

**Dinámica de la regeneración, estructura
vertical y horizontal en bosques de
Polylepis tarapacana Philippi en diferentes
gradientes ambientales de Argentina**

Tesis doctoral

Lic. Victoria Lien López

**Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales
Universidad Nacional de La Plata**

2024





Dinámica de la regeneración, estructura vertical y horizontal
en bosques de *Polylepis tarapacana* Philippi en diferentes
gradientes ambientales de Argentina

Tesis doctoral

Lic. Victoria Lien López

Dr. Cellini Juan Manuel
Director

Dra. Sharry Sandra
Co-Directora

Doctorado de la Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales
Universidad Nacional de La Plata

2024

INDICE DE CONTENIDOS

A Virginia y Eduardo
por ser refugio y motivación.

Agradecimientos

Esta tesis es resultado del apoyo y colaboración de muchas personas que de diferentes maneras me han acompañado y ayudado durante estos años.

En primer lugar, quiero agradecer a mi mamá y mi papá que han sido el motor que impulsó cada paso en este largo camino académico, por su apoyo incondicional, tanto emocional como económico, por el amor de siempre, por su paciencia y comprensión, por escucharme y enseñarme, por su interés en lo que hago y por alivianarme la vida, a ellos infinitas gracias de corazón.

A mis directores, Sandra y especialmente a Juan Manuel, por la confianza e ímpetu que le puso siempre a este trabajo, por su energía inagotable, por su sed de conocimiento y aventura, por guiarme con sabiduría a lo largo de este arduo proceso, por bancarme en los momentos difíciles y enseñarme a lo largo de estos 6 años. Gracias a esta tesis visitamos lugares increíbles en el altiplano jujeño, paisajes y personas que quedarán grabadas en mi memoria.

Quiero agradecer también especialmente aquellas personas que nos han ayudado y que con su generosidad y hospitalidad convirtieron las exigentes campañas en el altiplano jujeño, en un trabajo más ameno: A las y los trabajadores/as de la Escuela secundaria de Lagunillas del Farallón, especialmente a Sandra su directora, y al profe Tomás Cussi. A la comunidad y profesores/as de Coranzulí, especialmente a José y Nelson. A la comunidad de Loma Blanca, especialmente a familia de Favian Llampá, a la Comunidad de Cusi Cusi y de Ciénaga de Paicone, especialmente Armando Parina. A todas/os ellas/os gracias por alojarnos, alimentarnos y enseñarnos.

A aquellos que nos han ayudado alojándonos en sus casas de camino a Jujuy, compartiendo buenas comidas, facilitando nuestras tareas logísticas: a Juampi, a Ezequiel Balduchi y su familia y a Juancho Salgado en Jujuy, a Valeria Moro en Santiago del Estero, a mis amigas Ayelén y Lala, y a Jimena en Córdoba. Gracias por alivianar las largas campañas.

Agradecimiento especial a aquellas/os valientes que nos acompañaron al campo, trabajando en condiciones extremas, donde faltaba el aire y sobraba el frío y viento, visitando salitas de salud y poniéndole siempre la mejor onda y esfuerzo en los desafíos diarios en el terreno. Sin duda, sin ustedes, este trabajo habría sido imposible. Infinitas gracias por su valiosa contribución a Ayita Alberti, Maga Pérez Flores, Ainoha (2018), a Griselda, Agus chingolita, Juancho Salgado y Vannesita (2019) a Camila Puig, Valen Valiran y Felo Galeano (2021).

A aquellos que me han aportado información, enseñado técnicas en laboratorio, y recomendado a lo largo de la tesis, agradezco a la Dra. Maria Derguy, a la Dra. Corina Graciano y Melisa Luquet (INFIVE), a Dra. Marina González Polo (INIBIOMA) y a Raúl (UNJu), por su ayuda con análisis de suelo. A las Dras Isabell Hensen y Karin Schrieber por su apoyo, confianza y hospitalidad en Alemania, su generosidad al invitarme ha sido una experiencia transformadora tanto a nivel profesional como personal. Gracias por brindarme esta oportunidad única de trabajar y aprender de la reproducción por semilla de *P. tarapacana*. Especial agradecimiento a Alexandra Elbakyan (Neurocientífica, programadora, informática teórica y activista) por permitir tener acceso a cantidad de papers e información que de otra forma no sería posible.

A los indispensables, a mis amigas, mi familia platense por adopción, mis compañeros de facultad, con quienes pase muchísimo tiempo estudiando, mateando y divirtiéndonos. En estos últimos meses, han sido mi sostén, aconsejando, tranquilizando, recomendando y apoyando desde el amor. Gracias de corazón a cada uno de ustedes: Ro, Andre, Maru, Ailu, Santi, Ger, Adri, Euge, Eva, Flor, Agus, Yermi, Rgo, Toni, Mauri, Mari y Vane. A mi amiga-hermana Mechi Gould, de quien aprendo en cada charla, gracias por ser mi refugio, mi trinchera y por hacer reír hasta las lágrimas. A las amigas que me dejo la acrobacia en telas, Dani, Ire y Cala, gracias por estar atentas y escuchar mis catarsis.

A Juanito y Toto, mis compañeros virtuales de oficina, que a pesar de los kilómetros estuvieron presentes, acompañando y alentando. A Ro Arcidiacono, por ser mi compañera de oficina y de cátedra este último año; gracias por alimentarme tan bien con comidas caseras y ricas. A la querida Emi Rodríguez, por sus sabios consejos que fueron fundamentales para terminar armoniosamente esta tesis

A mis amigos y amigas de Neuquén, que a pesar de los kilómetros siempre estuvieron muy presente, apoyándome y motivándome a seguir, además que fueron mi distracción y relax cuando iba de visita, a Luli, Karito, Aye, Lala, Rocha, Matu, Mari, Guly, Tinchin, el Dogo, Pedrito, a uds, todo mi cariño de corazón.

A todo el grupo extensionista “Caminando...” por ser mi oasis en este lío, gracias por el apoyo, por el dejar ser, por preguntar y preocuparse por mí. Gracias por ser guía y trinchera defendiendo la educación pública y la ciencia nacional y soberana en muchas ocasiones y sobre todo por los grandes banquetes que tanto sabemos disfrutar juntos.

A mis tíos queridos, en especial a Nora, por estar siempre presente, por salvar todas mis dudas, por el acompañamiento a la distancia y por su enorme cariño. A mis tíos elegidos,

Laura, Chiquito, Susy y Marcos, gracias por estar pendientes, por el apoyo a la distancia, por los consejos, por las luchas y las alegrías vividas.

A Ramiro y Agustín, mis hermanos amados, por el interés, por el apoyo y estar cuando los necesito. Gracias por sus risas que hacen que el camino sea más llevadero.

A Fran, por su compañía, su templanza, por las charlas y los viajes, por el aguante de estos años, por la confianza en mí y por hacer con su amor y su música mis días más felices.

A la y los distinguida/os jurada/os, les agradezco sinceramente por el tiempo dedicado a la revisión de esta tesis y por sus valiosos aportes y sugerencias. Su contribución ha enriquecido significativamente el contenido, convirtiéndola indudablemente en una versión mejorada.

A la educación pública, que fue mi formación desde el jardín de infantes hasta la universidad. A la Universidad Nacional de La Plata, por todos los años de formación gratuita y de calidad, especialmente a la Facultad de Ciencias Naturales y Museo por la formación de grado y a la Facultad de ciencias Agrarias y Forestales por la formación de posgrado. Al CONICET que otorgó la beca para poder vivir realizando un doctorado. A las políticas de estado que permitieron y siguen permitiendo que esto sea posible, hoy más que nunca tan valiosas y en peligro. Esta tesis se escribió en el trascurso del 2023, año de muchas turbulencias e incertidumbres, siendo un refugio y un acto de resistencia para mí. Cómo la Queñua creciendo en las condiciones más extremas, resistiremos.

INDICE DE CONTENIDOS

INDICE DE CONTENIDOS.....	7
RESUMEN	12
ABSTRACT.....	15
Estructura general de la tesis:	18
CAPÍTULO I.....	19
Introducción, objetivos e hipótesis.....	19
1.1 Introducción.....	19
Los ecosistemas andinos	20
Formaciones del género <i>Polylepis</i>	22
Factores que afectan la distribución y estructura de los bosques de <i>Polylepis</i>	27
1.2 Objetivos e hipótesis	31
Objetivo general:.....	31
Objetivos Específicos:.....	31
Hipótesis general.....	32
Hipótesis predictivas	32
1.3 Área de estudio	33
CAPÍTULO II.....	39
Distribución de los bosques de <i>Polylepis tarapacana</i> y su relación con factores topográficos, climáticos, geográficos y de vegetación.....	39
2.1 Introducción.....	39
2.2 Objetivo	42
Hipótesis.....	42
2.3 Metodología.....	42
Área de estudio.....	42
Digitalización de polígonos de formaciones de <i>P. tarapacana</i> en el altiplano argentino ...	43
Geoprocesamiento y análisis de los factores ambientales.....	45
Análisis de datos	47
2.4 Resultados.....	48
2.5 Discusión.....	57
Área de distribución de <i>P. tarapacana</i> en el altiplano argentino	57

Factores ambientales en relación a la distribución de <i>P. tarapacana</i>	58
2.6 Conclusión.....	61
CAPÍTULO III.....	63
Estructura horizontal de bosques y arbustales de <i>P. tarapacana</i> y su relación con factores ambientales y tipos de sustrato en el altiplano argentino.	63
3.1 Introducción.....	63
3.2 Objetivo	66
Hipótesis.....	66
3.3 Metodología.....	66
Área de estudio.....	66
Medición de variables biométricas y de estructura arbórea.....	67
Medición de factores ambientales.....	70
Caracterización del tipo de sustrato	71
Análisis de datos	72
3.4 Resultados.....	74
Biometría y estructura arbórea de <i>P. tarapacana</i>	74
Estructura arbórea de las formas de vida de <i>P. tarapacana</i>	74
Factores ambientales sobre la estructura arbórea de <i>P. tarapacana</i>	77
Densidad y cobertura de copa en relación con la elevación y pendiente	79
Factores ambientales y la frecuencia de las formas de vida de <i>P. tarapacana</i>	80
Influencia de la topografía sobre el tamaño de las formas de vida de <i>P. tarapacana</i>	82
Índice de estructura arbórea en relación a tipo de sustrato	83
La frecuencia de formas de vida en relación a factores topográficos, climáticos e impacto antrópico.	86
3.5 Discusión.....	87
Estructura arbórea de <i>P. tarapacana</i>	87
Formas de vida de <i>P. tarapacana</i>	88
Efectos de los factores ambientales en la estructura arbórea de <i>P. tarapacana</i>	90
Densidad y cobertura de copa en relación a la elevación y pendiente.....	93
Influencia de los factores ambientales sobre la frecuencia de las formas de vida de <i>P. tarapacana</i> en el Altiplano argentino.	94

Impacto antrópico sobre la estructura arbórea.....	96
El sustrato en los bosques y arbustales de <i>P. tarapacana</i>	97
3.6 Conclusiones	99
CAPÍTULO IV	101
Riqueza y cobertura de especies de plantas acompañantes de <i>Polylepis tarapacana</i> en el Altiplano Argentino.....	101
4.1 Introducción.....	101
La vegetación del Altiplano argentino.....	101
Estructura vertical de las formaciones vegetales de <i>P. tarapacana</i>	102
4.2 Objetivo	104
Hipótesis.....	104
4.3 Metodología.....	104
Muestreo de plantas	104
Medición de los factores ambientales	106
Análisis de datos	107
4.4 Resultados.....	107
Composición de especies y variables ambientales y de estructura arbórea.	111
4.5 Discusión.....	117
Riqueza y cobertura de plantas asociada a <i>P. tarapacana</i> en relación a factores ambientales	118
Especies acompañantes de <i>P. tarapacana</i>	120
Cobertura de especies acompañantes de <i>P. tarapacana</i> en relación a las variables ambientales	123
4.6 Conclusiones	124
CAPITULO V	126
Producción de frutos y respuesta germinativa de poblaciones de <i>Polylepis tarapacana</i> en el altiplano jujeño.	126
5.1 Introducción.....	126
5.2 Objetivo	128
Hipótesis.....	128
5.3 Metodología.....	129
Área de estudio.....	129
Cálculo de producción de frutos	129

Recolección de frutos	129
Germinación de los frutos y supervivencia de plántulas.....	130
Análisis de datos	132
5.4 Resultados.....	133
Producción de frutos	133
Peso de frutos de <i>P. tarapacana</i>	137
Viabilidad, germinación y supervivencia de <i>P. tarapacana</i>	137
5.5 Discusión.....	142
Producción de frutos	143
Producción de frutos por unidad de superficie de bosques y arbustales de <i>P. tarapacana</i>	144
Peso de frutos de <i>P. tarapacana</i> en relación al gradiente altitudinal.....	144
Viabilidad, germinación y supervivencia en relación a la elevación y sequía en <i>P. tarapacana</i>	146
Supervivencia de plántulas de <i>P. tarapacana</i>	149
5.6 Conclusiones	150
CAPÍTULO VI	152
Interacción de factores topográficos y climáticos en el establecimiento de renovales de <i>Polylepis tarapacana</i> en el Altiplano argentino: Un enfoque en los micrositios.....	152
6.1 Introducción.....	152
6.2 Objetivo	154
Hipótesis.....	155
6.3 Metodología.....	155
Medición de variables ambientales	155
Estructura arbórea	155
Caracterización del sustrato y de micrositios de los renovales	156
Índice de Impacto antrópico.....	158
Análisis de datos	159
6.4 Resultados.....	159
Caracterización de micrositios.....	161
Caracterización de los sustratos en parcelas	162

6.5 Discusión.....	164
Variables ambientales y estructura arbórea en relación con renovales	164
Densidad de renovales en relación a los micrositios	165
Densidad de renovales en relación con el tipo de sustrato en parcelas	167
6.6 Conclusión.....	168
CAPITULO VII	170
7.1 Conclusiones generales	170
7.2 Consideraciones finales	174
Publicaciones científicas derivadas de la tesis	178
BIBLIOGRAFÍA	179

RESUMEN

Los bosques y arbustales de *Polylepis* sp (*Rosaceae*) habitan en ecosistemas de montaña a lo largo de los Andes del norte y centrales, desde Venezuela hasta Argentina. Se distribuyen en diversos hábitats desde bosques cálidos y húmedos hasta altas montañas frías y secas, constituyendo uno de los treeline alpinos más altos del mundo. Este género se encuentra compuesto por 45 especies de árboles siempreverdes adaptados a contrastantes condiciones de temperatura y humedad y presenta una alta plasticidad morfológica. Dentro del género en Argentina se encuentran identificadas cinco especies representando su distribución más austral, de las cuales *Polylepis tarapacana* Phil. forma bosques y arbustales dispersos desde 4100 hasta su límite superior de 5000 m s.n.m.

En la presente tesis doctoral se trabajó con *Polylepis tarapacana*, y su objetivo fue evaluar la dinámica de la regeneración, la estructura vertical y horizontal de bosques y arbustales de esta especie en diferentes gradientes ambientales, identificando el impacto antrópico sobre su estructura. El área de estudio abarcó la región altoandina del norte de Argentina en el sector centro-norte de la provincia de Jujuy y norte de Salta (Sierra de los Cobres) en elevaciones superiores a los 4100 m s.n.m.

Se realizó la digitalización del contorno de la superficie de las formaciones de *P. tarapacana* en el altiplano argentino, y se la relaciono con factores topográficos (elevación, pendiente y exposición), climáticos (precipitación y temperatura), geográficos (zonas de vida) y de vegetación (NDVI) (Capítulo 2).

Se caracterizó la estructura horizontal y vertical de los bosques y arbustales de *P. tarapacana* y su relación con los 7 factores ambientales, el tipo de sustrato y el impacto antrópico teniendo en cuenta la erosión, extracciones, quema, residuos y la presencia y cercanía de pueblos o caminos, para identificar los óptimos ambientales para la especie en el altiplano argentino. Se trabajó con 96 parcelas rectangulares de superficie variable, donde se registró el diámetro en la base (DAB), la altura (H), dos diámetros de la copa del individuo, la vitalidad y se identificó la forma de vida de cada individuo. Se calculó la densidad arbórea, la cobertura de copa, la altura media dominante, el área de la copa del individuo y la relación de copa para describir la estructura arbórea horizontal (Capítulo 3).

Se caracterizó la cobertura y riqueza de plantas asociadas de los bosques y arbustales de *P. tarapacana* y se relacionaron con las variables topográficas, climáticas, geográficas, de vegetación, estructura arbórea, características de suelo e impacto antrópico para poder

determinar su influencia en la riqueza y porcentaje de cobertura de las especies asociadas (Capítulo 4).

Se determinó la producción, biometría y germinación de frutos de *P. tarapacana*, evaluando la influencia del tamaño y forma de vida del individuo en la producción de frutos y la influencia de la elevación y pendiente en la producción, biometría y germinación sometidos a un tratamiento de estrés hídrico. Los frutos se recolectaron teniendo en cuenta el gradiente de elevación y se separaron por peso. Se realizaron experimentos de germinación para evaluar los efectos del peso del fruto con la elevación y el estrés por sequía (estrés osmótico). Se realizó la biometría de los brotes germinados y se hizo un seguimiento para determinar la fecha de aparición de hojas verdaderas y/o la muerte de la plántula hasta 150 días con posterioridad al repique, para analizar la supervivencia en condiciones de privación de nutrientes (Capítulo 5).

Se evaluó la respuesta de los renovales de *P. tarapacana* a los sitios seguros y para ello se analizó tanto la facilitación dada por las variables topográficas, de estructura arbórea, tipos de sustratos y micrositios, como así también las limitaciones que generan los impactos antrópicos en el establecimiento y crecimiento de renovales de *P. tarapacana*. Se utilizó la densidad de renovales por hectárea relacionando estos valores con la elevación, la exposición y la pendiente del terreno. También se evaluó el crecimiento en altura de los renovales, y se identificaron los micrositios donde se encontraban instalados. Asimismo, se caracterizó la variabilidad del tipo de sustrato presentes en cada uno de los sitios de muestreo y se registró el impacto antrópico (Capítulo 6).

Existen 8519.8 ha cubiertas por bosques y arbustales de *P. tarapacana* en el altiplano argentino, ocupando un amplio gradiente de condiciones ambientales, con marcadas preferencias. Las mayores áreas ocupadas por estas formaciones se encontraron en elevaciones intermedias (entre los 4400 y 4500 m s.n.m.), pendientes entre 18° y 24°, exposiciones principalmente N y NE, áreas con temperaturas medias anuales bajas, precipitación anual intermedia, y valores de NDVI de intermedios a altos.

Los resultados evidenciaron una predominancia de individuos de pequeñas dimensiones, con buena vitalidad y diferenciados en cuatro formas de vida, dos monofustales denominadas arborescente (Ar) y árbol enano (Dt), y dos multifustales, arbusto (Sh) y brousse tigrée (Bt). Los bosques y arbustales de *P. tarapacana* presentaron un amplio rango de densidad y cobertura de copa, lo que indica una baja ocupación del área. Los individuos de mayor DAB y H se encuentran predominantemente en elevaciones altas, en pendientes suaves, en exposiciones norte, temperaturas bajas y precipitaciones moderadas y el sustrato suelo desnudo y presencia

de monocotiledóneas y dicotiledóneas, un buen sector para el desarrollo de los bosques y arbustales.

Se registró una flora acompañante diversa (111 especies), de baja cobertura, principalmente conformada por especies de la familia *Poaceae* que crecen en matas, familias *Fabaceae* y *Asteraceae* de porte arbustivo y *Apiaceae* que forman plantas en cojín. Se encontraron especies asociadas a *P. tarapacana* que presentaron correlaciones significativas con gradientes de variables geográficas, topográficas y de estructura arbórea.

Se estimó una producción promedio de 811 frutos por individuo por año, influenciada por el tamaño de los individuos y su forma de vida, donde individuos con mayor DAB y H, y de forma Dt, presentaron una mayor producción de frutos.

Se encontró una correlación positiva entre el peso de frutos y la elevación y a su vez, los frutos más pesados presentaron mayor porcentaje de germinación, mientras que el porcentaje de germinación fue mayor en elevaciones bajas. Los frutos más pesados generaron brotes más pesados y largos, lo que resalta la importancia de la masa de los frutos como un indicador de la calidad de la semilla y su capacidad para generar plántulas vigorosas. Frente al estrés osmótico, la germinación de frutos de *P. tarapacana* mostró una disminución significativa (a menos de la mitad) considerando tanto el origen de elevación como el peso del fruto. Además, el estrés osmótico generó menor formación de brotes y mayor mortalidad.

Por último, los bosques y arbustales de *P. tarapacana* muestran una densidad de renovales baja, con una baja ocupación en contraste con la estructura de árboles y arbustos de *P. tarapacana*. La mayor densidad de renovales se encontró en elevaciones superiores y pendientes suaves, y en áreas con árboles y arbustos de *P. tarapacana* de mayor tamaño. Los micrositios más propicios para el establecimiento de renovales fueron el suelo en contacto con las rocas (BR) y el que se encuentra protegido por debajo de rocas (SBR). Por otro lado, los tipos de sustratos más abundantes en los bosques y arbustales de *P. tarapacana* fueron Greda, BR y Suelo desnudo y la densidad de renovales también varió en función de la disponibilidad de estos sustratos, siendo más alta en lugares con mayor porcentaje de BR y SBR, evidenciando la importancia de estos sitios seguros para la instalación y desarrollo de plántulas.

Los resultados de esta tesis contribuyen al conocimiento de una región escasamente estudiada desde la perspectiva de la interacción ambiente-planta y aporta información sobre la ecología de *P. tarapacana* y los factores que limitan su crecimiento y distribución en el límite altitudinal arbóreo.

ABSTRACT

Forests and shrublands of *Polylepis* sp (*Rosaceae*) occurs in alpine ecosystems along the Northern and Central Andes, from Venezuela to Argentina. They are distributed in diverse habitats from warm and humid forests to cold and dry high mountains, constituting one of the highest alpine treelines in the world. This genus comprises 33 evergreen shrubs and tree species adapted to contrasting temperature and humidity conditions, displaying high morphological plasticity. In Argentina, five species have been identified, representing the southernmost distribution of the genus. Among them, *Polylepis tarapacana* Phil. forms forests and scattered shrublands from 4100 to its upper limit of 5000 m above sea level.

This doctoral thesis focuses on *Polylepis tarapacana*, aiming to assess the regeneration dynamics, vertical and horizontal structure of its forests and shrublands across different environmental gradients. The study area encompasses the high Andean region in northern Argentina, specifically the central-northern part of the provinces of Jujuy and Salta at elevations above 4100 m a.s.l. (Sierra de los Cobres) (22°04' - 23°40' S to 66°46' - 65°49' W).

The digitalization of the surface contour of *P. tarapacana* in the Argentine highlands was carried out, and it was related to topographic factors (elevation, slope and exposure), climatic (precipitation and temperature), geographic (life zones) and vegetation (NDVI). (Chapter 2)

The vertical and horizontal structure of *P. tarapacana* forests and shrublands was characterized about 7 environmental factors, substrate type, and anthropogenic impact, considering erosion, extractions, burning, waste and the presence and proximity of towns or roads, aiming to identify the environmental optima for the species in the Argentinean highlands. 96 rectangular plots of variable surface were used, recording basal diameter (DAB), height (H), two crown diameters, vitality, and identifying the tree life form of each individual. Arboreal density, crown coverage, dominant mean height, individual crown area, and crown ratio were calculated to describe the horizontal tree structure. (Chapter 3)

The cover and richness of associated plants in *P. tarapacana* forests and shrublands were characterized and related to topographic, climatic, geographical, vegetation, arboreal structure, soil characteristics, and anthropogenic impact variables to determine their influence on species richness and percentage cover of associated species. (Chapter 4)

Fruit production, biometrics, and germination of *P. tarapacana* fruits were determined, evaluating the influence of individual size and life form on fruit production and the influence of the altitudinal origin of fruits on production, biometrics, and germination subjected to water

stress treatment. Fruits were collected along an elevation gradient and separated by weight. Germination experiments were conducted to assess the effects of fruit weight with elevation origin and drought stress (osmotic stress). Biometrics of germinated shoots were performed, and monitoring was carried out to determine the appearance of true leaves and/or seedling death up to 150 days after transplantation, analyzing survival under nutrient deprivation conditions. (Chapter 5)

The response of *P. tarapacana* saplings to secure sites was evaluated, analyzing both the facilitation given by topographic, climatic, arboreal structure, substrate types, and microsites variables, as well as the limitations generated by anthropogenic impacts on the establishment and growth of *P. tarapacana* saplings. Sapling density per hectare was used, relating these values to elevation, aspect, and slope, as well as to temperature and precipitation. The height growth of saplings was also assessed, and the microsites where they were installed were identified. Additionally, the variability of substrate types present in each sampling site was characterized, and anthropogenic impact was recorded. (Chapter 6)

There are 8519.8 ha covered by *P. tarapacana* forests and shrublands in the Argentinean highlands, occupying a wide range of environmental conditions, with marked preferences. The largest areas occupied by these formations were found at intermediate elevations (between 4400 and 4500 m above sea level), slopes between 18° and 24°, mainly N and NE aspects, areas with low annual mean temperatures, intermediate annual precipitation, and intermediate to high NDVI values.

The results highlighted a predominance of small-sized individuals, with good vitality and differentiated into four life forms: two single-stemmed, called (Ar) arborescent and (Dt) dwarf tree, and two multi-stemmed: (Sh) shrub and (Bt) brousse tigrée. *Polylepis tarapacana* forests and shrublands showed a wide range of tree density and crown cover, indicating low area occupation. Larger individuals (greater DAB and H) are predominantly found at higher elevations, lower slopes, north aspect, low temperatures, moderate precipitation, and bare soil substrate and the presence of monocotyledons and dicotyledons, suggesting a suitable sector for the development of forests and shrublands.

A diverse accompanying flora (111 species) with low cover was recorded, mainly composed of *Poaceae* tussock grasses, shrubby *Fabaceae* and *Asteraceae*, and cushion-forming *Apiaceae*. Species associated with *P. tarapacana* showed significant correlations with gradients of geographical, topographic, and arboreal structure variables.

An average production of 811 fruits per individual per year was estimated, influenced by individual size and life form, where individuals with greater DAB, height, and of Dt form showed higher fruit production.

A positive correlation was found between fruit weight and elevation, and heavier fruits had a higher germination percentage, while the germination percentage was higher at lower elevations. Heavier fruits generated heavier and longer shoots, highlighting the importance of fruit mass as an indicator of seed quality and its ability to generate vigorous seedlings. When applying the osmotic stress treatment, the germination of *P. tarapacana* fruits showed a significant decrease (less than half) considering both the elevation origin and the weight of the fruit. Additionally, osmotic stress led to less shoot formation and higher mortality.

Finally, *P. tarapacana* forests and shrublands show low sapling density, with low occupation in contrast to the structure of *P. tarapacana* trees and shrubs. The highest sapling density was found at superior elevations, soft slopes, and in areas with larger *P. tarapacana* trees and shrubs. The most favorable microsites for sapling establishment were the ground in contact with rocks (BR) and the area protected beneath rocks (SBR). On the other hand, the most abundant substrate types in *P. tarapacana* forests and shrublands were Scree, BR, Bare Soil, and sapling density also varied according to the availability of these substrates, being higher in places with a higher percentage of BR and SBR, highlighting the importance of these secure sites for sapling establishment and development.

The results of this thesis contribute to the understanding of a region scarcely studied from the perspective of plant-environment interaction and provide information on the ecology of this species and the factors limiting its growth and distribution at the tree line.

Estructura general de la tesis:

La tesis propuesta consta de los siguientes capítulos:

El capítulo 1 presenta la introducción general al tema, planteando el marco referencial para el desarrollo de esta, delimita el problema de investigación, los objetivos e hipótesis, y describe el área de estudio.

El capítulo 2 describe el área de distribución de *P. tarapacana* en Argentina y se analiza la relación de su distribución con los factores topográficos, climáticos, geográficos y de vegetación.

El capítulo 3 presenta la estructura horizontal de los bosques y arbustales de *P. tarapacana* en el altiplano argentino y determina cómo influyen en ella las variables topográficas, climáticas, geográficas, de vegetación, tipo de sustrato e impacto antrópico.

El capítulo 4 describe la relación de los gradientes ambientales, la estructura arbórea y el impacto antrópico sobre la estructura vertical. Se analiza la influencia de estos factores sobre la cobertura y riqueza de las plantas que componen el sotobosque de *P. tarapacana*.

El capítulo 5 presenta la estimación de la producción de frutos, caracteriza la producción de frutos en árboles y arbustos de *P. tarapacana* provenientes de poblaciones con estructuras forestales contrastantes. Además, se analiza la incidencia de la elevación y la sequía en la biometría y en el desempeño de la germinación, para caracterizar la biología reproductiva de *P. tarapacana*.

El capítulo 6 muestra los resultados del análisis de la influencia de los distintos tipos de sustratos y micrositios presentes en los bosques y arbustales, sobre el establecimiento y el crecimiento en altura de renovales de *P. tarapacana*.

Finalmente, en el capítulo 7 se presentan las conclusiones generales de la tesis y consideraciones finales.

Las metodologías utilizadas para concretar los objetivos específicos se encuentran detalladas en los capítulos correspondientes.

CAPÍTULO I

Introducción, objetivos e hipótesis

1.1 Introducción

La estructura y composición de comunidades de plantas se encuentra determinada por factores bióticos y abióticos, que controlan las especies presentes en el sitio y sus rasgos funcionales (Noble & Slatyer, 1980; Diaz et al., 1998). Tienen influencia además, las relaciones planta - planta que pueden jugar un rol importante en la distribución de especies, sucesiones secundarias, productividad del ecosistema y estabilidad (Brooker et al., 2008; Soliveres & Maestre, 2014; Soliveres et al., 2014). Esta interacción es controlada por las condiciones ambientales, las relaciones evolutivas y los rasgos funcionales de las plantas involucradas (Soliveres et al., 2014). Además de la estructura, la distribución espacial de los árboles también puede variar, desde agregados hasta patrones aleatorios o incluso regulares y estos patrones varían según características funcionales como la forma de crecimiento, la tolerancia a la sombra y la dispersión de semillas, o condiciones externas como la presencia de afloramientos rocosos, pendiente y elevación (Du et al., 2017). Por lo tanto, para entender los mecanismos que afectan a los patrones de distribución de las especies en un área determinada, es necesario conocer los factores que determinan y delimitan estos patrones (Chave, 2008), como la topografía, el suelo, la humedad y otros parámetros biofísicos (Poulter et al., 2015).

Los factores topográficos, como la elevación, la pendiente y la exposición, influyen en la variación de recursos y condiciones ambientales en los ecosistemas forestales a escala local, como en la disponibilidad de nutrientes del suelo, la escorrentía, la infiltración y el microclima del suelo (Yirda et al., 2015). Estos factores modifican el establecimiento, crecimiento y desarrollo de las especies vegetales (Kraft et al., 2015) y determinan la estructura y composición forestal (Gallardo-Cruz et al., 2009; Werner & Homeier, 2015). La heterogeneidad en el ambiente y la disponibilidad de los recursos promueve la coexistencia entre especies (Zhao et al., 2015) y la diversidad de especies (Stein et al., 2014). Asimismo, los cambios en la temperatura y la disponibilidad de agua a lo largo de los gradientes de elevación son también impulsores clave de la variación espacial, la riqueza, la uniformidad y la composición de las plantas (Dorji et al., 2014; Mensah et al., 2016; Assogbadjo et al., 2017). La estructura forestal puede ser definida como la composición de especies, el tamaño y la distribución espacial de árboles y vegetación asociada (Harrod, 1999) y puede establecerse en sentido vertical y horizontal (Kershaw, 1973). La estructura vertical incluye el ordenamiento en capas, estratos o

doseles entre el suelo y la canopia (por ejemplo, número de capas de árboles y vegetación del sotobosque) (Bourgeron, 1983), mientras que, en la estructura horizontal se refiere al recubrimiento, que corresponde a la superficie del terreno ocupada por la vegetación; se distingue la distribución espacial en el plano horizontal o superficial de una formación vegetal (Davis & Johnson, 1987). Es un atributo que relaciona el número de árboles y área basal por unidad de área, reflejando la distribución espacial de los árboles en el bosque (Brower et al., 1990). Identificar los cambios en la composición específica y en la estructura forestal es importante para conocer cómo los bosques responden a cambios ambientales y conocer los servicios ambientales que provee (como acumulación de carbono, protección de cuencas hídricas, conservación del suelo) (Runkle, 2000; Woods, 2000; Uriarte et al., 2004).

Los ecosistemas andinos

Los ambientes en grandes elevaciones experimentan uno de los climas más severos de la Tierra donde la vida vegetal y animal puede prosperar a pesar de sus características ambientales extremas. Estos ecosistemas albergan una biodiversidad y un endemismo relativamente importante, con una alta renovación de la diversidad a lo largo de los gradientes ambientales más pronunciados (Körner et al., 2011; Körner, 2012). Desde un punto de vista conceptual, los ecosistemas de montaña o andinos presentan patrones de vegetación relativamente simples, con baja (poca) estratificación vertical (Körner, 2012). Los Andes Centrales se encuentran ocupando parte del sur de Perú, el oeste de Bolivia, el norte de Argentina y Chile e integra las altas cumbres de los cordones montañosos andinos (Matteucci, 2012). En esta región, el Altiplano está representado por una meseta semiárida de altura, por encima de los 3200 m s.n.m. con un clima seco, ventoso y frío (Morales et al., 2018). Se caracteriza por presentar una estacionalidad reducida en la temperatura (2 a 16 °C en invierno y 2 a 18 °C en verano, como promedio de mínimas y máximas por estación) (Aceituno, 1993; Rojas et al 2022) y una amplitud térmica diaria muy marcada (más de 15°C de diferencia entre el día y la noche) (Aceituno, 1993; Matteucci, 2012). La precipitación presenta una marcada estacionalidad, con inviernos frescos y secos y veranos frescos y húmedos, baja densidad del aire y alta radiación solar (en el Altiplano la radiación solar es aproximadamente un 11% más alta que en los ecosistemas de mayor elevación del mundo, dado por la baja atenuación atmosférica y a la baja nubosidad) (Aceituno, 1993; Vuille & Bradley, 2000; Garreaud et al., 2003; Matteucci, 2012; Morales et al., 2018; Rojas et al., 2022). El fenómeno que favorece las condiciones húmedas en el altiplano está altamente relacionado con la circulación del aire superior con un flujo zonal hacia el oeste, generando una mayor humedad relativa en sectores de exposición este durante el verano, cuando ocurren las tormentas convectivas asociadas al

sistema del Monzón Sudamericano (Garreaud et al., 2003; Morales et al., 2018, López et al., 2022).

El Altiplano sudamericano incluye parte de la Puna húmeda, seca y desértica. Estos tres sectores se separan según la relación entre precipitación y evapotranspiración: Puna húmeda (>400 mm/año), Puna seca (100-400 mm/año) y Puna desértica (<100 mm/año). En Argentina se encuentra únicamente la Puna seca y desértica y, por encima de los 4300 m de elevación en Jujuy, la Provincia Altoandina (Cabrera, 1971; Matteucci, 2012, Carilla et al., 2018a). La provincia puneña (comprendida por la Puna seca y desértica) presenta baja diversidad funcional como consecuencia de las condiciones severas existentes, como pendientes altas, menor capacidad de retención de agua y mayor erosión del suelo (Asefa et al., 2017; Carilla et al., 2018a). Estas condiciones ambientales, determinan un paisaje con estepas arbustivas donde predominan los géneros *Baccharis*, *Fabiana* y *Adesmia*, con presencia de pastizales y en áreas con humedad edáfica permanente la presencia de vegas, conformadas principalmente por gramíneas, dicotiledóneas herbáceas y cojines de ciperáceas y juncáceas (Cabrera, 1968; 1976; Ruthsatz & Movia, 1975; Matteucci, 2012; Carilla et al., 2018b). A su vez, en áreas reducidas se encuentran parches de bosques aislados y ralos entre 3500 y 4000 m s.n.m. de *Polylepis tomentella* Wedd (Renison et al., 2013; Carilla et al., 2018a) y pudiendo alcanzar los 4400 m s.n.m (Braun Wilke & Guzmán, 2005). Por otro lado, la provincia Altoandina presenta un relieve de alta montaña, laderas suaves y escarpadas, mesetas y detritus de falda, el suelo es rocoso, arenoso o pedregoso y muy pobre o inmaduro (CONAF, 2002; Renison et al., 2010; Morales et al., 2012), también con presencia de suelos de turbera donde se acumula la humedad (vegas). Presenta un clima seco, de bajas temperaturas, con vientos muy fuertes y con precipitaciones en forma de nieve o granizo en cualquier época del año, donde las cumbres más altas presentan nieves permanentes (Cabrera, 1976; Aceituno, 1993; Matteucci, 2012). Respondiendo a estas características, la vegetación altoandina posee poca heterogeneidad y diversidad, pero es rica en especies endémicas (Carilla et al., 2008b). Las comunidades clímax están representadas por una estepa herbácea con arbustos achaparrados (como especies de los géneros *Parastrephia*, *Baccharis*, *Fabiana*), agrupados con plantas en cojín (como los géneros *Azorella* y *Pycnophyllum*) y hierbas incrustadas como *Werneria* sp (Halloy, 2002; Kessler, 2006; Carilla et al., 2008b). También se presenta un mosaico de pastizales dominado por *Festuca orthophylla* Pilg. con parches de bosque y arbustales de *Polylepis tarapacana* Philippi. La contribución de los pastizales aumenta hacia elevaciones más altas (Carilla et al., 2008b; Renison et al., 2013; Cuyckens et al., 2016). La respuesta de la vegetación en general y de los árboles a las condiciones ambientales altoandinas están

reguladas a través de diferentes mecanismos adaptativos como la aclimatación y las adaptaciones evolutivas (Körner, 2012). Así mismo, las interacciones entre especies vegetales son clave en la dinámica de estos ecosistemas (Callaway et al., 2002). Los árboles a gran elevación exhiben límites de umbral de temperatura distintos, que están determinados por sus condiciones naturales de crecimiento y sus adaptaciones climáticas correspondientes (Rojas et al., 2022). Además, presentan diversas estrategias fisiológicas para enfrentar bajas temperaturas, como ajustes osmóticos, capacidad de sobreenfriamiento y/o tolerancia a la congelación (Körner, 2003; Azócar et al., 2007; Rojas et al., 2022).

Formaciones del género *Polylepis*

En los ecosistemas andinos, a lo largo de los Andes norte y centrales, se encuentra el género *Polylepis* (*Rosaceae: Sanguisorbeae*) (Kessler & Herzog, 1998; Jácome et al., 2007; Boza Espinoza & Kessler, 2022). Este género domina la canopia de bosques y arbustales de montaña desde la cordillera de Mérida en Venezuela hasta las serranías del centro argentino (sierras de Córdoba y San Luis) (Simpson, 1979; Kessler & Schmidt-Lebuhn, 2006; Gareca et al., 2010; Renison et al., 2013; Boza Espinoza & Kessler, 2022) ocupando una gran variedad de hábitats desde bosques nublados relativamente cálidos y húmedos hasta altas montañas frías y secas, asociados con sitios relativamente inaccesibles como quebradas, roquedales o pendientes abruptas, y sitios accesibles, con pendientes suaves a moderadas (Braun Wilke & Guzmán, 2005; Simpson, 1986; Kessler & Schmidt-Lebuhn, 2006; López et al., 2021). Se destacan por desarrollarse en elevaciones muy altas donde otras angiospermas leñosas ya no forman bosques (Kessler, 1995; Fjeldsa & Kessler, 2004), creciendo cerca de los 5000 m s.n.m., formando una de las líneas de bosques más altos del mundo, alcanzando incluso los 5200 m en el Volcán Sajama en Bolivia (*P. tarapacana*) (Jordan, 1983; Garcia-Nuñez et al., 2004; Zutta et al., 2012).

Los bosques de *Polylepis* pueden superar los 25 m de altura (*Polylepis lanata* (Kuntze) M. Kessler & Schmidt-Leb., *Polylepis pauta* Hieron.), existiendo también algunas especies con hábitos comúnmente arbustivos: *Polylepis nana* (M. Kessler) T. Boza & M. Kessler (hasta 2m), *P. tarapacana* (1-5m), *Polylepis pepeí* B.B. Simpson. (2-7m), *Polylepis rodolfovasquezii* L. Valenz. & Villalba. (1-8m) y *Polylepis microphylla* (Wedd.) Bitter (1.5-8m) (Simpson, 1979; Kessler, 2006; Domic & Capriles, 2009; Boza Espinoza & Kessler, 2022). Este género presenta tallos y ramas con hábito nudoso y retorcido, con corteza caduca de color rojizo formada por láminas delgadas que se desprenden fácilmente (ritidoma), lo que podría estar relacionado a la adaptación a hábitats ventosos, fríos y áridos (Simpson 1979; Young, 1993; Boza Espinoza &

Kessler, 2022). Las hojas imparipinnadas suelen estar agrupadas muy juntas en la parte superior, provocando un crecimiento similar a un arbusto (Bitter, 1911, Simpson, 1979, Kessler, 1995). Las flores son apétalas, hermafroditas y tienen una serie de adaptaciones a la polinización por el viento. Los frutos son aquenios indehiscentes que envuelven el carpelo único con un solo óvulo y semillas más o menos fusiformes, con testa delgada o subcoriácea (Simpson, 1979; Zutta et al., 2012; Boza Espinoza & Kessler, 2022). Este género presenta una alta plasticidad morfológica, tanto dentro de poblaciones que crecen en microhábitats con diferente suministro de agua (Kessler, 1995), como entre poblaciones de la misma especie separadas geográficamente (Simpson, 1979).

A lo largo de su distribución, estas formaciones forestales pueden ser continuas o formar parches aislados, dominados por pastizales (Zutta et al., 2012). Su distribución en parches fue considerada como un fenómeno natural, siendo las laderas rocosas y quebradas, puntos microclimáticamente favorables para su desarrollo (Weberbauer, 1930; Simpson, 1979). Sin embargo, estudios recientes demuestran que esta distribución es producto complejo de la historia del clima y las restricciones topográficas, junto con la continua actividad humana desde eras post-glaciares en los altos Andes (Kessler, 2002; Renison et al., 2015, Cuyckens et al., 2016; Boza Espinoza & Kessler, 2022). Los bosques de *Polylepis* contienen una biodiversidad única y proporcionan hábitats para una amplia gama de plantas y animales (Kessler, 2006; Toivonen, 2014), así mismo, brindan servicios ecosistémicos cruciales para las poblaciones andinas (agua limpia, protección contra la erosión, leña, forraje y plantas medicinales, entre otros) (Kessler, 2006; Toivonen, 2014; López & Cellini, 2022). Los bosques más accesibles, que generalmente son los ubicados en elevaciones más bajas, se ven mayormente afectados por el uso humano de la tierra (Kessler, 1995, 2002; Fjeldså & Kessler 2004; Toivonen, 2014). Los bosques de *Polylepis* representan uno de los ecosistemas más vulnerables de los altos Andes, por la creciente presión humana debido a factores económicos, sociales y culturales. Tanto el fuego, la tala y el ramoneo son disturbios que inciden en los bosques de *Polylepis* en toda su extensión (Renison et al., 2013). Se estima que más del 90% de la cobertura natural de bosques de *Polylepis* se ha perdido a lo largo de milenios de uso de la tierra por parte de los seres humanos, por lo que la mayoría de las especies se consideran en peligro de conservación (Servat et al., 2002; Renison et al., 2013; Segovia-Salcedo et al., 2021; Boza Espinoza & Kessler, 2022).

El género *Polylepis* está representado por 45 especies en Sudamérica (Boza Espinoza & Kessler, 2022), de las cuales en el Noroeste de Argentina (NOA) hay identificadas cinco especies representando su distribución más austral: *Polylepis tomentella* Wedd., *Polylepis australis*

Bitter, *Polylepis hieronymi* Pilg. (Simpson 1979), *Polylepis crista-galli* Bitter (Picchetti et al., 2001; Kessler & Schmidt-Lebuhn, 2006, Renison et al., 2013) y *P. tarapacana* (Braun Wilke et al., 1999; Morales et al., 2004). Esta última especie forma bosques dispersos en el mayor rango altitudinal (3400-) 4400-5000 (-5200) m s.n.m. (Kessler, 2006; Renison et al., 2013; Boza Espinoza & Kessler, 2022; López et al., 2022) y es la mejor adaptada a condiciones climáticas desfavorables. Posee adaptaciones morfológicas y fisiológicas a las condiciones ambientales extremas del altiplano, incluyendo condiciones semiáridas, alta radiación solar y altas variaciones diarias de temperatura (García-Núñez et al., 2004; Hoch & Körner, 2005, Azócar et al., 2007). Es tolerante a las heladas, minimizando el daño tisular por su capacidad de sobreenfriamiento y reduce la pérdida de agua por control estomático (Rada et al., 2001; Azócar et al., 2007). Sus hojas presentan folíolos pequeños y gruesos con capas de cera y estomas hundidos para reducir la pérdida de agua por transpiración (Macek et al., 2009; Toivonen et al., 2014). *Polylepis tarapacana* es sensible al contenido de humedad del suelo (y la precipitación), distribuyendo la biomasa en diámetros y alturas pequeñas, con preferencia por individuos de multifustales, para retener la humedad disponible (Saavedra, 2013).

