entre las especies nativas, *P. barbata* se observa como la más vulnerable frente a eventuales escenarios secos y a *W. pygmaeae* como la más resistente, que a pesar del impacto en su CRA resistió al tratamiento de sequía más que las otras plantas, esto podría indicar que tiene mecanismos eficientes de adaptación y resistencia al estrés hídrico (Yang et al. 2021). Por ejemplo, *W. pygmaeae* si bien mostró una gran caída en su tasa fotosintética pasando de una $A_{\max}$ inicial de $14,85 \pm 2,52$ a una $A_{\max}$ final $3,69 \pm 0,37$ en 11 semanas, al observar las pendientes (Figura 8) podría decirse que fue más gradual que *P. barbata* donde en 7 semanas paso de una $A_{\max}$ inicial de $6,21 \pm 1,07$ a una $A_{\max}$ final $1,92 \pm 0,51$.

Es importante considerar el ambiente particular en el que se realizó este estudio, ya que las plantas evaluadas crecen en bofedales, donde el acceso al agua es constante, lo que podría influir en la similitud de las respuestas fisiológicas observadas entre especies nativas y exóticas. A diferencia de estudios previos realizados en ambientes más secos o sujetos a fluctuaciones hídricas significativas, en los cuales se observó una mayor vulnerabilidad de

las especies exóticas frente a la sequía, nuestras plantas están adaptadas a condiciones con abundante disponibilidad de agua. Esta constante disponibilidad podría haber inducido una convergencia en la respuesta de las especies, haciendo que las diferencias esperadas en la resistencia al déficit hídrico entre especies nativas y exóticas no fueran tan evidentes.

Sin embargo, es necesario continuar investigando, ya que el número de especies estudiadas fue limitado. Además, dado que las especies fueron recolectadas directamente del bofedal, es posible que existieran diferencias en su ontogenia (Comas et al., 2013) que hayan influido en la respuesta de las variables fisiológicas evaluadas.

CONCLUSIÓN

En conclusión, nuestros resultados sugieren que, bajo condiciones de sequía, no se puede afirmar que las especies nativas de bofedal en los Andes de Chile central sean más resistentes que las especies exóticas. Aunque se observó una tendencia hacia una menor resistencia al estrés hídrico en las especies exóticas, los análisis no mostraron diferencias significativas entre ambos grupos. Estos hallazgos subrayan la importancia de considerar las características específicas del entorno, como la constante disponibilidad de agua en los bofedales, que podría haber reducido las diferencias esperadas en la resistencia al déficit hídrico. Además, destacan la necesidad de realizar estudios más amplios para obtener una comprensión más profunda de las dinámicas entre especies nativas y exóticas en estos ecosistemas. Estos resultados proporcionan una base para futuras investigaciones y enfatizan la importancia de la gestión de especies exóticas invasoras en los bofedales, especialmente en un contexto de cambio climático que podría alterar significativamente la disponibilidad de agua y las condiciones ambientales.

ANEXO

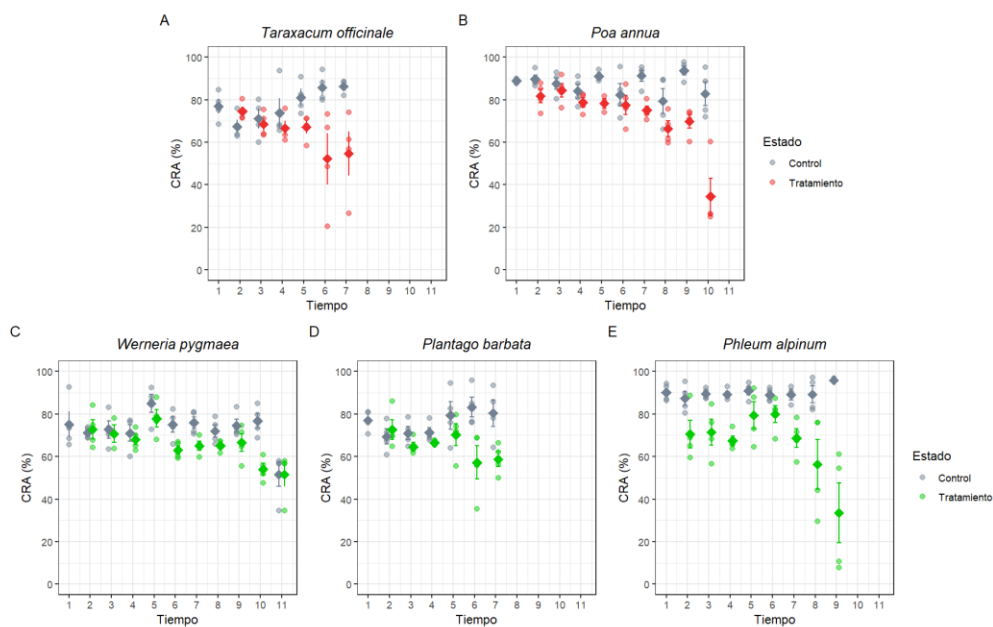


Figura 11. Valores del CRA para cada especie. Exóticas: A) *Taraxacum officinale*, B) *Poa annua* y Nativas: C) *Phleum alpinum*, D) *Werneria pygmaea* y E) *Plantago barbata*.

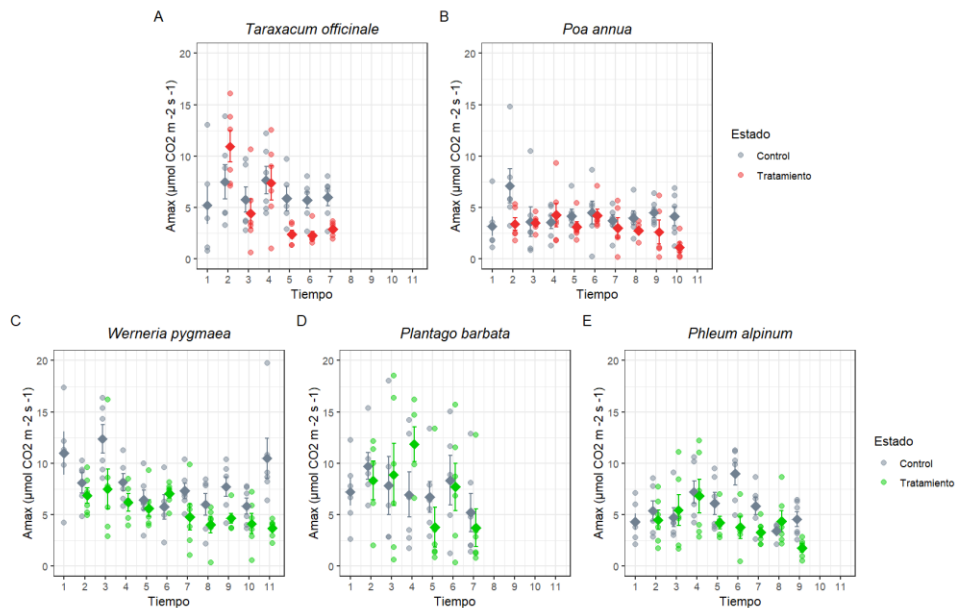


Figura 12. Valores de Amax para cada especie. Exóticas: A) *Taraxacum officinale*, B) *Poa annua* y Nativas: C) *Phleum alpinum*, D) *Werneria pygmaea* y E) *Plantago barbata*.