Polylepis tarapacana, conocido comúnmente como “Queñoa” o “Queñoa de altura” es un árbol de hábito simpódico, presentando un tronco corto y pudiendo alcanzar hasta cinco metros de alto (Morales et al., 2004; Boza Espinoza & Kessler, 2022). Las hojas son perennes, imparipinnadas, coriáceas, con margen del folíolo entero o apenas crenado, con el envés tomentoso (Kessler, 1995; Boza Espinoza & Kessler, 2022). Sus flores son apétalas y polinizadas por el viento, la floración se produce en un amplio periodo de tiempo, mientras que los frutos son aquenios dispersados por el viento con una capacidad de dispersión limitada y la maduración de frutos ocurre entre los meses de abril y junio (Figura 1.1) (Domic & Capriles, 2009; Beck et al., 2010; Boza Espinoza & Kessler, 2022). *P. tarapacana* genera anillos anuales bien distintivos (Argollo et al., 2004; Domic, 2005) y puede alcanzar los 600 años de edad (se han elaborado cronologías de anillos de árboles de más de 700 años en el Altiplano boliviano) (Argollo et al., 2004; Morales et al., 2012). Anteriormente, tanto Cabrera (1957), como Ruthsatz y Movia (1975) identificaron como *P. tomentella* a todas las poblaciones de *Polylepis* de Altoandina y la Puna, y Simpson (1979) consideró a *P. tarapacana* y *P. tomentella* como conoespecíficas, antes de separarlas en una publicación posterior (Simpson 1986). Identificar las dos especies presenta dificultades en la extensa zona de transición, donde las poblaciones exhiben características intermedias sin rasgos distintivos entre ellas. Sin embargo, en la mayoría de sus áreas de distribución, ambas especies muestran características distintivas, como *P. tarapacana* que tiene folíolos más cortos (0.7-0.8 cm frente a 1.3-2.1 cm de *P.*

tomentella), margen del folíolo entero o apenas crenado y ápices obtusos o agudos (en comparación con márgenes serrados y ápices redondos o emarginados) e inflorescencias más cortas (0.7-1.5 cm frente a 2.8-5.3 cm) con 1-2 flores (en comparación con 4-5 flores) (Boza Espinoza & Kessler, 2022).

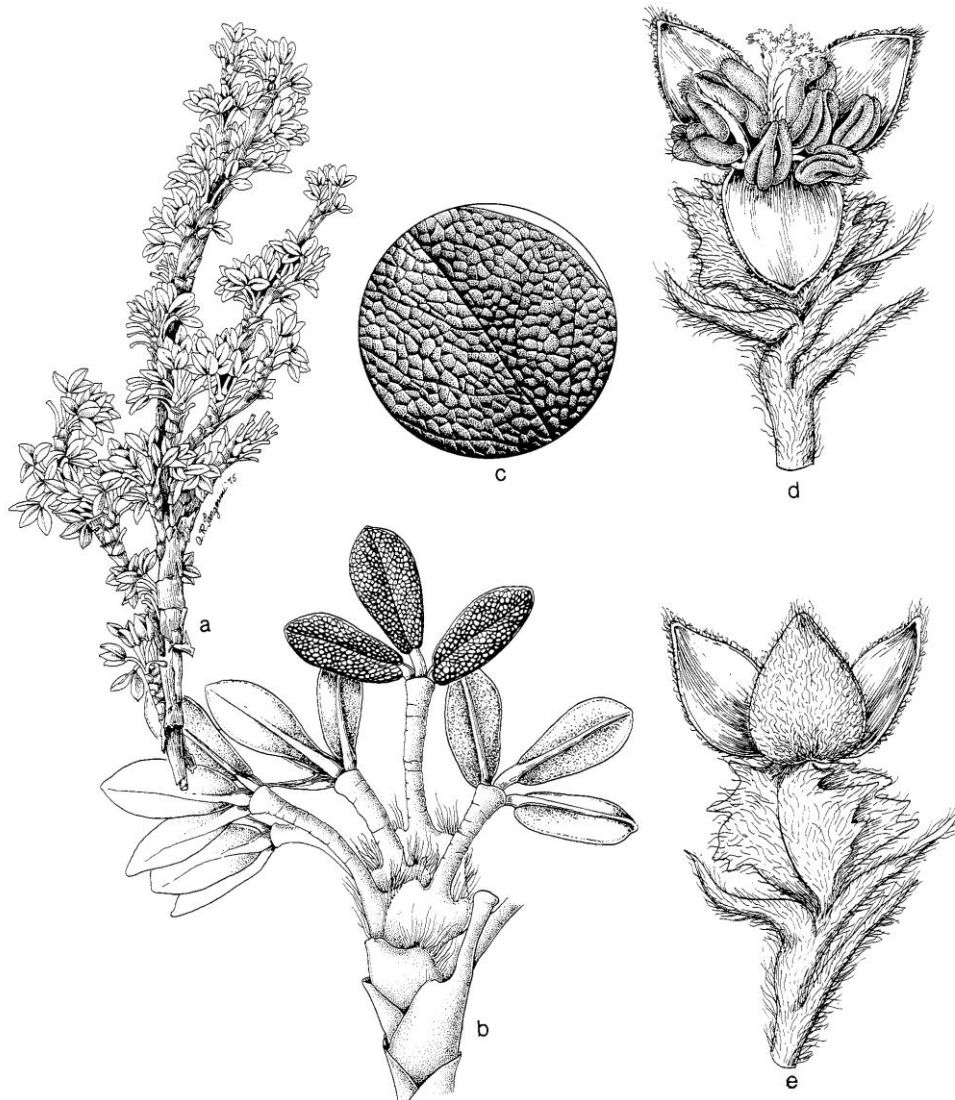


Figura 1.1: Ilustración de la especie *Polylepis tarapacana* Phil. tomado de Simpson 1979. a) rama, b) grupo de hojas, c) superficie superior de la hoja, d) flor, e) fruto.

Polylepis tarapacana se distribuye a lo largo de las tierras altas semiáridas de la sección occidental del Altiplano en los Andes Centrales desde el extremo sur de Perú hasta el suroeste de Bolivia, norte de Chile y noroeste de Argentina (16°-23°S) a una elevación de 3400 (Chile. Parinacota: 18°15'S, 069°35'W, 3400 m s. n. m., 05 November 1991, Billiet 5467) a 5013 m s.n.m. (Boza Espinoza & Kessler, 2022) y se trata de la especie arbórea que crece a mayor elevación en el territorio argentino (Braun, 1997; Navarro et al., 2010; Renison et al., 2013;

Peng et al. 2015; Cuyckens et al., 2016; Boza Espinoza & Kessler, 2022). Las pendientes donde se hallan estos bosques y arbustales son de una inclinación moderada a pronunciada (15 a 20°) (Braun Wilke & Guzmán, 2005; Saavedra, 2013), y a mayores pendientes, la densidad de árboles y arbustos aumenta (Ríos, 1998; Saavedra, 2013). Estas formaciones boscosas y arbustivas, en Argentina se encuentran en la provincia fitogeográfica Altoandina, a partir de los 4100 m s.n.m. (Cabrera, 1971; Aceituno, 1993; Renison et al. 2013; Pang et al. 2015). A estas elevaciones, se distribuye formando parches poco densos rodeados de pastizales altoandinos (Renison et al., 2013; Pang et al., 2015), lo que puede entrar en conflicto con la definición de árbol, es decir, una planta leñosa de al menos 3 metros de altura (Körner, 2003; Smith et al., 2003; Körner & Paulsen, 2004; Martínez Pastur et al., 2023). Además, en la literatura es recurrente encontrar a estas poblaciones referidas como bosques, bosquecillos, arbustales, queñoal o bosquetes (ej: Ruthsatz & Movía, 1975; Braun, 1997; Tranquillini 1979; Holtmeier, 2009). Estas diferentes definiciones generan interpretaciones diversas según los intereses y valores de los individuos, lo que podría derivar en que, por ejemplo, por definición, *P. tarapacana* no sea considerada en el ordenamiento territorial de los bosques nativos (OTBN) de Argentina, lo cual puede generar obstáculos para implementar políticas públicas de conservación y manejo. El Protocolo de Kioto define un "bosque" como un área con una cobertura de copa de "árboles" mínima de 10 a 30 %, siendo un "árbol" una planta que puede alcanzar una altura mínima entre 2 y 5 metros (UNFCCC 2002). En este contexto, aunque *P. tarapacana* es un árbol de baja estatura, con una altura máxima de 5 metros (Boza Espinoza & Kessler, 2022), su estructura arbórea y densidad permiten que la cubierta de copa alcance un porcentaje mínimo requerido para clasificarlo como bosque (López et al., 2021; Boza Espinoza & Kessler, 2022). Aunque individualmente los árboles no alcanzan la altura mínima establecida, en conjunto forman agrupaciones con una significativa cobertura de copa en el área (Hoch & Körner, 2005). Es importante tener en cuenta que la definición de árbol en el contexto de los bosques no se limita solo a la altura, sino que incluye el potencial de crecimiento y desarrollo de una planta. *Polylepis tarapacana* cumple con este requisito, ya que posee las características morfológicas y fisiológicas propias de un árbol (Rojas et al., 2022), por lo que se puede argumentar que sea considerado un bosque en función de su estructura, densidad y el cumplimiento de los criterios establecidos por el MDL del Protocolo de Kioto, además fue posible incluir a *P. tarapacana* en el OTBN, en base a sus funciones como bosque (Guzmán et al., 2017; Guzmán et al., 2019). De ahora en más, en base a esta información, en esta tesis se denominará a las poblaciones de *P. tarapacana* como bosques y arbustales, ya que existen parches donde la altura media dominante (promedio de los tres árboles más altos de una parcela) supera el 1.30 m (bosques) y parches donde esto no sucede (arbustales) (López et al.,

2021). Así mismo, se denominará árbol a los individuos que posean DAP (diámetro a la altura del pecho, o al 1.30 m) y arbustos a aquellos individuos mayores a 20 cm y menores a 1.30m.

Factores que afectan la distribución y estructura de los bosques de *Polylepis*

Los factores ambientales que controlan la distribución y estructura de los bosques de *Polylepis* son principalmente la temperatura y la disponibilidad de agua (Rada et al., 1996, 2001; Kessler et al., 2007; Macek et al., 2009). Estos factores están a su vez influenciados por la latitud y la topografía, que desempeña un papel crucial en la variación climática, y su importancia relativa varía entre especies y/o regiones geográficas (Macek et al., 2009; Graae et al., 2018). Además, otros factores abióticos como la precipitación anual, la textura del suelo y las condiciones hidrológicas también han demostrado desempeñar un papel en la distribución de los bosques de *Polylepis* en el paisaje andino (Coblentz & Keating, 2008; Zutta et al., 2007; Kessler et al., 2007). En regiones húmedas y nubladas, la temperatura y la radiación solar son los factores más relevantes, mientras que, en regiones secas, como la altoandina, aumenta la relevancia de la disponibilidad hídrica (Braun, 1997; Hoch & Körner, 2005; Kessler et al., 2007, Boza Espinoza & Kessler, 2022). La sequía se define como un período de precipitaciones por debajo del promedio, lo que genera la disminución de la disponibilidad de agua en el suelo, medida como una disminución en el potencial hídrico (Kramer & Boyer, 1995; Verslues et al., 2006). La sequía limita el crecimiento de los árboles de *Polylepis* y la distribución de los bosques en zonas áridas, ya que la disponibilidad de agua durante la temporada de crecimiento influye principalmente en el crecimiento radial en sitios más secos (Morales et al., 2004; García-Plazaola et al., 2015; Rodríguez-Caton et al., 2021). No obstante, los bosques de *Polylepis*, al igual que otros bosques de límites arbóreos a nivel mundial, alcanzan sus mayores elevaciones en regiones secas (Braun, 1997; Kessler et al., 2007; Miehe et al., 2007). Especies del género (ej: *Polylepis incana* Kunth, *Polylepis racemosa* Ruiz & Pav.) muestran una relación entre la distribución de los bosques y las características topográficas que varían en función de la elevación (Coblentz & Keating, 2008; Toivonen et al., 2018), y tienden a tener distribuciones agregadas asociadas con variables ambientales como la humedad, profundidad del suelo y cobertura de rocas (Hurtado, 2014; Berg et al., 2017).

Diversos autores señalan que *P. tarapacana* habita preferentemente en sectores protegidos y favorables de las laderas de las montañas, sobre sustratos pedregosos o entre grandes rocas donde existen afloramientos rocosos (Gajardo, 1994; Ríos, 1998; Rada et al., 2001; Domic, 2005) dado que el contenido de humedad del suelo es mayor en el entorno inmediato de grandes rocas, debido a la concentración de la precipitación (Kleier & Rundel, 2004; Kleier &

Lambrinos, 2005; López et al., 2021). A su vez, la temperatura del aire presenta menores fluctuaciones con la mayor presencia de rocas, ya que estas proporcionan sombra durante el día, reduciendo la evaporación del suelo y en la noche presentan mayor temperatura que el entorno, cuando las temperaturas de congelación podrían limitar la supervivencia de las plántulas de *P. tarapacana* (Kleier & Lambrinos, 2005). Esto presumiblemente esté relacionado con un microambiente favorable para la instalación y desarrollo de *P. tarapacana* (Fjeldså & Kessler, 1996; López et al., 2021). Vita (1997), además, señala que en los bosques de *P. tarapacana*, típicos de zonas áridas, se destaca su estructura más abierta, lo que facilita la optimización del agua disponible. *Polylepis tarapacana* se adapta a condiciones extremas de sequía y bajas temperaturas, siendo su crecimiento muy sensible a los cambios hidroclimáticos (Morales et al., 2004; 2018; Christie et al., 2009; Solíz et al., 2009). Por ejemplo, los bosques y arbustales de *P. tarapacana*, en el límite de aridez del género en los altos Andes del suroeste de Bolivia, no crecen en las laderas más secas y menos soleadas (más frías) del sur, y en cambio están restringidos a las laderas más calientes y húmedas del norte (Kessler, 1995; Garreaud et al., 2003; Kessler et al., 2007; Kessler, 2014; Morales et al., 2018).

El sotobosque cumple un rol crucial en el mantenimiento de las funciones y estructura de la ecología forestal, contribuyendo a la biodiversidad generando interacciones con las fases tempranas de los renovales, determinando el ciclo de nutrientes y respondiendo a los disturbios de origen antrópicos y naturales (Gilliam, 2007). Los bosques de *Polylepis* del altiplano albergan un amplio rango de plantas herbáceas, arbustivas, arbustos rastreros y plantas en cojín (Seibert & Menhofer, 1991; 1992; Hensen, 1995), presentando para *P. tarapacana* el desarrollo de una cubierta herbácea diversa (Teillier, 1998; Kessler, 2006) debido a su estructura relativamente abierta (Ríos, 1998). Por otra parte, la estructura forestal se ha utilizado para monitorear la heterogeneidad espacial y ambiental, identificar los requisitos de nicho de árboles, evaluar la dinámica temporal y espacial de la vegetación y explicar los cambios relacionados con el ambiente (Franklin et al., 2002). De ello se desprende la importancia de realizar estudios de estructura forestal en formaciones de *P. tarapacana*, donde la información combinada entre diversidad y estructura esclarecería procesos y mecanismos para determinar cómo responderían a la variación ambiental.

Otro factor determinante que impacta sobre la estructura forestal es la actividad antrópica. La región Altoandina constituía un territorio marginal del imperio incaico (Gil Montero, 2018) que luego con su expansión estableció núcleos agrícolas e intensificó la actividad minera (Albeck et al., 2018). Desde entonces, los Andes han sido objeto de un intenso uso humano de la tierra (Chepstow-Lusty & Winfield, 2000). En esta región, la principal fuente de energía eran plantas

leñosas locales, incluida *P. tarapacana*, destinada principalmente para leña y fabricación de carbón. También su forma de vida arbórea (López et al., 2023) permitió el uso de la madera para la construcción de estructuras, tales como fabricación de vigas para casas, estancias e iglesias y se menciona también el uso medicinal de la corteza y hojas para afecciones pulmonares y renales (Kessler 1995; Villagrán & Castro, 2004; Choque, 2010; Morales et al., 2013; Renison et al., 2013; López & Cellini, 2022). En el Siglo XX algunos de estos usos tradicionales fueron reemplazados por el uso de combustibles fósiles y energía solar (González, 2018). Además, los avances tecnológicos en el transporte redujeron la dependencia de animales de carga y, combinado con la disminución de la población rural, provocó una reducción en el pastoreo por herbívoros domésticos (Grau, 2018). Sin embargo, no hay duda de que muchos bosques de *Polylepis* están actualmente fuertemente afectados por actividades humanas, ya sea directamente por la extracción de madera o indirectamente por el pastoreo de ganado y la quema asociada de pastizales (Kessler, 2002; Renison et al., 2006; 2010). Se ha demostrado que estas actividades influyen en la densidad y estructura de los bosques (Toivonen et al., 2011; Cierjacks et al., 2007; Bader & Ruijten, 2008; Kessler et al., 2014). Asimismo, la región se encuentra actualmente afectada por el cambio climático, especialmente considerando que los entornos andinos tropicales se encuentran entre los ecosistemas terrestres que experimentan tasas de calentamiento más altas, lo que ha generado una tendencia hacia la aridización y haciendo aún más severas las condiciones en esta región y restringiendo la disponibilidad de agua (Bradley et al., 2006; Urrutia & Vuille, 2009). Como consecuencia, la cobertura de bosques de *Polylepis* ha disminuido considerablemente (aproximadamente 95% de los bosques) (Kessler, 2002; 2006; Braun Wilke et al., 2005; Morales et al., 2018) y se encuentran entre los ecosistemas forestales de montaña tropicales y subtropicales más gravemente amenazados en el mundo (Renison et al., 2006; 2010; Jameson & Ramsay, 2007). Estas consecuencias impactan también en las poblaciones de *P. tarapacana*, que se considera Casi Amenazada (UICN, 2020), debido principalmente al impacto humano que resulta en la degradación del hábitat, especialmente causada por la extracción de madera para combustible y construcción (Renison et al., 2013).

La regeneración exitosa es fundamental para la persistencia y dispersión de los bosques, pudiendo estar limitada por cambios en la temperatura y la disponibilidad de agua a lo largo de gradientes de elevación (Bader et al., 2007; Johnson et al., 2011). La dinámica de regeneración se ve influenciada por las bajas temperaturas debido a las necesidades de ahorro de energía, lo que puede disminuir la reproducción a través de semillas y aumentar la proporción de reproducción vegetativa a temperaturas bajas (Cierjacks, 2007; Hertel &

Wesche, 2008). A su vez, la competencia por el agua con la vegetación herbácea tiende a ser fuerte para los árboles jóvenes (Nambiar & Sands, 1993; Balandier et al., 2006). Sin embargo, en ecosistemas andinos, los sitios abiertos muestran mayores dificultades para la germinación de semillas e instalación de plántulas debido a las mayores amplitudes térmicas, escasez de humedad y fuerte radiación solar (Bader et al., 2007; Cierjacks et al., 2007; Johnson et al., 2011; Rehm & Feely, 2015), disminuyendo estas amplitudes en micrositios ubicados bajo protecciones dada por el relieve accidentado (Körner, 2012; Dobrowski et al., 2015) o por plantas del sotobosque (Acuña-Rodríguez et al., 2006). La influencia de los factores climáticos en el establecimiento de *P. tarapacana* aún no ha sido completamente dilucidada, sin embargo, se ha constatado que esta especie requiere protección tanto vertical como horizontal en sus estados iniciales de desarrollo como plántula (Vita, 1997). Por ejemplo, Choque (2010) demostró que los renovales de *P. tarapacana* en Chile se ubican en diferentes micrositios como cerca o entre afloramientos rocosos y otras especies, lo que sugiere una preferencia por entornos resguardados.

Por consiguiente, es evidente que la distribución y estructura de los bosques y arbustales de *Polylepis* está influenciada por la heterogeneidad de la topografía andina, las variaciones microclimáticas locales, las perturbaciones antropogénicas y las adaptaciones ecológicas de las diferentes especies (Du et al., 2017; Hurtado, 2014; Sylvester et al., 2017). Las plantas que crecen en ambientes únicos y extremos se convierten en candidatas potenciales para ser consideradas como nuevas especies modelo para el estudio de la tolerancia al estrés, la adaptación y las bases fisiológicas que equilibran la productividad y la resistencia al estrés (Flexas & Gago, 2018; Fernández-Marin et al., 2020). La bibliografía recopilada indica que *P. tarapacana* es una especie singular, dado que prospera a elevaciones más altas en comparación con otras formaciones forestales, además, su hábitat también es excepcional, ya que se caracteriza por presentar condiciones climáticas extremas.

Dado que la distribución de bosques de *P. tarapacana* se presenta en forma muy fragmentada, brindando numerosos servicios ambientales como la protección de cuencas hídricas, conservación del suelo, conservación de la flora y fauna nativa entre otros, es muy importante generar conocimientos sobre la dinámica y la estructura forestal de esta especie. Asimismo, se desconoce la composición de la vegetación asociada, siendo el estudio de esta comunidad de gran interés para las autoridades locales y nacionales que regulan la creación de áreas protegidas, planes de manejo y restauración, responsables de implementar políticas de conservación y manejo para prevenir cambios no deseados debido a perturbaciones antropogénicas. Aún hay información limitada sobre qué factores han moldeado la estructura

y composición actual de estos bosques y arbustales, y cómo responden al estrés ambiental, especialmente en sus etapas iniciales de desarrollo, lo que puede ser clave para entender su dinámica y respuesta a los cambios ambientales. La falta de información probablemente sea consecuencia de la difícil logística asociada a la investigación en ubicaciones remotas, el acceso restringido a los sitios donde se distribuye esta especie, y las difíciles condiciones de trabajo. Comprender la estructura y composición de los bosques, las condiciones ambientales que facilitan el establecimiento de plántulas y el desarrollo de la estructura de esta especie son clave para evaluar áreas potenciales de establecimiento, y así lograr una gestión y restauración adecuadas de estos ecosistemas. Considerando estos antecedentes, la pregunta de investigación fue ¿Cuáles son los factores que determinan el óptimo ambiental para el establecimiento y desarrollo de *Polylepis tarapacana* en el altiplano jujeño?

1.2 Objetivos e hipótesis

Objetivo general:

Evaluar la dinámica de la regeneración, la estructura vertical y horizontal de bosques y arbustales de *Polylepis tarapacana* en diferentes gradientes ambientales, identificando el impacto antrópico sobre su estructura.

Objetivos Específicos:

1. Analizar la relación entre la distribución y el área de los bosques y arbustales de *P. tarapacana* en el altiplano argentino, y los factores topográficos (elevación, pendiente y exposición), climáticos (precipitación y temperatura), geográficos (zonas de vida) y de vegetación (NDVI) identificando sus rangos y óptimos ambientales de desarrollo.
2. Relacionar la estructura horizontal (diámetro a la base, altura, densidad y cobertura) de los bosques y arbustales de *P. tarapacana* con factores ambientales (topográficos, climáticos, geográficos, de vegetación y tipo de sustrato) e impacto antrópico (erosión, extracción de ejemplares, fuego y presencia de residuos) identificando los óptimos ambientales para su desarrollo.
3. Determinar la influencia de los factores topográficos (elevación, pendiente y exposición), climáticos (precipitación y temperatura), geográficos (zonas de vida), de vegetación (NDVI), la estructura horizontal (diámetro a la base, altura, densidad y cobertura), características fisicoquímicas del suelo y el impacto antrópico sobre la estructura vertical (cobertura, riqueza y composición de plantas asociadas) en bosques y arbustales de *P. tarapacana*.

4. Evaluar la influencia de la elevación, pendiente, tamaño y forma de vida del individuo en la producción, biometría, germinación y supervivencia de frutos de *P. tarapacana* bajo estrés hídrico.

5. Analizar la influencia de las variables topográficas, climáticas, de estructura horizontal, tipos de sustratos y micrositos (Monocotiledóneas, Dicotiledóneas, Roca, Suelo desnudo, Greda, Hojarasca, Borde de Roca y Suelo Bajo protección de Roca) e impactos antrópicos en el establecimiento y crecimiento de renovales de *P. tarapacana*.

Hipótesis general

La dinámica de la regeneración y la estructura vertical (renovales y especies asociadas) y horizontal (densidad y cobertura de árboles y arbustos) de *Polylepis tarapacana* responden a gradientes ambientales y antrópicos, con la existencia de un óptimo ambiental con ejemplares de *P. tarapacana* con mayor porte (mayor diámetro a la base y altura), baja densidad, alta cobertura, mayor producción de frutos y alta riqueza y abundancia de especies asociadas.

Hipótesis predictivas

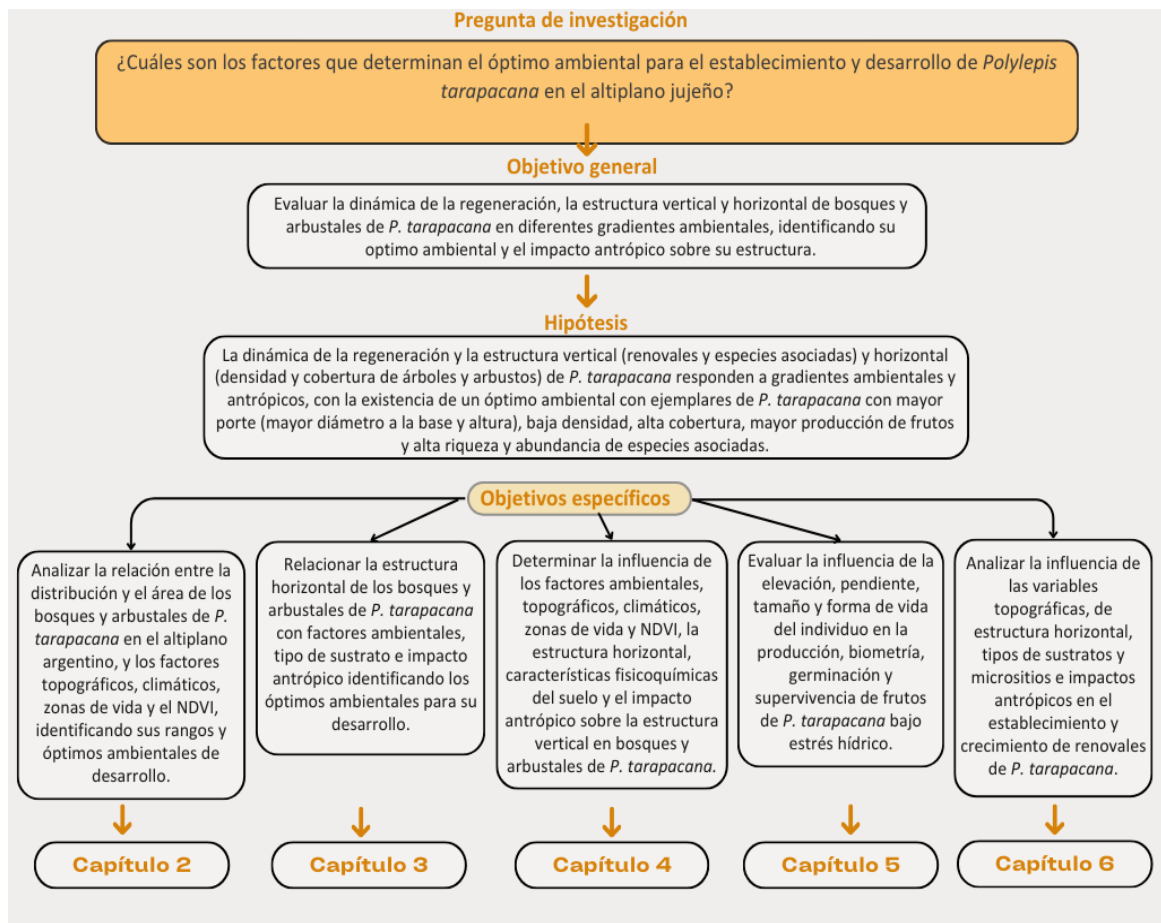
1. La distribución de los bosques y arbustales de *P. tarapacana* ocurre en sitios con características ambientales específicas, cuyas áreas con mayor cobertura forestal indican un óptimo ambiental en elevaciones medias, pendientes intermedias, orientaciones norte y temperaturas y precipitaciones medias, en zonas con índice verde (NDVI) intermedio.

2. Los individuos con mayor porte (mayor DAB y altura) y los bosques y arbustales de baja densidad y alta cobertura, se encuentran en laderas calientes y húmedas (elevación más alta, orientadas al norte), pendientes de baja inclinación, con sustratos rocosos y en zonas con índice verde (NDVI) intermedio, contrastando con las poblaciones con un alto impacto antrópico, de individuos de pequeño tamaño, alta densidad y baja cobertura.

3. El régimen de la temperatura, condicionada por la elevación y la exposición, el porte de los individuos, el nivel de pedregosidad del suelo e impacto antrópico, son los factores principales que determinan las variaciones de la riqueza y cobertura de especies asociadas en bosques y arbustales de *P. tarapacana*.

4. Cambios en el porte de los individuos de *P. tarapacana* (diámetro a la base, altura total, cobertura de copa y forma de vida), la elevación, la pendiente y el estrés hídrico, producirán variaciones en la producción, el porcentaje de germinación de y la supervivencia de brotes.

5. Las características topográficas (elevación, pendiente y exposición) y de estructura horizontal de *P. tarapacana*, influyen la humedad del suelo disponible y el establecimiento de renovales.



1.3 Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en la región altoandina del norte de Argentina en el sector centro-norte de la provincia de Jujuy, departamentos de Santa Catalina, Rinconada, Susques y Cochinoca y norte de Salta (Sierra de los Cobres) en el departamento de La Poma (22°04' - 23°40' S a 66°46' - 65°49' O) siendo la distribución más austral de *P. tarapacana*. Dentro de esta región, se trabajó en elevaciones superiores a los 4000 m s.n.m., (Figura 1.2) debido a que este es el límite superior de *P. tomentella* lo que permitió asegurar la presencia de parches de bosques y arbustales de la especie en estudio. Esta zona presenta un clima continental, con escasas precipitaciones, intensa radiación solar y ciclos diarios de congelamiento y derretimiento, con fuertes vientos, donde la temperatura media anual varía de 0° a 4° (y de 4.2°C a 6.5°C en los periodos más calurosos) y las temperaturas medias mensuales están por debajo de cero grados durante más de la mitad del año (Burkart et al., 1999). La precipitación media anual es de unos 190 mm, concentrada en los meses de verano donde más del 70% de

la precipitación se producen de diciembre a febrero (100 a 500 mm total anual) (Wawrzyk & Vilá, 2013; Cuyckens et al., 2016). El fenómeno que favorece las condiciones húmedas en el altiplano se debe principalmente a la circulación de aire de nivel superior, que se desplaza zonalmente hacia el oeste. Esta circulación genera una mayor humedad relativa en las zonas orientadas al este durante el verano cuando se producen tormentas convectivas asociadas al sistema monzónico sudamericano (Garreaud et al., 2003; Morales et al., 2018). Los patrones de zonificación latitudinal están marcados por una disminución de las precipitaciones de norte a sur (Cabrera, 1968; Luebert & Gajardo, 2005; Navarro Sánchez, 2011). Los picos más altos, algunos pueden superar los 5000 m, presentan nieves permanentes, donde el 80-90% de la superficie está desnuda, y el límite de la vegetación se encuentra por encima de los 5000-5600 m s.n.m. (Matteucci, 2012; Morales et al., 2018).

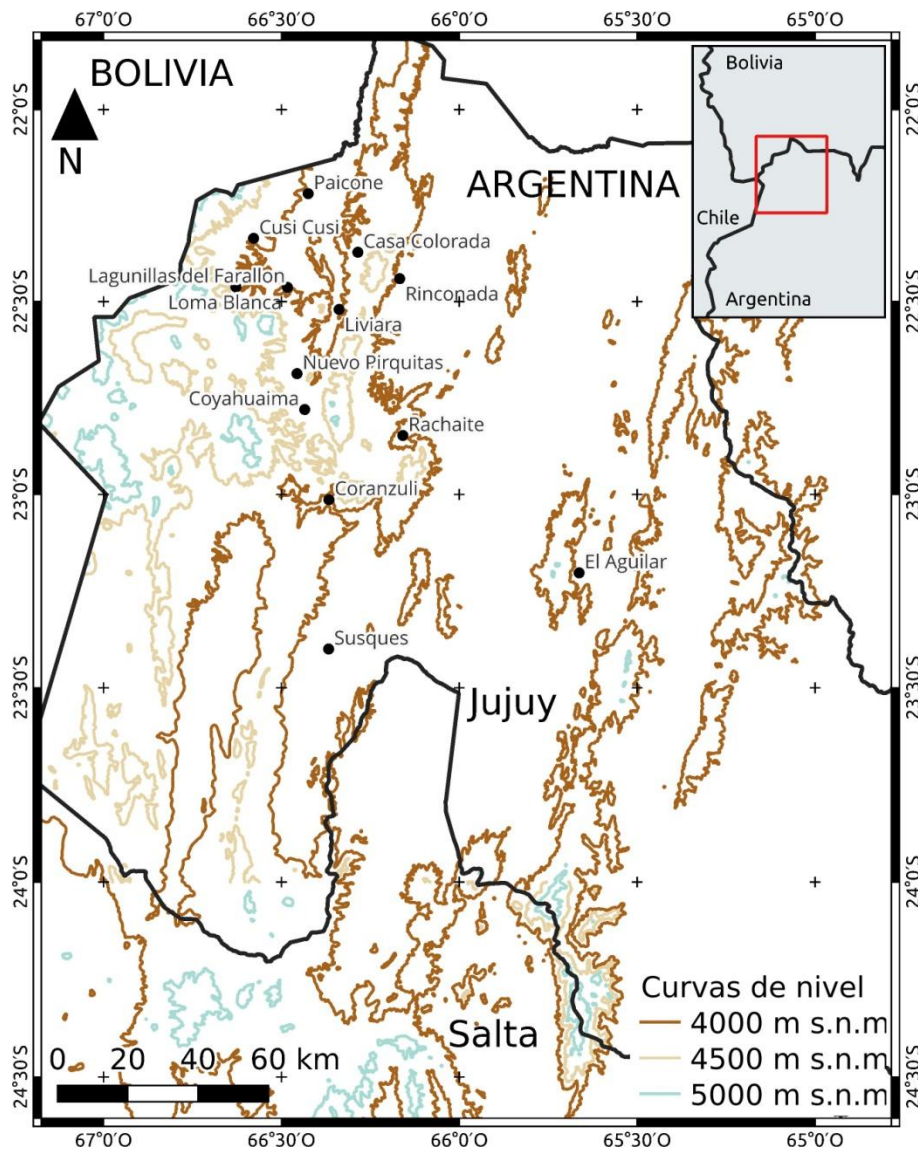


Figura 1.2. Localización del área de estudio en la Provincias de Jujuy y Salta. También se indican los principales centros poblados. Las líneas representan las curvas de nivel en marrón (4000 m s.n.m.), marrón claro (4500 m s.n.m.) y verde claro (5000 m s.n.m.).

En esta región predominan los suelos rocosos, pedregosos o arenosos, generalmente sueltos y poco profundos, con un bajo desarrollo del perfil (Matteuchi, 2012; Rojo, 2016). Además, se caracteriza por la extrema salinidad en bajos de cuencas endorreicas, altos índices de radiación UV, baja presión de oxígeno y escasa disponibilidad de nutrientes, excepto en las vegas y ciénegas (Wawrzyk & Vilá, 2013; Rojo, 2016). La principal cuenca de esta región es la cuenca del Río Grande de San Juan, ya que abarca una parte significativa del altiplano jujeño y drena hacia el sur (Matteuchi, 2012; Rojo 2016). Los ríos en esta cuenca, de régimen generalmente pluvial, dependen en gran medida de las precipitaciones estacionales (Garreaud et al., 2003). Este sistema hidrográfico sostiene diversos ecosistemas, entre los que destacan los bofedales y vegas, que son cruciales para la fauna local, especialmente para aves y mamíferos (Navarro Sánchez, 2011; Matteuchi, 2012).

El paisaje característico de esta región combina un mosaico de pastizales con parches de bosques y arbustos leñosos (Morello et al., 2012). La vegetación está dominada por especies con rasgos ligados a temperaturas extremadamente bajas, fuertes vientos, xerofitismo donde el 80-90% de la superficie es suelo desnudo, como ser un gran desarrollo subterráneo, hojas reducidas o modificadas para minimizar la pérdida de agua, presencia de resinas, estomas protegidos y tricomas (Ruthsatz & Movia, 1975; Matteucci, 2012; Morello et al., 2012). Los bosques y arbustales monoespecíficos de *P. tarapacana* se acompañan de arbustos enanos como *Baccharis tola* Phil y *Parastrephia lucida* (Meyen) Cabr., plantas en cojín, que crecen en placas unidas al suelo, como *Azorella compacta* Phil, *Pycnophyllum molle* J. Remy y *Werneria aretioides* Wedd., la estepa graminosa está dominada por *Festuca orthophylla* Pilg., *Festuca chrysophylla* Phil. y *Cinnagrostis breviaristata* (Wedd.) P.M. Peterson, Soreng, Romasch. & Barberá, también otras dicotiledóneas como *Ephedra chilensis* C.Presl, *Senecio nutans* Sch.Bip., cactáceas como *Maihue niopsis boliviana* (Salm-Dyck) R. Kiesling y Pteridophytas como *Argyrosma nivea* (Poir.) Windham y *Woodsia montevidensis* (Spreng.) Hieron. (Figura 1.3) (Cabrera, 1968; Oyarzabal et al., 2018; Carilla et al., 2018). Las especies de plantas en comunidades dominadas por *P. tarapacana*, o especies acompañantes, se encuentran muy poco estudiadas.



Figura 1.3. Fotos de las principales plantas acompañantes de los bosques y arbustales de *Polylepis tarapacana* en el altiplano argentino. 1: *P. tarapacana*; 2: *Baccharis tola* spp *tolá*; 3: *Azorella compacta*; 4: *Festuca orthophylla*, *Festuca chrysophylla* y *Cinnagrostis breviaristata*; 5: *Ephedra chilensis*; 6: *Senecio nutans*; 7: *Pycnophyllum molle*; 8: *Argyrosma nivea*; 9: *Maihueniopsis boliviana*. Fuente de las imágenes propia.

Las plantas acompañantes cumplen un rol crucial en el mantenimiento de las funciones y la estructura forestal. Contribuyen a la biodiversidad, interactúan con la regeneración temprana, determinan el ciclo de nutrientes y responden a disturbios antrópicos y naturales (Gilliam, 2007). La comunidad clímax de esta área está caracterizada por una estepa herbácea dominada por *F. ortophylla* (Cabrera, 1971; Wawrzyk & Vilá, 2013). En áreas más áridas, como las montañas y cuencas occidentales, otras gramíneas como *Cinnagrostis sp* prevalecen. En laderas pedregosas y roquedales, el pastizal disminuye o desaparece, predominando arbustos, cojines y rosetas (Carilla et al., 2018b).

La fauna en esta región se encuentra adaptada a las condiciones ambientales extremas de alta montaña. Entre las aves se puede observar el cóndor andino (*Vultur gryphus* Linnaeus), varias especies de aves camineras (*Geositta sp*), bandurritas (*Upucerthia sp*), comesebos (*Phrygilus sp*), cabecitanegras (*Carduelis sp*), y en las lagunas y salares coexisten el flamenco puneño y el flamenco andino (*Phoenicoparrus sp*), especies endémicas y emblema del Monumento Natural Laguna de los Pozuelos (Matteucci, 2012; Wawrzyk & Vilá, 2013). Entre los anfibios se pueden nombrar el sapo andino (*Rhinella spinulosa* Wiegmann) y varios saurios endémicos de los géneros *Phymatura* y *Prystidacytlus*. Entre los mamíferos se destacan el chinchillón (*Lagidium viscacia* Molina), puma (*Puma concolor* Linnaeus) y el zorro colorado (*Lycalopex culpaeus* Molina). Los grandes herbívoros nativos son los camélidos vicuña (*Vicugna vicugna* Molina) y guanaco (*Lama guanicoe* Müller) y los domesticados llama (*Lama glama* Linnaeus), cabras (*Capra hircus* Linnaeus) y ovejas (*Ovis aries* Linnaeus) (Matteucci, 2012; Wawrzyk & Vilá, 2013; Carmanchahi et al., 2019). La flora y fauna mencionada se conserva en parte gracias a la Reserva de la Biósfera Laguna de Los Pozuelos, un sitio RAMSAR de importancia internacional por su biodiversidad, ubicada entre Abra Pampa y Rinconada (Rojo, 2016). Por otro lado, en Susques se encuentra la Reserva Natural de Fauna y Flora Olaroz-Cauchari, que protege ecosistemas altoandinos y puneños, con el objetivo principal de conservar la vicuña (Reid Rata et al., 2018).

La población de esta zona incluye principalmente grupos sociales de campesinos y pueblos originarios radicados en su mayor parte en ciudades y pequeños pueblos. La actividad económica es principalmente pastoril, y se practica bajo la estrategia de “hatos múltiples”, actualmente se crían simultáneamente ovinos, camélidos, caprinos y en menor medida bovinos, y hasta asnales (Wawrzyk & Vilá, 2013; Martínez, 2018). Es común, entre los pobladores, realizar quemas para obtener leña seca y la tala de árboles para construcción, sumando a esto, el ramoneo de los animales de pastoreo, son disturbios que inciden en los bosques de *Polylepis* en toda su extensión (Renison et al., 2013). La región también cuenta con

una importante actividad minera, que contribuye significativamente al desarrollo económico de Jujuy (Lencina et al., 2018). Sin embargo, esta actividad genera preocupaciones ambientales y sociales, ya que la explotación de recursos puede afectar los frágiles ecosistemas altoandinos y a las comunidades locales (principalmente por la escasez de agua potable) (Martínez, 2018; Reid Rata et al., 2018). Grandes empresas mineras multinacionales (o nacionales con capitales extranjeros) extraen y exportan plata, plomo, zinc, así como sales minerales como boratos y calizas, y en los salares la producción de litio está en la actualidad en auge. La mayoría de las operaciones de extracción y procesamiento se localizan en las regiones de la Puna y la Quebrada (Lencina et al., 2018).

CAPÍTULO II

Distribución de los bosques de *Polylepis tarapacana* y su relación con factores topográficos, climáticos, geográficos y de vegetación.

2.1 Introducción

Los ecosistemas de montaña se caracterizan por marcados gradientes ambientales (por ejemplo, presencia de nieve, variaciones climáticas, amplitud térmica y radiación solar entre otras), que inciden en los organismos que desarrollan adaptaciones especiales para sobrevivir y prosperar (Rahbek et al., 2019; Marcora et al., 2021). Además, estos gradientes ambientales pueden afectar la distribución espacial, produciendo discontinuidades espaciales de las comunidades de plantas (Kullman, 1988; Renison et al., 2013). Los bosques de los ecosistemas montañosos desempeñan un papel clave en la provisión de hábitat, alimento o beneficios mutualistas para numerosas especies de animales, microorganismos y otras plantas (Price et al., 2011; Körner, 2012). Los cambios en las precipitaciones, los regímenes de temperatura y la intensificación del uso de la tierra han alterado las interacciones de las especies de árboles y la disponibilidad de los microsítios con consecuencias críticas para la regeneración de las especies arbóreas y herbáceas (Hansen et al., 2001), lo que impacta en la comunidad e impulsa la pérdida de biodiversidad (Parmesan, 2006).

La distribución espacial de las especies no es aleatoria, sino que está determinada por el intervalo o capacidad de tolerancia que cada especie tiene a los diferentes factores ambientales (como la elevación, pendiente del terreno, temperatura, humedad y precipitación) lo que es conocido como amplitud ecológica (Chapman 1976). Un factor que tiene una notable influencia en zonas montañosas-andinas es la elevación (Körner, 2012), ya que modifica la temperatura, la precipitación, el viento y la radiación solar, lo cual incide en la estructura de los bosques (Brown, 1994; Krauchi et al., 2000). Además, la distribución de los bosques de montaña se ve afectada por otros elementos como la pendiente y la exposición, las condiciones del suelo y el grado de perturbación humana (Miller & Halpern, 1998; Krauchi et al., 2000; Gairola et al., 2014). En las regiones andinas elevadas, se espera que los cambios climáticos sean más rápidos, aumentando las temperaturas y disminuyendo drásticamente las precipitaciones, creando condiciones inciertas para el futuro de sus ecosistemas (Urrutia & Vuille, 2009; Cuyckens et al., 2016). Estos cambios pueden generar mayores impactos en la distribución de especies que crecen cerca del límite de tolerancia fisiológica (Díaz & Bradley, 1997; Cuyckens et al., 2016).

A lo largo de la Cordillera de los Andes es posible encontrar una diversidad de ambientes y ecosistemas que albergan un amplio rango de comunidades, caracterizados por escasa vegetación y especies leñosas dispersas (Myers et al., 2000). Este es el caso de *Polylepis* Ruiz & Pav. (*Rosaceae*), género arbóreo-arbustivo endémico que conforma los bosques de mayor altitud del mundo, formando parches o fragmentos relativamente continuos, que pueden alcanzar grandes extensiones (Kessler, 2006; Toivonen, 2014), pero al mismo tiempo, es uno de los más amenazados en el Antropoceno (Kessler & Schmidt-Lebuhn, 2006). Varias especies de este género se desarrollan en el límite de elevación de los bosques (timberline o treeline) como es el caso de *Polylepis tarapacana* Phil., especie endémica de los Andes centrales, desde el sur de Perú hasta el suroeste de Bolivia, el norte de Chile y el noroeste de Argentina (Boza Espinoza y Kessler, 2022). Forma bosques y arbustales siempreverdes ralos y monoespecíficos, distribuidos en los Andes centrales a elevaciones entre 3400-5013 m s.n.m. (Boza Espinoza & Kessler, 2022) en la sección occidental del Altiplano (16° - 23° S), en pendientes de terreno intermedias y exposiciones tendientes al norte (Braun, 1997; Navarro et al., 2010; Renison et al., 2013; Boza Espinoza & Kessler, 2022; López et al., 2023). La distribución natural de esta especie ha sido debatida por diversos autores (Hoch & Körner, 2005; Zutta et al., 2012; Renison et al., 2013; 2018; Körner 2021), con hipótesis sobre la distribución natural en parches aislados en elevaciones altas, en sitios áridos y fríos, en ambientes que generalmente se encuentran dominados por arbustos o pastizales (Kessler, 2002; Rada et al., 2001; Toivonen et al., 2018). Otros autores apoyan una hipótesis antropogénica, que expone que su distribución fragmentada es consecuencia de miles de años de presión de poblaciones humanas (ramoneo de herbívoros, incendios y su uso como combustible) lo que contribuyó a la fragmentación y reducción de la extensión de los bosques (Kessler, 2002; Renison et al., 2006; 2015; Valencia et al., 2016). *Polylepis tarapacana* está considerada como Casi Amenazada (UICN 2020), debido al impacto humano que resultó principalmente en la degradación del hábitat, causado especialmente por la extracción de madera para combustible y construcción en la zona, lo que ha modificado su distribución (Renison et al., 2013). A pesar de la evidencia que sugiere que la actividad humana ha contribuido a esta reducción y fragmentación de la cobertura forestal de *Polylepis* en muchas áreas, hay que tener en cuenta que la variabilidad natural, influenciada por la topografía y cambios climáticos, contribuye a esta disposición de los bosques (Kessler, 2002; Renison et al., 2013).