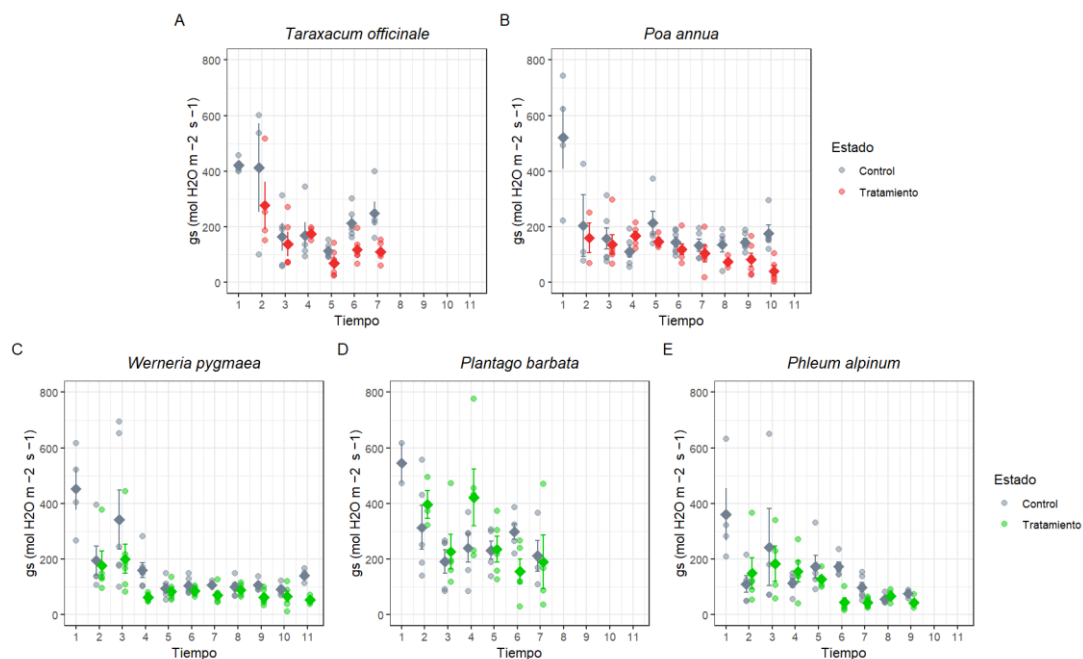


Figura 13. Valores de g_s para cada especie. Exóticas: A) *Taraxacum officinale*, B) *Poa annua* y Nativas: C) *Phleum alpinum*, D) *Werneria pygmaea* y E) *Plantago barbata*.

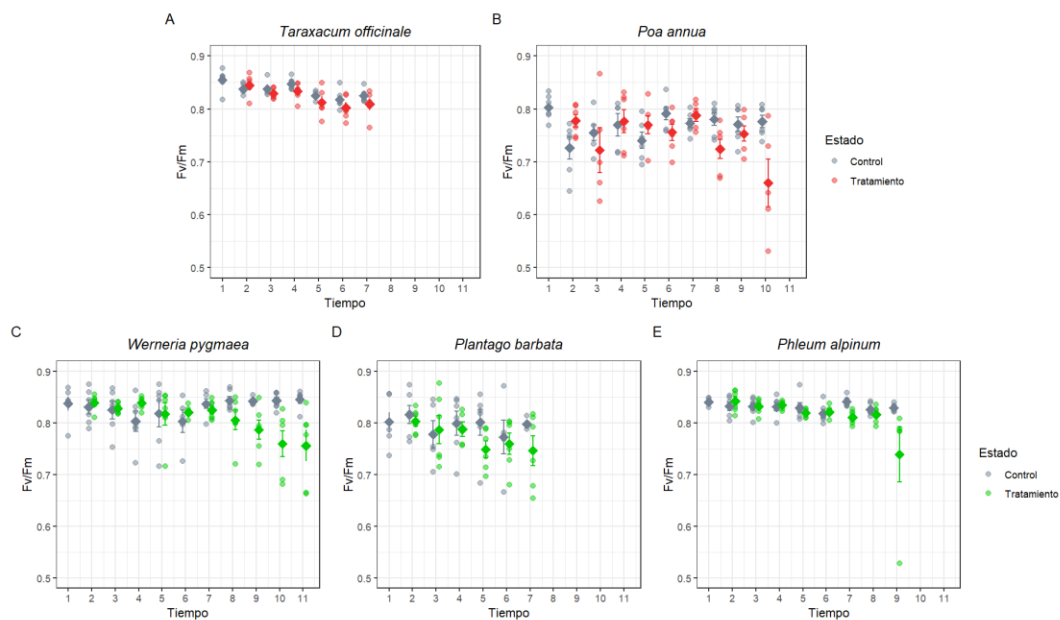


Figura 14. Valores de F_v/F_m para cada especie. Exóticas: A) *Taraxacum officinale*, B) *Poa annua* y Nativas: C) *Phleum alpinum*, D) *Werneria pygmaea* y E) *Plantago barbata*.

LITERATURA CITADA

- Aceituno, P. 1990. Anomalías climáticas en la región sudamericana durante los extremos de la oscilación austral. *Revista Geofísica* 32: 65-78.
- Ahumada, M., & Faúndez, L. 2007. Manual de reconocimiento de especies de flora de las veranadas: Región de Coquimbo. Servicio Agrícola y Ganadero, División de Protección de Recursos Naturales Renovables, Coquimbo.
- Alpert, P., Bone, E., & Holzapfel, C. 2000. Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. *Perspectives in plant ecology, evolution and systematics*, 3(1), 52-66.
- Alzérreca, A. 1988. Descripción y análisis de los ecosistemas altiplano y altoandino de Bolivia. *Artículo IICA*, 23.
- Anjum, S. A., Xie, X., Wang, L. C., Saleem, M. F., Man, C., & Lei, W. 2011. Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress. *African journal of agricultural research*, 6(9), 2026-2032.
- Anthelme, F., Cavieres, L. A., & Dangles, O. 2014. Facilitation among plants in alpine environments in the face of climate change. *Frontiers in plant science*, 5, 387.
- Armas, C., Odiales, R. & Pugnaire, F. I. 2004. Measuring plant interactions: a new comparative index. *Ecology*, 85(10), 2682-2686.
- Azcón-Bieto, J., & Talón, M. 2001. Capítulo 18. Fundamentos de fisiología vegetal. 2da reimpresión.
- Baraer, M., Mark, B. G., McKENZIE, J. M., Condom, T., Bury, J., Huh, K. I., ... & Rathay, S. 2012. Glacier recession and water resources in Peru's Cordillera Blanca. *Journal of Glaciology*, 58(207), 134-150.
- Barss, H. D. & Weatherly, P. E. 1962. Physiological indices for high yield potential in wheat. *Indian Journal of Plant Physiology*, 25, 352-357.

- Blom, C. W. P. M., & Voeselek, L. A. C. J. 1996. Flooding: the survival strategies of plants. *Trends in ecology & evolution*, 11(7), 290-295.
- Boyer, JS. 1985. Transporte de agua. *Revisión anual de fisiología vegetal*, 36 (1), 473-516.
- Brilli, F., Hörtnagl, L., Hammerle, A., Haslwanter, A., Hansel, A., Loreto, F., & Wohlfahrt, G. 2011. Leaf and ecosystem response to soil water availability in mountain grasslands. *Agricultural and Forest Meteorology*, 151(12), 1731-1740.
- Brock, M. T., & Galen, C. (2005). Drought tolerance in the alpine dandelion, *Taraxacum ceratophorum* (Asteraceae), its exotic congener *T. officinale*, and interspecific hybrids under natural and experimental conditions. *American Journal of Botany*, 92(8), 1311–1321.
- Byers, J. E., Reichard, S., Randall, J. M., Parker, I. M., Smith, C. S., Lonsdale, W. M., ... & Hayes, D. 2002. Directing research to reduce the impacts of nonindigenous species. *Conservation Biology*, 16(3), 630-640.
- Callaway, R. M., & Aschehoug, E. T. 2000. Invasive plants versus their new and old neighbors: a mechanism for exotic invasion. *Science*, 290(5491), 521-523.
- Carbonell, M., & Scott, D. A. (1986). *A directory of neotropical wetlands*.
- Carboni, M., Gueguen, M., Barros, C., Georges, D., Boulangeat, I., Douzet, R., ... & Thuiller, W. 2018. Simulating plant invasion dynamics in mountain ecosystems under global change scenarios. *Global Change Biology*, 24(1), e289-e302.
- Carroll, DE, Brosnan, JT, Trigiano, RN, Horvath, BJ, Shekoofa, A., y Mueller, TC (2021). Comprensión actual del ciclo de vida de *Poa annua*. *Crop Science*, 61 (3), 1527-1537.
- Cavieres, LA, Peñaloza, A., & Kalin Arroyo, M. 2000. Fajas altitudinales de vegetación en los Andes altos de Chile central (33°S). *Revista Chilena de Historia Natural*, 73(2).
- Centro de Ciencia del Clima y la Resiliencia (CR)2. 2015. La megasequía 2010-2015: Una lección para el futuro.