La extensión de su distribución en Argentina es aún una incógnita, por lo que un mapeo de esta especie sería de gran utilidad (Renison et al., 2013). El mapeo de la distribución de

especies es una herramienta muy utilizada en la investigación de la biodiversidad, en el manejo y conservación de especies, y para evaluar el efecto de los cambios ambientales y climáticos en el uso del hábitat (Dirnböck, 2003; Huertas Herrera et al., 2020). La tecnología de teledetección ofrece una forma práctica, de bajo costo y factible de entender el funcionamiento de los ecosistemas a múltiple escala, caracterizando de forma sistemática y especializada los patrones y procesos biofísicos como cobertura de suelo, productividad del ecosistema (ej con índices verdes) (Langley et al., 2001; Nordberg & Evertson, 2005). Debido a la capacidad potencial de realizar observaciones sistemáticas a diferentes escalas, la tecnología de teledetección amplía la posibilidad de analizar y detectar cambios en la cobertura de la tierra en grandes áreas en tiempo real, así como, estimar variables climáticas, cobra un valor especial en zonas donde no existen datos instrumentales meteorológicos. Se han realizado descripciones topográficas y climáticas de la cobertura terrestre desde una escala local a una escala global mediante el análisis de imágenes tomadas por sensores remotos (Xie et al., 2008). El uso de un sistema de información geográfica permite generar mapas precisos de distribución, proporcionando información crucial sobre el estado de los bosques, conocer la distribución de una especie y priorizar sitios para conservación (Eklundh & Jönsson, 2016; Huertas Herrera et al., 2020; Martinuzzi et al., 2021). En esta línea, la distribución de una especie en combinación con las variables ambientales revela una heterogeneidad de situaciones ambientales (Huertas Herrera et al., 2020; Rosas et al., 2021). Los mapas de distribución nos permiten además identificar la influencia de factores ambientales en la presencia o ausencia de especies (ej. la topografía, la temperatura, la precipitación, el tipo de suelo y otros parámetros ambientales relevantes). Al analizar estos factores ambientales en relación con la distribución, se observan patrones y variaciones en las condiciones de las especies, es decir, sus óptimos ambientales y zonas de menor desarrollo (Dirnböck, 2003; Huertas Herrera et al., 2020; Rosas et al., 2021). Otros factores muy utilizados en los estudios de distribución específica o mapeo de comunidades son el NDVI (índice de vegetación de diferencia normalizada) que permite conocer el vigor de la vegetación (Dirnböck et al., 2003; Rojo, 2016) y las Zonas de Vida (conjunto natural de asociaciones que utiliza variables ambientales limitantes para el desarrollo de procesos biológicos) de Derguy (2019), con las cuales es posible categorizar la distribución de una especie en zonas que podrían presentar valores especiales de conservación (Rosas et al., 2021).

Si bien existen trabajos que describen la distribución de *P. tarapacana* a lo largo de los Andes centrales (Fjeldsa & Kessler, 1996; Peng et al., 2015) son escasos los estudios que abordan específicamente su distribución en Argentina (Renison et al., 2013). Se han realizado trabajos

de distribución potencial, tanto de *P. tarapacana* como de otras especies presentes en Argentina (*Polylepis australis* Bitter. y *Polylepis tomentella* Wedd. entre otras), para evaluar su respuesta y posible distribución ante el cambio climático (Zutta et al., 2012; Cuyckens et al., 2016), pero la superficie de ocupación de *P. tarapacana* actual aún se desconoce. En consecuencia, esto implica una limitada comprensión de sus preferencias ambientales, y las condiciones ambientales óptimas para el desarrollo y establecimiento de esta especie (Kessler, 2006; Renison et al., 2013; 2018). Las especies que ocupan rangos de elevación relativamente estrechos en los ecosistemas de montaña son altamente sensibles al cambio climático (Sklenar & Jorgensen, 1999) y se espera que, con el tiempo, estas especies se vean obligadas a modificar su distribución dependiendo de sus preferencias ecológicas (Nagy & Grabherr, 2009; Corlett & Westcott, 2013; Winkler et al., 2016). Este proceso por el cual las comunidades cambian su distribución, debido a los cambios de la temperatura, llamado “termofiliazion”, se observó en los Andes para árboles de bosques montañosos (Fabrique et al., 2018) y para la vegetación altoandina (Cuesta et al., 2023). Esto genera que, ante el rápido cambio climático, adquiere cada vez mayor importancia identificar el conjunto de condiciones ambientales asociadas con grandes áreas y cubiertas forestales, para definir áreas clave para la conservación de estas especies en las condiciones futuras proyectadas.

2.2 Objetivo

Analizar la relación entre la distribución y el área de los bosques y arbustales de *Polylepis tarapacana* en el altiplano argentino, y los factores topográficos (elevación, pendiente y exposición), climáticos (precipitación y temperatura), geográficos (zonas de vida) y de vegetación (NDVI) identificando sus rangos y óptimos ambientales de desarrollo.

Hipótesis

La distribución de los bosques y arbustales de *P. tarapacana* ocurre en sitios con características ambientales específicas, cuyas áreas con mayor cobertura forestal indican un óptimo ambiental en elevaciones medias, pendientes intermedias, orientaciones norte y temperaturas y precipitaciones medias, en zonas con índice verde (NDVI) intermedio.

2.3 Metodología

Área de estudio

El área de estudio comprendió la distribución natural de las formaciones de *P. tarapacana* en la República Argentina, en la región altoandina al noroeste de Jujuy y en formaciones

recientemente descubiertas en la provincia de Salta (Sierra de los Cobres) en el departamento de La Poma (22° 04' - 23° 40' SL a 66° 46' - 65° 49' LO). (Figura 2.1 y 2.2).



Figura 2.1 Vista de un parche de *P. tarapacana*, sobre la ladera norte del volcán Granada. Fuente de imagen Propia.

Digitalización de polígonos de formaciones de *P. tarapacana* en el altiplano argentino

Se realizó la digitalización de la superficie de las formaciones de *P. tarapacana* en el altiplano argentino, utilizando el Sistema de Información Geográfica Qgis 3.4, con el cual se realizó una clasificación supervisada o semiautomática para determinar el contorno de cada bosque y arbustal de *P. tarapacana*. Debido a los altos índices de error que arrojó esta metodología, dada por la baja cobertura forestal (10 a 20%), el pequeño tamaño de los individuos (1 a 3 m²), la distancia entre individuos (promedio 5 m) y a que la firma espectral del suelo desnudo y la vegetación acompañante introduce una fuente de variación más significativa que el bosque mismo, esta clasificación fue desestimada. Es por esto que se generó una digitalización manual, a través de la interpretación visual de imágenes satelitales de alta resolución de Bing Aerial Maps (tamaño de pixel de 1 m) (Microsoft, EE. UU.) y Google Earth (tamaño de pixel de 0.4 m) (Google, EE. UU.) como capa base para delimitar polígonos de bosques y arbustales de *P. tarapacana*. El criterio de separación utilizado fue mediante interpretación visual en base a diferencias de tono, textura y elevación, esta última teniendo en cuenta el límite superior de distribución de *P. tomentella* en Argentina (4000 m s.n.m.) (Anton & Zuloaga, 2022). Se utilizó una escala de 1:2500 la cual brinda un buen nivel de precisión, lo que permite comparar la superficie de los bosques y arbustales con variables ambientales y obtener mapas de distribución con buen grado de precisión (Figura 2.2). El tamaño mínimo del bosque mapeado fue de 1 ha y la distancia mínima entre individuos fue de 10 m. Este criterio se basó en la

definición de “bosque” del MDL del Protocolo de Kioto, que lo define como un área con una cubierta de copa de “árboles” mínima de 10 a 30%, siendo un “árbol” una planta que puede alcanzar una altura de más de 2 metros (UNFCCC 2002). El área de cada polígono de bosque se utilizó para determinar el área forestal (AF) en hectáreas.

Una vez realizada la digitalización de la superficie de cada parche, se construyó una matriz de confusión para calcular el error en el mapeo de *P. tarapacana* en base a las diferencias entre el reconocimiento visual marcado y la ubicación de los bosques y arbustales verificada en el campo. La base de datos para esta matriz de confusión se generó a partir de datos obtenidos de la bibliografía (puntos gps) y de la visita a campo en 96 puntos de control, los cuales se seleccionaron según (i) una cobertura forestal homogénea y (ii) su accesibilidad y tamaño de los parches de bosque y arbustales sea >1 ha cada uno. En todos estos puntos de control se realizó la identificación de los individuos para verificar que sean *P. tarapacana*, siguiendo la descripción de Kessler (2006).

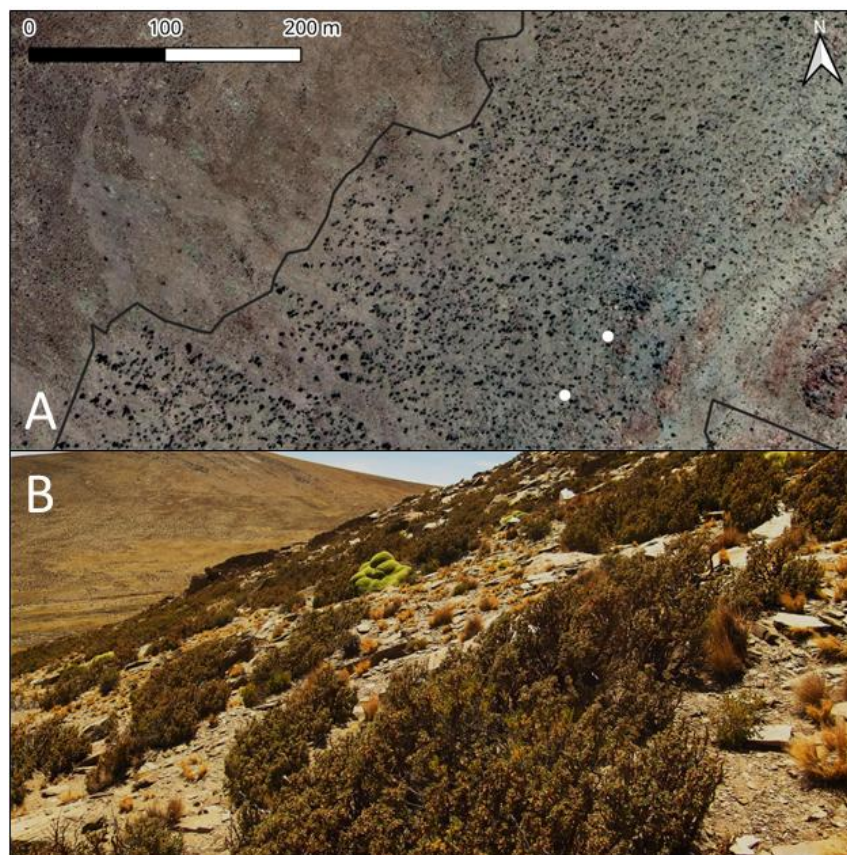


Figura 2.2: A) Ejemplo de digitalización del contorno de bosques de *P. tarapacana* (línea negra) a partir de imágenes de Bing Aerial Maps (Microsoft, USA) a escala 1:2500. Puntos blancos son el inicio y final de un punto de control. B) Foto del punto de control. Fuente de imagen propia, Casa Colorada, Departamento de Cochinoca, Jujuy. Campaña octubre 2019.

Geoprocesamiento y análisis de los factores ambientales

Se trabajó con 7 factores ambientales que influyen significativamente sobre la vegetación altoandina (Krauchi et al., 2000; Körner, 1999) y que están asociados a la distribución potencial (Díaz & Bradley, 1997; Cuyckens et al., 2016). Estos consistieron en factores topográficos (elevación, pendiente y exposición), climáticos (temperatura y precipitación), factores geográficos (zonas de vida) y de vegetación (NDVI). El modelo de elevación digital (DEM) producido por Shuttle Radar Topography Mission (SRTM) se utilizó como capa base raster para calcular la elevación (en m s.n.m.), la pendiente (en grados) y la exposición (30 m de resolución espacial) (Farr & Kobrick, 2000). Este conjunto de datos topográficos se recopiló utilizando el Google Earth Engine (<https://earthengine.google.com>; 2020) (Google, EE. UU.). La pendiente se determinó con el modo “Pendiente” de la herramienta DEM (Terrain Models) de Qgis 3.4. La exposición se calculó con el modo “Aspecto” y se transformó como función seno y coseno, donde los valores del seno van de -1 (oeste) a 1 (este) (Exposición Este), mientras que los valores del coseno van de -1 (sur) a 1 (norte) (Exposición Norte) (Jenness, 2004). Los factores climáticos incluyeron la temperatura media anual medida en grados centígrados (TMA) en °C y la precipitación anual (PA) en mm.año⁻¹ ambas estimadas anualmente en año calendario (enero-diciembre), como promedio anual para el período 1970-2000. Estos factores fueron obtenidos con información satelital de World Clim (BIO1) como rasters con una resolución de 1 km² por pixel (Fick & Hijmans, 2017). Aquellos puntos de control que se encontraron separados por menos de un kilómetro pueden tener el mismo valor de variables climáticas.

El factor geográfico se evaluó a través de las Zonas de Vida de Holdridge, tomadas de Derguy et al. (2019), quien utiliza tres variables -biotemperatura media anual, precipitación total anual acumulada y cociente de evapotranspiración potencial (EVP/P)- limitantes para el desarrollo de procesos biológicos, y expresadas en rangos de escala logarítmica. A su vez, el sistema considera la posición de las zonas de vida en regiones latitudinales y tiene en cuenta la altitud sobre el nivel del mar (Figura 2.3). Las zonas de vida para la distribución de *P. tarapacana*, se obtuvieron del mapa realizado por Derguy et al., (2019). Finalmente, el factor de vegetación (valores de NDVI) es un proxy que permite conocer la vigorosidad de la vegetación, siendo los valores menores a 0.05 característicos para glaciares, cuerpos de agua, roca y suelo desnudo, mientras que los valores cercanos a 1 son característicos de áreas muy vegetadas (Lillesand & Kiefer, 2000). Estos valores se obtuvieron de la Application for Extracting and Exploring Analysis Ready Samples (AppEARS) (<https://lpdaacsvc.cr.usgs.gov/appears/>) para la zona de estudio. Si bien existen otros índices adaptados a estudios de análisis de vegetación como SAVI (Índice de Vegetación Ajustado al Suelo) que se encuentran indicados para vegetación en

etapas de crecimiento inicial o vegetación dispersa ya que minimiza el efecto del brillo del suelo en la reflectancia de la vegetación (Huete, 1988), demostraron no presentar diferencias ni mejorar el desempeño del NDVI (Rojo, 2016).

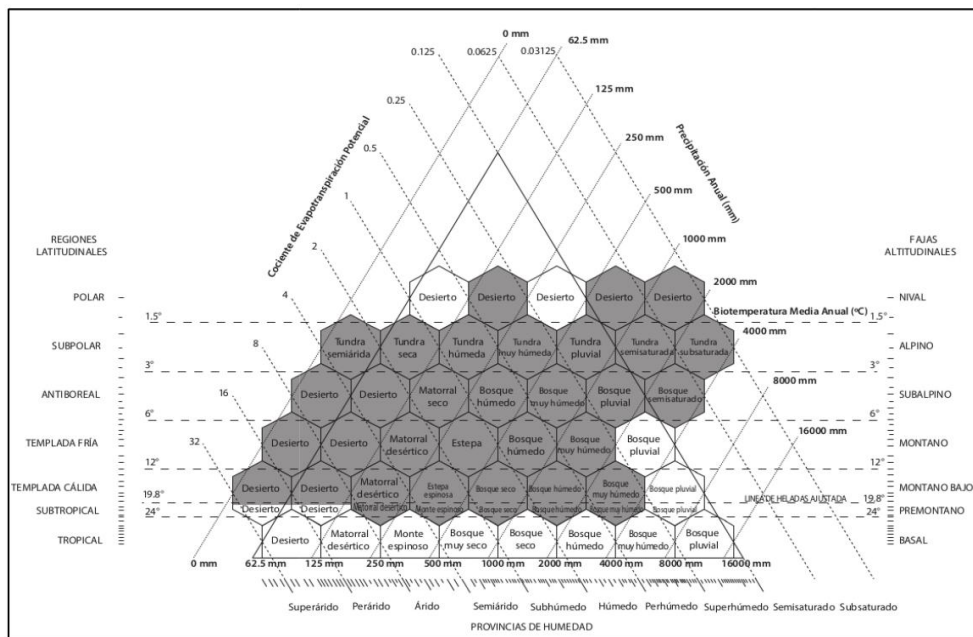


Figura 2.3: Diagrama de Holdridge con las zonas de vida registradas en Argentina (en gris). Tomado de Derguy (2019).

Se utilizó la función intersección en el software Qgis 3.4 para combinar cada polígono digitalizado de *P. tarapacana* con los ráster de los 7 factores ambientales (topográficos, climáticos, geográficos y de vegetación). De esta forma, para cada polígono se conoce su área forestal (AF), la elevación, pendiente, Exposición Este, Exposición Norte, temperatura media anual (TMA), precipitación (PA), Zonas de Vida y NDVI. Estos factores se categorizaron en cinco niveles para determinar el área forestal (AF) para cada categoría. En las variables continuas (elevación, pendiente, exposición N, exposición E, temperatura, precipitación y NDVI), cada categoría estuvo representada por al menos 50 polígonos de bosques y arbustales, mientras que para Zona de Vida (única variable discreta), se utilizó el área ocupada por cada categoría en cada polígono. Por ejemplo, en un polígono de 40 ha que ocupa dos zonas de vida, la zona “A” 30 ha y la “B” 10 ha, se contabilizan estas ha para el cálculo final de cada categoría de zona de vida.

Se creó una matriz de hexágonos, de 1 km² de superficie cada uno (cada hexágono = 100 ha, 1 km²), cubriendo el área ocupada por bosques y arbustales de *P. tarapacana* para estimar la cobertura forestal (CF), entendida como la proporción del área de cada hexágono cubierta por bosques o arbustos de *P. tarapacana* y su variación (media ± error estándar). Se evaluó la CF

en relación a los 8 factores ambientales (topográficos, climáticos, geográficos y de vegetación). Se utilizó la función intersección en el software Qgis 3.4 para combinar cada hexágono con los ráster de los 7 factores ambientales, para luego evaluar cómo estos factores influyen en la CF. Se definieron cinco categorías para cada factor ambiental considerando un umbral mínimo de 25 hexágonos para definir un tamaño de muestra adecuado para el análisis estadístico (Figura 2.4).

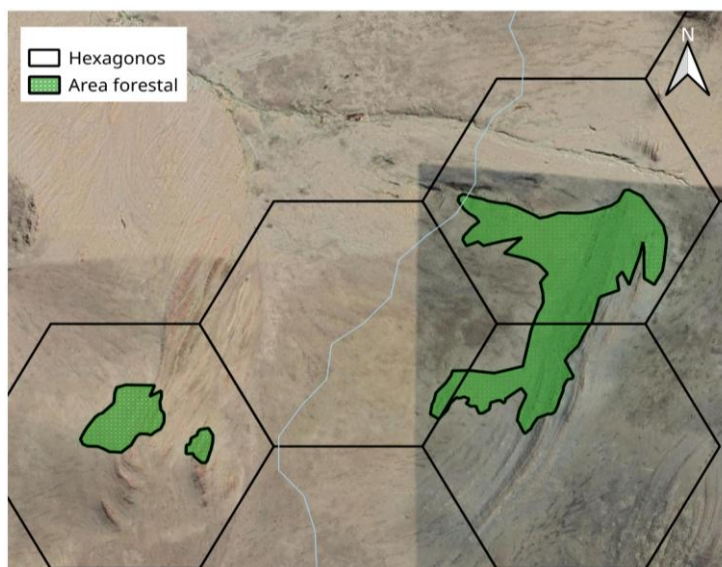


Figura 2.4. Fragmento de mapa, donde pueden observarse los hexágonos con la proporción de área forestal de *P. tarapacana* en verde. Cada hexágono presenta un área de 1 km²

Análisis de datos

Para ver como se relacionan las variables ambientales (elevación, temperatura y precipitación) se realizó una correlación de Pearson. Se calcularon las AF para cada categoría de los diferentes factores ambientales y se expresaron como media \pm error estándar, estos cálculos se presentaron en forma de gráficos de barra. En segundo lugar, se realizaron análisis ANOVA de una vía de la variable CF considerando los 8 factores ambientales y sus categorías. Para determinar los óptimos de cada factor ambiental, se calculó el desvío de la CF a partir de la media (x media de cobertura - x media de cobertura total). Los valores negativos indican que el valor de la CF en la categoría analizada es menor que el CF promedio de toda el área de estudio. Por ejemplo, el valor promedio de CF para los 1296 hexágonos fue 6.72%. Si el valor promedio de una categoría de un factor es 3.72% de CF, resulta una variación de -3.00%, y cuando el valor es mayor que el promedio general, es una variación positiva, siendo el caso de un óptimo ambiental. Para todos los datos del análisis ANOVA unidireccional, la normalidad y la homocedasticidad se verificaron con las pruebas de Shapiro-Wilk y Levene,

respectivamente, y se utilizó la prueba post-hoc de Tukey ($p < 0.05$) para realizar comparaciones de medias adicionales. Se utilizó el software Statgraphics (Statistical Graphics Corp., EE. UU.).

2.4 Resultados

El uso complementario de la digitalización de la superficie de *P. tarapacana* junto a los puntos georreferenciados en el terreno, permitieron identificar y cartografiar 8519.8 ha cubiertas por bosques y arbustales de *P. tarapacana* en el altiplano argentino. La mayor área se encontró en el norte y noroeste de la provincia de Jujuy, y se observaron dos sectores relictuales, uno hacia el sur, lindante con Salta y otro hacia el este cerca de El Aguilar (Figura 2.5 A y B).

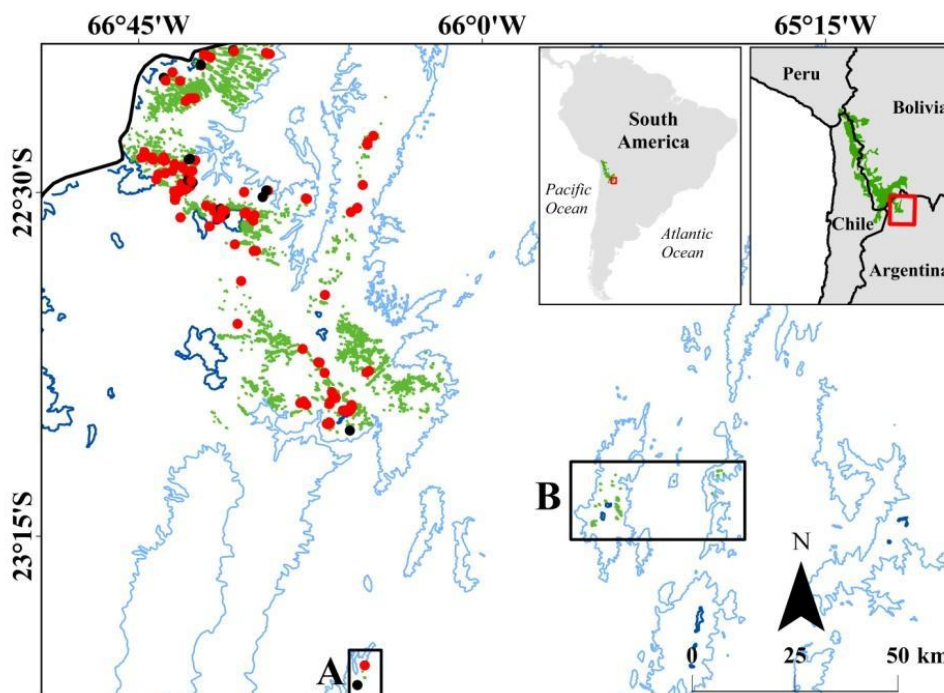


Figura 2.5: Distribución de *Polylepis tarapacana* en la República Argentina. Relictos de bosques y arbustales de la zona Susques (A) y de la zona El Aguilar (B). El contorno digitalizado de los bosques (verde) dentro del rectángulo rojo, línea de elevación a 4000 m s.n.m. (azul claro) y a 5000 m s.n.m. (azul oscuro), puntos de control de falsos positivos (puntos negros), puntos de control positivos (puntos rojos).

Fueron identificados manualmente un total de 2462 polígonos correspondientes a parches de *P. tarapacana*, con una superficie máxima de 126.5 ha y una media de 3.4 ha. Se observó una alta frecuencia de parches de *P. tarapacana* de superficie menor a 2 ha (1589 parches), los que representan 1137 ha de área forestal. A su vez, los parches con una superficie mayor a 40 ha presentaron frecuencias bajas (19 parches) y en su conjunto representan 1258 ha área

forestal. Se observa que los parches a partir de 11 ha de superficie son los menos frecuentes en la distribución de la especie en Argentina.

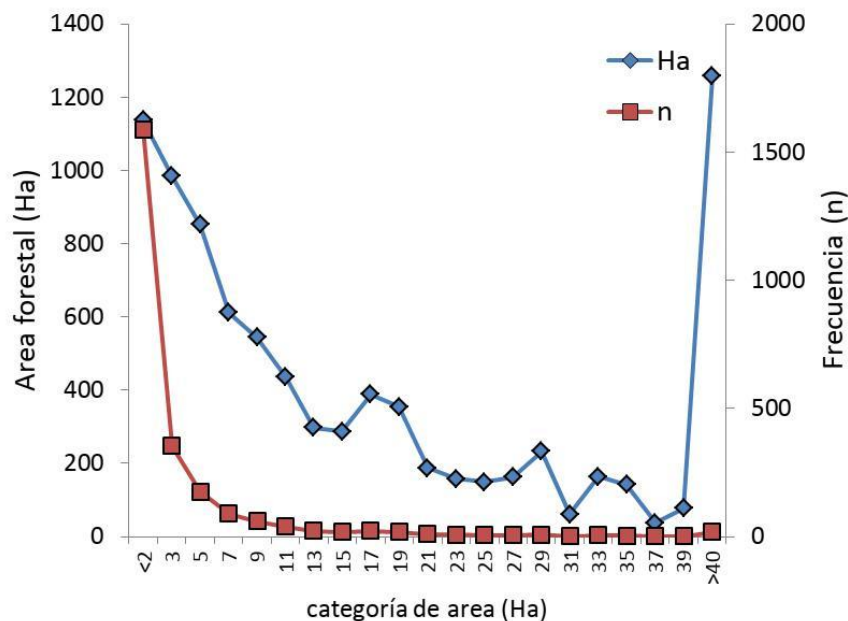


Figura 2.6: Distribución del área forestal (Ha) y su frecuencia en número de parches de *P. tarapacana* categorizada por el tamaño de parches. Las categorías de área se muestran como el valor en hectárea del centro del rango.

De acuerdo con la matriz de hexágonos realizada, 1296 hexágonos (129600 ha) fueron ocupadas por bosque de *P. tarapacana*, y el porcentaje promedio de cobertura forestal (CF) en el área de estudio fue de 6.7% (Figura 2.7).

Los puntos de control se establecieron en un área amplia, abarcando elevaciones que varían desde 4160.3 m s.n.m. hasta 4952.2 m s.n.m. Como resultado de la matriz de confusión, se observó que la estimación de superficie de bosque de *P. tarapacana* derivada del sensor remoto presentó un error del 3.4% (Tabla 2.1).

Elevación (m s.n.m.)	FVPs	FVPi	FVPt	error FVPs	error FVPi	error FVPt
<4400	13	17	30	7.7%	17.6%	13.3%
>4400<4500	4	22	26	0.0%	0.0%	0.0%
>4500<4600	16	29	45	0.0%	3.4%	2.2%
>4600<4700	8	11	19	0.0%	0.0%	0.0%
>4700	11	17	28	0.0%	0.0%	0.0%
Total	52	96	148	1.9%	4.2%	3.4%

Tabla 2.1: Matriz de confusión para el error calculado en la superficie de bosque, basada en las diferencias entre la digitalización de polígonos y la ubicación de *Polylepis tarapacana* verificada en el campo. Dónde: FVPs: Puntos de control de campo seleccionadas de otros estudios (Peng et al., 2015,

Cuykens et al., 2016), FVPi: Puntos de control de campo instalados para este trabajo. FVPt: Total de puntos de control de campo. error: puntos de la supervisión visual del área forestal/puntos totales.

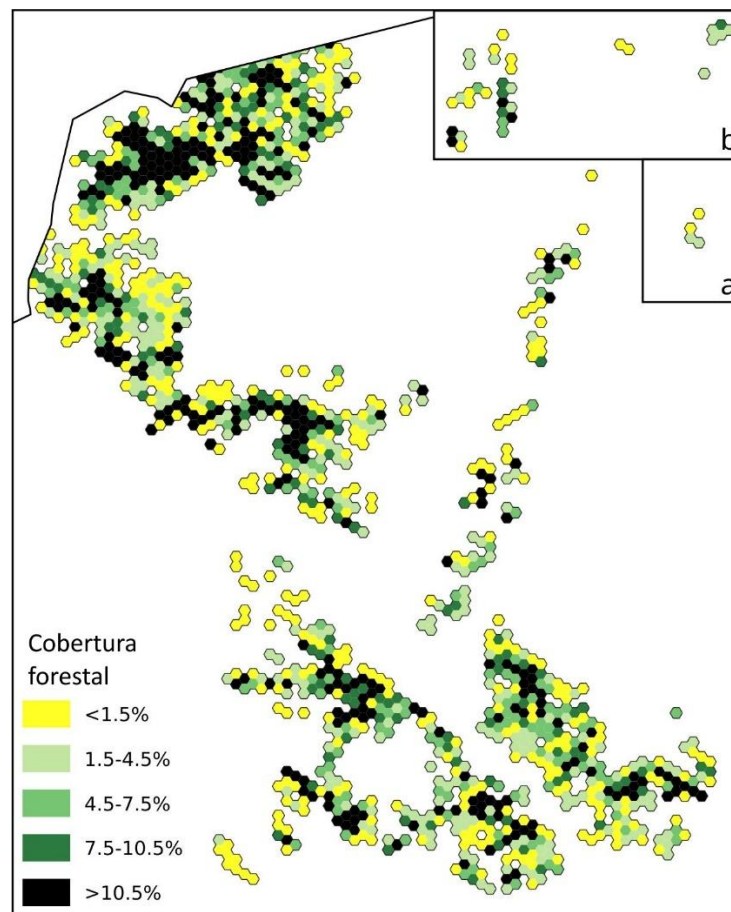


Figura 2.7: Cobertura forestal de *Polylepis tarapacana* (como proporción del área hexagonal cubierta por formaciones de *P. tarapacana*). Cada hexágono tiene 1 km² de área. a: zona Susques, b: zona El Aguilar. Tomado de López et al. 2022.

Los polígonos de formaciones forestales de *P. tarapacana* identificados ocuparon un amplio gradiente de condiciones ambientales, con marcadas preferencias (Figura 2.8). Se observó una correlación negativa entre la elevación y la TMA ($r=-0.25$, $p<0.0001$) y también entre la elevación y la PA ($r=-0.09$, $p=0.0015$). De un total de 8519.8 ha de área forestal, se encontró que 2694.3 ha (el 31.6% del total) se ubican en valores de elevación intermedia (entre los 4400 y 4500 m s.n.m.). A elevaciones superiores el área forestal encontrada disminuyó hasta 827.7 ha por encima de los 4700 m s.n.m. En relación con la pendiente, el área forestal más alta encontrada (3683.8 ha - 43.2%) se relaciona con valores entre 18° y 24° de pendiente y fue menor en valores extremos de pendiente (1773.8 ha - >24°). En cuanto a la exposición, mayores áreas (5657.1 ha - 66.4%) se encontraron en las laderas orientadas al norte (entre los 315 y 45° azimut) y en las laderas orientales (entre los 45 y 135° azimut) (3194.9 ha - 37.5%). En cuanto a los factores climáticos, se encontró que la mayor superficie se relaciona con

sectores de temperatura media anual (TMA) entre 5 y 6.5°C (5459.2 ha - 64.1%) y con precipitación anual (PA) entre 135 y 155 mm (4928.6 ha - 57.8%). Para el NDVI el mayor rango de área ocupada fue entre 0.135 y 0.165 (4221.9 ha - 49.6%). Siguiendo a Derguy et al., (2019), para el área de estudio corresponden 4 Zonas de Vida: tundra húmeda alpina tropical (TAMT) (precipitación anual 125-250mm, cociente de evapotranspiración anual (EVP/P 0.5-1), tundra muy húmeda alpina tropical (TAWT) (250-500 mm, 0.25-0.5) matorral seco subalpino tropical (TSDS) (125-250 mm, 1-2) y bosque húmedo subalpino tropical (TSMF) (250-500 mm, 1-05). Se enfrentaron algunas dificultades relacionadas con las zonas de vida de poca superficie en las cumbres de alta montaña (TAWT), no obstante, no tuvo incidencia en los resultados. Las zonas de vida TSDS (5294.1 ha - 62.1%) y TSMF (2439.0 ha - 28.6%) fueron las zonas de vida con mayor área de bosque y arbustal, mientras que la TAMT (704.6 ha - 8.3 %) y TAWT (82.1 ha - 1.0 %) presentaron la menor área forestal.

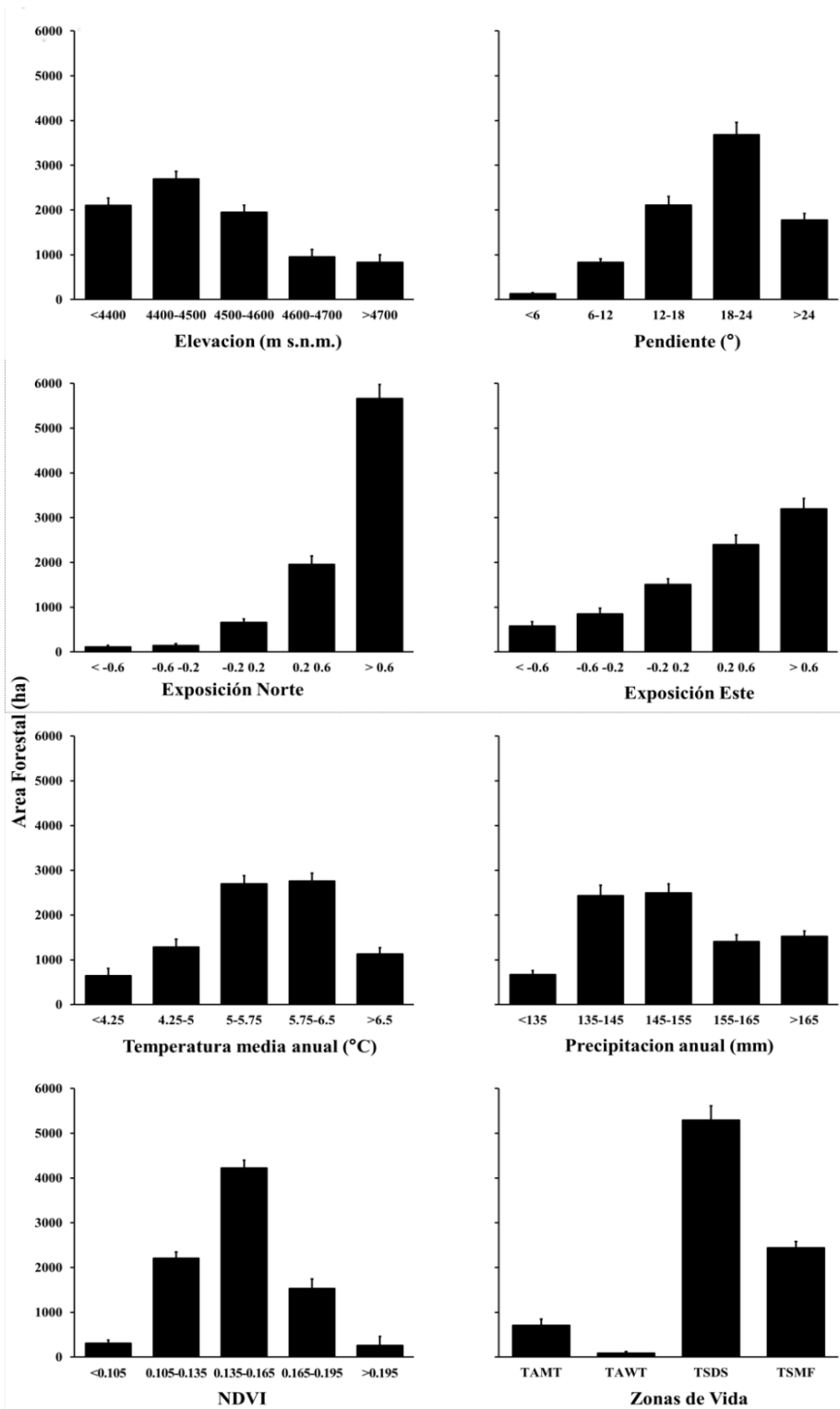


Figura 2.8: Área forestal (+ desvío estándar) a diferentes niveles de cada factor (topográficos, climáticos, geográficos y de vegetación) analizados. Las exposiciones se calcularon como funciones de seno y coseno del valor en grados de la exposición, donde los valores de seno van de -1 (oeste) a 1 (este), mientras que los valores de coseno van de -1 (sur) a 1 (norte). TAMT: Tundra húmeda alpina tropical, TAWT: tundra muy húmeda alpina tropical, (TSDS) matorral seco subalpino tropical y TSMF bosque húmedo subalpino tropical.

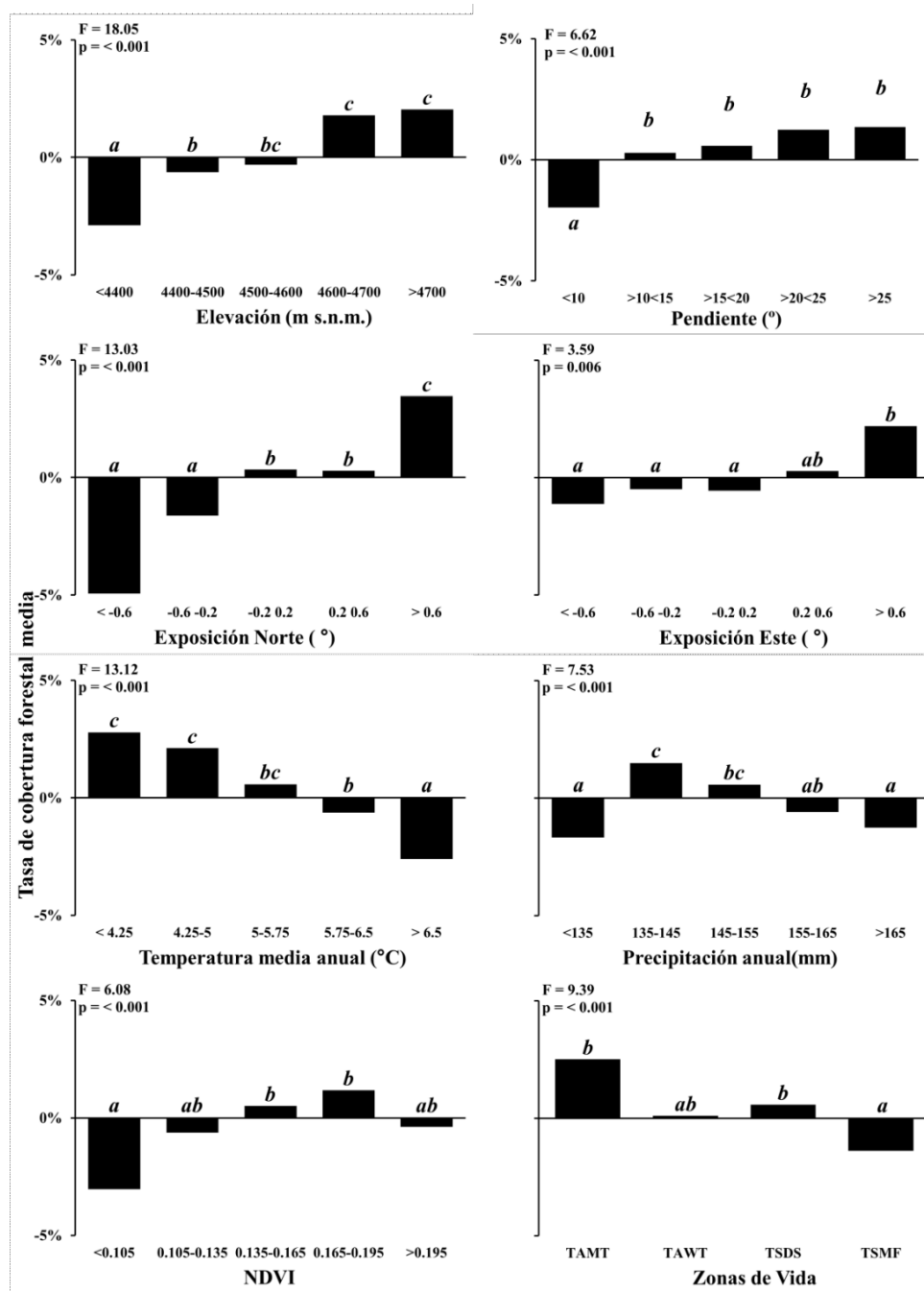


Figura 2.9: Gráficos de barra de las tasas de cobertura forestal (calculadas como la proporción de área hexagonal cubierta por bosques y arbustales) por factor ambiental (topográficos, climáticos, geográficos y de vegetación) analizados. Se indican los coeficientes de ANOVA F y p y las letras diferentes indican diferencias significativas entre niveles (prueba de Tukey a $p < 0.05$). Las exposiciones se calcularon como funciones seno y coseno, donde los valores del seno van de -1 (oeste) a 1 (este), mientras que los valores del coseno van de -1 (sur) a 1 (norte). TAMT: Tundra húmeda alpina tropical, TAWT: tundra muy húmeda alpina tropical, (TSDS) matorral seco subalpino tropical y TSMF bosque húmedo subalpino tropical.

La CF obtenida a través de los hexágonos, mostró cambios significativos en los diferentes gradientes ambientales: factor topográfico (Elevación, $F = 18.05$, $p < 0.001$; Pendiente, $F = 6.22$, $p < 0.001$; Exposición E, $F = 3.59$, $p < 0.001$; Exposición N, $F = 6.08$, $p < 0.001$), climático (TMA, $F = 13.10$, $p < 0.001$; PA, $F = 7.53$, $p < 0.001$), geográfico (Zona de Vida, $F = 9.39$, $p < 0.001$) y vegetación (NDVI, $F = 6.08$, $p < 0.001$) (Figura 2.9). Considerando la elevación, las áreas por debajo de los 4600 m s.n.m. presentaron valores negativos de CF (de -0.6 a -2.9%) y áreas por encima de los 4600 m s.n.m. presentaron valores positivos (+1.8 a +2.0%) siendo estos valores óptimos para la especie (Figura 2.10). Se observó una CF negativa en pendientes $< 12^\circ$ (-3.1%) mientras que en áreas con pendientes $> 12^\circ$, la CF aumentó hasta un máximo de +0.9%. Las exposiciones norte y este mostraron mayor CF en el nivel más alto de este factor, con +3.5% y +2.2%, respectivamente. La TMA mostró mayor CF a temperaturas más bajas ($< 5.75^\circ\text{C}$, +2.8 a +0.6 %) y menor CF a temperaturas más altas ($> 5.75^\circ\text{C}$, -0.6 a -2.6 %) (Figura 2.10). La PA presentó la CF más baja (-1.7%) tanto en zonas con $< 135\text{ mm.año}^{-1}$ como en zonas con $> 155\text{ mm.año}^{-1}$ (-0.5 a -1.2%), la CF más alta se encontró entre 135 y 155 mm.año^{-1} , con un valor de +1.5%. Se observó una CF baja (-0.4 a -3.0 %) en los valores de NDVI más bajos (< 0.105 a < 0.135) y más altos (> 0.195) y una CF más alta (+0.5 a +1.2 %) en los valores de NDVI intermedios. Para las zonas de vida, se encontró una CF alta en TAMT (+2.5 %) y el TSDS (+0.6 %) y una CF más baja en TSMF (-1.4 %) y TAWT (+0.1 %).