- Claeys, H., & Inze, D. (2013). *The Agony of Choice: How Plants Balance Growth and Survival under Water-Limiting Conditions*. *PLANT PHYSIOLOGY*, 162(4), 1768–1779. doi:10.1104/pp.113.220921
- Cooper, D. J., Wolf, E. C., Colson, C., Vering, W., Granda, A., & Meyer, M. 2010. Alpine peatlands of the Andes, cajamarca, Peru. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 42(1), 19–33.
- Cooper, D.J., J. Sueltenfuss, E. Oyague, K. Yager, D. Slayback, E.M.C. Caballero, ... and B.G. Mark. 2019. Drivers of peatland water table dynamics in the central Andes, Bolivia and Peru. *Hydrological Processes* 33: 1913–1925.
- Cruz de Carvalho, M. H. 2008. Drought stress and reactive oxygen species: production, scavenging and signaling. *Plant signaling & behavior*, 3(3), 156-165.
- Cuesta, F., Llambí, L. D., Huggel, C., Drenkhan, F., Gosling, W. D., Muriel, P., ... & Tovar, C. (2019). New land in the Neotropics: a review of biotic community, ecosystem, and landscape transformations in the face of climate and glacier change. *Regional Environmental Change*, 19, 1623-1642.
- Chaves, M. M., Flexas, J., & Pinheiro, C. 2009. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. *Annals of botany*, 103(4), 551-560.
- Damgaard, C. 2018. The joint distribution of pin-point plant cover data: a reparametrized Dirichlet--multinomial distribution. arXiv preprint arXiv:1808.04582.
- De Carolis, G. D. 1987. Descripción del sistema ganadero y hábitos alimentarios de camélidos domésticos y ovinos en el bofedal de Parinacota. Agr. Eng. Dissertation.
- Di Castri, F., Hajek, E. 1976. Bioclimatología de Chile. Santiago, Chile: Universidad Católica de Chile.
- Domic, A. I., Capriles, J. M., Meneses, R. I., & Pacheco, P. (2021). Plant community assembly is predicted by an environmental gradient in high-altitude wetlands in the semiarid western Bolivian Andes. *Mires & Peat*, (27).

Earle, L. R., Warner, B. G., & Aravena, R. 2003. Rapid development of an unusual peat-accumulating ecosystem in the Chilean Altiplano. *Quaternary Research*, 59(1), 2-11.

Eksteen, A. B., Grzeskowiak, V., Jones, N. B., & Pammenter, N. W. 2013. Stomatal characteristics of *Eucalyptus grandis* clonal hybrids in response to water stress. *Southern Forests: a Journal of Forest Science*, 75(3), 105-111.

Engelbrecht, B. M., & Kursar, T. A. 2003. Comparative drought-resistance of seedlings of 28 species of co-occurring tropical woody plants. *Oecologia*, 136, 383-393.

Evans JR, Loreto F. 2000. Acquisition and diffusion of CO₂ in higher plant leaves. In: Leegood RC, Sharkey TD, von Caemmerer S eds. *Photosynthesis: Physiology and Metabolism*. Dordrecht: Springer Netherlands, 321–351.

Ferreira, K. N., Iverson, T. M., Maghlaoui, K., Barber, J., & Iwata, S. 2004. Architecture of the photosynthetic oxygen-evolving center. *Science*, 303(5665), 1831-1838.

Flexas, J., Diaz-Espejo, A., Gago, J., Gallé, A., Galmés, J., Gulías, J., & Medrano, H. 2014. Photosynthetic limitations in Mediterranean plants: a review. *Environmental and Experimental Botany*, 103, 12-23.

Flexas, J., Ribas-Carbó, M., Bota, J., Galmés, J., Henkle, M., Martínez-Cañellas, S., & Medrano, H. 2006. Decreased Rubisco activity during water stress is not induced by decreased relative water content but related to conditions of low stomatal conductance and chloroplast CO₂ concentration. *New phytologist*, 172(1), 73-82.

Fuentes N, P Sánchez, A Pauchard, J Urrutia, L Cavieres & A Marticorena. 2014. *Plantas Invasoras del Centro-Sur de Chile: Una Guía de Campo*. Laboratorio de Invasiones Biológicas (LIB), Concepción, Chile.

Garreaud, R. D., Clem, K., & Veloso, J. V. 2021. The South Pacific pressure trend dipole and the southern blob. *Journal of Climate*, 34(18), 7661-7676.

Ginocchio, R., Hepp, J., Bustamante, E., Silva, Y., De La Fuente, L.M., ... & Anic, V. 2008. Importance of water quality on plant abundance and diversity in high-alpine meadows

of the Yerba Loca Natural Sanctuary at the Andes of north-central Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 81(4), 469-488.

Hanson, AD y Hitz, WD. 1982. Respuestas metabólicas de los mesófitos a los déficits hídricos de las plantas. *Revisión anual de fisiología vegetal*, 33 (1), 163-203.

Hejda, M., Pyšek, P., & Jarošík, V. 2009. Impact of invasive plants on the species richness, diversity and composition of invaded communities. *Journal of ecology*, 97(3), 393-403.

Henmi T., Miyao M., Yamamoto Y. 2004. Release and reactiveoxygen- mediated damage of the oxygen-evolving complex subunits of PSII during photoinhibition. – *Plant Cell Physiol.* 45: 243-250.

Hirota, M., Holmgren, M., Van Nes, E. H., & Scheffer, M. 2011. Global resilience of tropical forest and savanna to critical transitions. *Science*, 334(6053), 232-235.

Hsiao, Theodore C. "Plant responses to water stress." *Annual review of plant physiology* 24.1 (1973): 519-570.

Kelso, M. A., Wigginton, R. D., & Grosholz, E. D. 2020. Nutrients mitigate the impacts of extreme drought on plant invasions. *Ecology*, 101(4).

Lambers, H., Oliveira, R. S., Lambers, H., & Oliveira, R. S. 2019. Plant water relations. *Plant physiological ecology*, 187-263.

Leishman, M. R., Haslehurst, T., Ares, A., & Baruch, Z. (2007). Leaf trait relationships of native and invasive plants: community-and global-scale comparisons. *New Phytologist*, 176(3), 635-643.

Leishman, M. R., Thomson, V. P., & Cooke, J. (2010). Native and exotic invasive plants have fundamentally similar carbon capture strategies. *Journal of Ecology*, 98(1), 28-42.

Leung, J., & Giraudat, J. (1998). Absciscic acid signal transduction. *Annual review of plant biology*, 49(1), 199-222.

Liu, Y., Oduor, A. M., Zhang, Z., Manea, A., Tooth, I. M., Leishman, M. R., ... & Van Kleunen, M. 2017. Do invasive alien plants benefit more from global environmental change than native plants?. *Global Change Biology*, 23(8), 3363-3370.

Logan, B.A., Demmig-Adams, B., Adams, W.W., Bilger, W. 2014. Context, Quantification, and Measurement Guide for Non-Photochemical Quenching of Chlorophyll Fluorescence. In: Demmig-Adams, B., Garab, G., Adams III, W., Govindjee, . (eds) *Non-Photochemical Quenching and Energy Dissipation in Plants, Algae and Cyanobacteria. Advances in Photosynthesis and Respiration*, vol 40. Springer, Dordrecht.

Loope, L. L., & Giambelluca, T. W. 1998. Vulnerability of island tropical montane cloud forests to climate change, with special reference to East Maui, Hawaii. *Climatic Change*, 39(2-3), 503-517.

Mahfouz, H., Megawer, E. A., Maher, A., & Shaaban, A. 2020. Integrated effect of planting dates and irrigation regimes on morpho-physiological response, forage yield and quality, and water use efficiency of clitoria (*Clitoria ternatea* L.) in arid region. *Archives of Agronomy and Soil Science*, 66(2), 152-167.

Mathakutha, R., Steyn, C., le Roux, P. C., Blom, I. J., Chown, S. L., Daru, B. H., ... Greve, M. (2019). *Invasive species differ in key functional traits from native and non-invasive alien plant species. Journal of Vegetation Science*. doi:10.1111/jvs.12772

McDowell, S. C. 2002. Photosynthetic characteristics of invasive and noninvasive species of *Rubus* (Rosaceae). *American Journal of Botany*, 89(9), 1431-1438.

Medrano, H., Bota, J., Cifre, J., Flexas, J., Ribas-Carbó, M., & Gulías, J. 2007. Eficiencia en el uso del agua por las plantas. *Investigaciones geográficas (Esp)*, (43), 63-84.

Meneses, R. I., Loza Herrera, S., Lliully, A., Palabral, A., & Anthelme, F. 2014. Methods to quantify the diversity and the productivity of high-Andean wetlands under the effects of climate change. *Ecología en Bolivia*, 49(3), 42-55.

Montenegro, G., Ginochio, R., Hepp, J., Bustamante, E., Silva, Y., De La Diente, L. M., ... & Anic, V. 2008. Importance of water quality on plant abundance and diversity in high-

alpine meadows of the Yerba Loca Natural Sanctuary at the Andes of north-central Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 81(4), 469-488.

Moreau, S., Bosseno, R., Gu, X. F., & Baret, F. 2003. Assessing the biomass dynamics of Andean bofedal and totora high-protein wetland grasses from NOAA/AVHRR. *Remote sensing of Environment*, 85(4), 516-529.

Munns, R., & Tester, M. 2008. Mechanisms of salinity tolerance. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 59, 651-681.