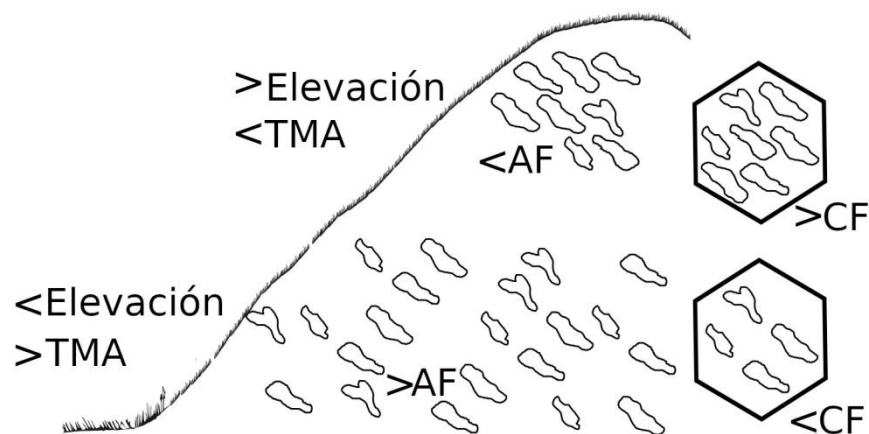
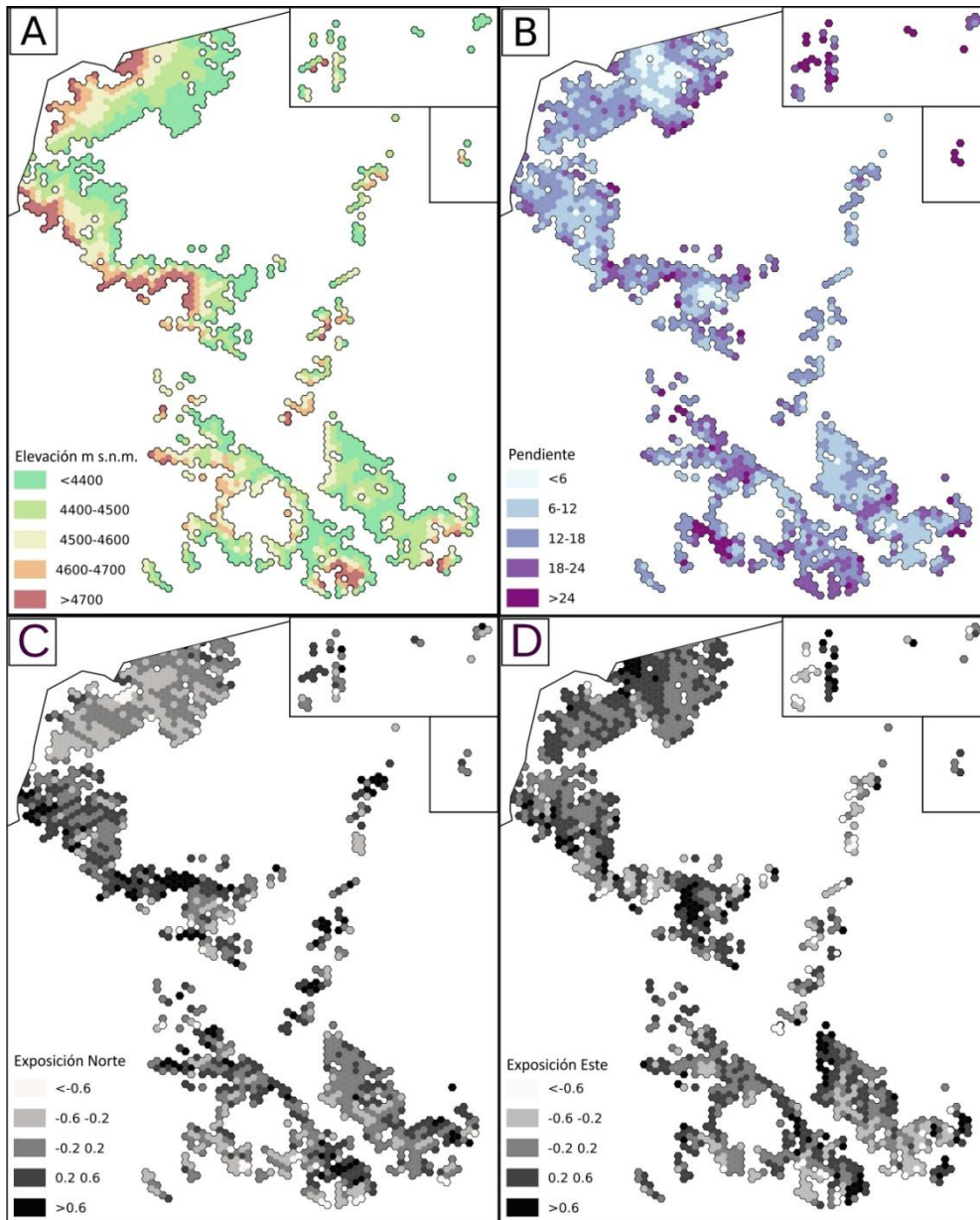


Figura 2.10: Diagrama del área forestal y la cobertura forestal de *P. tarapacana* en un gradiente de elevación y temperatura. TMA = temperatura media anual, AF = área de bosque y arbustales, CF = proporción de área hexagonal cubierta por bosques.



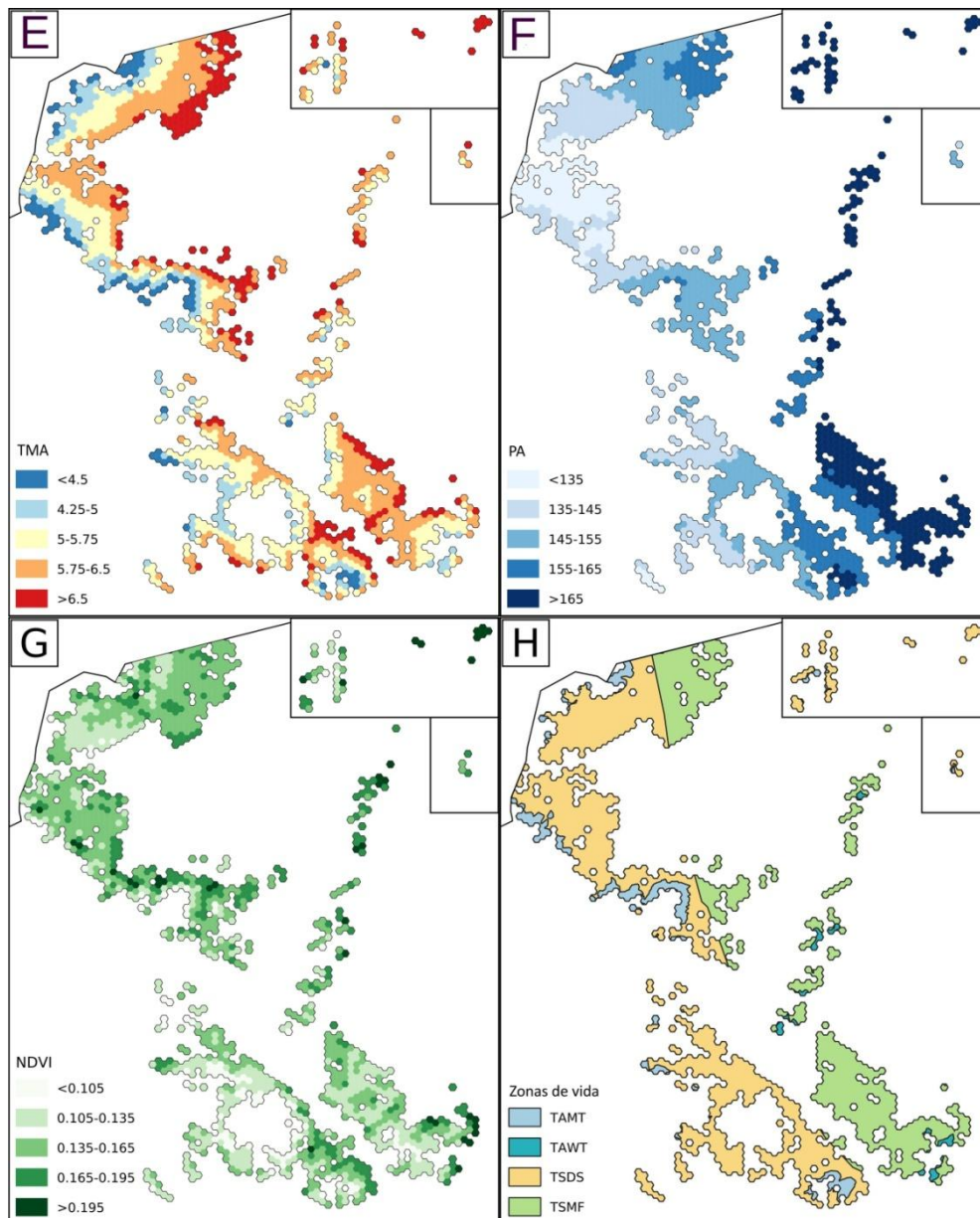


Figura 2.11: Distribución de los factores topográficos (A, B, C, D), climáticos (E, F), geográficos (H) y de vegetación (G) analizados sobre la distribución de bosques y arbustales de *Polylepis tarapacana*. (A) Elevación en m s.n.m. (B) pendiente en grados (C) exposición Norte, (D) exposición Este, (E) temperatura media anual (TMA) y (F) precipitación anual (PA) (G) NDVI (H) zonas de vida de Holdridge de Derguy et al. (2019): TMT: Tundra húmeda alpina tropical, TAWT: tundra muy húmeda alpina tropical, TSDS: matorral seco subalpino tropical y TSMF: bosque húmedo subalpino tropical. Tomado de López et al. (2022).

2.5 Discusión

Área de distribución de *P. tarapacana* en el altiplano argentino

La superficie cubierta por bosques y arbustales de *P. tarapacana* en el altiplano argentino es de 8519.8 ha, ocupando una amplia variedad de condiciones ambientales, pero a su vez, con claras preferencias. Posee un área forestal relativamente baja, con una CF promedio de 6.7%, lo que demuestra que se desarrolla en áreas abiertas, con una distribución en forma disgregada, formando parches, coincidiendo esto con las descripciones sobre la especie en otras regiones, como Bolivia y Chile (Kessler, 2002; Choque, 2010). Las variables topográficas, así como la disponibilidad de agua y el sustrato edáfico, contribuyen a un variado mosaico de hábitats y microambientes (Matteucci, 2012). En este sentido, se ha descrito que la distribución disjunta de los bosques de *P. tarapacana* es un fenómeno natural causado por micrositios apropiados establecidos en el paisaje, que se distinguen principalmente por los regímenes de temperatura y precipitación, la textura del suelo y las condiciones hidrológicas (Kessler, 2002; Pinos, 2020). Pero es posible que su distribución actual sea una respuesta al conjunto de la presión ambiental, como a la presión antropológica, en concordancia con lo expresado por varios autores (Kessler, 2002, Peng et al., 2015; Renison et al., 2018).

El uso de sistemas de información geográfica proporciona una herramienta práctica y ágil para conocer y analizar las modificaciones en la cobertura del suelo, especialmente en regiones extensas (Langley et al., 2001; Nordberg & Evertson, 2003), como el altiplano argentino. Se encontró un porcentaje total de error de concordancia del 3.4%, entre los puntos de control visitados, los puntos (gps) digitalizados (4.2%) y los obtenidos a través de la bibliografía (1.9%) es decir, fueron ubicados en el campo y estos no correspondían a bosques de *P. tarapacana* y tampoco a remanentes de estos. Los principales errores obtenidos de la bibliografía se debieron a la poca precisión de las coordenadas. A su vez, la mayoría de los errores de la clasificación supervisada o semiautomática ocurrieron en bajas elevaciones, principalmente debido a la mayor presencia de arbustos de *Baccharis* spp. (2900 a 4500 m s.n.m.) y *Parastrephia* spp. (3000 a 4900 m s.n.m.) que presentan similitudes en color, forma y tamaño con *P. tarapacana*. Esto demuestra la importancia de la actualización regular de los datos de distribución de especies arbóreas nativas y en estado vulnerable, sobre todo en áreas de tan difícil acceso como es el altiplano. Asimismo, el uso de datos satelitales cada vez más accesibles al público está mejorando los modelos de distribución de *Polylepis* y otras especies andinas, lo que ayuda a identificar áreas de diversidad y a mejorar las estrategias de conservación en los Altos Andes (Zutta et al., 2012).

Factores ambientales en relación a la distribución de *P. tarapacana*.

Toivonen et al. (2011; 2018) y Zutta et al. (2012) describieron que la distribución de los bosques y arbustales de *Polylepis* está influenciada por numerosas restricciones ambientales y antropogénicas especialmente en las elevaciones bajas, con la incidencia de factores ambientales cada vez más fuertes hacia las elevaciones altas. El gradiente de elevación de los bosques de *P. tarapacana* en Argentina, fue mencionado por Peng et al. (2015) donde el rango observado fue de 4302 a 4942 m s.n.m., asimismo, Cuyckens et al. (2016) quienes modelaron la distribución potencial de esta especie, describen como resultando un rango de 4000 a 5000 m s.n.m. Estos resultados coinciden parcialmente con los hallados en el presente estudio, donde se encontró que el rango de elevación para *P. tarapacana* en Argentina es de 4152 a 5010 m s.n.m., y de 4160 a 4952 m s.n.m. para puntos verificados en campo. Dentro de este rango, la mayor área forestal (AF) se encontró entre los 4400-4500 m s.n.m., pero la mayor CF se encontró por encima de los 4600 m s.n.m. Esta diferencia entre el AF y la CF puede deberse a que en bajas elevaciones se observaron bosques y arbustales dispersos (baja CF) en una gran superficie del paisaje (alta AF), asimismo, en zonas con elevación mayor a 4600 m s.n.m, la superficie es un área reducida confinada a áreas volcánicas y laderas de montañas, mostrando presencia de abundantes parches de bosques y arbustales (alta CF) que ocupan poca superficie en el paisaje (baja AF) (Figura 2.10).

En el presente estudio se encontró que la mayor área de bosque (AF) de *P. tarapacana* se encuentra en elevaciones bajas a intermedias, con temperaturas altas a moderadas (5 a 6.5 °C) y precipitación moderada (135-155 mm), condiciones que pueden relacionarse con la zona de vida TSDS (matorral seco subalpino tropical). Como patrón general, la temperatura disminuye con la elevación (Morales et al., 2004), y la regresión realizada mostró una correlación negativa entre la elevación y la temperatura, lo que implica que los parches ubicados en elevaciones más bajas estuvieron sujetos a condiciones más cálidas. Asimismo, en estas áreas se encontró una tasa de cobertura forestal (CF) negativa, por debajo de la CF media de todos los hexágonos en estudio, lo que indica la presencia de abundantes parches de bosques y arbustales que ocupan poca superficie en el paisaje (Figura 2.10). Estos hallazgos demuestran que los bosques de *P. tarapacana* se encuentran ampliamente dispersos en el paisaje a bajas elevaciones y se concentran (tasa de CF positiva) en regiones con pendientes pronunciadas y exposiciones al norte o al este, en elevaciones >4600 m s.n.m. Los patrones de precipitación no son lineales como los de temperatura debido a su estacionalidad, la dependencia de los vientos dominantes y un patrón de aumento con la elevación. Las laderas de los volcanes capturan más humedad que la meseta altiplánica, por lo que la zona baja de distribución bosque de

Polylepis es más seca y caliente, mientras que a mayor elevación el ambiente se torna más frío y húmedo (Morales et al., 2004). En este estudio, aunque se utilizó una resolución de 1 km² por píxel para obtener los datos climáticos de WorldClim (Fick & Hijmans, 2017), se observó un aumento de la precipitación hacia las cumbres de los volcanes (por ejemplo, en Ramadas, Granada, Coranzuli y Salle) en contraste con sus laderas (Figura 2.11F). El uso de sistemas de datos como CHIRPS podría mejorar la precisión de estos resultados en futuras investigaciones. Según los resultados obtenidos, en precipitaciones intermedias (135-145 mm) y temperaturas relativamente frías (<4.25-5 °C), se puede esperar una alta cobertura forestal en bosques y arbustos de *P. tarapacana* (Figura 2.9), siendo su óptimo ambiental.

Estos resultados coinciden con los descritos por Ríos (1998) en la Región de Tarapacá, Chile, donde la especie se distribuye naturalmente siguiendo un patrón de distribución agrupada, en superficies pequeñas. En esta región *P. tarapacana* se distribuye en el rango de 4200 a 4700 m s.n.m., y en rangos de pendientes muy amplias, dado que los individuos se pueden desarrollar tanto en sectores planos, como también en laderas muy inclinadas, pero la mayor densidad de individuos la encontró en rangos intermedio a pronunciados de pendiente (>25°). Además de Ríos (1998), otros autores hacen referencia que la mayor densidad de bosques y arbustales de *P. tarapacana* se encuentra en terrenos con pendientes elevadas (Argollo et al., 2004; Saavedra, 2013). Para los Andes centrales de Bolivia, Argollo et al. (2004), describen que los fragmentos de bosques se hallan establecidos sobre pendientes que varían entre 20° y 40° grados de inclinación y en la Provincia de Parinacota, Chile, Saavedra (2013) observa que, a mayores pendientes, la densidad de los bosques y arbustales aumenta hasta una mayor frecuencia observada.

En las laderas orientadas al norte (entre los 315 y 45° azimut) y al este (entre los 45 y 135° azimut), se encontraron las CF más altas (+3.5% y +2.2%), lo que coincide con lo observado en la región norte de Chile (Choque, 2010; Saavedra, 2013) y en el volcán Sajama en Bolivia (Hoch & Körner, 2005) donde estos bosques y arbustales se encuentran ubicadas en laderas orientadas al norte y noreste. Dado que *P. tarapacana* posee tolerancia a las heladas y las bajas temperaturas, con un nicho óptimo climático estresante (seco y frío) (Toivonen et al., 2018), esta tendencia a ubicarse en exposiciones norte puede deberse a que éstas son las más cálidas, ya que reciben largos períodos de luz solar (Garreaud et al., 2003). Relacionado a esto, Hoch y Körner (2005) expresan que los bosques y arbustales de *P. tarapacana* se encuentran restringidos a laderas rocosas y bordes de rocas, debido a que en estos ambientes las grandes fluctuaciones de temperatura disminuyen (Simpson, 1986; López et al., 2021).

Se observó que la mayor tasa de CF se encontró en las zonas de vida TAMT y TSDS, ubicadas al oeste y suroeste de la distribución argentina de *P. tarapacana* (Figura 2.11H). Esto se debe a que estas zonas están caracterizadas por temperaturas bajas, valores de precipitación intermedia y elevaciones altas (Figura 2.11 A, E y F), factores que resultan óptimos para el desarrollo de esta especie (Figura 2.9) (Kessler, 2006; Toivonen et al., 2018). Por otro lado, la zona de vida TSMF, se encuentra hacia el este de la distribución de *P. tarapacana* y es la zona de vida que presentó menor CF. Esto puede relacionarse a que son zonas más húmedas y de mayor temperatura, características relacionadas a bajos porcentajes de la tasa CF de *P. tarapacana* (Figura 2.9) en concordancia con lo expresado por Morales et al. (2012) para la especie. La zona de vida TSMF se encuentra poco representada porque ocupa sectores específicos como ser las cimas de las montañas y volcanes.

Los altos valores de la tasa de CF en *P. tarapacana* se observan en valores intermedios de NDVI siendo estos valores óptimos para su desarrollo. Una explicación probable es que los niveles altos de NDVI sugieren una competencia intensa con el sotobosque o los humedales circundantes, mientras que los valores bajos indican condiciones más secas y elevadas. Braun (1997) describe que el NDVI en la distribución de bosques de *P. tarapacana* en Bolivia, aumenta desde el límite inferior de las formaciones forestales hasta un máximo a 4400 m s.n.m. y a partir de entonces, disminuye con el aumento de la elevación, ya que la vegetación en elevaciones más altas se ve limitada por los descensos de temperatura (Hoch & Körner, 2005).

La distribución de los boques y arbustales en el presente estudio, concuerdan con el modelo de distribución potencial de Cuyckens et al (2016), para las áreas de “alta” y “muy alta” probabilidad de ocurrencia (>0.75), por ejemplo la zona de El Aguilar (al este) donde se obtuvieron puntos de control con presencia de bosques y arbustales de *P. tarapacana*, coincide con la determinación de “muy alta” y “alta probabilidad” de ocurrencia (Figura 2.5B), mientras que las zonas clasificadas como “intermedia” (0.25-0.50) y “baja probabilidad” (0.24-0.25) no se encontraron en áreas de bosques de *P. tarapacana* en este estudio, datos que ayudan a la confiabilidad de los modelos de distribución espacial. Los modelos de distribución futura que realizaron Cuyckens et al. (2016), mostraron una disminución significativa en el rango de distribución potencial de *P. tarapacana*, especialmente hacia la zona sur y más seca de su distribución actual (Garreaud et al., 2003), sin embargo, los límites hacia el norte de *P. tarapacana* permanecerían prácticamente sin cambios. Esta reducción futura en la distribución de *P. tarapacana* están dadas principalmente por las condiciones más cálidas y secas pronosticadas por los modelos climáticos en los Andes Centrales (Collins et al., 2013; Cuyckens

et al., 2016; Morales et al., 2018), en concordancia con la baja CF presente en zonas de temperaturas más altas (>6.5°C) y precipitaciones bajas (<135 mm), halladas en este estudio (Figura 2.9). Del mismo modo, Cuyckens et al. (2016), plantean que el cambio climático tendría un impacto severo y negativo en la distribución de *P. tarapacana* y podría convertirse en el principal factor que amenaza la conservación futura de estos ecosistemas, por lo que tener conocimiento y un mapeo de su distribución actual y entender cómo los factores ambientales influyen en su distribución, es crucial a la hora de crear áreas protegidas o planes de conservación.

Polylepis tarapacana representa los bosques y arbustales de mayor elevación del mundo que protegen las cuencas hidrográficas y ofrecen un hábitat para comunidades biológicas únicas (Kessler, 2006; Cuyckens et al., 2016; Boza Espinoza & Kessler, 2022). Hay que destacar que los fragmentos de bosques de todos los tamaños sirven como hábitat esencial para la diversidad en estas zonas de alta elevación y de condiciones tan severas. Se ha demostrado para esta especie que incluso los pequeños fragmentos con una superficie menor de 4.5 ha, dentro de la Cordillera Blanca del Perú, mantienen altos niveles de diversidad de aves similares a los fragmentos de más de 20 ha (Sevillanos-Ríos et al., 2011). Esto es importante de tener en cuenta, sobre todo en la distribución en Argentina, ya que en este estudio se ha determinado que *P. tarapacana* se distribuye con mayor frecuencia en parches pequeños (menores a 11 ha) (Figura 2.6). Los pastizales y matorrales entre los fragmentos de estos bosques actúan como corredores de las comunidades de *Polylepis* sp., que utilizan múltiples hábitats (Lloyd, 2008; Bellis et al., 2009) y deben ser incluidos en los esfuerzos de conservación que se enfocan en aumentar la diversidad local.

2.6 Conclusión

Los resultados revelan que los bosques y arbustales de *P. tarapacana* en el altiplano argentino ocupan un área forestal de 8519.8 ha, con una distribución disgregada, en parches poco densos, y se encuentran vinculados a condiciones ambientales específicas, con un AF alta en elevaciones intermedias de su distribución altitudinal (4400-4500 m s.n.m.) y pendientes pronunciadas (18 y 24°), pero baja a medida que aumentan la temperatura y la precipitación, especialmente en sus regiones de distribución más austral, coincidiendo en parte con la hipótesis planteada en este estudio. Las áreas de mayor CF se encontraron en elevaciones altas, pendientes con alto grado de inclinación y en exposiciones principalmente N y NE. A su vez, valores de CF altos se hallaron en áreas con temperaturas medias anuales bajas, precipitación anual intermedia, y valores de NDVI de intermedios a altos. Estas demostrarían

ser las condiciones óptimas para la especie, es decir, las áreas de mayor crecimiento. Estos resultados indican que la distribución de *P. tarapacana* a lo largo del Altiplano se encuentra influenciada por la compleja interacción de factores topográficos, climáticos, geográficos y de vegetación, reflejados en la disposición en el área de los parches y los porcentajes de cobertura forestal de *P. tarapacana*. Es importante tener en cuenta estas preferencias, dado que muchos de los modelos climáticos predicen un aumento de las temperaturas y una disminución de las precipitaciones en los Andes centrales (Minvielle & Garreaud, 2011; Bradley et al., 2006; Thibeault et al., 2010; Cuyckens et al., 2016; Morales et al., 2018), escenario preocupante para esta especie. Los análisis de distribución de especies e impulsores ambientales óptimos de especies forestales, como *P. tarapacana*, permiten identificar pérdidas o retrocesos probables causados por el impacto del cambio climático en ambientes de alta montaña. Asimismo, la cartografía por teledetección es una técnica útil para los estudios sobre la vulnerabilidad de los bosques. Esta herramienta, por lo tanto, sigue siendo fundamental para identificar la distribución de los bosques nativos amenazados, lo cual es importante para conocer y entender los efectos adversos del cambio climático. En estudios futuros (por ejemplo, estrategias de manejo y/o de conservación), los datos de distribución (mapa del área o cobertura forestales) y los requisitos de hábitat definidos para *P. tarapacana* (por ejemplo, condiciones óptimas) pueden utilizarse para desarrollar estrategias de mitigación para conservar la especie.

CAPÍTULO III

Estructura horizontal de bosques y arbustales de *P. tarapacana* y su relación con factores ambientales y tipos de sustrato en el altiplano argentino.**3.1 Introducción**

Las regiones andinas de gran altitud se caracterizan por gradientes ambientales pronunciados, condiciones climáticas hostiles y presentar gran proporción de afloramientos rocosos sin suelo (Garreaud et al., 2003; Morello et al., 2012; Greenwood & Jump, 2014). En esta región los principales factores de estrés están relacionados con la escasez de agua, erosión del suelo, bajo contenido de nutrientes y alta variación térmica (Matteucci, 2012). Los bosques y arbustales que se desarrollan en estas regiones presentan diferentes características biométricas resultado de adaptaciones a estas condiciones ambientales extremas (Leuschner, 2000; Körner, 2003). *Polylepis tarapacana* Phil. en el altiplano argentino presenta una distribución disgregada, en parches poco densos, y gradientes ambientales marcados de elevación (4152 a 5010 m s.n.m.) (Peng et al., 2015; Cuyckens et al., 2016; López et al., 2021), pendientes de 12 a 24° (Ríos, 1998; Braun Wilke & Guzmán, 2005; Saavedra, 2013), y exposición (NE-NW) (Hoch & Körner, 2005; López et al., 2021). Forma uno de los treeline alpinos más altos del mundo, con árboles de hasta 3 metros de altura, con tronco retorcidos de 30-60 cm de diámetro, simpodial, con una copa alargada o abierta (Hoch & Körner, 2005; Boza Espinoza & Kessler, 2022).

Los bosques alpinos y subalpinos son sensibles a las variaciones climáticas (Kullman, 1988), y a una serie de alteraciones causadas por diversos factores ambientales, los cuales pueden afectar la estructura de la población de árboles que habitan en estos ecosistemas forestales (Kessler et al., 2014). La estructura arbórea puede ser definida como la composición de especies, el tamaño, la morfología, el vigor y la distribución espacial de árboles y vegetación asociada (Harrod et al., 1999) y puede desarrollarse en dirección vertical y horizontal (Kershaw, 1973). En este contexto, la estructura horizontal se refiere a la distribución espacial en el plano horizontal o superficial de una formación vegetal (Lawrence & Johnson, 1987). Es un atributo que relaciona el número de individuos y área basal por unidad de área, lo que proporciona una visión detallada de la estructura arbórea de los individuos en el bosque (Brower et al., 1990).

La topografía, la exposición, la pendiente, el tipo de suelo y la calidad del suelo desempeñan un papel fundamental en la alteración de la distribución y estructura de los bosques de montaña. Es un determinante importante de las condiciones locales en estos bosques de altura, influyendo en el microclima y las propiedades del suelo (Brown, 1994). Los diferentes componentes y granulometrías del sustrato influyen en las especies, reflejando cantidades variables de plantas con endemismo edáfico y actuando como barreras locales a los cambios de distribución (Van de Ven et al., 2007). Sumado a estos factores, el impacto antrópico afecta la estructura de los bosques (Kräuchi et al., 2000; Gairola et al., 2008, 2014) por fuego, pastoreo de ganado doméstico y tala (Kessler, 2000). El análisis de gradientes ambientales proporciona una sólida base conceptual y empírica para comprender la estructura y dinámica de la vegetación de montaña (Kessler et al., 2014).

Los bosques de montaña se han descrito sobre la base del gradiente de elevación debido a que, en elevaciones altas los factores climáticos como la temperatura, la precipitación, el viento y la radiación solar conducen a cambios en la estructura y composición del bosque (Ohsawa, 1993; Kräuchi et al. 2000; Germino, 2014). Estos cambios incluyen la reducción en la altura y diámetro de los árboles, deformación de los troncos y hojas más pequeñas y duras (Homeier et al., 2010; Báez et al., 2015). Algunos individuos adquieren forma postrada o rastrera, debido al efecto del viento y la nieve, generando troncos torcidos (Saavedra, 2013). Este tipo de crecimiento se describe, por ejemplo, para *Nothofagus pumilio* (Poepp. et Endl.) Krasser y *Austrocedrus chilensis* (D. Don) Pic. Serm. & Bizzarri en la Patagonia, donde las bajas temperaturas y la sequía son los factores limitantes que condicionaron el crecimiento y desarrollo arbóreo (Donoso, 1993), así como para los bosques de *Polylepis tarapacana* en el altiplano chileno (Saavedra, 2013). Estas observaciones han generado un mayor interés en la importancia adaptativa de las formas arbóreas en alta montaña (Hoch & Körner, 2005).

Aunque es ampliamente aceptado que, en términos generales, la altura de los árboles suele disminuir en respuesta a la reducción de temperaturas, la disponibilidad de agua y nutrientes es importante destacar que estas relaciones no siguen un patrón lineal y pueden experimentar variaciones significativas según las diferencias taxonómicas y las distintas regiones geográficas (Young, 1993; Kessler et al., 2007; Kessler et al., 2014; Malizia, 2020). Por ejemplo, desde el punto de vista fisiológico, el crecimiento de los árboles puede estar limitado por restricciones térmicas, tanto mínimas (heladas) como máximas, en la formación de tejidos debido al fuerte acoplamiento o interacción de los árboles con la atmósfera, especialmente el viento (Wilson et al., 1987; Körner, 2012). Asimismo, cerca del treeline, la relación entre la altura de los árboles y la elevación puede variar significativamente, es decir, árboles y arbustos pueden superar las

alturas que se esperarían en función de las condiciones de elevación, posiblemente debido a influencias locales específicas (Holtmeier, 2009; Körner, 2012).

Las bajas temperaturas, también limitarían a *Polylepis*, aunque este género se ha encontrado en áreas cuya temporada de crecimiento presenta temperaturas más bajas que el promedio global (Kessler et al., 2014). Además, se ha evidenciado que otros factores abióticos, como la precipitación anual, la textura del suelo y las condiciones hidrológicas, también tienen una influencia significativa en la estructura de los bosques de *Polylepis* en el paisaje altoandino (Coblentz & Keating, 2008; Zutta et al., 2017; Toivonen et al., 2017). En la región altoandina, los bosques de *P. tarapacana* presentan diferencias en la estructura del bosque, con una serie de respuestas morfológicas y fisiológicas para enfrentar temperaturas extremadamente bajas y otras tensiones ambientales como la sequía, causada por una mayor evaporación, menores precipitaciones y mayor radiación solar (Leuschner, 2000; Körner, 2003; López et al., 2022). Esta especie es sensible al contenido de humedad del suelo, y en respuesta a la sequía puede distribuir su biomasa en múltiples tallos individuales con diámetros y alturas más pequeñas, para conservar la humedad disponible de la planta (Saavedra, 2015; Morello et al., 2012;).

Las formas de vida o formas de crecimiento son el producto morfológico de una serie de presiones de selección ambiental, interacciones competitivas e impacto antrópico, que determinan la fisionomía general del árbol o al hábito común del individuo (Körner, 1994; Odland, 2009), y se utilizan para interpretar la funcionalidad de la vegetación (Pavón et al., 2000) así como para agrupar individuos con morfologías similares (Solbrig, 1993). Son tipos funcionales que se han utilizado para describir la adaptación de las estructuras vegetativas de las plantas a determinadas condiciones ecológicas. Raunkjær (1905) expresó que, en respuesta a ambientes hostiles, las plantas pueden desarrollar adaptaciones que permiten la protección de brotes renovadores (Klimes, 2003). Se trata de un compromiso estructural y funcional que permite optimizar las relaciones costo-beneficio (Klimes, 2003; López et al., 2021). La diversidad de formas de vida y formas de crecimiento de árboles disminuye con la elevación, donde las formas de vida de los árboles generalmente disminuyeron mientras que los arbustos y hierbas aumentaron en las tierras altas andinas (Pavón et al., 2000; Kessler & Schmidt-Lebuhn, 2005). Por lo tanto, la identificación y estimación de las diferentes formas de vida arbórea son relevantes para la evaluación de la estructura y función del ecosistema (Díaz & Cabido, 1997; Mahdavi et al., 2013). Algunos estudios han realizado comparaciones entre formas de vida vegetal en la región Altoandina, pero se han centrado en diferencias entre especies de una comunidad y no dentro de una misma especie (Ramsay & Oxley, 1997, Montaña & Valiente-Banuet, 1998). No hay estudios que hayan relacionado las formas de vida

de *P. tarapacana* con factores ambientales e impacto antrópico a lo largo de gradientes de elevación (Renison et al., 2018). Este tipo de estudios son necesarios para evaluar la variabilidad en la composición de las formas de vida de los árboles dentro de la región.

En la región Altoandina se espera que los cambios climáticos sean más rápidos, con aumento de las temperaturas y disminución drástica de las precipitaciones, creando condiciones inciertas para el futuro de sus ecosistemas (Cuyckens et al., 2016). El estudio de la estructura del bosque de *P. tarapacana* y su relación con variables ambientales es un tema de gran importancia ecológica, tanto por ser una especie adaptada a condiciones ambientales muy restringidas para el desarrollo vegetal, como por la escasez de bibliografía referida al tema (Renison et al., 2018). Identificar cambios en la estructura del bosque es importante para comprender cómo responden los bosques a los gradientes ambientales. Comprender los factores que influyen en la altura de los árboles y en la estructura arbórea en altas elevaciones es esencial para la investigación ecológica y los esfuerzos de conservación, especialmente en un contexto de cambio climático, y en regiones montañosas como las habitadas por los árboles y arbustos de *P. tarapacana*.

3.2 Objetivo

Relacionar la estructura horizontal de los bosques y arbustales de *Polylepis tarapacana* con factores ambientales (topográficos, climáticos, geográficos, de vegetación y tipo de sustrato) e impacto antrópico identificando los óptimos ambientales en el altiplano argentino.

Hipótesis

Los individuos con mayor porte (mayor DAB y altura) y los bosques y arbustales de baja densidad y alta cobertura, se encuentran en laderas calientes y húmedas (elevación más alta, orientadas al norte), pendientes de baja inclinación, con sustratos rocosos y en zonas con índice verde (NDVI) intermedio, contrastando con las poblaciones con un alto impacto antrópico, de individuos de pequeño tamaño, alta densidad y baja cobertura.

3.3 Metodología

Área de estudio

El área de estudio comprendió los 2462 polígonos correspondientes a parches de bosques y arbustales de *P. tarapacana* resultantes del mapeo realizado en el Capítulo 2, cubriendo un área de 170 km de N a S y 144 km de E a W, con una superficie total de 8519.8 ha.

Medición de variables biométricas y de estructura arbórea

Para describir la estructura arbórea horizontal se instaló una parcela en cada uno de los 96 puntos de control descritos en el Capítulo 2. Cada parcela estaba compuesta por dos subunidades rectangulares con un lado en común y de superficie variable, debido a la gran heterogeneidad de densidades de estas formaciones (Figura 3.1) (López et al., 2022). Cada subunidad presentó dimensiones particulares (en ancho y largo) que se ajustaron a un total mínimo de 20 individuos de *P. tarapacana* de cada clase de tamaño: 1) individuos iguales o mayores a 1.3 m de altura y 2) individuos entre 0.2 y menos de 1.3 m. Las superficies de las parcelas se corrigieron por la pendiente del terreno mediante la siguiente fórmula: Superficie corregida = Superficie \times coseno (pendiente en grados) lo que aseguró que los puntos de inicio y finalización de la parcela compartieran la misma elevación (Prodan et al., 1997).

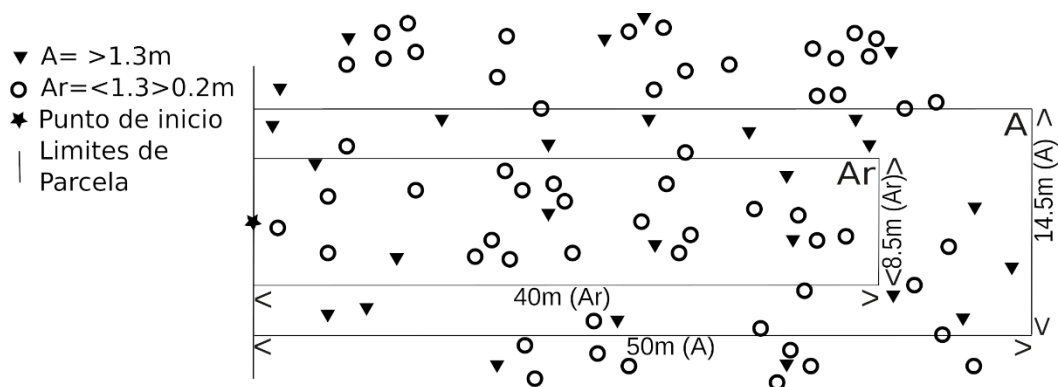


Figura 3.1: Esquema de una parcela con dos subunidades correspondientes a las diferentes clases de tamaño (A: individuos \geq a 1.3 m de altura y Ar: individuos $<1.3 > 0.2$ m).

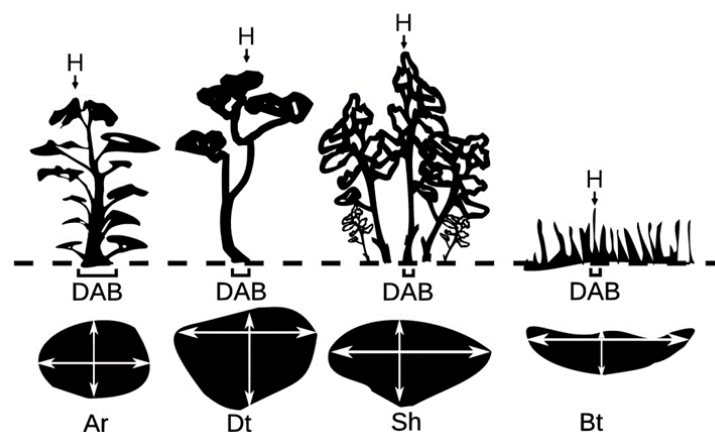


Figura 3.2: Determinación de la altura (H), diámetro en la base (DAB), medición de dos diámetros para el cálculo del área de la copa del individuo (TC, en metros cuadrados) y la relación de copa (RdC), para cada forma de vida en *Polylepis tarapacana*. Forma de vida: Ar: arborescente, Dt: árbol enano, Sh: arbusto, Bt: brouse tigrée.

En cada una de las subunidades se registraron variables de estructura arbórea. A todos los individuos de las parcelas se le midió: (i) el diámetro en la base correspondiente al tronco o al tronco más alto de los individuos múltifustales (DAB - cm) y para la clase de tamaño A se registró también el diámetro a la altura del pecho (DAP - cm) en el fuste de mayor altura; (ii) la altura (H - cm) correspondiente al tronco más alto del individuo (Figura 3.2), (iii) se midieron dos diámetros de la copa del individuo, utilizando el diámetro del eje máximo y el eje a 90 grados de cada copa. Además, se identificó (iv) la vitalidad o estado de salud de cada individuo, categorizado en tres tipos: (a) baja vitalidad (con más del 50% del follaje de color verde claro, más del 50% de las ramas muertas y más del 50% de las secciones del tronco muertas); (b) vitalidad intermedia (con menos del 50% del follaje de color verde claro, menos del 50% de las ramas muertas y menos del 50% de las secciones del tronco muertas); y (c) saludable (con follaje de color verde profundo, sin ramas muertas y sin daño en el tronco) (Figura 3.3). Se identificó la (v) forma de vida arbórea de cada individuo, según López et al., (2023) en: arborescentes (Ar), árboles enanos (Dt), arbustos (Sh) y brousse tigrée (Bt) en todos los individuos dentro de las subunidades estudiadas (Figura 3.4). La forma de vida Ar tiene una sola base y ramas que cubren todo el tronco, protegiendo los brotes del daño del viento en la corteza, en Dt la copa se observa al final del eje principal del tronco, que no está cubierta por ramas y tiene signos frecuentes de muerte regresiva de la corona. La forma de vida Sh tiene múltiples troncos, donde los más cortos se ubican en la periferia del arbusto y los más altos en el centro. Brousse tigrée (Bt) se presenta en bandas, con diferentes tamaños de tronco, donde los más pequeños están en dirección a la pendiente y los más altos en dirección opuesta a la pendiente (López et al., 2023) (Figura 3.4). Estas mediciones se realizaron durante los meses de marzo a abril y de octubre a noviembre, coincidiendo con períodos de menor lluvia y temperaturas intermedias.



Figura 3.3: Imágenes que representan la vitalidad o los estados de salud de los individuos de *P. tarapacana* según el criterio mencionado. Vitalidad 1: con más del 50% del follaje de color verde claro,

más del 50% de las ramas muertas y más del 50% de las secciones del tronco muertas; Vitalidad 2: con menos del 50% del follaje de color verde claro, menos del 50% de las ramas muertas y menos del 50% de las secciones del tronco muertas; y Vitalidad 3: con follaje de color verde profundo, sin ramas muertas y sin daño en el tronco. Fuente de imágenes propia.

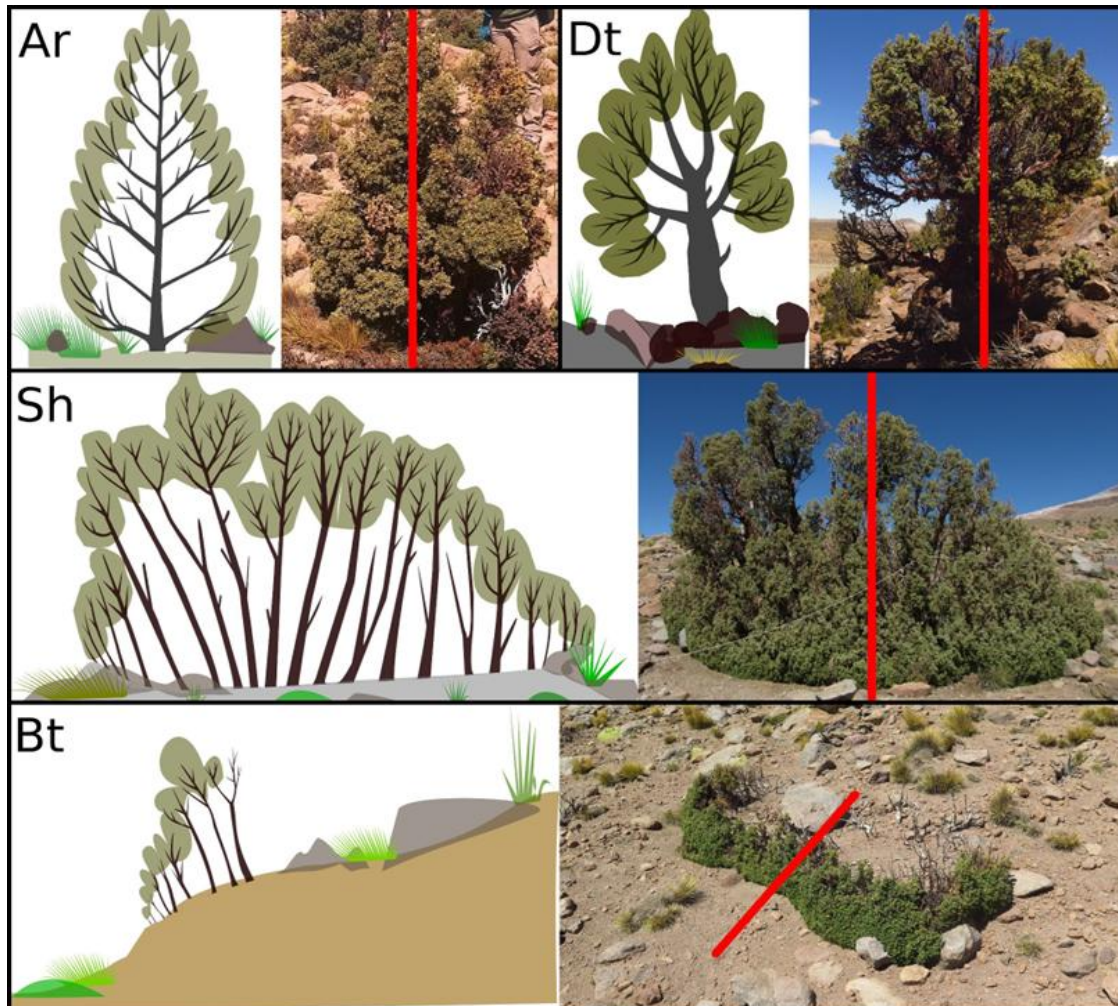


Figura 3.4. Clasificación de formas de vida en *P. tarapacana*. Ar: Arborescente, Dt: Árbol enano, Sh: Arbustos y Bt: Brousse tigrée. La línea roja en la foto indica el corte vertical que se observa en el gráfico de la izquierda. Tomado de López et al. (2023).

Estos datos nos permitieron determinar la densidad arbórea ($DEN - \text{ind. ha}^{-1}$) como el número de individuos por hectárea y la cobertura de copa (CC %) como el cociente de la suma del área de copas en relación con el área de la parcela. Asimismo, se calculó por subunidad de parcela la altura media dominante (AMD – m), con el promedio de los tres individuos más altos de cada parcela (Assman, 1970). Se calculó el área de la copa del individuo (TC – m^2), utilizando el diámetro del eje máximo y el eje a 90 grados, mediante la fórmula de la elipse. La relación de copa (RdC – adimensional), se calculó mediante la división entre el eje mayor y el eje menor de

la copa, obteniéndose valores cercanos a 1, cuando la copa presenta forma circular y valores mayores implican formas de copas elípticas.

Medición de factores ambientales

En cada parcela se determinaron los factores ambientales como topográficas (elevación, pendiente y exposición), climáticos (temperatura y precipitación), de vegetación (índice de vegetación de diferencia normalizada-NDVI) y geográficos (zonas de vida de Holdridge, según Derguy et al. (2019)). La elevación (en m s.n.m.) se midió en el terreno con un dispositivo de geoposicionamiento global (GPS), mientras que la pendiente en grados se midió con un clinómetro (Pendiente - °) y la exposición con brújula en grados. La exposición en grados se convirtió mediante la función seno y coseno en dos variables: norte-sur (ExN) y este-oeste (ExE). Los valores del seno varían de -1 (oeste) a 1 (este), mientras que los valores del coseno de -1 (sur) a 1 (norte), para poder realizar los análisis (Jenness, 2004). Los factores climáticos incluyeron la temperatura media anual (TMA) (°C) y la precipitación anual (PA) (mm.año⁻¹) para el período 1970-2000, los cuales fueron tomados de World Clim como rasters con una resolución de 1 km² por pixel (Fick & Hijmans, 2017) como se describió en el capítulo 2. Se utilizó el índice de vegetación (NDVI) el cual se obtuvo de la aplicación para extraer y explorar muestras preparadas para análisis (AppEARS) (<https://lpdaacsvc.cr.usgs.gov/appeears/>). Finalmente, el factor geográfico (zonas de vida), se utilizaron los determinados en el Capítulo 2, tundra húmeda alpina tropical (TAMT), tundra húmeda alpina tropical (TAWT), matorral seco subalpino tropical (TSDS) y bosque húmedo subalpino tropical (TSMF) dependiendo de la ubicación de cada parcela.