Muñoz, A. A., & Cavieres, L. A. 2008. The presence of a showy invasive plant disrupts pollinator service and reproductive output in native alpine species only at high densities. *Journal of Ecology*, 96(3), 459-467.

Ostria, C. 1987. *Phytoecologie et paleoecologie de la vallee alto-andine de hichu kkota (cordilliere orientale, bolivie)* (Doctoral dissertation, Paris 6).

Pita, P., Cañas, I., Soria, F., Ruiz, F., & Toval, G. 2005. Use of physiological traits in tree breeding for improved yield in drought-prone environments. The case of *Eucalyptus globulus*. *Forest Systems*, 14(3), 383-393.

Polk, M. H., Young, K. R., Baraer, M., Mark, B. G., McKenzie, J. M., Bury, J., & Carey, M. (2017). Exploring hydrologic connections between tropical mountain wetlands and glacier recession in Peru's Cordillera Blanca. *Applied Geography*, 78, 94-103.

Prieto, G., Alzérreca, H., Laura, J., Luna, D., & Laguna, S. 2003. Características y distribución de los bofedales en el ámbito boliviano del sistema TDPS. *Uso pastoril en humedales altoandinos*.

Proctor, M. C. F. 2010. Recovery rates of chlorophyll-fluorescence parameters in desiccation-tolerant plants: fitted logistic curves as a versatile and robust source of comparative data. *Plant Growth Regulation*, 62(3), 233–240.

Ruthsatz, B. (2012). *Vegetación y ecología de los bofedales altoandinos de Bolivia* (Vegetation and ecology of the high Andean peatlands of Bolivia). *Phytocoenologia*, 42(3-4), 133-179.

- Salisbury, F. B., & Ross, C. W. (2000). *Fisiología de las plantas* (No. 571.2 S2F5).
- Smirnoff, Nicholas. "Botanical briefing: the function and metabolism of ascorbic acid in plants." *Annals of botany* 78.6 (1996): 661-669.
- Squeo, F., Warner, B., Aravena, R., & Espinoza, D. (2006). Bofedales: high altitude peatlands of the central Andes.
- Taiz, L. & E. Zeiger. 2006. *Plant Physiology*. Sinahuer Associates, Inc. 4^a ed. 764 pp.
- Theurillat, Jean-Paul, and Antoine Guisan. "Potential impact of climate change on vegetation in the European Alps: a review." *Climatic change* 50.1-2 (2001): 77-109.
- Tomás, M., Medrano, H., Brugnoli, E., Escalona, J. M., Martorell, S., Pou, A., ... & Flexas, J. (2014). Variability of mesophyll conductance in grapevine cultivars under water stress conditions in relation to leaf anatomy and water use efficiency. *Australian journal of grape and wine research*, 20(2), 272-280.
- Valliere, J. M., Escobedo, E. B., Bucciarelli, G. M., Sharifi, M. R., & Rundel, P. W. 2019. Invasive annuals respond more negatively to drought than native species. *New Phytologist*, 223(3), 1647-1656.
- Verzija, A., & Quispe, S. G. (2013). The system nobody sees: irrigated wetland management and alpaca herding in the Peruvian Andes. *Mountain Research and Development*, 33(3), 280-293.
- Walther, G. R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T. J., ... & Bairlein, F. 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416(6879), 389-395.
- World Meteorological Organization. (1992). *International meteorological vocabulary* (2nd ed., p 784). Publication no. 182. Geneva, Switzerland: World Meteorological Organization (WMO).
- Wright, A. C. S. (1963). "Los Bofedales"—Alkaline CushionBog Peats of the SemiArid Chilean Altiplano. *Pacific viewpoint*, 4(2), 189-193.

Yang, X., Lu, M., Wang, Y., Wang, Y., Liu, Z., & Chen, S. (2021). Response Mechanism of Plants to Drought Stress. *Horticulturae*, 7(3), 50. doi:10.3390/horticulturae7030050

Zhang, X., Oduor, A. M., & Liu, Y. (2023). Invasive plants have greater growth than co-occurring natives in live soil subjected to a drought-rewetting treatment. *Functional Ecology*, 37(3), 513-522.

Zhang, X., Oduor, A. M., & Liu, Y. 2023. Invasive plants have greater growth than co-occurring natives in live soil subjected to a drought-rewetting treatment. *Functional Ecology*, 37(3), 513-522.