Para evaluar cómo el impacto antrópico actúa sobre la estructura arbórea, se tomaron datos tanto a campo, como datos extraídos con teledetección. La presencia de los impactos antrópicos (erosión, extracción de ejemplares, fuego y presencia de residuos) (Figura 3.5), se registró según el grado de afectación en una escala de 0 (ausencia) 1 a 3 (en incremento). Para categorizar estos incrementos, se tuvo en cuenta: a) erosión: pérdida del suelo y formación de cárcavas en las inmediaciones de las parcelas; b) grado de extracción: presencia de tocones y/o evidencias de corte; c) fuego: evidencias de incendios (troncos quemados); d) residuos: elementos de construcción de viviendas o residuos urbanos. Se estandarizó el valor de cada una de las variables de impacto entre 0 y 1, utilizando los valores mínimos y máximos observados para todas las parcelas, para luego, promediar las cuatro variables y obtener el índice de Impacto Antrópico (IA). Por ejemplo, en una parcela se observó erosión=1, extracción de ejemplares=0, fuego=2 y presencia de residuos=0, lo que daría un IA de 0.25.

Los datos de teledetección que se tuvieron en cuenta fueron huella humana (HH), que comprende la existencia de infraestructura, caminos, asentamientos humanos y áreas transformadas obtenida de Lizárraga y Monguillot (2018) y, por otro lado, la distancia de las parcelas de bosques y arbustales a los pueblos (DP) utilizando el software QGIS.



Figura 3.5: Imágenes de impacto antrópico sobre *P. tarapacana*. A y B: fuego, encontrado en parcelas; C y D: corte para leña; F y G: uso como vigas en construcción de casas. Fuente de imágenes propia.

Caracterización del tipo de sustrato

El tipo de sustrato presente en cada una de las 96 parcelas se caracterizó mediante el cálculo del porcentaje de cobertura del sustrato, utilizando los siguientes tipos: 1) Plantas (P), incluye tanto monocotiledóneas de la familia *Poaceae* como dicotiledóneas, así como, ejemplares de *P. tarapacana*, presentes como plantas acompañantes; 2) Suelo desnudo (SD), incluye suelo abierto mineral, que no se encuentra cubierto por vegetación; 3) Roca (R), incluye afloramientos rocosos fijos en el suelo; 4) Greda (G), incluye residuos rocosos, piedras sueltas de varios tamaños depositadas en superficie, semifijadas al suelo cuya granulometría es siempre superior a 2 mm. Esta determinación se basó en la metodología propuesta por Martínez Pastur et al. (2012) y Toro Manríquez et al. (2018) en bosques de *Nothofagus* sp. En cada una de las parcelas se relevó el porcentaje de cobertura de cada tipo de sustrato, utilizando 100 parcelas contiguas de 1 m² cada una, obteniendo así el porcentaje de cada tipo de sustrato en cada parcela. De esta forma, este porcentaje se puede relacionar con las variables topográficas y de estructura arbórea de cada parcela.

Análisis de datos

La biometría específica de los individuos fue caracterizada con el promedio, desvíos estándar y los valores máximos y mínimos del DAB, el DAP, la altura (H), el área de copa (TC), la relación de los diámetros de copa (RdC) y la vitalidad. Se realizaron pruebas no paramétricas de Kruskal-Wallis para comparar variables de estructura arbórea (DAB, H, TC, RdC y vitalidad) para las diferentes categorías de formas de vida determinadas para *P. tarapacana*. Además, se realizaron pruebas no paramétricas de Kruskal-Wallis utilizando variables topográficas, climáticas, geográficas y de vegetación como factores principales (con los mismos rangos utilizados en el capítulo 2) para analizar la frecuencia de cada forma de vida. Las diferencias se determinaron mediante comparaciones de las medias (prueba de Conover Iman a $p < 0.05$).

Se realizaron análisis de varianza (ANOVA) entre DAB, AMD, DEN y CC considerando los 8 factores ambientales analizados en el Capítulo 2 (elevación, pendiente, ExN y ExE, temperatura, precipitación, zonas de vida y NDVI). Cuando el ANOVA indicó una diferencia significativa, se realizaron pruebas post-hoc de Tuckey ($p < 0.05$). En todos los casos, las pruebas de normalidad se realizaron mediante la prueba de Kolmogorov-Smirnov, mientras que la homogeneidad de varianzas (homocedasticidad) se analizó mediante la prueba de Levene. En caso de incumplimiento de los supuestos, se aplicaron métodos no paramétricos (Kruskal-Wallis) y las diferencias se determinaron por comparación de medias con la prueba de Conover-Iman a $p < 0.05$. Asimismo, se realizaron ANOVAS (y en el caso de incumplimiento de supuestos, Kruskal-Wallis) de la densidad (DEN) y cobertura de copas (CC%) en relación a la elevación y la pendiente (con los mismos rangos utilizados en el Capítulo 2) a lo largo de diferentes clases diamétricas. Para determinar cómo los 8 factores ambientales explican la frecuencia de las formas de vida de *P. tarapacana*, se realizaron comparaciones univariadas entre estos factores y las formas Ar, Dt, Sh y Bt. Asimismo, se realizaron ANOVAS del DAB y la H en relación a la elevación y la pendiente, en las diferentes formas de vida.

Se creó el Índice de estructura arbórea (IEA) usando las variables mencionadas anteriormente (DAB, AMD, DEN y CC) siguiendo a Martínez Pastur et al. (2021) para explicar cómo varía el mayor desarrollo de la estructura arbórea en relación con factores topográficos. Para ello se estandarizó el valor de las variables DAB y AMD, entre 0 y 1, utilizando los valores mínimos y máximos observados para todas las parcelas, ya que los valores altos de estas variables responden a bosques y arbustales más vigorosos y desarrollados. Asimismo, se estandarizaron las variables DEN y CC utilizando 1 como valor mínimo, ya que los bosques y arbustales más desarrollados responden a estas características (López et al., 2022). Luego, se promedió cada conjunto de variables para obtener el índice. También se creó un índice para la exposición

norte-sur (NAI), estandarizando los valores -1 y 1 a 0 y 1 respectivamente. Para evaluar las tendencias de las frecuencias máximas de tipo de sustrato de las parcelas en relación con la topografía y el IEA, cada parcela se clasificó en categorías simples, dobles y múltiples en relación con la abundancia del tipo de sustrato. Para evaluar la cobertura dominante de los tipos de sustrato en relación al IEA y a la topografía, cada parcela se clasificó en categorías de sustrato simple y doble. Se consideraron categorías simples cuando la cobertura fue >50% para un sustrato dado (e.j. 54% sustrato tipo R, 32% G, 8% P, 6% SD = Categoría R), categorías dobles cuando la suma de dos categorías es necesaria para lograr >50% (es decir, 34% R, 28% G, 20% P, 18% SD = Categoría R-G). Cuando las categorías se observaron en menos del 5% de las parcelas (<4 parcelas), se agruparon creando una nueva categoría (X) teniendo en cuenta la de mayor cobertura (e.j. P-G = 3 parcelas; P-SD = 2 parcelas; P-R = 3 parcelas: formando la categoría P-X = 8 parcelas). De esta forma quedaron conformadas las categorías P-X, G-X y SD-X. Se calculó la media y la desviación estándar para cada variable topográfica y de estructura arbórea para cada tipo de sustrato. Se realizó un gráfico XY de la topografía y las variables IEA con los valores de media y desviación estándar en barras de error horizontales y verticales.

Para evaluar en qué ambiente se presentan las mayores frecuencias de formas de vida, se analizó la frecuencia relativa de las formas de vida por parcela, en relación con los factores topográficos (elevación, pendiente y exposición), climáticos (temperatura y precipitación) e impacto antrópico obtenidos por teledetección (huella humana y distancia a los pueblos). Cada parcela se categorizó en categorías simples, dobles, triples y múltiples en relación con la abundancia de las diferentes formas de vida. Se consideraron categorías individuales cuando una frecuencia era >70% para una determinada forma de árbol (por ejemplo, 74% forma de vida Ar, 12% Dt, 8% Sh, 6% Bt = Categoría Ar), categorías dobles cuando las categorías simples no alcanzan el 70% pero la suma de dos categorías superiores alcanza el >70% (por ejemplo, 54% forma de vida Ar, 22% Dt, 16% Sh, 8% Bt = Categoría Ar|Dt). La categoría Múltiple (M) es cuando se necesitan tres o más categorías para alcanzar una frecuencia del >70% (por ejemplo, 36% de forma de vida Ar, 24% Dt, 24% Sh, 16% Bt = Categoría M). Cuando las categorías estaban representadas por menos del 5% de las parcelas (<4 parcelas), estas categorías se agruparon creando una nueva categoría (por ejemplo, Ar|Dt = 3 parcelas; Ar|Sh = 2 parcelas; Ar|Dt|Sh = 5 parcelas). Con estas categorizaciones, se calcularon las medias y las desviaciones estándar para cada factor analizado. Se realizó un análisis de correlación de Pearson entre el índice de Impacto Antrópico (IA) y variables de estructura arbórea (DAB, AMD, DEN, CC, vitalidad y frecuencias de formas de vida).

3.4 Resultados

Biometría y estructura arbórea de *P. tarapacana*

Se encontró una alta diversidad en la estructura arbórea horizontal de *P. tarapacana*, especialmente en los valores TC, DAB y H. Para los 2645 individuos medidos, el DAB promedio fue de 7.8 ± 3.3 (media y DE), con un rango de 0.4 a 39 cm (min y max respectivamente). Para los 615 árboles el DAP promedio fue de 3.1 ± 2.6 cm (media \pm DE), con un rango de 0.1 cm a 14.0 cm (min y max respectivamente). La altura (H) promedio de los 2645 individuos fue de 86.0 ± 50.6 cm (media \pm DE), con un rango de 20 cm a 301 cm. En cuanto a las copas, el área de copa (TC) fue la más heterogénea, con un promedio de $0.9 \text{ m}^2 \pm 1.4$ (media \pm DE), con un máximo de 24.3 y un mínimo de $<0.1 \text{ m}^2$, y la relación de copa (RdC) con un promedio de 1.5 ± 0.7 (media \pm DE), con el máximo valor de 9.3 y el mínimo de 1. En cuanto a la vitalidad o sanidad de los individuos muestreados, se observó un promedio de 2.5 ± 0.6 (media \pm DE) con el máximo y mínimo de 3 y 1 respectivamente.

Estructura arbórea de las formas de vida de *P. tarapacana*

La forma de vida Ar presenta un tamaño altamente variable entre los individuos (DAB 8.3 ± 7.0 cm, H 73.8 ± 51.6 cm). Su copa (TC) presenta un área de $0.42 \pm 0.57 \text{ m}^2$ y una forma RdC circular a ovalada (1.3 ± 0.3). En la forma de vida Dt, el DAB fue de 10.9 ± 7.4 cm y la H fue de 101.0 ± 55.3 cm y su TC y RdC fueron similares a los de Ar, con valores de $0.35 \pm 0.41 \text{ m}^2$ para TC y un RdC similar (1.3 ± 0.3). En la forma de vida arbusto (Sh), el DAB fue de 9.1 ± 6.3 cm y 100.7 ± 49.4 cm para H, se observó una copa amplia y altamente variable (tamaño y forma), con medidas de $2.0 \pm 2.4 \text{ m}^2$, mientras que el valor de RdC fue similar al de Ar y Dt (1.3 ± 0.3). La forma Brousse tigrée (Bt) el DAB fue de 4.3 ± 3.0 cm y 57.6 ± 27.1 cm para H, donde la copa de árbol tenía un área de $1.4 \pm 1.6 \text{ m}^2$ con una forma alargada (2.74 ± 1.36) (Figura 3.6).

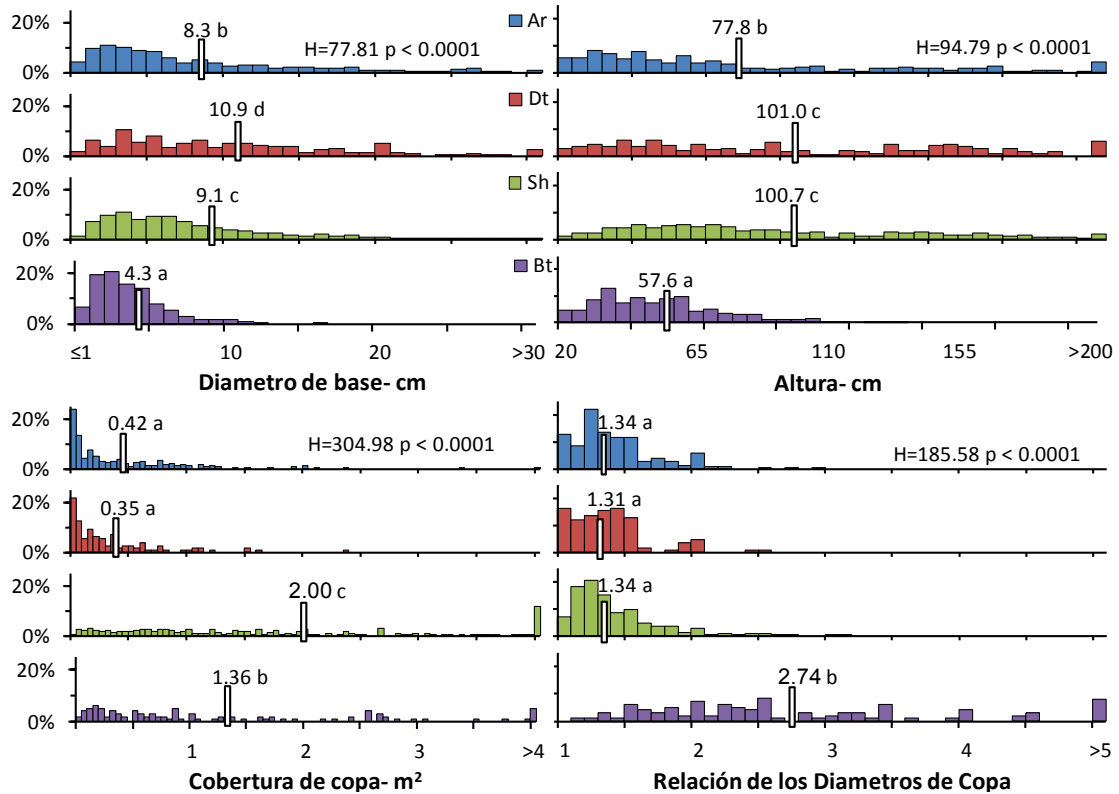


Figura 3.6: Frecuencia de formas de vida en porcentaje, para diferentes diámetros de base, altura, copa de árbol y relación de los diámetros de copa de *P. tarapacana*. Se aplicó Kruskal-Wallis y las diferencias se determinaron mediante comparaciones de las medias con la prueba de Conover-Iman en $p < 0.05$. Barras blancas indican valores promedio.

Las formas de vida presentaron diferentes alturas cuando se agruparon en clases de diámetro (Figura 3.7). Para aquellos individuos con DAB < 5 cm, se observan alturas bajas para las formas monofustales (Ar y Dt), mientras que para Sh y Bt los ejemplares son más altos. Este patrón se repite en la clase de diámetro >5<10, pero la forma de vida más alta es Sh. Para la clase >10<15 las formas más altas son Dt y Sh. En las clases de diámetro >15 cm no se observaron diferencias significativas.

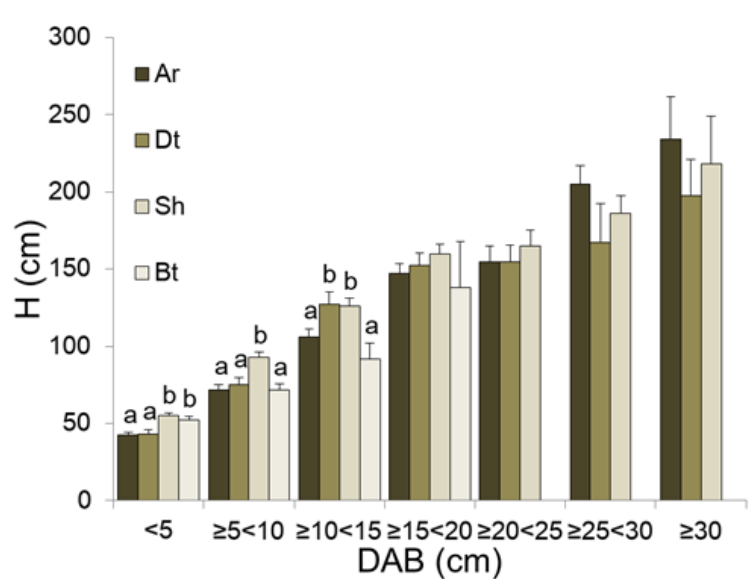


Figura 3.7: Relación entre diámetro y altura de *P. tarapacana* discriminada por formas de vida. H: altura, DAB: diámetros en la base. Formas de vida: Arborescente (Ar), Árboles enanos (Dt), Arbustos (Sh) y Brousse tigrée (Bt). Se aplicó Kruskal-Wallis y las diferencias se determinaron mediante comparaciones de las medias con la prueba de Conover-Iman en $p < 0.05$.

El tamaño de los individuos entre las diferentes formas de vida presentó diferencias significativas (DAB HTest: 77.1, $p < 0.0001$ y $H =$ HTest: 94.8, $p < 0.0001$), donde los valores más pequeños se observaron en Bt, seguido de Ar, Sh y Dt (Figura 3.6). Se observó una mayor frecuencia (HTest: 305.0, $p < 0.0001$) de copas pequeñas en Ar y Dt, valores intermedios en Bt y, los valores más altos en Sh. La relación de copa (RdC) no presentó diferencias entre Ar, Dt y Sh, mientras que Bt siempre fue más alargada, valor promedio de 2.74 y un valor máximo de 9.33 (HTest: 185.6, $p < 0.0001$). La vitalidad de los individuos clasificados por formas de vida presentó diferencias significativas (HTest: 41.3, $p < 0.0001$), siguiendo el gradiente $Dt < Sh < Ar = Bt$, con valores de Dt cercanos a la vitalidad intermedia y Ar y Bt cercanos a los sanos.

Los bosques y arbustales de *P. tarapacana* presentaron un amplio rango de densidad (DEN) y cobertura de copa (CC), lo que indica una baja ocupación, con una AMD promedio de 138.2 ± 59.6 cm, con un rango de 47.6 cm a 271.6 cm (min y max respectivamente). La DEN mostró un alto agrupamiento de los individuos dentro de las parcelas (1772.9 ± 1657.2 ind.ha⁻¹) pero la CC indicó una baja ocupación en el área ($11.9 \pm 10.5\%$). La cobertura forestal mostró gran variabilidad, encontrándose sectores con mayor cobertura (64.2%) y sectores con cobertura mínima (1.1%).

Factores ambientales sobre la estructura arbórea de *P. tarapacana*

Los bosques y arbustales se distribuyen en una amplia gama de terrenos, desde zonas completamente planas (0° de pendiente) hasta áreas de pendientes pronunciadas de hasta 43°, aunque predominan en terrenos con pendientes más suaves, con un promedio de 21°. La gran mayoría de las parcelas (95%) se localizan en exposiciones hacia el Norte y Noreste, mientras que se observó un marcado gradiente que abarcaba desde exposiciones Este hasta Oeste. Los factores topográficos, climáticos, geográficos y de vegetación afectan las variables de estructura arbórea, con cambios significativos en DAB, AMT, DEN y CC con la elevación, pendiente, temperatura media anual (TMA) y Zonas de Vida (ZV) (Tabla 3.1). Los factores topográficos tienen una gran influencia en las variables de estructura y mostraron un aumento significativo en el tamaño de los individuos en relación con la elevación (para elevaciones >4700 m s.n.m. el DAB presenta el valor más alto con 10.2 cm y la AMD de 192.0 cm) y una disminución en el tamaño con la pendiente (tamaño mínimo en pendientes mayores a 24°, 5.7 cm de DAB y 115.7 cm de AMD). DEN y CC no mostraron diferencias significativas con los factores ambientales. En cuanto a las variables climáticas, sólo la temperatura presentó diferencias significativas, donde los individuos más robustos (mayor DAB y AMD) crecen en ambientes con menor TMA (>4.25<5 °C). Los resultados en relación a las variables climáticas se consideran preliminares dada que está a una escala más amplia que la de los datos de estructura del bosque, lo que dificulta la identificación de relaciones entre las variables. La CC fue mayor en regiones con mayor TMA (>6.5° C) (Tabla 3.1). Como resultado, el tamaño ha mostrado diferencias significativas entre las zonas de vida, con individuos más grandes en la zona de vida alpina (TAMT y TAWT) e individuos más pequeños en la subalpina (TSMF y TSDS). El resto de las variables ambientales no mostraron diferencias significativas en el tamaño de los individuos y no se encontraron diferencias significativas en la densidad de los bosques y arbustales entre los factores analizados.

Variable	Rango	DAB	AMD	DEN	CC
Elev	<4400	5.7 a	104.3 a	1566	17.1
	≥4400<4500	5.7 a	110.1 a	1109	9.1
	≥4500<4600	7.8 ab	150.6 a	1975	12.0
	≥4600<4700	8.0 ab	142.3 ab	1501	9.8
	≥4700	10.3 b	192.0 b	1953	13.1
F		5.99	7.72	1.65	2.01
p		0.0003	0.0001	0.1689	0.0992
Pend	<6	9.6 b	165.1 ab	873	5.6
	≥6<12	8.8 ab	161.6 ab	1132	9.6
	≥12<18	9.1 ab	161.2 b	1485	9.2
	≥18<24	6.9 ab	137.1 ab	1791	13.8

	≥24	5.7 a	115.7 a	1872	14.1
F		5.02	3.06	5.02	1.34
p		0.0011	0.0207	0.2721	0.2625
ExN	<-0.6	-	-	-	-
	≥-0.6<-0.2	5.3	99.7	1448	19.3
	≥-0.2<0.2	6.2	145.5	1169	6.6
	≥0.2<0.6	7.5	144.4	1442	11.7
	≥0.6	7.4	135.1	1731	12.4
F		0.58	0.55	0.58	1.16
p		0.6293	0.6457	0.6386	0.331
ExE	<-0.6	7.8	142.1	1512	12.5
	≥-0.6<-0.2	7.2	135.2	2185	16.0
	≥-0.2<0.2	6.6	122.5	1785	11.8
	≥0.2<0.6	7.3	138.1	1590	12.3
	≥0.6	7.5	144.1	1246	9.3
F		0.31	0.43	1.43	1.00
p		0.8678	0.7863	0.232	0.4125
TMA	<4.25	10.8 b	208.6 b	1373	9.8 a
	≥4.25<5	9.4 ab	165.7 ab	1921	12.7 ab
	≥5<5.75	6.3 a	127.5 a	1604	9.6 a
	≥5.75<6.5	6.2 a	115.8 a	1616	11.5 ab
	≥6.5	6.9 a	116.2 a	1586	21.3 b
F		6.05	7.32	0.25	3.2
p		0.0002	<0.0001	0.9046	0.0165
PA	<135	7.5	142.2	1054	7.9
	≥135<145	7.4	133.3	1989	13.9
	≥145<155	7.3	136.4	1632	13.7
	≥155<165	7.0	135.3	1705	10.8
	≥165	6.9	137.9	1550	11.9
F		0.06	0.05	1.16	1.03
p		0.9926	0.9951	0.3333	0.3955
NDVI	<0.105	6.8	127.7	728	4.5
	≥0.105<0.135	8.8	162.3	1465	9.6
	≥0.135<0.165	6.9	128.8	1869	13.7
	≥0.165<0.195	7.2	136.9	1390	12.4
	≥0.195	6.9	136.9	1371	7.0
F		0.99	0.99	1.19	1.30
p		0.3925	0.4191	0.3189	0.2746
ZV	TAMT	10.9 b	201 ab	1621	11.2
	TAWT	10.8 ab	217 b	1367	10.0
	TSDS	6.5 a	123 a	1568	11.5
	TSMF	7.8 ab	139 ab	1874	14.8
F		6.83	7.39	0.27	0.50
p		0.0003	0.0002	0.8485	0.6847

Tabla 3.1: Variables de estructura arbórea de *Polylepis tarapacana* y los factores topográficos, climáticos, geográficos y de vegetación analizados mediante ANOVA. Elevación en m s.n.m.; pendiente en grados; ExN: Exposición norte (N: de 315° a 45°; NW-NE: 292.5° a 315° y 45° a 67.5°); ExE: Exposición Este (E: de 45° a 135°, W: de 225° a 315°). TMA: Temperatura media anual, PA: Precipitación anual, NDVI: Índice de diferencia normalizado de vegetación y ZV: tundra húmeda alpina tropical (TAMT), tundra húmeda alpina tropical tundra (TAWT), matorral seco subalpino tropical (TSDS) y bosque húmedo subalpino tropical (TSMF). DAB: diámetro en la base del individuo en cm; AMD: altura media dominante en cm; DEN: densidad de los individuos en ind.ha⁻¹; CC: cobertura de copa %. F: valor de distribución de Fisher; p: significación. Diferentes letras representan diferencias significativas por la prueba de Tukey (p <0.05).

Densidad y cobertura de copa en relación con la elevación y pendiente

Dado que la DEN y la CC no presentan diferencias significativas dadas por la elevación y la pendiente, se realizó este mismo análisis discriminando por clases diamétricas. En la Figura 3.8 A y C, se observa que para las clases de diámetro más bajas (DAB <15 cm) la DEN y la CC son más altas en comparación con las clases de diamétricas más grandes, pero no muestran diferencias significativas en relación a la elevación. Sin embargo, para individuos con DAB >15 cm, se observa diferencias significativas, y aumenta la DEN y la CC a medida que aumentan las elevaciones. Por lo tanto, los bosques y arbustales de *P. tarapacana* en elevaciones más altas fueron más densos y presentaron una mayor CC para las clases de tamaño más grandes. En el gradiente de pendiente estudiado, la clase de DAB <5 mostró diferencias marcadas en DEN y CC, con los valores más altos en pendientes más pronunciadas. Las clases de DAB 5-10 y 10-15 exhibieron una menor DEN y CC, pero sin mostrar diferencias significativas. A partir de 15 cm de DAB, el valor máximo de densidad y cobertura se observa en el valor intermedio de pendiente (12 a 18°).

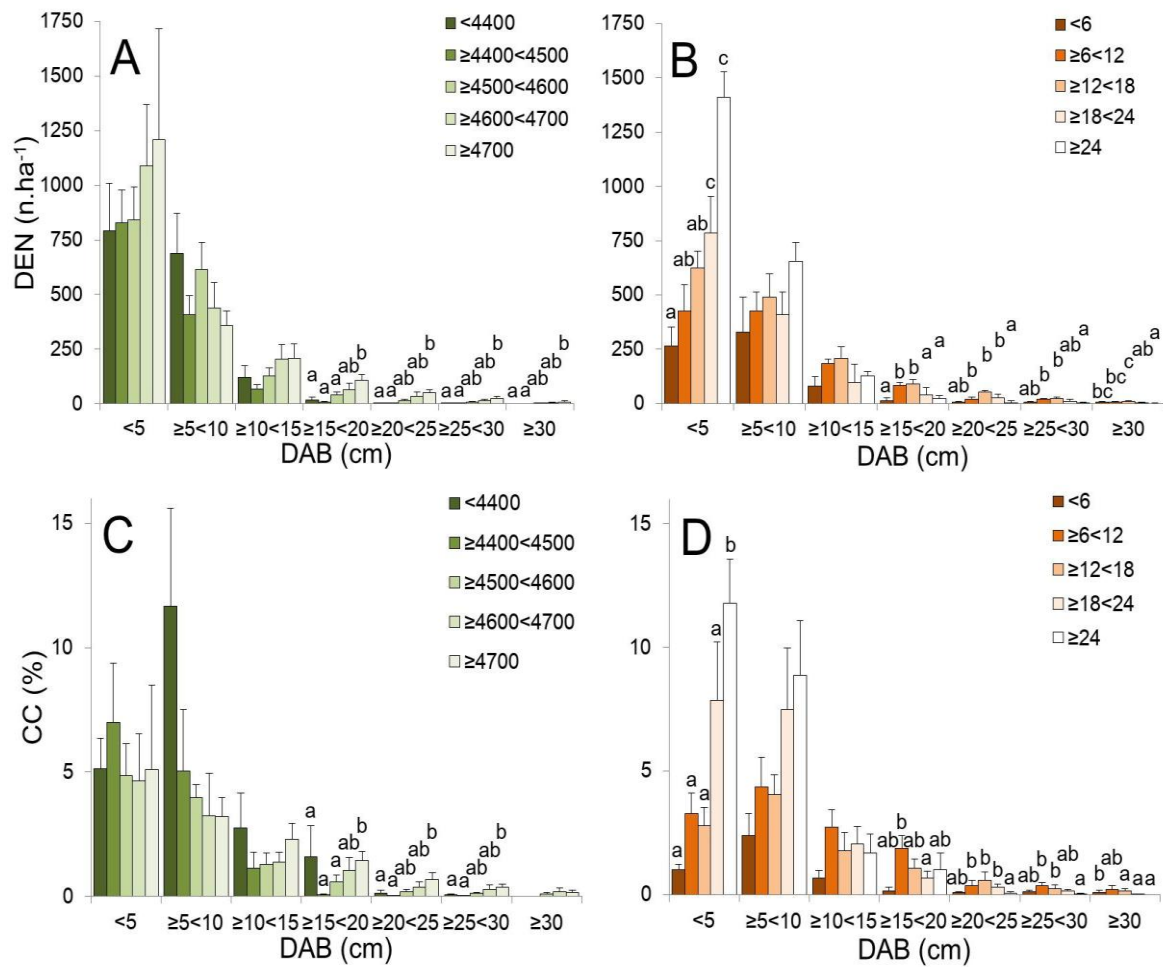


Figura 3.8: Variación en la densidad (A y B) y cobertura (C y D) de *Polylepis tarapacana* según diferentes diámetros en la base (DAB), categorizados por elevación (A y C) y pendiente (B y D). DAB: diámetro en la base en cm; DEN: densidad en ind.ha⁻¹; CC: cobertura de copa en %; Se aplicó la prueba de Kruskal-Wallis y las diferencias se determinaron mediante comparaciones de medias con la prueba de Conover-Iman a p <0.05.

Factores ambientales y la frecuencia de las formas de vida de *P. tarapacana*.

Los factores topográficos, climáticos, geográficos y de vegetación también afectaron la frecuencia de las formas de vida de *P. tarapacana*, que cambiaron significativamente en Ar, Dt, Sh y Bt con elevación, pendiente, TMA, NDVI y ZV (Tabla 3.2). Hubo diferencias significativas para toda la frecuencia de las formas de vida de *P. tarapacana* en cuanto a la elevación, mientras que la pendiente mostró diferencias en Ar, Dt y Bt. En elevaciones más altas, la frecuencia de Ar y Dt fue mayor (>30% en Ar y >15% en Dt para >4700 m s.n.m.), mientras que para Sh y Bt la frecuencia disminuyó (de 56% en <4400 m s.n.m. a 40% a >4700 m s.n.m. en Sh y 22% a 8% en las mismas elevaciones para Bt). Del mismo modo, existe una relación inversa entre pendiente y frecuencia de Ar, y una directa en Bt y Dt. Para las diferentes exposiciones

(ExN y ExE), no se detectaron diferencias significativas entre las formas de vida estudiadas. Además, se observaron diferencias significativas en la frecuencia de las formas de vida en relación con la temperatura media anual (TMA) y las ZV (Tabla 3.2). La TMA mostró un patrón similar a los observados en el análisis del gradiente de elevación donde las frecuencias de las formas de vida son mayores en las temperaturas más bajas, que se ubican en las elevaciones más altas (Tabla 3.2). Se observó que la frecuencia de Ar y Dt aumentó en las zonas más frías, y la tendencia opuesta ocurrió para Sh. Además, la frecuencia de todas las formas de vida presentó diferencias significativas entre las diferentes zonas de vida, con un mayor número de Ar y Dt en la zona de vida alpina (TAMT y TAWT) y Sh y Bt en las áreas subalpinas (TSMF y TSDS). En cuanto al NDVI, las formas de vida Sh y Bt, presentaron diferencias significativas, con mayores frecuencias en valores intermedios de NDVI. Los resultados preliminares de PA no mostraron diferencias significativas.

Variable	Rango	Ar	Dt	Sh	Bt
Elev	<4400	17.2 a	4.8 a	56.0 b	22.0 b
	≥4400<4500	17.3 a	7.6 ab	53.0 ab	22.1 b
	≥4500<4600	27.2 ab	10.4 ab	54.3 ab	8.2 a
	≥4600<4700	27.6 ab	12.5 ab	40.8 a	19.0 ab
	≥4700	37.1 b	15.4 b	39.5 a	8.1 a
F		4.60	3.83	2.79	3.84
p		0.0025	0.0073	0.0335	0.0073
Pend	<6	60.0 b	10.0 ab	30.0	0.0 a
	≥6<12	25.5 a	12.4 ab	53.1	9.0 a
	≥12<18	36.0 ab	14.0 b	42.5	7.5 a
	≥18<24	20.9 a	8.4 ab	52.2	18.3 b
	≥24	18.2 a	6.5 a	52.3	23.0 b
F		5.30	2.54	1.24	4.37
p		0.0009	0.0483	0.3024	0.0034
ExN	<-0.6	-	-	-	-
	≥-0.6<-0.2	22.1	5.0	54.6	18.3
	≥-0.2<0.2	31.7	7.8	49.2	11.4
	≥0.2<0.6	24.3	9.6	50.5	15.6
	≥0.6	23.4	9.9	50.1	16.6
F		0.42	0.39	0.07	0.20
p		0.7410	0.7614	0.9771	0.8966
ExE	<-0.6	25.5	10.8	50.0	13.7
	≥-0.6<-0.2	21.1	9.59	54.1	15.2
	≥-0.2<0.2	22.9	7.37	52.6	17.1
	≥0.2<0.6	22.8	10.8	47.3	19.1
	≥0.6	26.5	9.3	47.9	16.4
F		0.26	0.39	0.35	0.21
p		0.9043	0.8151	0.8429	0.9319
TMA	<4.25	43.3 b	16.9 b	34.7 a	5.1

	≥4.25<5	27.4 ab	13.4 ab	47.9 ab	11.3
	≥5<5.75	22.4 a	9.8 ab	49.5 ab	19.4
	≥5.75<6.5	21.2 a	7.6 ab	52.7 ab	17.3
	≥6.5	17.1 a	5.1 a	59.7 b	18.1
F		4.46	3.29	2.78	1.58
p		0.0030	0.0162	0.0340	0.1890
PA	<135	-	-	-	-
	≥135<145	26.8	8.5	45.9	18.7
	≥145<155	22.7	8.9	52.3	16.1
	≥155<165	22.9	10.9	49.4	16.8
	≥165	26.7	9.4	50.9	13.0
F		0.31	0.26	0.37	0.28
p		0.8152	0.8513	0.7759	0.8387
NDVI	<0.105	37.3	1.7	54.2 ab	6.7 a
	≥0.105<0.135	28.0	12.4	39.3 a	20.3 b
	≥0.135<0.165	21.5	9.0	48.4 ab	21.1 b
	≥0.165<0.195	25.0	9.7	56.1 ab	9.2 ab
	≥0.195	14.9	13.2	68.6 b	3.2 a
F		1.38	1.42	2.91	3.40
p		0.2523	0.2380	0.0282	0.0138
ZV	TAMT	42.0 b	17.1 b	35.8 a	5.1 a
	TAWT	38.7 ab	17.7 ab	38.9 ab	4.8 ab
	TSDS	18.1 a	8.3 a	51.5 ab	22.0 b
	TSMF	29.0 ab	7.8 a	55.2 b	8.0 a
F		8.65	3.77	2.89	6.96
p		0.0001	0.0147	0.0419	0.0004

Tabla 3.2. ANOVA unidireccional para la proporción de las diferentes formas de vida entre los factores topográficos, climáticos, geográficos y de vegetación analizados. Elevación en m s.n.m., Pendiente en grados, la exposición se calculó como funciones seno y coseno donde: ExN: de 315° a 45°, ExE: de 45° a 135°, TMA: Temperatura media anual, PA: Precipitación anual, NDVI: Índice de diferencia normalizado de vegetación y ZV: tundra húmeda alpina tropical (TAMT), tundra húmeda alpina tropical tundra (TAWT), matorral seco subalpino tropical (TSDS) y bosque húmedo subalpino tropical (TSMF). Diferentes letras indican diferencias significativas según la prueba de Tukey ($p < 0.05$). F: valor de distribución de Fisher; p: significancia. Ar: Arborescentes; Sh: Arbustos; Dt: Árboles enanos; Bt: Brousse tigrée.

Influencia de la topografía sobre el tamaño de las formas de vida de *P. tarapacana*

Se encontró que la elevación es uno de los factores más influyentes en el tamaño de *P. tarapacana*. Las formas de vida de *P. tarapacana* presentaron diferencias significativas en cuanto al tamaño al comparar factores topográficos (Figura 3.9). Las formas de vida Dt y Sh mostraron DAB más grandes a medida que aumentaba la elevación (<4400 Dt: 5.3cm, Sh: 6.3cm, >4700 Dt: 12.6cm Sh: 10.8), mientras que la pendiente presentaba un patrón inverso (con DAB más grandes en pendientes más bajas) (>10>20 Dt: 14.2cm Sh: 11.0cm, >30 Dt:

10.9cm Sh: 7.7cm), excepto para Bt (Figura 3.9 A y B). Al igual que DAB, la altura (H) presentó variaciones atribuidas a la elevación en las diferentes formas de vida (Figura 3.9 C y D). Las formas de vida Ar, Dt y Sh mostraron un aumento en la altura con elevaciones más altas (>4700: Ar: 92.5cm, Dt: 118.5cm y Sh: 124.2cm), mientras que las formas Bt no mostraron diferencias significativas con los cambios en la elevación. El mismo efecto de la pendiente sobre el DAB, se observó en la altura, donde la H de Dt, Sh y Bt de *P. tarapacana* disminuyó al aumentar la pendiente, sin embargo, la H de la forma Ar no se vio influenciadas por la pendiente del terreno (Figura 3.9D).

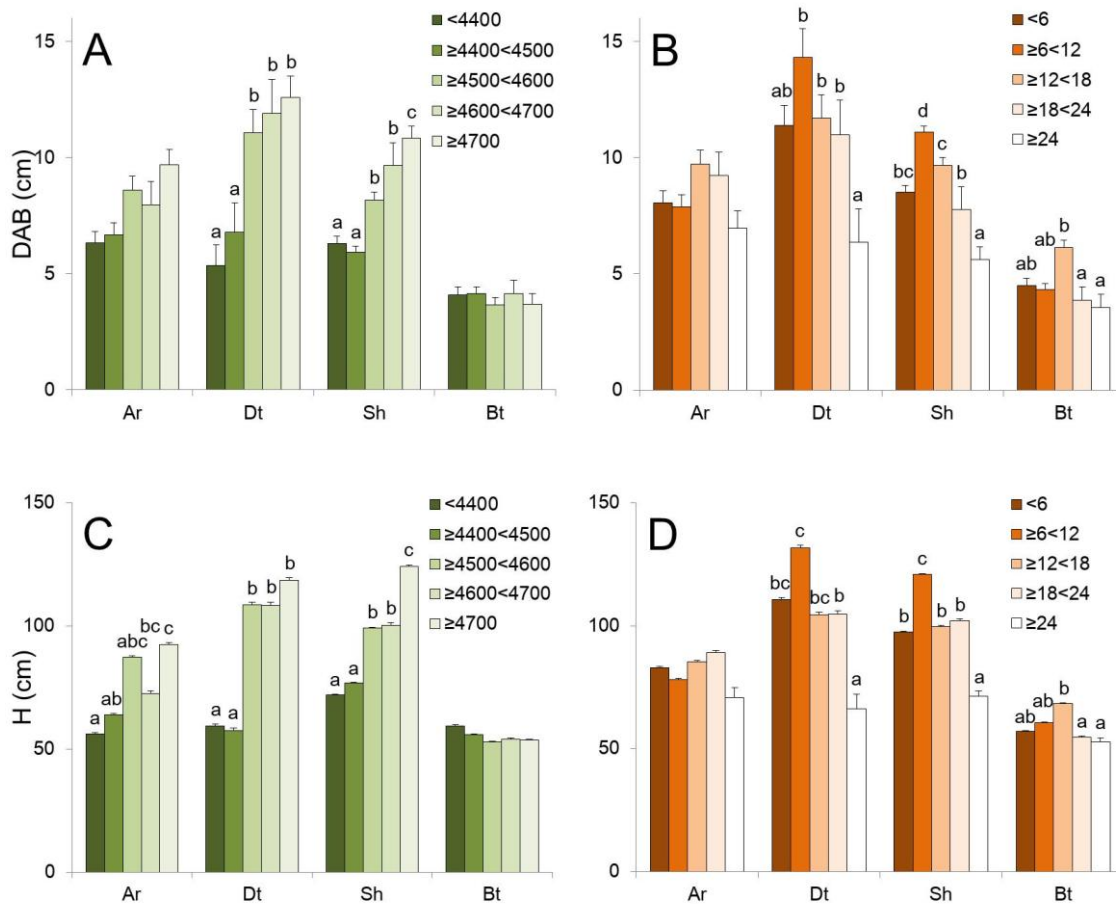


Figura 3.9: Variación en los diámetros (DAB-cm) (A y B) y variación en altura (H-cm) (C y D) de diferentes formas de vida de *P. tarapacana*, basado en elevación m s.n.m. (A y C) y pendiente en grados (B y D). Formas de vida: Ar: Arborescente, Dt: Árboles enanos, Sh: Arbustos, Bt: Brouse tigrée. Se aplicaron las pruebas de Kruskal-Wallis y Conover-Iman a $p < 0.05$.

Índice de estructura arbórea en relación a tipo de sustrato

Los bosques y arbustales más robustos, es decir, con valores de índice de estructura arbórea (IEA) cercanos a 1 (individuos más grandes, baja densidad y cobertura), se encuentran en áreas

con sustratos con predominio de suelo desnudo y vegetación (Figura 3.10). Los sustratos tipo R, R-G, R-P y R-SD presentan valores intermedios de IEA y finalmente el tipo de sustrato dominado por G presenta bosques y arbustales densos con mayor cobertura, pero con individuos pequeños. Se observó que en el gradiente de elevación las zonas más elevadas se encuentran dominadas por el tipo de sustrato R-SD y SD-X, y en las zonas de menor elevación se encontró el tipo de sustrato dominado por R, G y P. El mayor valor de IEA se encuentra en un amplio gradiente de elevación, siendo óptimo los valores entre 4500 y 4700 m s.n.m., relacionado a los sustratos P y SD. En las zonas de menor pendiente, P y SD ocupan los bosques y arbustales más desarrollados, el mayor IEA se encuentra en pendientes de 18° y las zonas más escarpadas se caracterizan por presentar G y se encuentran los bosques más densos. El índice de orientación norte (NAI) presenta valores superiores a 0.7, lo que indica que los bosques y arbustales de *P. tarapacana* tienen una orientación norte, y las zonas óptimas, o de mayor valor de IEA, para esta exposición se encuentran entre 0.7 y 0.8 de NAI. Las parcelas que presentan un tipo de sustrato G son aquellas que presentan una exposición marcadamente septentrional.

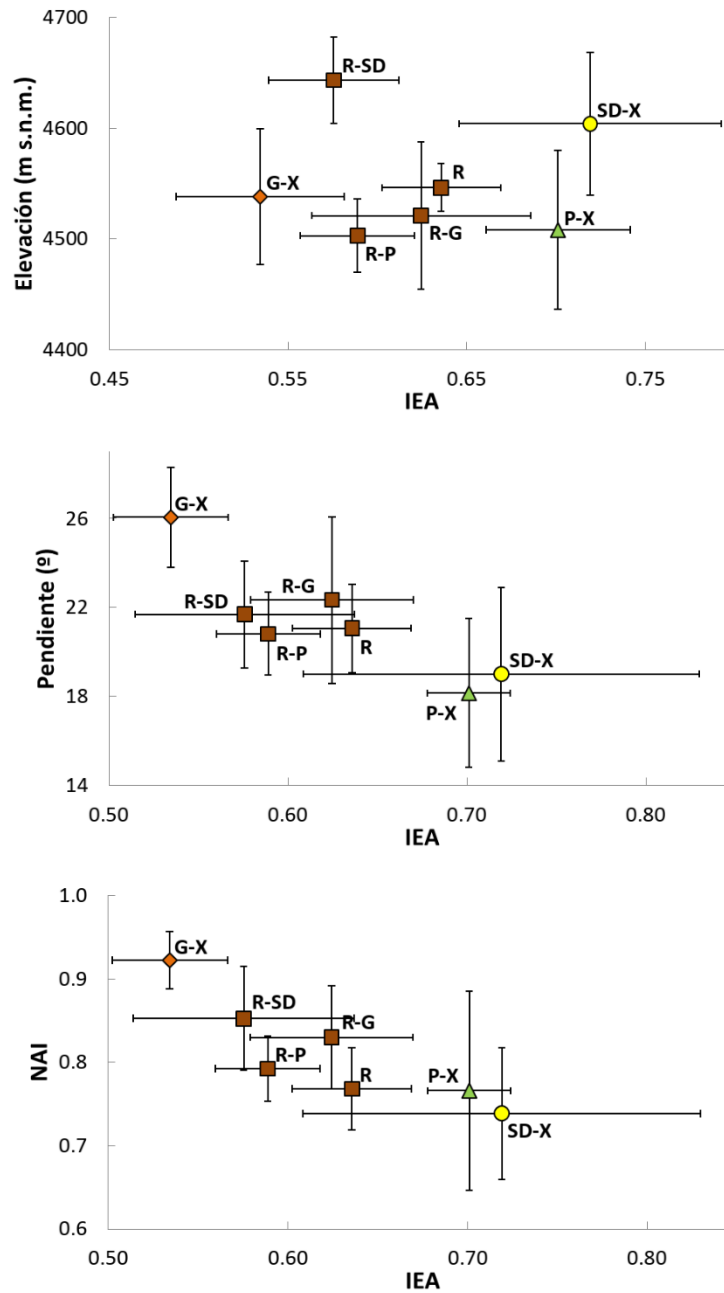


Figura 3.10: Relaciones del índice de estructura arbórea (IEA), variables topográficas (elevación y pendiente y aspecto norte) e índice de orientación norte (NAI), estandarizando los valores entre 0 y 1 respectivamente, comparando diferentes tipos de sustratos (P: plantas, R: rocas, G: greda, SD: suelo desnudo, se consideraron categorías individuales cuando la cobertura era >50%, y categorías dobles cuando la suma de dos categorías es necesaria para alcanzar >50%, cuando se observó una categoría en <5% de las parcelas, se agruparon considerando la mayor cobertura BS-X, P-X y G-X) en *P. tarapacana*. Las barras muestran el error estándar para ambos ejes.

La frecuencia de formas de vida en relación a factores topográficos, climáticos e impacto antrópico.

Las parcelas se clasificaron en una simple (Sh n = 12), tres dobles (Sh|Ar n=22, Sh|Bt n=18 y Sh|Dt n=4), una triple (Ar|Bt|Dt n = 5), y un múltiplo (M n = 9) en relación con la abundancia de formas de vida (Figura 3.11). Elevación y pendiente presentaron dos grupos diferenciados donde en las parcelas con múltiples formas, Sh|Ar y Sh|Dt ocurrió en áreas de alta y baja pendiente, los arbustos ocurrieron en áreas de baja elevación y pendiente, y finalmente las formaciones con Bt ocurrieron en pendientes altas. La exposición presentaba diferencias menos marcadas, con un sólo grupo ubicado en la exposición norte, los árboles enanos (Dt) ocurrieron en la exposición oeste, mientras que los arbustos con Bt y Ar tienden a ocupar las exposiciones este. En cuanto a la HH y la DP, la forma de vida Dt se observó lejos de los pueblos, mientras que los arbustos se encontraron más cerca de los pueblos. La HH mostró un gradiente donde el Dt y el Ar se encontraron en valores cercanos a 0, y a medida que este valor aumentó, Sh y Bt se observan con mayor frecuencia. En cuanto a los factores climáticos, se puede observar que los Dt y Ar se encuentran en sitios más secos y fríos en comparación a Sh y Bt que se encuentran en sitios con mayor precipitación y temperaturas más altas (Figura 3.11).

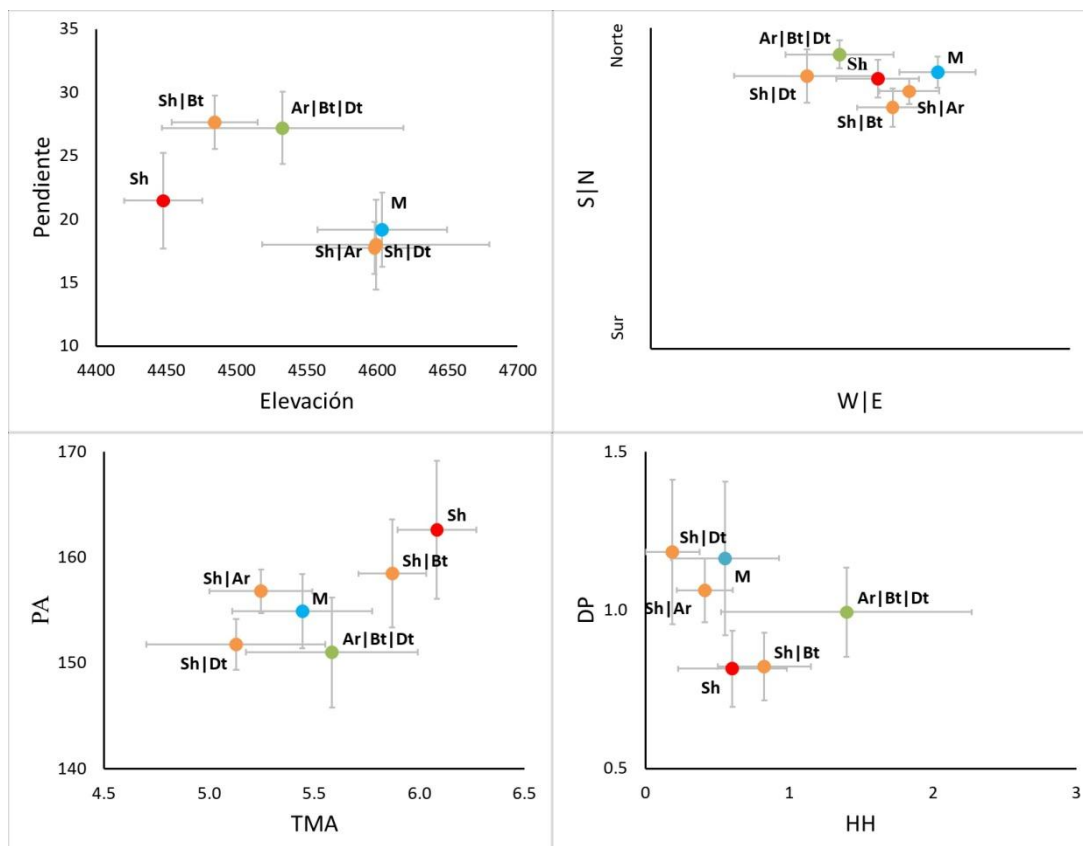


Figura 3.11: Factores topográficos (elevación, pendiente y exposición), climáticos (temperatura, precipitación) e impacto antrópico (huella humana y distancia a pueblos) clasificados por la frecuencia

de la forma de vida. Las barras indican la desviación estándar de cada eje. Elevación en m s.n.m., Pendiente en grados, S|N: exposición Norte, W|E: Exposición Este. TMA: Temperatura media anual en °C, PA: Precipitación anual en mm.años⁻¹, HH: Huella humana, DP: Distancia a pueblos en km. Formas de vida: Ar: Arborescentes, Sh: Arbustos, Dt: Árboles enanos, Bt: Brousse tigrée, M: Formas múltiples.

El IA se correlacionó positivamente con CC ($r= 0.229$; $p= 0.023$) y negativamente con vitalidad ($r= -0.316$; $p= 0.001$). Es decir, los individuos más sanos se encuentran en zonas con menor impacto antrópico (menor DP y HH). No se encontraron correlaciones significativas entre el IA y la estructura arbórea (DAB $r= -0.002$; $p= 0.980$; AMD $r= -0.050$; $p=0.623$; DEN $r= 0.050$ $p= 0.622$), tampoco con las frecuencias de las distintas formas de vida de *P. tarapacana* (Ar $r= -0.068$; $p=0.571$; Dt $r= 0.023$; $p= 0.846$; Sh $r=-0.070$; $p= 0.561$; Bt $r= 0.139$ $p= 0.250$).

3.5 Discusión

Estructura arbórea de *P. tarapacana*

Los bosques y arbustales de *P. tarapacana* en el altiplano argentino mostraron un amplio rango de diversidad estructural, donde las poblaciones más robustas ocurrieron en elevaciones más altas con sustratos predominantemente conformados por una mezcla de suelo desnudo y sotobosque de dicotiledóneas. Estas comunidades cubren una amplia gama de condiciones topográficas, mostrando la adaptabilidad de la especie a estas condiciones ambientales extremas (López et al., 2022). El tamaño de los individuos de *P. tarapacana* mostró una gran variabilidad dentro de las parcelas muestreadas, pero en general son de pequeño diámetro y baja altura. La altura promedio fue de 86.0 cm, siendo la mayor altura registrada para un árbol individual de 301 cm y la menor de 20 cm. Estos hallazgos se alinean con estudios realizados en Perú, exhibiendo una variabilidad de altura que va de 1.2 a 3.8 m (Morales Aranibar et al., 2019), lo que concuerda también con la fisonomía de las especies descritas por Boza Espinoza y Kessler (2022) como árboles que alcanzan alturas de 1 a 5 m, dentro de su distribución.

A su vez, Saavedra (2013) describe bosques y arbustales de *P. tarapacana* en el área de Parinacota Chile, donde los individuos pueden alcanzar alturas de hasta 4.60 m, con una altura promedio de 1.47 m, y Choque (2010), en la Región de Antofagasta, informa una frecuencia de altura en la cual más del 50% de los ejemplares medidos registran alturas entre 0.61 y 1.20 m, junto con diámetros pequeños de entre 5 y 10 cm. Además, Kessler (2006) menciona que estos bosques de Bolivia suelen tener alturas que oscilan entre 1 y 4 m. Estos resultados indican que, en general, los bosques y arbustales de *P. tarapacana* en Argentina exhiben las alturas más bajas dentro de su distribución boreal. Asimismo, la edad de algunos individuos supera los 100

años y para el caso del cerro Granada y Ramadas, hay individuos que superan los 300-400 años de edad (Morales et al., 2019). Siguiendo la definición de arbustales y árboles de UNFCC (2002), citado en el Capítulo 1, queda definido para bosques de *P. tarapacana* como aquellos con una altura media dominante por encima de los 2 m. Las poblaciones de *P. tarapacana* estudiadas presentan buena vitalidad, con un promedio de 2.5 en una escala donde 3 indica salud óptima y 1 baja vitalidad. Esto es coincidente con poblaciones de *P. tarapacana* en regiones de Chile, según los informes de Choque (2010) y Saavedra (2013), que muestran un buen estado de salud, evidenciado por porcentajes de copa viva y ejemplares vigorosos similar a los hallazgos de Ríos (1998). De manera similar, Morales Aranibar et al. (2019) describen la vitalidad de bosques y arbustales de *P. tarapacana* en Tacna, Perú, quienes evaluaron la vitalidad contemplando el impacto antrópico. En contraste, en el Parque Nacional Sajama, Bolivia, un gran porcentaje de los bosques están amenazadas por la infección del hongo *Leptosphaeria polylepidis* Macía M.E. Palm & M.P. Martín, lo que constituye una amenaza emergente para la vitalidad estas poblaciones en la región, debido a sus posibles implicaciones en el aumento de la mortalidad arbórea (Macía et al., 2005; Coca-Morante, 2012).

Formas de vida de *P. tarapacana*

Varios autores han clasificado las formas de vida de *P. tarapacana* en tronco único y tronco múltiple (Ríos, 1998; Saavedra, 2013), concluyendo que la mayor proporción de individuos encontrados corresponde a tronco múltiple. Estas observaciones se realizaron en áreas pequeñas y específicas de la distribución de *P. tarapacana* en Chile, mientras que el presente estudio ofrece resultados en un área de estudio más amplia, cubriendo la mayor parte de la heterogeneidad topográfica (como elevación, exposición y pendiente). Se presenta una propuesta de clasificación de formas de vida para *P. tarapacana* más elaborada que abarca cuatro categorías: Arborescente (Ar), Árboles enanos (Dt), Arbustos (Sh) y Brousse tigrée (Bt). Esta propuesta difiere de Ríos (1998) y Saavedra (2013) debido a que divide la categoría de tallo único en dos nuevas (Ar y Dt) y la de tallo múltiple en otras dos (Sh y Bt). La justificación reside en las marcadas diferencias de características biométricas específicas, así como en la influencia descrita de factores topográficos, climáticos y de usos humanos, principalmente sobre su frecuencia. La inclusión de las categorías adicionales de formas de vida (Ar y Bt, novedosas para esta especie), ayuda a lograr una visión más completa de la composición de las formas de vida para *P. tarapacana*.

El tamaño y la estructura de las formas de vida son determinadas por las restricciones de crecimiento que afectan los brotes laterales y las yemas apicales, así como la capacidad de las

plantas para producir brotes a partir de la raíz (Ramsay & Oxley, 1997; Pavón et al., 2000; Klimes, 2003). Por ejemplo, en este estudio, los arbustos (Sh) presentaron la copa más grande (Figura 3.6). Los brotes epicórmicos debajo de la corteza facilitan el crecimiento horizontal de los arbustos (Pickett & Kempf, 1980), por lo que pueden expandirse horizontalmente a medida que aumenta su longitud y masa, para capturar más luz que un individuo pequeño que tiende a crecer principalmente hacia arriba (Küppers, 1989; Sun et al., 2010). En áreas frías y alpinas, la vegetación baja sobrevive mejor al clima extremo y a los fuertes vientos, debido a una mejor resistencia aerodinámica (Hallinger et al., 2010; Neuner, 2014). En los Sh de *P. tarapacana*, la mayor mortalidad del tronco ocurre en la zona central debido al riesgo de cavitación causada por sequía y congelación (Ryan & Yoder 1997; Götmark et al., 2016). Esto podría ser una adaptación beneficiosa a ambientes hostiles como el altiplano, donde la altura máxima de los árboles está determinada en parte por el problema de llevar agua a las copas superiores. La falta de agua puede causar embolia del xilema (Tyree & Sperry, 1989) y el riesgo de cavitación aumenta con la altura del tallo debido a la gravedad. En relación con esto, tanto las formas de Bt como las de Sh, al desarrollar múltiples tallos, les permiten un crecimiento horizontal continuo, cerca del suelo, permitiendo que se desarrollen nuevas raíces y brotes verticales (Pickett & Kempf, 1980; Ryan & Yoder, 1997).

En cuanto a la vitalidad de las formas de vida de *P. tarapacana*, en este estudio se encontró que los Dt presentaron menor vitalidad que los Ar. Esto podría deberse, como en el caso de *Pinus aristata* Engelm., a la exposición del tronco, en esta forma de vida, a la desecación inducida por el viento y al retroceso y muerte regresiva del cambium causado por el viento (LaMarche, 1969; Schauer et al., 2001). La forma de vida de Ar presentó una mayor vitalidad general, ya que su tronco está cubierto de ramas. En el caso de Bt y Sh, múltiples troncos se protegen entre sí, generando valores intermedios de vitalidad. Esto podría explicar el aumento en la proporción de Ar a medida que aumenta la elevación, debido a las características más extremas del clima (López et al., 2022). En los bosques de *P. tarapacana*, las formas de vida Bt aparece perpendicular a la línea de pendiente, donde las ramas más cortas se encuentran en la parte inferior de la pendiente y las más largas, con una baja presencia de hojas vivas, están en la parte superior (Figura 3.4). La formación de patrones de vegetación en bandas en las pendientes responde a la deposición de sedimentos por la intercepción de las plantas (Beuselink et al., 2000; Pan et al., 2011) que afecta las propiedades y estructura del suelo, lo que conduce al deterioro del entorno (Gallart et al., 1993) y a la mortalidad en las bandas de vegetación de la parte superior de la pendiente. La estructura y función de las diferentes formas de vida de las comunidades de plantas andinas reflejan diversas estrategias de elusión,

tolerancia o resistencia a las interacciones de temperaturas frías, radiación, viento y estrés por desecación que prevalecen en la corta temporada de crecimiento (Germino et al., 2014). De esta manera, se puede considerar que cada forma de vida de *P. tarapacana* llena un nicho particular, por lo que tienen diferentes adaptaciones en respuesta a diferentes condiciones ambientales. El concepto de la forma de vida como expresión morfológica de pertenencia a un grupo puede ayudar a comprender el funcionamiento de esta especie.

Los bosques y arbustales de *P. tarapacana* mostraron variaciones significativas en densidad (DEN) y cobertura de copa (CC), indicando una ocupación reducida. Los valores de densidad de *P. tarapacana* encontrados en terrenos altos de Argentina indican una densidad promedio superior a 1500 ind.ha⁻¹. Estos valores encontrados indican que son superiores a los reportados para las comunidades chilenas, por ejemplo, de 598 ind.ha⁻¹ (Saavedra 2013), 742 ind.ha⁻¹ (Ríos, 1998) y 586 ind.ha⁻¹ (Choque, 2010). Además, Morales-Aranibar et al. (2019) reportaron densidades promedio de 453 ind.ha⁻¹ en Tacna (Perú), variando entre 139 y 1053 ind.ha⁻¹. La cobertura media de estos bosques fue de 12%, con extremos muy marcados. Valores similares se observaron en los bosques chilenos, con un promedio de 13%, cumpliendo con el porcentaje de cobertura necesario para constituir bosque de zona árida en Chile (Ley 19.561 Modifica el DL 701 de Fomento Forestal) (Saavedra 2013).

Efectos de los factores ambientales en la estructura arbórea de *P. tarapacana*

La estructura del bosque está influenciada por factores como la topografía, la exposición, la inclinación de la pendiente, el clima y el tipo de sustrato. Las variaciones en estos factores están estrechamente asociadas con diferencias en la estructura y la composición de la vegetación (Macek et al., 2009; López et al., 2022) por ejemplo, la elevación produce cambios en la estructura de la población, con arbustos que se encuentran comúnmente dentro de parches forestales pero que aumentan en frecuencia en los límites del treeline. En estos ambientes, los arbustales pueden convertirse en una adaptación exitosa que permita la persistencia de las poblaciones de *P. tarapacana* (Renison et al., 2006; López et al., 2022). La elevación representa una combinación compleja de variables climáticas a las que las especies tienen que adaptarse, y se ha considerado un factor ambiental importante que afecta la estructura y organización de la comunidad (Stevens, 1992; Heitz & Heitz-Seifert, 1995). Dos variables estrechamente relacionadas con la elevación son la temperatura y la precipitación (Austin et al., 1984; Kessler et al., 2007) y es el mejor ejemplo de un gradiente complejo donde los recursos cambian (Huston, 1994; Kessler et al., 2007).

En este estudio, los individuos de mayor porte (mayor DAB y AMD) se encontraron en elevaciones mayores a los 4700 m s.n.m. (Tabla 3.1), mientras que en las elevaciones más bajas (<4400 m s.n.m.) se asocian con individuos más pequeños (valores bajos de DAB y AMD). Sin embargo, Hoch y Körner (2005) reportaron hallazgos contrastantes en la región de Sajama en Bolivia. Observaron una disminución significativa en la altura promedio de los árboles adultos (>1 m de altura) a medida que aumentaba la elevación, pero no encontraron cambios significativos en el diámetro promedio del tallo. Esta disminución de la altura de los árboles con el aumento de la elevación es el patrón más frecuente observado en las relaciones entre la altura de los árboles y la elevación (Young, 1993; Paulsen et al., 2000; Kessler et al., 2007; Domic & Capriles, 2009). En contraste, en bosques de otras especies de *Polylepis*, estudiados por Kessler et al. (2014) en la Cordilleras Vilcanota y Vilcabamba, Cuzco, Perú, describe una distribución unimodal que, en los bosques no perturbados de las laderas secas, la altura de los árboles alcanzó su punto máximo (18.5 m a 4300 m s.n.m.) y disminuyó hacia elevaciones más bajas (16 m a 3980 m s.n.m.) y más altas (13 m a 4650 m s.n.m.), asimismo, observaron una reducción más pronunciada de la altura de los árboles con la disminución de la elevación. La relación de mayor altura en elevaciones más altas, relacionadas con la sequía, han sido documentadas, por ejemplo, en el ecotono de bosque-estepa en la Patagonia (Hertel & Wesche, 2008) y también son comunes en valles montañosos nublados (Holtmeier, 2009). Las disparidades entre estos resultados y los del presente estudio podrían atribuirse a las diferencias en la utilización y accesibilidad de los bosques y arbustales. Es posible que los bosques y arbustales de menor elevación sean más accesibles para las comunidades locales, quienes generan la extracción de individuos más grandes para construcción y la utilización de madera como combustible (Figura 3.5) (Ríos, 1998; Kessler et al., 2014), Sin embargo, en el presente estudio no se encontraron relaciones significativas entre el IA y elevación y entre la HH y DP y la elevación, por lo que se sugiere profundizar la investigaciones enfocadas en el uso del bosque y su estructura.

Del mismo modo, la pendiente tuvo un efecto inverso en las variables de la estructura arbórea, especialmente la altura y la base de los individuos, encontrándose individuos más grandes en áreas con pendientes bajas (9.6 cm DAB y 165.1 cm AMD en pendientes inferiores a 6°), mientras que los individuos menos robustos están presentes en pendientes más pronunciadas. Estos resultados coinciden con lo observado por Saavedra (2013) y Ríos (1998) quienes describen una disminución en el tamaño de los árboles en pendientes pronunciadas.

Aunque no se encontraron diferencias significativas en las variables de estructura arbórea con el factor de exposición (tanto ExN como ExE), excepto cuando se compararon los índices (IEA y

IEN), donde la tendencia de distribución de estos bosques en las laderas orientadas al norte, tanto NE como NW, es notoria (Tabla 3.1). Este hallazgo es consistente con Braun (1997) quien evaluó la distribución de *P. tarapacana* en Sajama, Bolivia y concluyó que las pendientes orientadas al norte mostraban las densidades individuales más altas, disminuyendo gradualmente hacia las laderas del sur. Las bajas temperaturas en el treeline imponen limitaciones significativas en el desarrollo de los árboles (Hoch & Körner, 2005; Toivonen et al., 2018). En este estudio se encontró una mayor preferencia por las exposiciones septentrionales, con un gradiente que va de este a oeste. Los bosques de *P. tarapacana*, que se encuentran en el límite de aridez del género en los Altos Andes del suroeste de Bolivia, no crecen en las laderas frías del sur, y en su lugar están restringidos a las laderas del norte y noreste más húmedas y soleadas (Kessler, 1995; Kessler et al., 2007).

Se observó que el DAB y la AMD están inversamente asociados con la temperatura, con individuos pequeños que crecen en ambientes con TMA más altas. La temperatura es un factor íntimamente relacionado con la elevación, donde a mayores elevaciones menor es la temperatura aérea y mayor la precipitación (Hoch & Körner, 2005; Luebert & Gajardo, 2005; Camel et al., 2019). Sin embargo, en regiones áridas, hay interacciones complejas, de modo que los hábitats sombreados (más fríos) tienen árboles más altos que las laderas soleadas y más cálidas (Kessler et al., 2007). Asimismo, según un estudio ecofisiológico realizado en el Altiplano chileno, los procesos fotosintéticos y de asimilación de carbono de esta especie arbórea están bien adaptados para soportar temperaturas frías (García-Plazaola et al., 2015). La fotosíntesis se ve limitada por altos valores de presión de vapor de aire (VPD) al mediodía y por la tarde, y por las bajas temperaturas nocturnas. La fotoprotección se basa en una alta actividad fotoquímica por la mañana y en mecanismos de fotoprotección y cierre estomático por la tarde, lo que permite un equilibrio de carbono positivo y su desarrollo a elevaciones superiores a los 4700 m s.n.m. (García-Plazaola et al., 2015). Körner (2012) menciona que hay evidencia creciente que sugiere que los bosques del género *Polylepis*, se encuentran bajo condiciones de temperaturas más bajas (4-5°C según Hoch & Körner (2005)) que el promedio global (5-6 °C) para los bosques del límite superior de elevación (treeline) (Körner & Paulsen, 2004). La precipitación y la temperatura ejercen efectos opuestos sobre el crecimiento de *P. tarapacana* en las regiones más secas del sur del Altiplano, ya que ambos factores determinan parcialmente la disponibilidad hídrica (Argollo et al., 2004; Morales et al., 2004; Christie et al., 2009; Rodríguez-Catón et al., 2021). Según Rodríguez-Catón et al. (2021), la disponibilidad de agua en el área puede afectar el crecimiento de los árboles. No obstante, no se encontraron diferencias significativas en relación con la precipitación en el área de estudio, pero estos

resultados podrían no ser concluyentes, dada la forma de obtención de los datos climáticos. La escala de los datos obtenidos (con píxeles de 1 km²) es más amplia que la de los datos de estructura del bosque, lo que dificulta identificar relaciones precisas entre las variables. Para obtener conclusiones más definitivas, se necesitan datos a una escala menor y más detallados. Sin embargo, los datos actuales permitirían una primera estimación. En bosques de *Polylepis* en Perú, estudiados por Kessler et al. (2014) los árboles en la pendiente seca generalmente eran considerablemente más altos que los árboles a la misma elevación, en la pendiente húmeda. En este ambiente tan extremo, la disponibilidad hídrica y la temperatura juegan un rol fundamental en la distribución y desarrollo de la especie (Kessler, 2012).

Por otro lado, como resultado, la biometría de los individuos de *P. tarapacana* ha mostrado diferencias significativas entre las Zonas de Vida, con individuos más grandes en la Zona de Vida alpina (TAMT y TAWT) y más pequeños en la subalpina (TSMF y TSDS). Las zonas de vida alpinas, al encontrarse a una mayor elevación que las zonas subalpinas, corroboran el cambio en la estructura arbórea observado en la variable de elevación. El resto de las variables ambientales no mostraron diferencias significativas en el tamaño de los individuos (Tabla 3.1). Observamos que la mayor CC y mayor DEN se encontraron en las zonas TSDS, TSMF y TAMT, lo que se puede explicar porque estas zonas incluyen temperaturas bajas y valores intermedios de precipitación, factores óptimos para el desarrollo de esta especie.

Densidad y cobertura de copa en relación a la elevación y pendiente

La discriminación del DAB por clases diamétricas, permitió un mejor análisis de la respuesta de la densidad y la cobertura de copa, en relación a la elevación y pendiente, dos variables topográficas determinantes en la estructura arbórea (Brown, 1994; Körner, 2003; Graae et al., 2011). La mayor DEN observada en este estudio (1953 ind.ha⁻¹) fue consistente con las elevaciones más altas (≥ 4700 m s.n.m.). Aunque estos resultados no mostraron diferencias significativas, se puede observar esta tendencia (Tabla 3.1 y Figura 3.8A). Los individuos con DAB mayores (>15 cm), presentaron diferencias significativas con un aumento de la densidad y la cobertura de copa a medida que aumentan las elevaciones. En el gradiente de pendiente estudiado, los individuos con diámetros menores (<5 cm) mostraron mayores valores de DEN y CC en pendientes más pronunciadas, mientras que los individuos con >15 cm de DAB alcanzaron valores máximos de DEN y CC en pendientes intermedias (12 a 18°). Este hallazgo se alinea con las observaciones realizadas por Saavedra (2013) en bosques y arbustales chilenos, donde las densidades mayores también se encontraron en las elevaciones más altas (entre 4600 y 4726 m s.n.m.) en áreas caracterizadas por pendientes pronunciadas y de difícil

acceso. Por otro lado, Ríos (1998) en la región de Tarapacá, Chile, y Braun (1997), en bosques del sector del volcán Sajama en Bolivia, plantean que la mayor densidad de bosques de *P. tarapacana* se distribuye en elevaciones intermedias a altas (4300-4600 m s.n.m.). Las densidades forestales actuales pueden no representar las condiciones óptimas para el desarrollo de bosques y arbustales, ya que estos bosques pueden ubicarse en áreas menos accesibles para los humanos, donde la perturbación causada por el impacto antrópico es reducida (Toivonen, 2018). Los parches de bosques y arbustales a mayor elevación y pendientes bajas presentan individuos de mayor porte, pero más dispersos en el terreno, y los parches que se encuentran en elevaciones más bajas, con pendientes pronunciadas, presentan individuos de pequeño porte y más concentrados. Asimismo, Ríos (1998) describió una relación significativa entre densidad poblacional y pendiente en bosques y arbustales de *P. tarapacana*, donde la densidad aumenta en pendientes más pronunciadas debido a la mayor rocosidad de estas áreas. La especie está estrechamente ligada a la presencia de rocas, ya que zonas con pendientes similares, pero sin rocas no la soportan (Ríos, 1998; Toivonen, 2018).

Influencia de los factores ambientales sobre la frecuencia de las formas de vida de *P. tarapacana* en el Altiplano argentino.

En las regiones andinas en el treeline, los árboles muestran una serie de respuestas morfológicas y fisiológicas para enfrentar temperaturas extremadamente bajas y otras tensiones ambientales como la sequía, causada por una mayor evaporación, menores precipitaciones y mayor radiación solar (Leuschner, 2000; Körner, 2003). La respuesta a este tipo de estrés ambiental es una reducción de la biomasa aérea, y la adaptación de diferentes formas de vida arbórea (Kessler & Schmidt-Lebuhn, 2005). La forma de vida es el resultado morfológico de una serie de presiones de selección, tanto abióticas (por ejemplo, clima, elevación) como bióticas (por ejemplo, interacciones competitivas, usos humanos). Hoch y Körner (2005) encontraron que en *P. tarapacana*, la mayor abundancia de formas arbustivas aumenta con la elevación. Sin embargo, no sólo la elevación influye en el comportamiento general de las formas de vida de los árboles, sino también en la pendiente, la temperatura, la zona de vida y el uso de recursos, como se observa en este estudio. El Altiplano de los Andes centrales representa uno de los entornos más desafiantes de la Tierra para el crecimiento de las plantas (Körner, 2007), donde menor altura de las plantas es debido a un clima relativamente favorable cerca de la superficie (Raunkjær, 1905; Givnish, 1995; Körner 1998; Scheffer et al., 2014). Se encontró que la mayor frecuencia de forma de vida correspondió a Sh (50.3%), asociada a las condiciones climáticas extremas del área de estudio, con plantas cojín, arbustos y subarbustos siendo especialmente resistentes a las variaciones extremas de

temperatura (Squeo et al., 1996; Sierra-Almeida et al., 2009). La mayor proporción de Sh fue encontrada también por otros autores en poblaciones de *P. tarapacana* de Chile, donde 61% de los individuos tienen un hábito de tallo múltiple y solo 36% presentó un solo tallo (Saavedra, 2013). Ríos (1998) encontró, al sur en la provincia de Iquique (Chile), que las proporciones de formas de vida cambiaron en diferentes condiciones topográficas. Las formas de vida en *P. tarapacana* muestran gran plasticidad fenotípica, adaptándose a diferentes variaciones ambientales a lo largo de su distribución, similar a otras especies que habitan ecosistemas extremos (Pereg & Payette, 1980).

La elevación ejerce indiscutiblemente una influencia indirecta, a través de interacciones con la temperatura, la humedad y la topografía, a la que las especies tienen que adaptarse (Holten 1998; Macek et al., 2009). El desarrollo de *P. tarapacana* en áreas de mayor elevación está limitado por bajas de temperatura y la disponibilidad hídrica (Hoch & Körner, 2005; García-Plazaola et al., 2015), donde son necesarias formas que protejan la muerte regresiva del cambium. Este estudio destacó diferencias en las frecuencias de Ar, Dt y Sh con los cambios de temperatura y las diferentes Zonas de Vida (Tabla 3.2) (Luebert & Gajardo, 2005). Las áreas estudiadas presentaron árboles más pequeños y mayor CC a menor elevación (López et al., 2022), con una mayor proporción de Sh y Bt. Esto podría ser resultado de la disminución de temperatura y aumento de precipitación con la elevación, favoreciendo la forma Ar (López et al., 2022).

Las pendientes moderadas a empinadas son los ambientes donde esta especie presenta su mayor desarrollo (Saavedra, 2013; López et al., 2022), debido a que estos paisajes proporcionan sitios seguros y adecuados para la supervivencia de semillas, germinación y desarrollo de individuos, dada entre otras cosas por la mayor humedad del suelo y la proporción de sombra diurna dada por las rocas (Jumpponen et al., 1999; Lizárraga & Monguillot, 2018). Se observó que la frecuencia de Ar disminuye con el aumento de la pendiente, mientras que la forma Bt aumenta considerablemente su frecuencia, similares resultados obtuvo Saavedra (2013), quien describe un incremento del hábito multifustal con la pendiente, principalmente debido a la inestabilidad del suelo, que produce la forma de banda para esta especie, y los daños causados por este movimiento de greda y suelo reduce la frecuencia de formas de Ar. Se encontró que la frecuencia de formas de tronco único (Ar y Dt) aumenta en las zonas de vida alpina (TAMT y TAWT) mientras que en las subalpinas (TSDS y TSMF) la forma Sh aumenta su proporción. Esto podría deberse a que las áreas alpinas presentan bajas temperaturas y valores intermedios de precipitación, factores óptimos para el desarrollo de esta especie (López et al. 2022), siendo la forma Sh más adaptada a

temperaturas más altas y bajas precipitaciones (Box, 1981; Mooney, 1974; Peng et al., 2015), en cambio Dt y Ar se encontraron en entornos más secos y fríos (Tabla 3.2). Las formas multifustal (Sh y Bt) también se presentaron con mayor frecuencia en zonas con valores intermedios de NDVI.

Impacto antrópico sobre la estructura arbórea

Las formas de vida Ar, Dt, Sh y Bt exhibieron alturas más elevadas en las zonas de mayor elevación y pendientes bajas (Figura 9 C y D). Esta tendencia puede atribuirse a una menor intervención humana en estas áreas, ya que se encuentran más alejadas de los asentamientos. Los individuos de *P. tarapacana* más sanos (mayor vitalidad), se encontraron en zonas con bajo índice de impacto antrópico (IA).

Un caso similar se presenta en los bosques de *Polylepis pepeii* B.B. Simpson, estudiados por Kessler et al (2014) en Perú, quienes describen que los bosques en elevaciones a 4140 m s.n.m eran notoriamente más bajos que los que se encontraban a elevaciones de 4350 a 4530 m s.n.m. Estas diferencias se las atribuyen al hecho de que, a 4140 m s.n.m, donde el impacto antrópico fue bastante pronunciado, los bosques se limitaban a pendientes muy empinadas y rocosas con suelos poco profundos en los que los árboles sólo podían desarrollar formas de crecimiento raquíto.

En las proximidades de los pueblos, se observó el mayor número de individuos de Sh y Bt. Esto podría estar relacionado con los usos humanos y el acceso a estas áreas, ya que los individuos en elevaciones más bajas serían los más accesibles para las comunidades locales, seleccionando individuos como Dt que presentan dimensiones más grandes (López et al., 2022; Ríos, 1998) ideales para combustible y construcción (Cuyckens et al., 2015). Esto se debe a que los troncos de *P. tarapacana* en el altiplano argentino fueron utilizados como vigas para la construcción de los techos de las casas, requiriendo troncos de al menos 2-3 m de longitud (Figura 3.5) (Cuyckens et al., 2015). Sin embargo, la alta durabilidad de la madera de esta especie permite que las personas no necesiten reemplazar las piezas cortadas con frecuencia, generando menos impacto en los bosques. Asimismo, en regiones de menor elevación (por debajo de 3500 m s.n.m.) existen bosques de otras especies arbóreas (*Polylepis tomentella* Wedd., y *Strombocarpa ferox* (Griseb.) C.E. Hughes & G.P. Lewis), que son mayormente preferidos en comparación con *P. tarapacana*, reduciendo su uso en esas regiones (Cuyckens et al., 2015). Los resultados de este estudio indican posibles formas de vida capaces de ser manejadas de manera sostenible. En el caso de formas de vida de troncos múltiples (Bt y Sh), es posible extraer aquellas que presentan baja vitalidad o que están totalmente secas, para su

uso como combustible principalmente. En este contexto, el espécimen no se elimina por completo, manteniendo la conservación de la diversidad genética (Boza Espinoza & Kessler, 2022).

El sustrato en los bosques y arbustales de *P. tarapacana*

La información en relación al tipo de sustrato donde prosperan los bosques y arbustales de *P. tarapacana* en Argentina es aún escasa (López et al., 2021). Sólo hay descripciones disponibles para la ecoregión altoandina, y algunos estudios sobre bosques de *Polylepis* en Chile (Braun, 1997; Ríos, 1998; Choque, 2010). Los bosques y arbustales de *P. tarapacana* se encuentran principalmente en suelos rocosos (Ríos, 1998), como se observó en este estudio. Los sustratos dominados por rocas (R) tienen un índice arbóreo (IEA) moderadamente alto. Además, los sustratos con vegetación y suelo desnudo presentan el valor más alto de IEA, independientemente del factor topográfico. Un estudio realizado por Choque (2010) en bosques y arbustales de *P. tarapacana* en Chile encontró que la rocosidad superficial supera el 50%, con la mayoría de los sitios (72.7%) clasificados como rocosos o extremadamente rocosos, lo que concuerda con los hallazgos de Ríos (1998). Peralta et al. (1993) también identifica esta tendencia, y sus datos indican que la mayoría de los sitios exhiben un 80% de rocosidad superficial. Se puede observar que en áreas donde predomina greda (G), el IEA tiende a ser consistentemente bajo, especialmente en aquellas áreas con una combinación de pendientes pronunciadas y un predominio de G. Esto es consistente con trabajos previos a esta tesis (López et al., 2019), donde los micrositios asociados con R (borde de roca y suelo protegido por rocas) serían los sitios más propicios para el desarrollo de plántulas. La evaluación de la relación entre el sustrato y las variables topográficas proporciona información valiosa para discernir las áreas óptimas de desarrollo de los bosques de *P. tarapacana*.

Del mismo modo, se observó que el IEA muestra valores altos en áreas donde hay presencia de plantas. Es evidente que, a través de las variables topográficas examinadas, se observa una clara diferenciación entre los suelos con predominio de greda, por un lado, y los suelos desnudos y la vegetación por otro. Debido a su preferencia por quebradas o áreas rocosas, *P. tarapacana* puede instalarse y desarrollarse en elevaciones dentro del treeline donde la precipitación no se considera suficiente para su crecimiento ($<250 \text{ mm año}^{-1}$) (Miehe et al., 2007). Esto es posible porque los árboles y arbustos se benefician del escurrimiento superficial y de una menor evaporación del suelo en las proximidades de sustratos rocosos o pedregosos (López et al., 2021).

El aumento del estrés hídrico y una reducción en las lluvias de verano (Minvielle & Garreaud, 2011; Neukom et al., 2015), junto con el aumento de la temperatura (Urban, 2015), son las condiciones que se prevén en el Altiplano en las próximas décadas (Cox et al., 2000; Macek et al., 2009), lo que podría resultar en una disminución de los hábitats disponibles (Macek et al., 2009; Cuyckens et al., 2016). Según Toivonen et al. (2018), los árboles crecen a bajas temperaturas del aire y del suelo cerca del límite superior del bosque, lo que indica que las temperaturas desempeñan un papel limitante en el crecimiento forestal a grandes elevaciones. Del mismo modo la disponibilidad hídrica determina el crecimiento y la supervivencia de los árboles en el treeline (Morales et al., 2004; 2012; 2023; Soliz et al., 2009) siendo el principal factor limitante el alto VPD (García-Plazaola et al., 2015). En este contexto, los cambios climáticos proyectados pueden generar la reducción de las áreas y la cobertura forestal a corto plazo, lo que resultaría en un aumento de la elevación óptima para la especie, ya que, al aumentar la temperatura por efecto del calentamiento global, tendera a desplazarse montaña arriba, buscando su óptimo térmico. Además, según Peng et al. (2015), las poblaciones australes de *P. tarapacana* son un reservorio de diversidad genética, esencial para proporcionar funciones ecológicas críticas en un entorno vulnerable, así como una variedad de bienes y servicios ambientales, incluida la regulación hidrológica, la protección del suelo, la conservación de la biodiversidad (Segovia-Salcedo et al., 2021) y la captura de carbono (Cranford & Mourato, 2011; Pinos, 2020), además de servir como refugio para la biota endémica (Fjeldså & Kessler, 2004).

La hipótesis planteada se cumple parcialmente, puesto que se constata la existencia de sitios con características ambientales específicas donde los individuos presentan mayor desarrollo, pero estos no son específicamente individuos que tengan la mayor altura y DAB, sino que son individuos de menor porte, pero muy densos. Por otro lado, los individuos de mayor tamaño también muestran preferencia por sitios con características particulares. Así se encuentran individuos más altos y de mayor DAB en elevaciones mayores a los 4700 m s.n.m., y en pendientes bajas (menor a 10°). Lo mismo se observa con la temperatura, donde los individuos con mayor diámetro y altura se encontraron en las temperaturas más frías. Los bosques y arbustales más desarrollados se encontraron en los tipos de sustrato caracterizados por SD, y la presencia de monocotiledóneas y dicotiledóneas. Y si bien, las poblaciones muestreadas resultaron tener un buen estado sanitario en general, los individuos más robustos se encontraron en las lejanías de los pueblos y asentamientos.

3.6 Conclusiones

Los resultados de este estudio, realizado con mediciones a corto plazo, resaltan la influencia significativa de las variables ambientales y tipo de sustrato, en la estructura arbórea de *Polylepis tarapacana*. Se demostró que los individuos más grandes (mayor DAB y H) se encuentran predominantemente en elevaciones altas, mientras que el patrón se invierte con la pendiente, donde los árboles más grandes se observan en pendientes bajas o terrenos planos. A medida que aumenta la pendiente, la densidad de población de *P. tarapacana* tiende a aumentar, y los bosques ubicados en pendiente más pronunciada contienen individuos más pequeños. El IEA mostró una preferencia a exposiciones norte y pendientes medias. Las temperaturas bajas y las precipitaciones moderadas son las zonas óptimas para la especie, y los sustratos tipo suelo desnudo y plantas, un buen sector para el desarrollo de los bosques y arbustales. Asimismo, se demostró la influencia de la elevación, pendiente, la TMA y zona de vida, en la frecuencia de las formas de vida.

Cada forma de vida de *P. tarapacana* ocupa un nicho particular, y este concepto puede ayudar a comprender el funcionamiento de estas comunidades del Altiplano. El éxito relativo de cada forma de vida se midió en términos de frecuencia relativa, pero otras medidas como la biomasa de cada forma de vida podría ser útil y proporcionar información adicional. Este estudio ha demostrado una consistencia general en los cambios de formas de vida, donde se explican los cambios generados por los gradientes ambientales en esta especie. Esta consistencia proporciona un marco para comparaciones más amplias con especies del género *Polylepis* en otras partes de América del Sur. Estas comparaciones proporcionarán información sobre la distribución de estas y otras formas de vida y pueden ayudar a comprender los mecanismos que determinan la estructura de estas comunidades forestales de gran elevación.

La relación negativa del impacto antrópico sobre la vitalidad, junto con la asociación de individuos multifustales (Bt y Sh), con altos valores de HH, sugiere que en las zonas de mayor acceso se aprovechan los individuos monofustales y más altos, debido a su conveniencia para el uso. El análisis de la estructura arbórea es esencial para comprender el desarrollo y funcionamiento de estos bosques, así como para evaluar su respuesta a las perturbaciones. Asimismo, es crucial identificar cambios en la composición y estructura de los bosques, considerando tanto el sustrato en el que se desarrollan, como las diferentes formas de vida que adoptan, ya que cada forma de vida ocupa una situación ambiental particular, y conservar estos bosques sin diferenciar las formas de vida es perder parte de su nicho ecológico. Como ya se ha mencionado, los bosques y arbustales de *Polylepis* representan uno de los hábitats más amenazados de los altos Andes y juegan un papel fundamental en la provisión de servicios

ecosistémicos y ambientales. Por esta razón, resulta de gran importancia generar conocimiento sobre la dinámica y la estructura arbórea de esta especie en relación con los factores ambientales. Estos hallazgos contribuyen a nuestra comprensión de cómo los bosques y arbustales de *Polylepis tarapacana* se adaptan a los gradientes ambientales y subrayan la importancia de conservar adecuadamente estos ecosistemas amenazados en los altos Andes.

CAPÍTULO IV

Riqueza y cobertura de especies de plantas acompañantes de *Polylepis tarapacana* en el Altiplano Argentino

4.1 Introducción

La vegetación del Altiplano argentino

El estudio de las plantas en la zona alpina y subalpina ha desempeñado una función esencial en la comprensión de la ecología vegetal. Las regiones andinas suelen caracterizarse por un mosaico de diversas comunidades vegetales que exhiben variaciones en su tipo de vegetación a lo largo de gradientes topográficos (Körner, 2012, Graae et al., 2017). Los gradientes de elevación y la topografía conforman una estructura física que influye de manera significativa en los ecosistemas de alta montaña (Körner, 2012; Germino, 2014). La presencia de árboles en estos ecosistemas, a su vez, influye en el microclima al modificar la temperatura y el flujo del viento, generando un efecto de cuerpo cortado, lo que influye considerablemente en las condiciones microclimáticas y el crecimiento de la vegetación circundante (Ball, 1994; Germino & Smith, 2000).

La vegetación del Altiplano argentino presenta una combinación de especies adaptadas a condiciones extremas, como altas elevaciones, bajas temperaturas, fuertes vientos y una disponibilidad limitada de agua, lo que genera un entorno desafiante para el crecimiento y la supervivencia de las plantas (Matteucci, 2012; Germino, 2014; Oyarzabal et al., 2018). Como resultado, las especies de plantas han desarrollado diversas estrategias adaptativas para enfrentar factores estresantes, como el estrés térmico, para el cual han desarrollado formas de crecimiento capaces de resistir temperaturas extremas. Las gramíneas se presentan en forma de matas aisladas, de baja estatura y con estructuras compactas que pueden adoptar formas circulares o semilunares, como respuesta a las fluctuaciones extremas de temperatura que se experimentan en este entorno de gran elevación (Kleier, 2001; Lambrinos et al., 2006; Morello et al., 2012). Por otro lado, las dicotiledóneas se destacan por su desarrollo subterráneo, hojas reducidas, la presencia de resinas, estomas protegidos y tricomas (Kleier, 2001; Morello et al., 2012). Por lo tanto, es frecuente la presencia de arbustos rastreros y plantas en forma de cojines o placas que se adhieren al suelo, como las exhibidas por *Azorella* sp y *Pycnophyllum* sp, formas muy adecuadas para conservar agua y resistir la escasez de agua (Cabrera, 1976; Villagrán et al., 1982; Carilla et al., 2018a). La vegetación de la ecorregión Altoandina exhibe

una zonación altitudinal notoria, resultado de la conjunción de factores como la disminución de la temperatura y el aumento de las precipitaciones con el aumento de la elevación (Villagrán et al., 1983; Arroyo et al., 1988; Villagrán & Castro, 2004; Luebert & Gajardo, 2005).

Los suelos de la ecorregión Altoandina presentan una composición predominantemente pedregosa y arenosa, son generalmente poco profundos y menos estratificados debido a su mayor exposición a la intemperie y a la influencia biótica, en comparación con los suelos de elevaciones más bajas. Suelen estar parcialmente desarrollados por lo que contienen una alta proporción de rocas y texturas gruesas (Ruthsatz, 1974; Matteucci, 2012). El suelo constituye la principal fuente de nutrientes para las plantas, pero la disponibilidad de agua influye en la capacidad de su captura (Germino, 2014). Los suelos desnudos, sin cobertura vegetal, tienen mayor escorrentía y drenaje de agua, lo que disminuye la disponibilidad de agua y nutrientes para las plantas. La mayoría de las áreas andinas presentan un mosaico de características del suelo que influyen en la variabilidad de la comunidad de plantas (Matteucci, 2012; Germino, 2014). La cantidad de materia orgánica en el suelo varía ampliamente en diferentes áreas, siendo alta en zonas subandinas y baja en cimas expuestas con poca vegetación y baja proporción de carbono/nitrógeno, dado por una disminución en la actividad microbiana a bajas temperaturas y además puede variar con las perturbaciones (Small & McCarthy, 2005; Germino, 2014; Tiwari et al., 2017). Ciertas características del suelo como la textura, la cantidad de materia orgánica, la disponibilidad de los nutrientes, el pH del suelo y otros factores, afectan directa o indirectamente la riqueza de especies al influir en otras variables ambientales (Vonlanthen et al., 2006; Arnesen et al., 2007). Asimismo, la ecoregión Altoandina, podría considerarse una de las menos estudiadas en términos de vegetación (Kessler, 2002).

Estructura vertical de las formaciones vegetales de *P. tarapacana*

La estructura y composición de las comunidades de plantas están determinadas por factores abióticos y bióticos que regulan la presencia de especies y características funcionales en el entorno (Noble & Slatyer, 1980; Diaz et al., 1998). Además, las interacciones entre las plantas como competencia, facilitación, efecto nodriza, entre otras, juegan un rol importante en la distribución de especies, así como en la cobertura y diversidad de las mismas (Brooker et al., 2008; Soliveres & Maestre, 2014; Soliveres et al., 2014). Esta interacción está influida por diversas condiciones y factores ambientales, como la variación topográfica, el suelo, la humedad y otros parámetros biofísicos (Poulter et al., 2015; Yirda et al., 2015). La estructura vertical, comprende el ordenamiento de la vegetación en capas, estratos o doseles, que se

distribuyen desde el suelo hasta la canopia, lo cual incluye, por ejemplo, el número de capas de árboles y vegetación del sotobosque (Kershaw, 1973; Bourgeron, 1983). El sotobosque juega un papel fundamental en el mantenimiento de las funciones y la estructura de los ecosistemas forestales, generando biodiversidad mediante interacciones entre las poblaciones, regulando el ciclo de nutrientes y respondiendo a perturbaciones de origen tanto antrópico como natural (Gilliam, 2007).

El rango de distribución de los bosques de *Polylepis* sp, alberga una amplia variedad de plantas herbáceas, especialmente en las zonas semiáridas a áridas (Seibert & Menhofer, 1991; 1992; Hensen, 1995). Asociadas a los bosques de *Polylepis* sp, se encuentran numerosas especies arbóreas y arbustivas, sin embargo, esta diversidad muestra una disminución progresiva desde las zonas más bajas y húmedas hacia las más altas y secas (Kessler, 1995; 2006). Se encuentran acompañados principalmente por gramíneas (*Festuca* sp, *Calamagrostis* sp y *Stipa* sp) y numerosas compuestas de los géneros *Baccharis* sp, *Bidens* sp, *Conyza* sp, *Eupatorium* sp, *Gamochaeta* sp, *Senecio* sp, *Stevia* sp, *Verbesina* sp y *Werneria* sp. Otras plantas acompañantes son *Asplenium* sp, *Berberis* sp, *Calceolaria* sp, *Lepidium* sp, *Oxalis* sp, *Plantago* sp y *Polystichum* sp, entre muchos otros (Kessler 2006; Montesinos-Tubée et al., 2015; Carilla et al., 2018b). Al igual que otros ecosistemas de montaña, los bosques de *Polylepis* sp proporcionan hábitats esenciales para una amplia variedad de especies endémicas como aves por ejemplo: *Conirostrum binghami* Chapman, *Asthenes heterura* Berlepsch, *Sylviorthorhynchus yanacensis* Carriker, *Cnemarchus rufipennis* Taczanowski (Osinaga Acosta & Martín, 2018) y mamíferos como *Andinomys edax* Thomas y *Phyllotis andium* Thomas (Perovic, et al., 2018) y ofrecen valiosos servicios ecosistémicos como protección del suelo frente a la erosión, reciclaje de nutrientes esenciales, captura y almacenamiento de carbono (Kessler, 2006). Asimismo, se enfrentan a amenazas constantes debido a la pérdida, fragmentación y degradación del hábitat, además de los desafíos futuros relacionados con el cambio climático (Gareca, 2010; Renison et al., 2018; Segovia-Salcedo et al., 2021).

Polylepis tarapacana no coexiste con otras especies de árboles, limitándose a asociarse únicamente con algunos arbustos como *Baccharis* sp y *Mutisia* sp (Kessler, 2006). Debido a su estructura relativamente abierta, los bosques y arbustales de esta especie desarrollan una diversa cubierta herbácea (Teillier, 1996; Kessler & Schmidt-Lebuhn, 2006; Oyarzabal et al. 2018; López & Cellini, 2022) siendo su comunidad clímax una estepa herbácea y arbustos achaparrados, agrupados o en cojín (Halloy, 2002; Kessler, 2006). Estos bosques y arbustales se distribuyen en forma discontinua a lo largo de las laderas y cumbres de las montañas, con una

cobertura promedio de especies acompañantes del 20% (Luebert & Gajardo, 2005; López & Cellini, 2022).

En este contexto, el presente capítulo busca aclarar la influencia de los gradientes ambientales, la estructura arbórea y el impacto antrópico en la estructura vertical de los bosques y arbustales de *P. tarapacana* en su distribución más austral. La composición de la vegetación asociada a *P. tarapacana*, no se encuentra estudiada en su distribución argentina. El estudio y comprensión de las especies acompañantes de *P. tarapacana* es esencial para las autoridades locales y nacionales que regulan la creación de áreas protegidas, responsables de implementar políticas de conservación, restauración y manejo para prevenir cambios no deseados debido a perturbaciones antropogénicas.

4.2 Objetivo

Determinar la influencia de los factores ambientales, topográficos, climáticos, geográficos y de vegetación, la estructura horizontal (diámetro a la base, altura, densidad y cobertura), características fisicoquímicas del suelo y el impacto antrópico sobre la estructura vertical (cobertura, riqueza y composición de plantas asociadas) en bosques y arbustales de *Polylepis tarapacana*.

Hipótesis

El régimen de la temperatura, condicionada por la elevación y la exposición, el porte de los individuos, el nivel de pedregosidad del suelo e impacto antrópico, son los factores principales que determinan las variaciones de la riqueza y cobertura de especies asociadas en bosques y arbustales de *P. tarapacana*.

4.3 Metodología

Muestreo de plantas

En cada una de las parcelas de estructura arbórea analizadas en el Capítulo 3, se realizó un muestreo de plantas vasculares a lo largo de una transecta de 50 m de largo, a partir del inicio de la parcela de estructura arbórea (detallado en Capítulo 3) y a lo largo de un rumbo aleatorio, manteniendo la cota de nivel. De esta forma, el punto inicial y el final de la transecta presentaron la misma elevación. A lo largo de esta transecta se realizaron las observaciones a intervalos de 1 m (50 puntos de muestreo por transecta) siguiendo el método de intersección puntual (Matteucci & Colma 1982) (Figura 4.1). En cada uno de los 50 puntos de muestreo se

registraron las especies presentes. A su vez, se elaboró un inventario general de especies presentes en una franja de 1 m de ancho a lo largo de la transecta, con el fin de registrar aquellas especies que no fueron observadas en la intersección puntual. Los censos se realizaron durante los meses de verano (diciembre a marzo) debido a que en esas fechas es más probable encontrar las plantas bien desarrolladas y con las estructuras reproductivas necesarias para su identificación. La determinación de las plantas se realizó en conjunto con el herbario del Instituto de Botánica Darwinion (SI), donde quedaron depositados los ejemplares.

Para cada especie relevada se determinó el hábito de crecimiento, utilizando la clasificación Ramsay & Oxley (1997) adaptada para el GLORIA-Andes (Carilla et al., 2018a): Arbustos (shrubs), subarbustos (subshrubs), plantas en cojín (cushion plants), tussok (gramíneas en penacho), no tussok (otras gramíneas), hierbas erectas (erect herbs), hierbas postradas (prostrate herbs), rosetas (rosettes) y helechos (ferns).

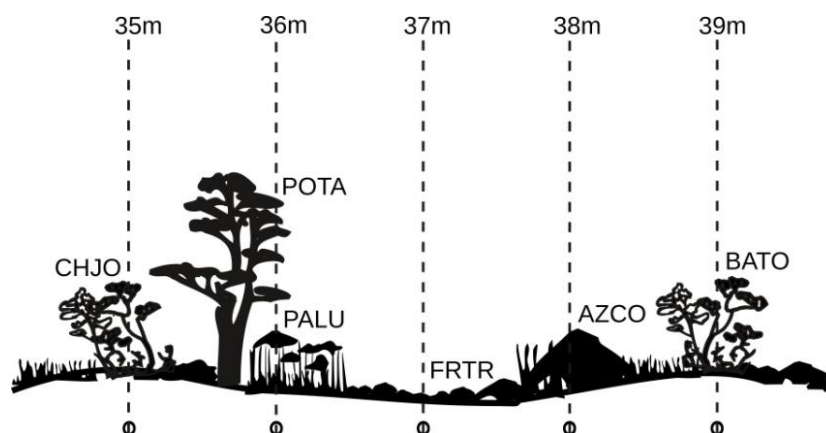


Figura 4.1: Método de intersección puntual en transecta de 50 m para determinar la riqueza y la cobertura de especies acompañantes de *P. tarapacana*. AZCO: *Azorella compacta* Phil., BATO: *Baccharis tola* Phil. ssp. *tolá*, CHJO: *Chersodoma jodopappa* Cabrera, FRTR: *Frankenia triandra* Remy, PALU: *Parastrephia lucida* (Meyen) Cabrera, POTA: *Polylepis tarapacana* Phil. En la imagen superior se muestra la soga de 50 m con la cual se realizó la intersección puntual en el campo.

La riqueza de las plantas se calculó a través del conteo de especies observadas en cada parcela de intersección puntual y en el inventario general. La cobertura de cada especie se calculó sumando el número de ocurrencia y multiplicando por 2 para estimar la cobertura en porcentaje (%). Para completar la estimación de cobertura, se asignó el 0.1% de cobertura a cada especie encontrada en el inventario general (Pérez Flores et al., 2019). Esta metodología permite que se incluya en el análisis especies de baja cobertura y frecuencia. La suma de coberturas de todas las especies presentes en la parcela corresponde a cobertura total en porcentaje. La frecuencia se calculó como la proporción de ocurrencia de cada especie en todo el inventario (96 parcelas), es decir, si una especie fue relevada en 48 parcelas, su frecuencia fue del 50%.

Medición de los factores ambientales

Se utilizaron las variables ambientales descritas en el capítulo 2 y 3, factores topográficos (ubicación como Latitud y Longitud, elevación, pendiente y exposición) climáticos (precipitación y temperatura), geográficos (Zonas de vida) y de vegetación (NDVI). También se utilizaron las mediciones de estructura arbórea (DAB promedio, la altura media dominante (AMD), densidad arbórea (DEN – ind.ha⁻¹) y la cobertura de copas (CC %)) tomadas de las 96 parcelas de estructura arbórea descritas en el Capítulo 3 de la presente tesis. Además, se usó el impacto antrópico calculado en el Capítulo 3, utilizando el índice de Impacto Antrópico (IA), donde se tuvo en cuenta la presencia de erosión, grado de extracción, evidencia de fuego, y residuos, se estandarizó el valor de cada una de las variables de impacto entre 0 y 1, utilizando los valores mínimos y máximos observados para todas las parcelas, para luego, promediar las cuatro variables y obtener el IA.

Las características del suelo (pedregosidad, pH, conductividad eléctrica (C.E $\mu\text{S}/\text{cm}$), porcentaje de arena (%Arena), materia orgánica (%MO)) se obtuvieron a partir del análisis de muestras de suelo extraídas a lo largo de cada parcela de intersección puntual. Las muestras de suelo fueron compuestas por 4 submuestras, de entre 1 y 10 cm de profundidad. Éstas se tamizaron con una malla de 2 mm, calculando el porcentaje de pedregosidad del suelo como P= (Peso

total – Peso suelo)/Peso total. Con la muestra de suelo tamizada se determinó el pH en agua (1:2.5) y la conductividad eléctrica (solución de suelo:agua 1:5) y materia orgánica mediante calcinación en horno de mufla a 450 °C. El porcentaje de arena se obtuvo tamizando las muestras de suelo con una malla de 0.05 mm.

Análisis de datos

Para seleccionar las variables ambientales que influyen en la composición de especies, se realizó un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) con la utilización del paquete “vegan” (Oksanen et al., 2022) en el software R (R Core Team 2020), a partir de una matriz de cobertura en porcentaje de especies por cada una de las 96 parcelas. Se utilizó para este cálculo el método de distancia de Bray-Curtis. Del total de especies, se incluyeron en el análisis aquellas que presentaron una frecuencia mayor al 20%. Se identificaron los dos ejes de variación (eje 1 y 2) y se elaboró una matriz con los resultados por parcela. Con los resultados del NMDS (eje 1 y 2) se realizó una Correlación de Pearson con las variables topográficas, climáticas, geográficas, de vegetación, estructura arbórea, características de suelo e impacto antrópico, donde se seleccionaron las variables que explicaron significativamente los ejes 1 y/o 2 para ser utilizadas en los análisis posteriores.

Para las Zonas de vida, se realizó un análisis de varianza no paramétrico (Kruskal Wallis) entre los ejes y las cuatro zonas de vida (TAMT, TAWT, TSDS, TSMF). Se relacionaron las variables seleccionadas con la riqueza de especies y el porcentaje de cobertura de especies acompañantes mediante regresiones lineales simples. Asimismo, se utilizaron regresiones lineales simples para explicar los valores de cobertura en % para cada especie que presentó una frecuencia mayor al 25 %, con las variables predictoras ambientales y de estructura arbórea seleccionada.

4.4 Resultados

Se registró un total de 111 especies de plantas vasculares en las 96 parcelas, con un promedio de 20.8 especies por parcela (mínimo 9, máximo 49 especies por parcela), pertenecientes a 69 géneros y 31 familias botánicas (Tabla 4.1). Las familias con mayor representación en géneros y especies botánicas fueron *Asteraceae* (41 especies, 21 géneros), seguida por *Poaceae* (16 especies, 9 géneros) y *Fabaceae* (6 especies, 3 géneros). Las especies que presentaron mayor cobertura y frecuencia fueron *Festuca orthophylla* Pilg. (5.31%, 93.8%), *Cinnagrostis crisper* (Rúgolo & Villav.) P.M. Peterson. Soreng. Romasch. & Barberá (2.56%, 97.9%), *Baccharis tola* Phil. ssp. *tola* (2.33%, 99.0%), *Adesmia spinosissima* Meyen (2.13%, 45.8%), *Azorella compacta*

Phil. (1.19%, 83.3%), *Adesmia horrida* Gillies ex Hook. & Arn. (1.08%, 29.2%) *Cumulopuntia boliviana* (Salm-Dyck) F.Ritter (0.14%, 83.3%) y *Parastrephia lucida* (Meyen) Cabrera (0.66%, 82.3%) (Figura 4.2). Se observó que un 40.6% de las especies presentaron hábito de crecimiento de hierba erecta, seguidas por 16.7% roseta y 12.5% arbusto.



Figura 4.2: Especies que presentaron mayor frecuencia en los bosques y arbustales de *P. tarapacana* en el Altiplano argentino. 1) *Festuca orthophylla* 2) *Cinnagrostis crispera* 3) *Baccharis tola* ssp. *tolana* 4) *Adesmia spinosissima* 5) *Azorella compacta* 6) *Adesmia horrida* 7) *Cumulopuntia boliviana* 8) *Parastrephia lucida*.

Fuente de las fotos: propia.

Especie	ACRO	Hábito	Cob (Desv)	Frec%	m s.n.m.
<i>Amaranthaceae</i>					
<i>Gomphrena meyeniana</i> Walp. var. <i>meyeniana</i>	GOME	R	0.01(0.02)	5.21	4365-4721*
<i>Amaryllidaceae</i>					
<i>Clinanthus humilis</i> (Herb.) Meerow	CLHU	HE	>0.01(0.01)	1.04	4536-4536
<i>Apiaceae</i>					
<i>Azorella compacta</i> Phil.	AZCO	PC	1.19(2.00)	83.3	4160-4949
<i>Azorella ulicina</i> (Gillies & Hook.) G.M. Plunkett & A.N. Nicolas	AZUL	HE	0.11(0.40)	28.1	4353-4949*
<i>Bowlesia lobata</i> Ruiz & Pav.	BOLO	HE	0.01(0.03)	12.5	4705-4705*
<i>Bowlesia tropaeolifolia</i> Gillies & Hook.	BOTR	HE	0.05(0.21)	30.2	4160-4903*
<i>Apocynaceae</i>					
<i>Philibertia parviflora</i> (Malme) Goyder	PHPA	HE	0.01(0.02)	5.21	4160-4529*
<i>Aspleniaceae</i>					
<i>Asplenium gilliesii</i> Hook.	ASGI	H	>0.01(0.02)	3.13	4160-4554
<i>Asteraceae</i>					
<i>Baccharis boliviensis</i> (Wedd.) Cabrera var. <i>boliviensis</i>	BABO	Ar	>0.01(0.01)	1.04	4160-4160
<i>Baccharis tola</i> Phil. ssp. <i>tolana</i>	BATO	Ar	2.33(2.63)	99	4160-4952*
<i>Chersodoma argentina</i> Cabrera	CHAR	HE	0.01(0.03)	7.29	4336-4806*
<i>Chersodoma jodopappa</i> (Sch. Bip.) Cabrera	CHJO	HE	0.53(1.09)	67.7	4228-4806
<i>Chilotrichiopsis keidelii</i> Cabrera	CHKE	Ar	0.09(0.57)	4.17	4336-4547*
<i>Chuiriraga spinosa</i> Less. subsp. <i>australis</i> C. Ezcurra	CHSP	Ar	0.14(1.22)	12.5	4160-4609*
<i>Conyza deserticola</i> Phil.	CODE	HE	0.08(0.29)	39.6	4160-4854*
<i>Gamochoaeta deserticola</i> Cabrera	GADE	HP	>0.01(0.01)	1.04	4160-4160*
<i>Gamochoaeta erythraea</i> (Wedd.) Cabrera	GAER	HP	>0.01(0.02)	3.13	4160-4503*
<i>Gamochoaeta longipedicellata</i> Cabrera	GALO	HE	>0.01(0.02)	3.13	4160-4656*
<i>Gamochoaeta subfalcata</i> (Cabrera) Cabrera	GASU	HE	>0.01(0.01)	1.04	4700-4700*
<i>Hypochoeris meyeniana</i> (Walp.) Benth. & Hook. f. ex Griseb.	HYME	R	0.03(0.21)	13.5	4445-4814*
<i>Mniodes piptolepis</i> (Wedd.) S.E. Freire. Chemisquy. Anderb. & Urtubey	MNPI	HP	0.06(0.29)	25	4160-4854*
<i>Mniodes santanica</i> (Cabrera) S.E. Freire. Chemisquy. Anderb. & Urtubey	MNSA	HE	>0.01(0.01)	1.04	4502-4502*
<i>Mniodes schultzii</i> (Wedd.) S.E. Freire. Chemisquy. Anderb. & Urtubey	MNSC	PC	0.09(0.45)	31.3	4454-4952
<i>Mniodes subspicata</i> (Cabrera) S.E. Freire. Chemisquy. Anderb. & Urtubey	MNSU	PC	0.02(0.04)	21.9	4160-4861
<i>Mutisia friesiana</i> Cabrera	MUFR	SAr	0.32(1.43)	15.6	4160-4629
<i>Mutisia hamata</i> Reiche	MUHA	SAr	>0.01(0.01)	2.08	4228-4338
<i>Nassauvia axillaris</i> (Lag. ex Lindl.) D. Don	NAAX	SAr	0.35(1.18)	22.9	4160-4854
<i>Ophryosporus burkartii</i> Cabrera	OPBU	Ar	>0.01(0.01)	1.04	4160-4160*
<i>Oriastrum revolutum</i> (Phil.) A.M.R. Davies	ORRE	HP	0.01(0.04)	14.6	4354-4903*
<i>Parastrephia lepidophylla</i> (Wedd.) Cabrera	PALE	Ar	0.07(0.45)	5.21	4160-4854
<i>Parastrephia lucida</i> (Meyen) Cabrera	PALU	Ar	0.66(1.17)	82.3	4160-4952
<i>Parastrephia quadrangularis</i> (Meyen) Cabrera	PAQU	Ar	0.70(1.66)	54.2	4228-4903
<i>Perezia ciliosa</i> (Phil.) Reiche	PECI	R	0.01(0.03)	10.4	4160-4903*
<i>Perezia dentata</i> (Cabrera) Katinas	PEDE	R	0.01(0.03)	9.38	4354-4806
<i>Perezia pinnatifida</i> (Humb. & Bonpl.) Wedd.	PEPI	R	0.01(0.03)	7.29	4323-4647
<i>Pseudognaphalium lacteum</i> (Meyen & Walp.) Anderb.	PSLA	HE	>0.01(0.02)	3.13	4160-4503
<i>Senecio barbarae</i> Cabrera	SEBA	HE	0.01(0.03)	10.4	4160-4854
<i>Senecio candollei</i> Wedd.	SECA	R	0.07(0.45)	6.25	4503-4861
<i>Senecio dryophyllus</i> Meyen & Walp.	SEDR	HE	0.05(0.21)	29.2	4228-4903*
<i>Senecio nutans</i> Sch. Bip.	SENU	HE	0.13(0.67)	26	4487-4487
<i>Senecio puchii</i> Phil.	SEPUCH	HE	0.05(0.41)	7.29	4228-4791
<i>Senecio punae</i> Cabrera	SEPUNA	HE	0.12(0.67)	15.6	4160-4609
<i>Senecio rufescens</i> DC.	SERU	HE	>0.01(0.01)	1.04	4487-4487*
<i>Senecio viridis</i> Phil. var. <i>viridis</i>	SEVI	PC	0.31(0.94)	46.9	4228-4841*
<i>Stevia chamaedrys</i> Griseb. var. <i>chamaedrys</i>	STCH	HE	>0.01(0.01)	1.04	4160-4160
<i>Tagetes multiflora</i> Kunth	TAMU	HE	>0.01(0.02)	3.13	4354-4776*
<i>Trichocline auriculata</i> (Wedd.) Hieron. var. <i>auriculata</i>	TRAU	R	>0.01(0.02)	3.13	4454-4721*
<i>Werneria aretioides</i> Wedd.	WEAR	R	0.02(0.04)	16.7	4354-4806
<i>Xenophyllum poposum</i> (Phil.) V.A. Funk	XEPO	PC	>0.01(0.02)	3.13	4814-4952
<i>Boraginaceae</i>					

<i>Phacelia pinnatifida</i> Griseb. ex Wedd.	PHPI	HE	0.05(0.05)	44.8	4160-4952*
<i>Phacelia secunda</i> J.F. Gmel. var. <i>secunda</i>	PHSE	HP	>0.01(0.02)	4.17	4454-4620*
Brassicaceae					
<i>Descurainia depressa</i> (Phil.) Prantl ex Reiche	DEDE	HE	0.08(0.35)	22.9	4323-4901
<i>Descurainia myriophylla</i> (Willd. ex DC.) R.E. Fr.	DEMY	HE	0.06(0.29)	20.8	4160-4791*
<i>Descurainia nuttallii</i> (Colla) O.E. Schulz	DENU	HE	0.02(0.20)	3.13	4354-4477*
<i>Mancoa venturii</i> Al-Shehbaz	MAVE	R	0.03(0.21)	13.5	4228-4952
<i>Mostacillastrum dianthoides</i> (Phil.) Al-Shehbaz	MODI	HE	>0.01(0.01)	2.08	4487-4495
Bromeliaceae					
<i>Tillandsia virescens</i> Ruiz & Pav.	TIVI	HP	>0.01(0.01)	2.08	4160-4228*
Cactaceae					
<i>Cumulopuntia boliviana</i> (Salm-Dyck) F.Ritter	CUBO	PC	0.14(0.29)	83.3	4502-4806*
Calceolariaceae					
<i>Calceolaria glacialis</i> Wedd.	CAGL	HE	0.01(0.03)	11.5	4160-4791*
<i>Calceolaria santolinoides</i> Kraenzl.	CASA	HE	0.20(0.81)	22.9	4160-4754*
Caprifoliaceae					
<i>Valeriana humahuacensis</i> Borsini	VAHU	R	>0.01(0.01)	1.04	4160-4160*
<i>Valeriana nivalis</i> Wedd.	VANI	R	0.02(0.04)	20.8	4323-4952
Caryophyllaceae					
<i>Cardionema burkartii</i> Subils	CABU	HP	>0.01(0.01)	2.08	4502-4806
<i>Cerastium subspicatum</i> Wedd.	CESU	HE	0.06(0.28)	22.9	4160-4814*
<i>Pycnophyllum bryoides</i> (Phil.) Rohrb.	PYBR	PC	0.07(0.35)	13.5	4363-4806*
<i>Pycnophyllum molle</i> J. Remy	PYMO	PC	0.68(1.43)	57.3	4317-4952*
<i>Silene bersieri</i> Bocquet	SIBE	R	0.01(0.02)	6.25	4494-4814*
Ephedraceae					
<i>Ephedra chilensis</i> C. Presl	EPCH	Ar	0.11(0.34)	53.1	4160-4952*
Fabaceae					
<i>Adesmia horrida</i> Gillies ex Hook. & Arn.	ADHO	SAr	1.08(3.03)	29.2	4228-4806*
<i>Adesmia minor</i> (Hook. & Arn.) Burkart var. <i>caespitosa</i> (Phil.) Ulibarri & Burkart	ADMI	PC	0.09(0.64)	9.38	4487-4861*
<i>Adesmia spinosissima</i> Meyen	ADSP	SAr	2.13(4.64)	45.8	4296-4814*
<i>Astragalus arequipensis</i> Vogel	ASAR	HE	>0.01(0.01)	2.08	4530-4806
<i>Astragalus cryptobotrys</i> I.M. Johnst.	ASCR	HE	0.10(0.64)	18.8	4317-4952*
<i>Lupinus subinflatus</i> C.P. Sm.	LUSU	HE	0.01(0.03)	9.38	4371-4791*
Francoaceae					
<i>Frankenia triandra</i> J. Remy	FRTR	PC	0.42(1.28)	33.3	4296-4841
Geraniaceae					
<i>Geranium sessiliflorum</i> Cav.	GESE	R	>0.01(0.01)	1.04	4160-4160
Loasaceae					
<i>Caiophora coronata</i> (Gillies ex Arn.) Hook. & Arn.	CACO	HE	0.02(0.04)	24	4323-4903*
<i>Caiophora rosulata</i> (Wedd.) Urb. & Gilg subsp. <i>taraxacoides</i> (Killip) Weigend & M. Ackermann	CARO	HE	0.01(0.02)	6.25	4160-4903*
Malvaceae					
<i>Nototriche anthemidifolia</i> (J. Remy) A.W. Hill	NOAN	R	0.01(0.02)	6.25	4365-4861
Montiaceae					
<i>Calandrinia acaulis</i> Kunth	CAAC	R	0.03(0.20)	7.29	4338-4707
Onagraceae					
<i>Epilobium denticulatum</i> Ruiz & Pav.	EPDE	HE	>0.01(0.01)	1.04	4389-4389
Orobanchaceae					
<i>Neobartsia elongata</i> (Wedd.) Uribe-Convers & Tank	NEEL	HE	0.01(0.03)	9.38	4407-4814*
<i>Neobartsia jujuyensis</i> (Cabrera & Botta) Uribe-Convers & Tank	NEJU	HE	>0.01(0.01)	1.04	4536-4536*
Oxalidaceae					
<i>Oxalis hypsophila</i> Phil.	OXHY	HE	0.03(0.21)	11.5	4323-4952
Plantaginaceae					
<i>Plantago monticola</i> Decne.	PLMO	R	0.14(0.56)	21.9	4160-4620*
Poaceae					
<i>Anatherostipa bomanii</i> (Hauman) Peñailillo	ANBO	NT	0.10(0.49)	19.8	4160-4854*
<i>Bromus lanatus</i> Kunth	BRLA	HP	0.08(0.35)	19.8	4228-4903
<i>Cinnagrostis breviaristata</i> (Wedd.) P.M. Peterson, Soreng, Romasch. & Barberá	CIBR	NT	0.21(0.77)	26	4304-4854
<i>Cinnagrostis crispa</i> (Rúgolo & Villav.) P.M. Peterson, Soreng, Romasch. & Barberá	CICR	NT	2.56(3.00)	97.9	4160-4952
<i>Deschampsia eminens</i> (J. Presl) Saarela var. <i>eminens</i>	DEEM	T	0.05(0.29)	11.5	4323-4978
<i>Festuca chrysophylla</i> Phil.	FECH	T	0.54(1.16)	41.7	4160-4903
<i>Festuca floribunda</i> (Pilg.) P.M. Peterson, Soreng & Romasch.	FEFL	T	>0.01(0.02)	3.13	4470-4580
<i>Festuca nardifolia</i> Griseb.	FENA	NT	0.01(0.03)	8.33	4365-4952
<i>Festuca orthophylla</i> Pilg.	FEOR	T	5.31(4.89)	93.8	4160-4952
<i>Jarava leptostachya</i> (Griseb.) F. Rojas	JALE	T	0.46(1.35)	30.2	4160-4670
<i>Koeleria kurtzii</i> Hack. ex Kurtz emend. A.M. Molina	KOKU	T	>0.01(0.01)	2.08	4547-4597

<i>Nassella caespitosa</i> Griseb.	NACA	T	0.10(1.02)	1.04	4597-4597
<i>Nassella pubiflora</i> (Trin. & Rupr.) E. Desv. var. <i>humilior</i> (Hack.) Torres	NAPUHU	NT	0.07(0.35)	12.5	4160-4707
<i>Nassella pubiflora</i> (Trin. & Rupr.) E. Desv. var. <i>pubiflora</i>	NAPUPU	NT	0.40(1.42)	37.5	4228-4952
<i>Poa gymnantha</i> Plig.	POGY	NT	0.03(0.20)	7.29	4454-4707
<i>Poa nubensis</i> Giussani. Fernández Pepi & Morrone	PONU	NT	0.06(0.29)	18.8	4228-4791
Pteridaceae					
<i>Argyroschisma nivea</i> (Poir.) Windham	ARNI	H	0.04(0.05)	43.8	4160-4754
<i>Cheilanthes pruinata</i> Kaulf.	CHPR	H	0.02(0.04)	20.8	4160-4728
<i>Cheilanthes squamosa</i> Gillies ex Hook. & Grev.	CHSQ	H	>0.01(0.01)	1.04	4463-4463
<i>Pellaea ternifolia</i> (Cav.) Link	PETE	H	>0.01(0.01)	1.04	4325-4325
Rosaceae					
<i>Tetraglochin cristatum</i> (Britton) Rothm.	TECR	Ar	0.01(0.02)	5.21	4160-4547
Rubiaceae					
<i>Galium gracilicaule</i> Bacigalupo & Ehrend.	GAGR	HE	0.01(0.03)	11.5	4160-4655
Solanaceae					
<i>Fabiana patagonica</i> Speg.	FAPA	Ar	>0.01(0.02)	3.13	4296-4386
<i>Fabiana squamata</i> Phil.	FASQ	Ar	0.02(0.20)	1.04	4477-4477
Urticaceae					
<i>Urtica echinata</i> Benth.	UREC	HE	>0.01(0.01)	1.04	4160-4160
Woodsiaceae					
<i>Woodsia montevidensis</i> (Spreng.) Hieron.	WOMO	H	0.02(0.04)	15.6	4160-4728

Tabla 4.1: Cobertura promedio (%) y frecuencia de ocurrencia (%) de especies de plantas asociadas a bosques y arbustales de *Polylepis tarapacana*. Las especies se encuentran ordenadas alfabéticamente por familia. Especie (nombre científico); Acro: Acronimo; Habito: Ar: Arbustos; SAR: subarbustos; PC: plantas en cojín; T: tussock; NT: no tussock; HE: hierbas erectas; HP: hierbas postradas; R: roseta; H: helechos. Cob%: cobertura promedio en porcentaje medida en las parcelas; Frec%: porcentaje de parcelas con ocurrencia del ejemplar; m s.n.m.: rango de elevación donde se encontró la planta; *: Ampliación del rango de elevación según el Instituto Botánico de Darwinion (darwin.edu.ar/Proyectos/FloraArgentina/fa.htm).

Composición de especies y variables ambientales y de estructura arbórea.

Las plantas halladas se distribuyeron en un amplio rango de elevación y en 50 especies se ha ampliado el límite superior citado en la Flora Argentina (Anton & Zuloaga, 2022) (Tabla 4.1). Algunas de estas se encontraron específicamente en grandes elevaciones, como *Xenophyllum poposum* (Phil.) V.A. Funk (4815-4952 m s.n.m.) o *Astragalus arequipensis* Vogel. (4530-4806 m s.n.m.), otras en bajas elevaciones como *Mutisia hamata* Reiche y *Tillandsia virescens* Ruiz & Pav. Algunas presentan amplios rangos de elevación como *A. compacta*, *B. tola* ssp. *tola*, *Nassauvia axillaris* (Lag. ex Lindl.) D. Don, *P. lucida* y *Ephedra chilensis* C. Presl.

Dentro de las especies registradas asociadas a *P. tarapacana*, algunas se encuentran en la lista roja de especies amenazadas (IUCN 2020), como por ejemplo *A. compacta*, *X. poposum* y *E. chilensis*, dentro de la categoría de especies consideradas preocupación menor (*least concern*).

El ajuste del análisis de NMDS dio como resultado un error cuadrático medio de 0.000075, un residuo máximo de 0.0003301 y un Stress de 0.2944009. En la Tabla 4.2 se observan los resultados de la correlación de Pearson entre los resultados del NMDS (ejes 1 y 2) y las variables ambientales y de estructura arbórea e índice antrópico. En el caso del eje 1

resultante del NMDS, la latitud, la longitud, la pendiente, la PA, la pedregosidad del suelo y el pH del suelo, para el eje 2, presentaron significancia estadística la elevación, la pendiente, la TMA, el DAB y la AMD (Tabla 4.2).

Variables	Eje 1	Eje 2
Lat	-0.2350 (0.0212)	0.0324 (0.7540)
Long	0.2607 (0.0103)	0.0715 (0.4890)
Elev	0.1053 (0.3072)	-0.4325 (<0.0001)
Pend	0.2830 (0.0052)	0.3073 (0.0023)
ExE	-0.0819 (0.4279)	-0.1054 (0.3066)
ExN	0.0907 (0.3796)	-0.0599 (0.5622)
TMA	-0.0873 (0.3978)	0.3939 (0.0001)
PA	0.2572 (0.0114)	0.0119 (0.9087)
NDVI	-0.0895 (0.3859)	0.1979 (0.0533)
DAB _{A+Ar}	-0.0414 (0.6885)	-0.3179 (0.0016)
AMD _{A+Ar}	-0.0407 (0.6941)	-0.3879 (0.0001)
DEN _{A+Ar}	0.0813 (0.4310)	0.0797 (0.4402)
CC _{A+Ar}	0.1910 (0.0623)	0.1342 (0.1925)
Pedregosidad%	0.2465 (0.0172)	-0.0155 (0.8825)
pH	-0.2250 (0.0301)	0.1108 (0.2903)
C.E (μS/cm)	0.0684 (0.5150)	-0.0362 (0.7301)
%Arena	0.2778 (0.0647)	-0.0013 (0.9933)
MO	-0.0635 (0.6096)	-0.1165 (0.3480)
IA	-0.0296 (0.7744)	-0.1212 (0.2394)

Tabla 4.2: Estimadores y significancia estadística (valor de p) de las correlaciones de Pearson entre las variables ambientales (topográficas, climáticas y el NDVI), características del suelo, variables de estructura arbórea y el Índice de impacto antrópico en la estimación de los dos ejes de variación (ejes 1 y 2) resultantes del NMDS. En negrita los valores de p significativos; Lat: Latitud (grados); Long: Longitud (grados); Elev: Elevación (m s.n.m.); Pend: Pendiente (grados); ExN: exposición norte (coseno de la exposición en grados (oscila entre -1 en el sur y 1 en el norte)); ExE: exposición este (seno de la exposición en grados (oscila entre -1 en el oeste y 1 en el este)); TMA: Temperatura media anual; PA: Precipitación anual; NDVI: Índice de diferencia normalizado de vegetación; DAB_{A+Ar}: diámetro en la base del individuo en cm; AMD_{A+Ar}: altura media dominante en cm; DEN: densidad de los individuos (ind.ha⁻¹); CC: cobertura de copa (%); Pedregosidad (%); pH; C.E: conductividad eléctrica (C.E μS/cm); porcentaje de arena (%Arena); materia orgánica (%MO); IA: Índice de impacto antrópico.

Estas variables fueron las seleccionadas para ser utilizadas en los análisis posteriores. Tanto la exposición del terreno, como el NDVI, las variables de estructura arbórea DEN y CC, y las de suelo C.E, %Arena y MO, y el índice de impacto antrópico, no presentaron significancia estadística, por lo que quedan fuera del análisis (Tabla 4.2).

Las Zonas de vida, no presentaron diferencias significativas en los ejes 1 ($H= 5.2403$, $p= 0.1548$) y 2 ($H= 7.3904$, $p= 0.0604$).

La riqueza de plantas presentó correlaciones significativas de acuerdo con la latitud, longitud, TMA, PA y pH del suelo. El pH del suelo analizado fue de 5.8 en promedio. Se observa que la riqueza disminuye a medida que aumenta la latitud (hacia el norte), a mayores elevaciones, y cuando el pH del suelo es más básico (mayor a 7), por otro lado, la riqueza de especies aumenta a medida que lo hace la longitud (hacia el este), la TMA y la PA (Tabla 4.3). La cobertura de plantas en bosques y arbustales de *P. tarapacana* presentó significancia en los modelos de regresión lineal simple sólo con la longitud y la PA, siendo mayor la cobertura hacia el este y con el aumento de la precipitación (Tabla 4.3).

Variables	Riqueza	Cobertura%
Lat	-5.5899 (0.0328)	-6.7239 (0.1358)
Long	12.2048 (0.0004)	17.9542 (0.0026)
Elev	-0.0119 (0.0133)	-0.0039 (0.6425)
Pend	0.0544 (0.4716)	-0.1091 (0.3989)
TMA	2.4155 (0.0032)	1.9640 (0.1684)
PA	0.1410 (0.0014)	0.2282 (0.0025)
DAB A+Ar	-0.0847 (0.7087)	-0.2992 (0.4398)
AMD A+Ar	-0.0173 (0.1680)	-0.0016 (0.9418)
Pedregosidad%	12.5406 (0.1660)	-20.6811 (0.1352)
pH suelo	-5.8849 (0.0021)	-1.4974 (0.6183)

Tabla 4.3: Valores de pendiente (β) y p-valor (entre paréntesis) de los modelos de regresión lineal simple en los que se utilizaron las variables seleccionadas para relacionarlas con riqueza y la cobertura en % de las plantas acompañantes en bosques y arbustales de *P. tarapacana*. Riqueza: número de especies de plantas por parcela; Cobertura %: sumatoria de las coberturas porcentuales individuales de plantas por parcela; Lat: Latitud (grados); Long: Longitud (grados); Elev: Elevación (m s.n.m.); Pend: pendiente (grados); TMA: Temperatura media anual; PA: Precipitación anual; DAB_{A+Ar}: diámetro en la base del individuo en cm; AMD_{A+Ar}: altura media dominante en cm; Pedregosidad del suelo en % y pH del suelo.

En la Tabla 4.4, se encuentran las 27 especies que presentaron una frecuencia mayor al 25% del total de 111 especies halladas. Estas especies presentaron relaciones significativas con algunas de las variables topográficas (Tabla 4.4), climáticas y de estructura arbórea (Tabla 4.5) y características de suelo (Tabla 4.6) analizadas.

Especie	Lat	Long	Elev	Pte
ADHO	-1.7877(0.1027)	2.1378(0.1485)	-0.0034(0.0908)	-0.0495(0.1142)
ADSP	-1.5025(0.3731)	2.1813(0.3375)	-0.0011(0.7189)	0.1166(0.0142)
ARNI	0.0031(0.8715)	0.053(0.0348)	-0.0001(<0.0001)	0.0007(0.2149)

AZCO	1.4414(0.0456)	-1.2284(0.2095)	0.0013(0.3378)	-0.0069(0.7413)
AZUL	0.0303(0.8348)	-0.0102(0.9538)	0.0009(0.0007)	-0.0083(0.0442)
BATO	-0.2106(0.8263)	-0.1273(0.9217)	-0.0040(0.0306)	0.0113(0.6801)
BOTR	-0.0373(0.6201)	-0.002(0.9839)	0.0001(0.4918)	-0.0007(0.7434)
CHJO	-0.9589(0.0139)	1.8207(0.0004)	-0.0011(0.1228)	0.0141(0.2099)
CIBR	0.0028(0.992)	0.4409(0.2414)	0.0003(0.5947)	-0.0102(0.2013)
CICR	1.0746(0.3252)	0.3578(0.8086)	0.0065(0.0009)	-0.0303(0.3323)
CODE	-0.1756(0.0895)	0.4002(0.0036)	-0.0002(0.3289)	0.0058(0.0478)
CUBO	0.0632(0.544)	-0.0251(0.8586)	<-0.001(0.8647)	<-0.0001(0.987)
EPCH	0.0978(0.4355)	0.0067(0.9683)	-0.0004(0.0512)	0.0041(0.2568)
FECH	-0.0251(0.9528)	0.4144(0.4683)	-0.0002(0.8098)	0.012(0.3208)
FEOR	-2.1356(0.2296)	5.4658(0.0213)	0.0045(0.1707)	-0.1149(0.0223)
FRTR	0.4662(0.316)	-1.4827(0.0167)	0.0014(0.0924)	-0.0192(0.1469)
JALE	-0.0631(0.8979)	0.3479(0.5995)	-0.0021(0.0188)	0.0299(0.0314)
MNPI	0.0457(0.662)	-0.0162(0.9087)	-0.0001(0.724)	-0.0001(0.7399)
MNSC	0.2903(0.075)	-0.2555(0.2477)	0.0004(0.1878)	-0.009(0.0526)
NAPUPU	-0.3975(0.4431)	-0.2537(0.717)	-0.0009(0.3338)	0.0029(0.8429)
PALU	-1.2292(0.0032)	1.3518(0.0171)	-0.0001(0.9091)	-0.0097(0.4242)
PAQU	1.4481(0.0148)	-2.6072(0.001)	-0.0012(0.2826)	-0.0304(0.0754)
PHPI	-0.0141(0.4587)	0.0002(0.9948)	<-0.0001(0.2241)	0.0019(0.0002)
PYMO	0.2673(0.6082)	-0.021(0.9762)	0.0022(0.0197)	-0.0575(0.0001)
SEDR	0.0104(0.8896)	-0.0501(0.6212)	-0.0001(0.4547)	0.0011(0.6202)
SENU	0.0767(0.7535)	-0.0966(0.7694)	0.0006(0.1755)	-0.0103(0.1393)
SEVI	-0.8128(0.0158)	0.5974(0.1931)	-0.0004(0.4902)	-0.0093(0.3386)

Tabla 4.4: Valores de pendiente (β) y p-valor (entre paréntesis) de los modelos de regresión lineal simple entre las variables seleccionadas (Latitud, Longitud, Elevación y Pendiente) y la cobertura en % de las especies con frecuencia mayor al 25%, de bosques y arbustales de *P. tarapacana*. Especies de plantas, Lat: latitud; Long: Longitud; Elevación (m s.n.m.); Pend: pendiente (grados). Para códigos de las especies ver Tabla 4.1

Especie	TMA	PA	DAB A+Ar	AMD A+AR
ADHO	0.8457(0.0137)	0.0125(0.5075)	-0.1677(0.0731)	-0.0046(0.3768)
ADSP	0.2592(0.6274)	0.0206(0.4744)	-0.2656(0.0639)	-0.0092(0.2496)
ARNI	0.0267(<0.0001)	0.0006(0.0755)	-0.0029(0.0735)	-0.0002(0.0123)
AZCO	-0.2234(0.3308)	-0.0054(0.6652)	0.0211(0.7354)	0.0019(0.5734)
AZUL	-0.1668(0.0002)	0.0012(0.4161)	0.0224(0.0688)	0.0016(0.0191)
BATO	0.5213(0.0833)	-0.0115(0.4837)	-0.0832(0.3099)	-0.0036(0.4320)
BOTR	-0.0222(0.3495)	-0.0001(0.9823)	0.0074(0.2496)	0.0001(0.8786)
CHJO	0.2245(0.0705)	0.0201(0.0028)	-0.0844(0.0113)	-0.0039(0.0356)
CIBR	-0.0900(0.3082)	0.0084(0.0751)	0.0384(0.1070)	0.0016(0.2341)
CICR	-0.8337(0.0144)	0.0230(0.2167)	0.1251(0.1796)	0.0084(0.1045)
CODE	0.0505(0.1225)	0.0049(0.005)	-0.0130(0.1432)	-0.0008(0.1218)
CUBO	0.0157(0.6344)	<-0.0001(0.9881)	0.0091(0.3063)	0.0005(0.2948)
EPCH	0.0730(0.0633)	0.0002(0.9123)	-0.0133(0.2122)	-0.0010(0.1007)
FECH	0.0312(0.8163)	0.0064(0.374)	-0.0245(0.4985)	-0.0019(0.3420)

FEOR	-0.4765(0.3973)	0.0818(0.0062)	0.1985(0.1915)	0.0158(0.0591)
FRTR	-0.2694(0.0651)	-0.017(0.031)	0.0095(0.812)	0.0016(0.4743)
JALE	0.316(0.0397)	0.0016(0.8462)	-0.0919(0.0268)	-0.0054(0.0185)
MNPI	0.0039(0.9064)	0.0002(0.9048)	-0.0031(0.7257)	-0.0001(0.7844)
MNSC	-0.0876(0.0896)	-0.0008(0.7721)	0.0293(0.0351)	0.0019(0.0138)
NAPUPU	0.1552(0.343)	-0.009(0.3098)	-0.0168(0.7046)	-0.0005(0.8468)
PALU	0.0407(0.763)	0.013(0.0717)	-0.0163(0.6557)	-0.0001(0.958)
PAQU	0.0700(0.7138)	-0.0329(0.001)	0.0173(0.7370)	0.0010(0.7175)
PHPI	0.0020(0.7334)	-0.0001(0.7987)	-0.0038(0.0166)	-0.0002(0.0429)
PYMO	-0.3096(0.0580)	0.0056(0.5272)	0.1159(0.0081)	0.0079(0.0010)
SEDR	0.0079(0.7384)	-0.0007(0.5662)	-0.0027(0.6712)	-0.0002(0.6294)
SENU	-0.1137(0.1387)	0.0002(0.9526)	0.0284(0.1721)	0.0011(0.3218)
SEVI	0.1094(0.3101)	0.0028(0.6270)	0.0251(0.3896)	0.0014(0.3799)

Tabla 4.5: Valores de pendiente (β) y p-valor (entre paréntesis) de los modelos de regresión lineal simple entre las variables seleccionadas (TMA, PA, DAB, AMD) y la cobertura en % de las especies con frecuencia mayor al 25%, de bosques y arbustales de *P. tarapacana*. Especies de plantas, TMA: Temperatura media anual, PA: Precipitación anual; DAB: diámetro en la base del individuo en cm; AMD: altura media dominante en cm. Valores en negrita representan significancia estadística.

Especie	Pedregosidad	pH suelo
ADHO	-10.3239(0.0063)	-1.2121(0.1434)
ADSP	2.8288(0.5627)	2.641(0.0109)
ARNI	-0.0004(0.9945)	0.0028(0.8419)
AZCO	-1.3905(0.5845)	-0.0135(0.9804)
AZUL	0.6467(0.2024)	-0.0972(0.3761)
BATO	-4.8602(0.1424)	0.6221(0.3864)
BOTR	0.2955(0.2603)	-0.0334(0.5563)
CHJO	-0.5591(0.5669)	-0.0307(0.8845)
CIBR	0.3549(0.6743)	-0.0164(0.9286)
CICR	-1.3128(0.7235)	0.5694(0.4769)
CODE	0.504(0.0529)	-0.1257(0.0249)
CUBO	-0.1705(0.6408)	-0.0423(0.5919)
EPCH	0.6937(0.1123)	-0.0124(0.8961)
FECH	-2.0199(0.1678)	-0.3726(0.2393)
FEOR	-8.2701(0.1715)	-1.1985(0.3602)
FRTR	-3.156(0.049)	1.2068(0.0004)
JALE	1.2596(0.4475)	-0.1981(0.5803)
MNPI	0.0015(0.9967)	0.0373(0.6376)
MNSC	-0.2951(0.6083)	-0.1509(0.2231)
NAPUPU	-0.8189(0.6521)	-0.4169(0.2866)
PALU	-0.6878(0.6425)	-0.7851(0.0126)
PAQU	-4.2037(0.044)	1.4825(0.0008)
PHPI	0.1973(0.0021)	-0.0227(0.108)
PYMO	-1.5407(0.3974)	-0.5088(0.1944)
SEDR	0.0253(0.9234)	0.055(0.3325)

SENU	1.1894(0.1627)	-0.0812(0.6605)
SEVI	-1.4609(0.2204)	-0.3267(0.2043)

Tabla 4.6: Valores de pendiente (β) y p-valor (entre paréntesis) de los modelos de regresión lineal simple entre las variables seleccionadas (Pedregosidad y pH) y la cobertura en % de las especies con frecuencia mayor al 25%, de bosques y arbustales de *P. tarapacana*. Especies de plantas; Pedregosidad del suelo en %; pH del suelo. Valores en negrita representan significancia estadística.

Se observó que cinco especies presentaron una relación significativa entre la latitud y la cobertura, como *A. compacta* y *Parastrephia quadrangularis* (Meyen) Cabrera que presentaron mayor cobertura en el norte de la distribución de *P. tarapacana*, mientras que *Chersodoma jodopappa* (Sch. Bip.) Cabrera, *P. lucida* y *Senecio viridis* Phil. var. *viridis* presentaron mayor cobertura en el sur de la distribución. En relación con la longitud, especies como *Argyrochosma nivea* (Poir.) Windham, *C. jodopappa*, *Conyza deserticola* Phil., *F. orthophylla* y *P. lucida* mostraron mayor cobertura en zonas este, en cambio *Frankenia triandra* J. Remy y *P. quadrangularis* mostraron mayor cobertura hacia el oeste. Se observa que *C. jodopappa* y *P. lucida* presentan un aumento de cobertura hacia el sureste (zona del Volcán Coranzulí) y, por otro lado, *P. quadrangularis* muestra una mayor cobertura hacia el noroeste (zona del Volcán Ramadayoc). La elevación presentó una relación significativa en 6 especies, *Azorella ulicina* (Gillies & Hook.) G.M. Plunkett & A.N. Nicolas, *C. crispa* y *Pycnophyllum molle* J. Remy muestran una mayor cobertura con el aumento de la elevación, mientras que para *A. nivea*, *B. tola* ssp. *tola* y *Jarava leptostachya* (Griseb.) F. Rojas, la cobertura es mayor en elevaciones bajas. Cuando se analizó la pendiente se observaron relaciones positivas en *A. spinosissima*, *C. deserticola*, *J. leptostachya* y *Phacelia pinnatifida* Griseb. ex Wedd., mientras que *A. ulicina*, *F. orthophylla*, y *P. molle* mostraron relaciones negativas (Tabla 4.4).

Argyrochosma nivea, y *J. leptostachya* presentan mayor cobertura con una mayor temperatura media anual, y *A. ulicina* y *C. crispa* muestran mayor cobertura en zonas de baja TMA. En cuanto a la PA, se observa que *C. jodopappa*, *C. deserticola* y *F. orthophylla*, muestran mayor cobertura en sectores de mayor PA, mientras que *F. triandra* y *P. quadrangularis*, en sectores de menos PA (Tabla 4.5).

Los bosques y arbustales de *P. tarapacana* con individuos de mayor tamaño (DAB y AMD) presentaron una relación positiva con la presencia de *Mniodes schultzei* (Wedd.) S.E. Freire. Chemisquy. Anderb. & Urtubey, *P. molle* y *A. ulicina*, mientras que *A. nivea*, *C. jodopappa*, *J. leptostachya* y *Phacelia pinnatifida* presentaron una relación negativa, decreciendo su cobertura en bosques y arbustales con individuos grandes (mayor DAB y AMD) (Tabla 4.5).

En relación del suelo, se observa una relación positiva con la pedregosidad sólo en *Phacelia pinnatifida*, la cual también posee una relación positiva con la pendiente. En cambio, *A. horrida*, *F. triandra* y *P. quadrangularis* mostraron menores coberturas en zonas de alta pedregosidad. Con el pH del suelo, se observa que especies como *C. deserticola* y *P. lucida*, se encuentran relacionadas a suelos más ácidos (pH menor a 7) y *A. spinosissima*, *F. triandra* y *P. quadrangularis* muestran mayor cobertura en suelos básicos (pH mayor a 7) (Tabla 4.6).

4.5 Discusión

La vegetación asociada a bosques y arbustales de *P. tarapacana* descrita en este estudio se ubica en las proximidades del límite altitudinal máximo para las especies de plantas vasculares (Matteucci, 2012). El estudio de los bosques y arbustos de *P. tarapacana* reveló una diversidad vegetal interesante, con un total de 111 especies identificadas. Dentro de este conjunto, se observó una predominancia de ciertas familias, entre las cuales se destacaron *Asteraceae* (41 especies), *Poaceae* (16 especies) y *Fabaceae* (6 especies). Estos resultados son similares a los expuestos por Ruthsatz (1974), en el altiplano argentino, donde la mayor cantidad de especies acompañantes de *Polylepis* sp presentes fueron las *Asteraceae* (46%) y las *Fabaceae* (12%). De la misma forma, Ríos (1998) en bosques de *P. tarapacana* de Chile, describe que las familias de especies acompañantes más representadas fueron *Asteraceae* (32%) y *Poaceae* (18%). Esto demuestra la importancia de estas 3 familias como acompañantes de estos bosques y arbustales. Las hierbas erectas, las rosetas y arbustos constituyen los grupos funcionales más abundantes asociados a los bosques y arbustales estudiados. En línea con estos resultados, Ríos (1998) describe que los bosques de *P. tarapacana* en Chile están dominados por gramíneas en matas y plantas en cojines bajos. Este patrón, similar al observado por Luebert y Pliscoff (2006), muestra vegetación abierta dominada por plantas en cojín o hierbas perennes en roseta en franjas altitudinales intermedias de Chile. Estos tipos de hábitos son resultado de las adaptaciones ante la escasez de agua y el estrés térmico característico del ambiente donde se desarrollan (Cabrera, 1976; Villagrán et al., 1982; Carilla et al., 2018a), ya que les permite la conservación del agua, la reducción de pérdida de agua y afrontar la gran amplitud térmica (Kleier, 2001).

En la revisión de la literatura, se observa una notable falta de estudios florísticos de las especies acompañantes de *P. tarapacana* tanto en el contexto boliviano como en el chileno (Renison et al., 2018). Predominan las descripciones de Altoandina como un espacio caracterizado por la presencia de plantas dispersas, con la presencia de parches de bosques y arbustales de *P. tarapacana*, sin una caracterización detallada de estas comunidades

interrelacionadas. La composición de la vegetación en los bosques y arbustales de *P. tarapacana* en Argentina también está poco estudiada (Ruthsatz & Movia, 1975; Renison et al., 2018), con descripciones generales de la Ecorregión Altoandina (Cabrera, 1968; Morello et al., 2012; Matteucci, 2012). Este enfoque fragmentado destaca la necesidad de un análisis más detallado que considere la relación con variables involucradas. En la presente tesis se realiza una descripción que abarca gran parte del espectro de variables que influyen a las comunidades donde ocurre *P. tarapacana* en Argentina y su relación con variables ambientales e impacto antrópico.

Riqueza y cobertura de plantas asociada a *P. tarapacana* en relación a factores ambientales

Las diferencias en la composición y diversidad de la vegetación están estrechamente asociadas con diferencias en el microclima, incluyendo la intensidad de la luz, temperatura, humedad del suelo y evaporación, así como la duración de los períodos de crecimiento, tal como revelaron Cantlon (1953) y Pook y Moore (1966) en relación a las variaciones en las pendientes opuestas. La riqueza y diversidad de especies vegetales, y en particular en bosques de *Polylepis* sp, disminuyen a medida que se alejan del ecuador y hacia latitudes y elevaciones superiores (Kessler et al., 2011; Salazar et al., 2015). No obstante, es importante señalar que los patrones de riqueza de especies en el gradiente de elevación han sido intensamente estudiados en comparación con los patrones latitudinales (Kessler et al., 2011).

Entre los factores ambientales analizados, se encontraron relaciones estadísticamente significativas con la riqueza y cobertura de especies acompañantes de *P. tarapacana* en Argentina, incluyendo latitud, longitud, elevación, TMA, PA y pH del suelo. La riqueza de especies y la cobertura aumentaron significativamente con la longitud, la TMA y la PA. Cuando la longitud es mayor, es decir, hacia el este de la distribución de *P. tarapacana*, la riqueza y la cobertura aumentaron. Este fenómeno podría explicarse, en parte, por el aumento de la humedad y las precipitaciones que ocurren hacia el este, como se comenta en el Capítulo 2. La riqueza de especies tiende a aumentar con la precipitación en la región Altoandina (Domic et al., 2023), además, topográficamente, las mayores elevaciones en esta región se encuentran hacia el oeste, como los volcanes Granada y Ramadayoc, resultan en una disminución de la riqueza de especies (Carilla et al., 2018a; Malizia et al., 2020).

En las áreas con temperaturas más altas se registró una mayor riqueza de especies acompañantes de *P. tarapacana*. Por el contrario, las bajas temperaturas pueden influir negativamente en varios aspectos, como el crecimiento de la raíz y la absorción de nutrientes, disminuir el desarrollo de hojas y tejidos embrionarios, limitando así el establecimiento,

crecimiento y la supervivencia de especies vegetales (García-Nuñez et al., 2004; Bader et al., 2007; Malizia et al., 2012). Vonlanthen et al. (2006) determinaron que la temperatura influye directamente en la riqueza de especies de una comunidad, actuando como una fuerza selectiva en la ocurrencia de especies que impide la colonización en áreas frías. Dado que la TMA se relaciona con la elevación, presentando temperaturas más bajas a mayores alturas (Capítulo 2), se puede concluir que los bosques y arbustales de *P. tarapacana* tienen mayor riqueza de especies acompañantes en zonas de baja elevación y temperaturas cálidas, dado que la elevación también mostró una relación inversa con la riqueza de especies. Esto es consistente con la observación de Lambrinos et al. (2006) en la vegetación de puna en el Parque Nacional Lauca, Chile. Este fenómeno es común en ecosistemas de alta montaña y se asocia a factores como la disminución de temperatura, la escasez de agua y la exposición a condiciones climáticas adversas en zonas de mayor elevación (Körner, 2017; Malizia et al., 2020). El mismo patrón también se ha registrado en el sotobosque de *Abies spectabilis* (D. Don.) Spach. en el Himalaya (Tiwari Ravi et al., 2017) donde la riqueza de especies disminuye con la elevación. A medida que se asciende en elevación, las condiciones ambientales más rigurosas, los cambios en las propiedades del suelo (suelos más delgados con menor disponibilidad de nutrientes), las temperaturas más bajas, vientos más fuertes y mayor acumulación de nieve pueden restringir la diversidad y abundancia de especies en los bosques alpinos (Tranquillini, 1979; Körner, 1998; Paulsen et al., 2000; Tiwari Ravi et al., 2017).

La latitud mostró una relación negativa y estadísticamente significativa con la riqueza de especies asociadas a *P. tarapacana*, disminuyendo hacia el norte de su distribución en Argentina. Lambrinos et al. (2006) describen un patrón similar en los Andes del norte y centro de Chile, donde la cobertura vegetal y la diversidad disminuyen con la latitud (Villagrán et al., 1982; Cavieres et al., 2000). La diferencia en la riqueza de especies acompañantes de *P. tarapacana* entre el norte y el sur de su distribución (menor riqueza a mayores valores de latitud) encontrada en este estudio, podría atribuirse, en parte, a la menor cantidad de parcelas establecidas a bajas elevaciones en el norte, en contraste de lo que ocurre en el sur de la distribución, donde se encuentran un mayor número de parches en bajas elevaciones.

En este estudio, se encontraron valores de pH del suelo relativamente ácidos en las formaciones de *P. tarapacana*, con un promedio de 5.9. Se observó que la riqueza de especies aumenta en suelos con pH bajo (ácido). Saveedra (2013) describe valores de pH similares en los suelos de formaciones de *P. tarapacana* en Chile (alrededor de 5.8), pero no lo relaciona con la vegetación circundante. Los estudios que exploran la relación entre las características del suelo y la cobertura de plantas andinas, especialmente de plantas asociadas a *Polylepis* sp.,

son escasos (Vonlanthen et al., 2006; Arnesen et al., 2007). Aunque se encontró una correlación significativa entre la riqueza de especies y el pH del suelo, algunos autores señalan lo contrario en la vegetación alpina fuera de los Andes (Houdijk et al., 1992; Roem & Berendse, 2000; Gough et al., 2000; Vonlanthen et al., 2006), donde bajos valores de pH en el suelo disminuyen la disponibilidad de nutrientes y reducen la diversidad de especies. Aunque existen otros factores locales que pueden influir en la riqueza de especies, la relación entre esta y el pH del suelo sigue siendo un tema que necesita más investigación (Gough et al., 2000; Arnesen et al., 2007). Es interesante destacar que no se han encontrado relaciones significativas entre el impacto antrópico y la riqueza y cobertura de especies asociadas a *P. tarapacana*, al igual que en el Capítulo 3 de la presente tesis, donde se la relacionó con la estructura arbórea. Es necesario realizar estudios más enfocados en variables relacionadas con el impacto antrópico, dado que las parcelas de este estudio se establecieron en un gradiente de elevación, pendiente y exposición, y no en un gradiente antrópico.

Especies acompañantes de *P. tarapacana*

Considerando la riqueza de especies vegetales, la Argentina es uno de los 25 países más diversos del mundo debido a su riqueza de especies y endemismos (253 familias, 2133 géneros y 10221 especies (1731 endémicas), según Zuloaga et al., 2019) (Caldecott et al., 1996; Zuloaga et al., 2008), en donde las regiones noroeste y noreste poseen el más alto número de familias, géneros y especies (Zuloaga et al., 2008). Asimismo, el 28-37% de las especies endémicas del país crecen en la región noroeste de la Argentina (Barboza et al., 2009). Las principales especies asociadas a los bosques y arbustales de *P. tarapacana* en la Argentina coinciden a las encontradas en Chile, por Ríos (1998) y Saavedra (2013), quienes no identificaron especies acompañantes exclusivas. Sin embargo, mencionan a *Adesmia melanthes* Phil. (68%), *Baccharis tola* Phil. var. *incarum* (Wedd.) Joch.Müll. (66%), *P. quadrangularis* (64%) y *F. orthophylla* como las especies más abundantes. Esta situación es similar a la descrita por Navarro (2011) en el Altiplano boliviano, dividido en tres sectores: Norte, Centro y Sur. En los tres sectores hay bosques y arbustales de *P. tarapacana* con variaciones en densidad. En el sector Centro-Altiplánico, la presencia de *P. tarapacana* es continua y extensa, especialmente por encima de los 4000 m s.n.m., mientras que en los sectores Norte y Sur se registran parches aislados y menos continuos. En el sector Norte (3800-3900 m s.n.m.), predominan tolares de *Parastrephia lepidophylla* (Wedd.) Cabrera, *P. quadrangularis*, *P. lucida* y *Fabiana densa* J. Remy (Navarro & Maldonado, 2002). El sector Centro-Altiplánico, predominan tolares de *Parastrephia* sp, *Cinnagrostis* sp, *Festuca* sp, *Perezia* sp y *Senecio* sp. En el sector Sur-Altiplánico predominan *Adesmia* sp., *Chaetanthera* sp. y *Fabiana bryoides* Phil. Se encuentra

también el Arbustal Altoandino de *Polylepis* (4100-4800 m s.n.m.), que incluye *A. compacta*, *A. ulicina* y *P. lucida*. En el Pajonal-matorral subnival de la Puna xerofítica suroccidental (4300-4700 m s.n.m.), están presentes *F. bryoides*, *B. tola* ssp. *tola*, *C. jodopappa*, *E. chilensis* y *Senecio nutans* Sch., pero no *P. tarapacana*. A mayores elevaciones (4700-5000 m s.n.m.), en laderas pedregosas, se encuentra la vegetación geliturbada subnival con *X. poposum*, también sin *P. tarapacana* (Navarro & Maldonado, 2002; Navarro, 2011). Estas especies de plantas descritas en los distintos sectores del altiplano boliviano, en Argentina se encuentran asociadas en toda la distribución de *P. tarapacana*. Se puede observar que, de los tres sectores del altiplano boliviano, el Sector Sur-Altiplánico (Navarro, 2002) muestran mayor similitud con los bosques y arbustales de *P. tarapacana* de Argentina, con alta frecuencia de especies coincidentes como por ejemplo *C. jodopappa*, *P. lucida*, *S. nutans*, *A. compacta*. Además, las mayores elevaciones en este sector podrían contribuir a esta similitud. Otras especies como *B. tola* ssp. *tola*, *E. chilensis* y *X. poposum*, que en Bolivia no se encuentran asociadas a *P. tarapacana*, sí lo están en Argentina.

La vegetación de la cordillera de los Andes en Chile muestra una marcada zonación por elevación, producto de la influencia combinada del descenso de temperatura y aumento de precipitaciones (Luebert & Gajardo, 2005). Las zonas de elevación intermedia tienen mayor riqueza específica y grupos funcionales debido a condiciones térmicas y ómicas moderadas. La Puna chilena presenta una asociación similar al arbustal altoandino de *Polylepis* de Bolivia, el matorral bajo tropical andino, dominada por arbustos como *P. lucida* y *A. compacta*, *B. tola* ssp. *tola*, *S. nutans* y gramíneas como *F. orthophylla* y *Cinnagrostis breviaristata*, en taludes pedregosos entre 4300 y 4600 m s.n.m., con *P. tarapacana* en faldas de cerros con exposiciones norte (Villagrán et al., 1983, Luebert & Gajardo, 2005; Luebert & Plissock, 2006). Entre 4000 y 4400 m s.n.m., en laderas y planicies, se encuentra el Matorral bajo tropical andino de *P. lucida* y *F. orthophylla*, caracterizado por plantas en cojín como *A. compacta*, *Werneria aretioides* Wedd, *Pycnophyllum bryoides* (Phil.) Rohrb., arbustos espinosos como *Tetraglochin cristatum* (Britton) Rothm. y *Senecio spinosus* DC, hierbas en roseta como *Werneria glaberrima* Phil., *Nototriche turritella* A.W. Hill y *Perezia ciliosa* (Phil.) Reiche y otras gramíneas como *Cinnagrostis* sp, con bosquetes de *P. tarapacana* en faldas de cerros. (Luebert & Gajardo, 2005; Luebert & Plissock, 2006)

Bajo el anterior piso altitudinal se encuentra el Matorral bajo tropical andino de *Fabiana squamata* Phil. y *F. chrysophylla*, en laderas entre 3800 y 4100 m s.n.m. en donde en algunos sectores muy localizados se ha reportado la presencia de bosques y arbustales de *P. tarapacana* que alcanzan su límite sur de distribución. La vegetación incluye arbustos *F.*

squamata y *P. quadrangularis* y gramíneas *F. chrysophylla*, *Pappostipa frigida* (Phil.) Romasch. var. *frigida* y *Senecio* sp., además de arbustos *A. melanthes* y *Chuquiraga atacamensis* Kuntze, y los cojines *A. compacta*, *B. tola* ssp. *tola* y *P. bryoides* (Luebert & Gajardo, 2005; Luebert & Pliscoff, 2006). Por encima de los 4600 m s.n.m., en las partes altas de la cordillera andina de Chile, se encuentra el Matorral bajo tropical andino de *Azorella compacta* y *Pycnophyllum molle*, y se asocian las especies *Senecio puchii* Phil. y *X. poposum*. Al igual que en la comunidad de vegetación geliturbada subnival de la Puna Xerofítica de Bolivia (Navarro, 2011), no se ha reportado aquí la presencia de bosques de *P. tarapacana* (Luebert & Gajardo, 2005; Luebert & Pliscoff, 2006). La comparación entre las plantas de Chile y Argentina muestra un notable contraste en la complejidad florística. El sector chileno es menos complejo, probablemente debido a las condiciones más secas del desierto de Atacama (Villagrán et al., 1983; Ruthsatz, 1977)

En esta tesis se registró que el rango de elevación de los bosques y arbustales de *P. tarapacana* en Argentina oscila entre 4152 y 5010 m s.n.m. (Capítulo 2), con las 96 parcelas instaladas abarcando de 4160 a 4952 m s.n.m. Este rango es superior al de los bosques en Bolivia (4100 a 4800 m s.n.m. según Navarro (2011)) y 350 m s.n.m. más alto que el límite para los bosques en Chile (Luebert & Gajardo, 2005; Luebert & Pliscoff, 2006). Así, la amplia distribución de los bosques de *P. tarapacana* en Argentina (en elevación y zonas geográficas) abarca diferentes distribuciones de especies y mayor riqueza específica. Esta diversidad de ambientes y su riqueza de plantas se corresponde con diferentes asociaciones en Bolivia y Chile, donde algunas presentan bosques de *P. tarapacana* y otras son matorrales sin esta especie. La riqueza de plantas en las asociaciones de Bolivia y Chile es siempre menor a la encontrada en los bosques estudiados en Argentina. Los bosques argentinos mostraron mayor diversidad de plantas en comparación con áreas similares en Bolivia y Chile, lo cual puede estar relacionado con la presencia o ausencia de *P. tarapacana*.

En relación con lo anterior, la zona de El Aguilar, en Jujuy, representa el límite oriental de la distribución mundial de *P. tarapacana*. Aquí, su límite de elevación inferior es 4100 m s.n.m., con el Matorral alto de *P. tarapacana* presente entre 4250 y 4500 m s.n.m., cubriendo un 25% del área y entremezclado con gramíneas y especies arbustivas, principalmente *Asteraceae* (Ruthsatz & Movia, 1975). En esta zona, la planta con mayor cobertura es *B. tola* ssp. *tola*, seguida por *Chersodoma argentina* Cabrera, *E. chilensis* y *T. cristatum*, con baja cobertura aparecen *A. compacta* y *N. axillaris*, mientras que *Calceolaria santalinooides* Kraenzl. es la de menor frecuencia (Ruthsatz & Movia, 1975). Sin embargo, presenta características distintivas en comparación con el resto de la distribución de *P. tarapacana*, ya que alberga 3 especies

únicas de esta zona (*Nassella caespitosa* Griseb., *Koeleria kurtzii* Hack. ex Kurtz emend. A.M. Molina y *Cheilanthes squamosa* Gillies ex Hook. & Grev). Asimismo, también se encontraron plantas que no habían sido previamente registradas en Chile ni Bolivia, como *N. axilaris* y *C. santalinoides*. La colonización de estas especies como plantas asociadas a *P. tarapacana* podría ser causado por el cambio climático y las perturbaciones antrópicas (Cuyckens et al., 2016).

Cobertura de especies acompañantes de *P. tarapacana* en relación a las variables ambientales

En los Andes tropicales, la vegetación varía principalmente según la latitud, longitud y elevación (Luebert & Gajardo, 2005; Luebert & Pliscoff, 2006; Navarro, 2011). Latitudinalmente, las precipitaciones disminuyen del norte al sur, con la Puna húmeda al norte (Seibert, 1993) y la Puna xerofítica al sur (Cabrera, 1968; Ruthsatz & Movia, 1975; Villagrán et al., 1983; Luebert & Gajardo, 2005; Luebert & Pliscoff, 2006; Navarro, 2011). En la Puna xerofítica, la vertiente oriental de la cordillera andina es más húmeda que la occidental, desplazando las comunidades vegetales hacia el sur en la vertiente oriental (Ruthsatz & Movia, 1975; Villagrán et al., 1983; Navarro, 2011). Esto genera una asimetría en la estructura y la composición de la vegetación entre ambas vertientes. La zonación por elevación, en cambio, está determinada primariamente por el régimen termoclimático (Ruthsatz & Movia 1975). Estos gradientes en la vegetación —marcados por la latitud, la longitud y la elevación— repercuten en la diversidad y cobertura de plantas encontradas a lo largo de la amplia distribución de *P. tarapacana*, en donde la variación en la riqueza disminuye a mayores elevaciones (Carilla et al., 2018b; Domic et al., 2023).

La identificación de 27 especies asociadas a *P. tarapacana*, con una frecuencia superior al 25%, subraya la biodiversidad presente en estos ecosistemas. De estas especies, 18 demuestran una relación significativa entre su cobertura y los gradientes de variables geográficas (latitud y longitud), topográficas y de estructura arbórea. Estos hallazgos sugieren que estos factores, junto con la estructura arbórea, desempeñan un papel importante en la distribución y cobertura de las especies asociadas a *P. tarapacana*. Asimismo, otras especies generalistas exhibieron uniformidad en su cobertura a lo largo de toda la distribución de *P. tarapacana*, como es el caso de *Bowlesia tropaeolifolia* Gillies & Hook., *Cumulopuntia boliviana* (Salm-Dyck) F. Ritter, *Cinnagrostis breviaristata*, *E. chilensis*, *F. chrysophylla*, *M. piptolepis*, *Nassella pubiflora* (Trin. & Rupr.) E. Desv. var. *pubiflora*, *Senecio dryophyllus* Meyen & Walp. y *S. nutans*.

4.6 Conclusiones

La gran elevación, las bajas temperaturas y la disponibilidad limitada de agua generan que las plantas asociadas a bosques y arbustos de *P. tarapacana* deban desarrollar adaptaciones específicas para establecerse y prosperar en este entorno inhóspito. Estas estrategias contribuyen a la estructura y diversidad de la cobertura vegetal en la región.

Los bosques y arbustales de *P. tarapacana* en Argentina presentan una flora acompañante diversa, adaptada a factores ambientales como la latitud y longitud, la elevación, la temperatura y la precipitación anual. La vegetación asociada muestra una estructura abierta, con predominio de gramíneas en matas, plantas en cojín, hierbas erectas y en roseta.

Se observó un aumento significativo en la riqueza de especies y la cobertura vegetal asociadas a *P. tarapacana* con la longitud, la temperatura y la precipitación anual. En contraste, la riqueza de especies disminuye significativamente con el aumento de la latitud (hacia el norte), la elevación y el pH. Este patrón es común en ecosistemas de alta montaña y se relaciona con la reducción de la temperatura, la limitada disponibilidad de agua y la exposición a condiciones climáticas desfavorables en áreas de mayor elevación. La hipótesis planteada fue parcialmente aceptada ya que, de las variables estudiadas, la pendiente y la exposición no mostraron relaciones significativas con la riqueza y cobertura de las especies. Del mismo modo, la estructura arbórea y el porcentaje de pedregosidad y de arena del suelo, tampoco presentaron una relación con la riqueza y cobertura de especies relacionadas con *P. tarapacana*.

En comparación con la distribución en Bolivia y Chile de bosques de *P. tarapacana*, en Argentina estos bosques y arbustales se desarrollan en una amplia diversidad ambiental y presenta una mayor riqueza de especies acompañantes. Esto hace que existan similitudes con diferentes asociaciones de plantas presentes en Bolivia y Chile. Sin embargo, se observó que algunas especies presentes en Argentina, como *M. hamata*, *M. friesiana*, *C. jodopappa*, *C. argentina* y *Pycnophyllum sp*, no se mencionan en los estudios en relación a plantas asociadas a *P. tarapacana* de Bolivia y Chile. En particular, muestran una mayor similitud con el Sector Sur-Altiplánico de Bolivia, evidenciando una alta frecuencia de especies coincidentes como *C. jodopappa*, *P. lucida*, *S. nutans* y *A. compacta*, destacando la afinidad botánica entre ambas regiones. La riqueza de plantas en las asociaciones en Bolivia y Chile siempre es menor a la encontrada en los bosques estudiados en Argentina. Esto implica que los bosques argentinos presentan una mayor diversidad de plantas en comparación con las áreas similares en Bolivia y Chile. Esta variación en la diversidad puede estar relacionada en parte con la presencia o

ausencia de *P. tarapacana*, subrayando la influencia de esta especie en la composición y abundancia de la vegetación en la región.

La cobertura vegetal de ciertas especies asociadas a *P. tarapacana* reveló relaciones significativas con gradientes de variables geográficas, topográficas y de estructura arbórea. Se identificaron especies que exhibieron una mayor cobertura en función a algunas variables ambientales estudiadas, respaldando así la hipótesis planteada sobre las preferencias de ciertas especies en relación con estas variables. Asimismo, se destaca la presencia de especies generalistas que exhiben uniformidad en su cobertura a lo largo de toda la distribución de *P. tarapacana*.

Dada la escasez de literatura específica sobre las especies acompañantes de *P. tarapacana*, a lo largo de toda su distribución, es importante mencionar que los hallazgos presentados en esta tesis sobre las plantas asociadas a los bosques de *Polylepis tarapacana* son preliminares, ya que el único estudio anterior a este es el de Ruthsatz & Movia (1975). La limitada disponibilidad de estudios anteriores resalta la necesidad de una investigación más extensa y detallada la comunidad de plantas asociada a estos bosques y arbustales y su relación con variables ambientales. El carácter endémico de las especies aumenta significativamente el grado de interés.

CAPITULO V

Producción de frutos y respuesta germinativa de poblaciones de *Polylepis tarapacana* en el altiplano jujeño.**5.1 Introducción**

La eficiencia reproductiva es una de las principales limitaciones en los ecosistemas de alta montaña, dado que varios estudios señalan una disminución de la reproducción sexual de las especies arbóreas en las zonas altitudinales más elevadas (Tranquillini, 1979; Pigott & Huntley, 1981; Holm 1994; Cierjacks et al., 2007, 2008). La elevación influye en la eficiencia de la reproducción y el crecimiento de los individuos, por lo que determina también la distribución de las especies (García et al., 2000). En elevaciones altas, las condiciones climáticas adversas, podrían limitar el desarrollo y establecimiento de las semillas, resultando en una posible disminución en su cantidad o tamaño (García et al. 2000; Pluess et al., 2005). En este contexto, diversos autores han registrado respuestas de germinación variables en función de la elevación (Vera, 1997; Marcora et al., 2008; Domic et al., 2013; Gareca et al., 2018; Cuyckens et al., 2021). Por ejemplo, Cierjacks et al. (2008) identificaron una relación negativa entre la elevación y la supervivencia de las plántulas de dos especies de *Polylepis* sp en el límite arbóreo de Ecuador.

Las especies arbóreas que se distribuyen en un amplio gradiente de elevación enfrentan presiones de selección que favorecen la sincronización local de la germinación con las condiciones climáticas óptimas para la emergencia y supervivencia de las plántulas (Giménez Benavides & Milla, 2013; Cáceres et al., 2021). Estas presiones de selección pueden conducir a una adaptación local a pequeña escala de las respuestas de germinación ante variaciones en temperaturas y niveles de humedad a lo largo de gradientes de elevación (Vera, 1997; Bauk et al., 2017). Asimismo, las diferencias en la germinación y las características fisiológicas de las plantas a diferentes elevaciones podrían afectar cómo responden a eventos climáticos extremos (Cochrane et al., 2015). Los ambientes alpinos se distinguen por bajas temperaturas, vientos intensos, y estaciones de crecimiento breves (Körner, 2003) además de ser entornos semiáridos, donde las condiciones xéricas y la limitada temporada de crecimiento imponen restricciones significativas al reclutamiento y crecimiento de plántulas y el período propicio para su establecimiento (Chambers et al., 1995; Forbis, 2003). La sequía se define como un periodo de precipitaciones por debajo de lo normal, y se caracteriza por la disminución de la disponibilidad de agua en el suelo, mediante la reducción del potencial hídrico (Ψ), generando

estrés hídrico a las plantas (Verslues et al., 2006; Slette et al., 2019). Un menor potencial hídrico dificulta la absorción de agua por las plantas, desencadenando respuestas que les permiten evitar la pérdida de agua, mantener la absorción a potenciales reducidos o tolerar un menor contenido de agua en los tejidos. Estas respuestas implican cambios en el flujo de agua y en las relaciones hídricas tanto a nivel celular como en toda la planta (Kramer & Boyer, 1995, Verslues et al., 2006). El impacto del estrés hídrico en las plantas, especialmente la sequía y la reducción del potencial hídrico en el suelo, ejerce un impacto significativo en las semillas, especialmente en la germinación y el establecimiento de plántulas. Puede afectar la capacidad de las semillas para germinar y un establecimiento deficiente, así como influir en la calidad de la semilla al provocar una disminución en tamaño y peso, junto con una reducción en viabilidad y vigor (Beck et al., 2007; Farooq et al., 2009). La comprensión de estos cambios vinculados al desarrollo en la resistencia al estrés es de gran importancia tanto para la investigación ecológica como para la ciencia de la conservación.

Las condiciones ambientales en las que se encuentra *Polylepis* sp. influyen en el desarrollo de sus frutos (Renison et al., 2004), así como en las adaptaciones osmóticas de las semillas (Domic & Capriles, 2009). Una mayor producción de flores y frutos por los árboles más grandes de *Polylepis* sp. podría estar asociada con una mayor capacidad para invertir reservas en la reproducción sexual en lugar de destinarlas a otras funciones, como crecimiento y mantenimiento de tejidos (Berry & Gorchoy, 2007). El incremento gradual en la producción de flores y frutos con el tamaño de los árboles de *Polylepis* también sugiere que los individuos adquieren una capacidad progresiva para invertir recursos en la reproducción a medida que crecen (Snook et al., 2005, Domic & Capriles, 2009). Como ya se comentó en capítulos anteriores *Polylepis tarapacana* presenta adaptaciones al clima extremo de alta montaña (Rada et al., 2001; Azócar et al., 2007). Su floración se produce en un amplio periodo de tiempo, mientras que la maduración de frutos ocurre entre los meses de abril y junio (periodo de lluvias) (Domic & Capriles, 2009). El fruto es un aquenio alado que desarrolla una sola semilla, es por esto que en el presente capítulo se empleará el término 'fruto' para referirse tanto a la semilla como al fruto, dado que son equivalentes en este contexto. Presenta dispersión anemócora y germinan al final de la estación húmeda en marzo y abril (Beck et al., 2010). A pesar de que la especie produce frutos durante la temporada de lluvias (Domic et al., 2013), las proyecciones de cambio climático (Körner & Paulsen, 2004; Cuyckens et al., 2016; Morales et al., 2018), sugieren que los cambios en la temperatura y la precipitación en la región altoandina podrían intensificar el estrés hídrico en los bosques de alta montaña. Esto podrían aumentar los déficits de agua durante la germinación de los frutos, lo que provocaría

la deshidratación y la fotoinhibición en las plántulas, y, como resultado, una alta mortalidad de plántulas (Alves et al., 2002, Siemann & Rogers, 2003).

Además de la elevación, los efectos de la estructura arbórea de la planta madre también influyen en el tamaño y la calidad de la semilla, y son relevantes para la producción y germinación de las semillas (Renison et al., 2004; Baraloto et al., 2005; Gareca et al., 2012), no obstante, la intensidad de esta relación varía entre especies y poblaciones (Renison et al., 2004; Domic et al., 2020; Krstulovic et al., 2019). En general, a mayor tamaño de la semilla, mayor es su probabilidad de germinar y su eventual establecimiento de las plántulas (Leishman et al., 2000). El peso de la semilla ha sido descrito como un componente dentro de un complejo coevolutivo de características, que abarca aspectos como la dispersión, la dormancia de la semilla, la biomasa de la planta, la especialización de nicho y la capacidad competitiva (Venable & Brown, 1988; Rees, 1997). Anteriormente se afirmaba que el peso de la semilla era constante dentro de las especies (Harper, 1970), basándose en que la selección favorecería un peso óptimo de la semilla en las plantas madre (Smith & Fretwell, 1974). No obstante, en la actualidad se reconoce la presencia de una variabilidad en el tamaño de las semillas dentro de las especies (Schaal, 1980; Wolfe, 1995). La mayor parte de la variación en el peso de la semilla se encuentra entre semillas de la misma planta, mientras que las diferencias en los tamaños de las semillas dentro de géneros o familias son generalmente pequeñas (Winn, 1991; Lord et al., 1995).

Conocer la influencia de la elevación y la pendiente en el desarrollo y fenología de las especies de árboles, así como también, entender de qué forma la germinación de los frutos reacciona ante el estrés hídrico por sequía, es clave para evaluar los posibles efectos combinados y prever posibles consecuencias del cambio climático (Enright et al., 2015).

5.2 Objetivo

Evaluar la influencia de la elevación, pendiente, tamaño y forma de vida del individuo en la producción, biometría, germinación y supervivencia de frutos de *Polylepis tarapacana* bajo estrés hídrico.

Hipótesis

Cambios en el porte de los individuos de *P. tarapacana* (diámetro a la base, altura total, cobertura de copa y forma de vida), la elevación, la pendiente y el estrés hídrico, producirán variaciones en la producción, el porcentaje de germinación de y la supervivencia de brotes.

5.3 Metodología

Área de estudio

Para el cálculo de la producción de frutos de individuos de *P. tarapacana*, se utilizaron los datos relevados en 16 parcelas (de las 96 parcelas) ubicadas entre los 22°22'S - 23°23'S y 66°14'W - 66°32'W y entre los 4375 y 4751 m s.n.m, durante el mes noviembre del 2019. La recolección de frutos para los análisis de germinación se realizó en 31 parcelas (de las 96 parcelas) durante abril del 2021, en tres sectores de la distribución de *P. tarapacana* en Argentina (Cerro Ramadas 22°11'S - 66°37'W, Cerro Granada 22°34'S 66°31'W y Cerro Granada II 22°33'S - 66°32'W) mencionados en el Capítulo 2 de la presente tesis. La elevación mínima registrada de estas 31 parcelas fue de 4160 m s.n.m., mientras que la máxima alcanzó los 4952 m s.n.m.

Cálculo de producción de frutos

Se calculó la producción de frutos de *P. tarapacana* (PFPT Fr.ind⁻¹) en 93 individuos con un amplio rango de alturas y formas de crecimiento en las 16 parcelas realizadas en 2019. La producción de frutos de cada individuo fue calculada mediante el método de relación del diámetro (Chapman et al., 1992) adaptado para ramas de *P. tarapacana*, que extrapola el número de frutos en dos ramas de un individuo al resto de las ramas del árbol o arbusto. Con la obtención de estos datos y las variables de estructura arbórea descriptos en el Capítulo 3 (DAB - cm, altura - cm, cobertura de copa - cm², y formas de vida (Ar, Dt, Sh y Bt)) se desarrollaron modelos de predicción de la producción de frutos individual. Se ajustaron diferentes regresiones no lineales entre la producción de frutos y el diámetro en la base (DAB), la altura (H - cm) y la cobertura de copa (CC - cm²) discriminando por la forma de vida según López et al. (2023). Se seleccionó el mejor modelo por su mejor ajuste general en MSError, Sigma y AIC.

Recolección de frutos

La recolección de frutos para los análisis de germinación se llevó a cabo en 31 de las 96 parcelas estudiadas en tres sectores de la distribución de *P. tarapacana* en Argentina. En cada parcela, se recolectaron los frutos durante los períodos de dispersión de la especie en marzo-abril de 2021, a mano en el follaje y de la capa superior del suelo debajo de individuos de *P. tarapacana* con buena vitalidad (follaje denso e intacto con hojas verdes sanas) (Capítulo 3). Se trabajó teniendo en cuenta el gradiente de elevación de 4 niveles de elevación: bajo (<4400 m s.n.m.), dos valores intermedios (4400-4600 y 4600-4800 m s.n.m.) y alto (>4800 m s.n.m.).

Asimismo, Los frutos se almacenaron en bolsas de papel entre 4 y 10° C hasta el momento del análisis, y se trabajó con el total de los frutos recolectados, sin realizar ninguna separación por estado sanitario.

Germinación de los frutos y supervivencia de plántulas

Los frutos se separaron manualmente y se pesaron en una balanza analítica (balanza Sartorius MC1 - AC 210S, Halle, Alemania). Se clasificaron todos los frutos individuales por población de *P. tarapacana* muestreadas, por intervalos de 1 mg. Se realizaron experimentos de germinación para evaluar los efectos del peso del fruto con la elevación y la sequía. Se considera una condición de sequía o estrés hídrico, como aquella en la que el potencial hídrico de la planta disminuye por debajo de un umbral crítico. Los frutos fueron sometidos a tratamientos de estrés por sequía (estrés osmótico) con una solución de Manitol de potencial osmótico de $\Psi = -0.8\text{MPa}$, debido a sus propiedades osmóticas y su capacidad para reducir el potencial hídrico en el medio de cultivo. Este valor de potencial hídrico elegido se encuentra en el rango de los considerados en estudios similares que enfatizan la ecofisiología de la germinación de los árboles (0 a -0.8MPa) (Boydak et al., 2003; Zhu et al., 2006; Zhang et al., 2017). El manitol ($\text{C}_6\text{H}_{14}\text{O}_6$), es un azúcar alcohol que no es metabolizado por la mayoría de los organismos, lo que lo hace adecuado para simular condiciones de estrés osmótico en experimentos. Actúa como un sustituto del agua en el medio de cultivo, lo que crea un ambiente de baja disponibilidad de agua para los frutos o plantas en crecimiento (Hasegawa et al., 2000). Al exponer los frutos a soluciones con potenciales osmóticos más bajos, se extrae agua de los frutos, simulando condiciones de estrés osmótico. Este método es utilizado en estudios para investigar los efectos del estrés hídrico u osmótico en la germinación de semillas y el crecimiento de plántulas (Verslues et al., 2006; Marcora et al., 2008; Farooq et al., 2009).

Los ensayos de germinación se realizaron en el Instituto de Biología, Geobotánica y Jardín Botánico, de la Universidad de Martin-Luther, Halle (Saale), Alemania. Para el ensayo de germinación se utilizaron cajas de Petri de vidrio y papel filtro estéril con 10 ml de líquido, agua destilada en el caso del control ($\Psi = 0\text{MPa}$) (Michel & Kaufmann, 1973; Vilela et al., 1991) y el manitol ($\Psi = -0.8\text{MPa}$) como simulador de condiciones de estrés osmótico. Se armaron 706 placas de Petri, las que fueron separadas por peso de fruto, desde menor a 0.002 g a 0.012 g separando por intervalos de 1 mg y por tratamiento (con agua destilada y con manitol), posteriormente se mantuvieron húmedos los frutos añadiendo agua destilada (control) o Manitol cuando fue necesario.

Las cajas de Petri se colocaron en gabinetes de pruebas climáticas, modelo 2301 (RUMED, Laatzen, Alemania) con un rango de temperatura de 20°C de día, 10°C de noche, con una duración del día de, 12 horas de noche/12 horas de día para reflejar condiciones óptimas de germinación de frutos (Seltmann et al., 2007; Marcora et al., 2008) con condiciones de luz blanca fría (400-700nm).

Para evaluar la germinación in vitro, cada 2 o 3 días se visualizaron cada una de las cajas Petri, anotando en la hoja de cálculo la fecha y el número de observaciones de frutos con protrusión de la radícula (ISTA, 2006) y con los brotes con cotiledones completamente extendidos (formando un ángulo de 180°) durante 150 días. El porcentaje de germinación se calculó teniendo en cuenta el número de frutos con protrusión de la radícula (germinados), con respecto al número inicial de frutos puestos a germinar. Las variables de respuesta evaluadas fueron la proporción acumulada de frutos germinados por caja de Petri al final del experimento (porcentaje de germinación).

De las placas de Petri se extrajeron los brotes con los cotiledones completamente extendidos y se pesaron en balanza analítica de precisión ± 0.00005 g (Sartorius MC1 - AC 210S). Luego se fotografió cada uno sobre una hoja milimétrica, extendiendo la raíz para realizar la medición del largo de cotiledón y del brote (LongCot = longitud de un cotiledón en mm; LongBr = longitud del brote incluyendo la raíz en mm) con el programa IP-Win32 (Figura 5.1A). Cada brote se trasladó a una caja plástica rectangular (de hasta 12 plántulas por placa), con bolillas de vidrio de 1 mm de diámetro, 2 papeles de filtro recortados a medida, y agua destilada o manitol, según corresponda al tratamiento y se realizó su seguimiento para determinar la fecha de aparición de hojas verdaderas y/o la muerte de la plántula hasta 150 días con posterioridad al repique (completa necrosis de raíces y hojas), con el fin de analizar la supervivencia en condiciones de privación de nutrientes.

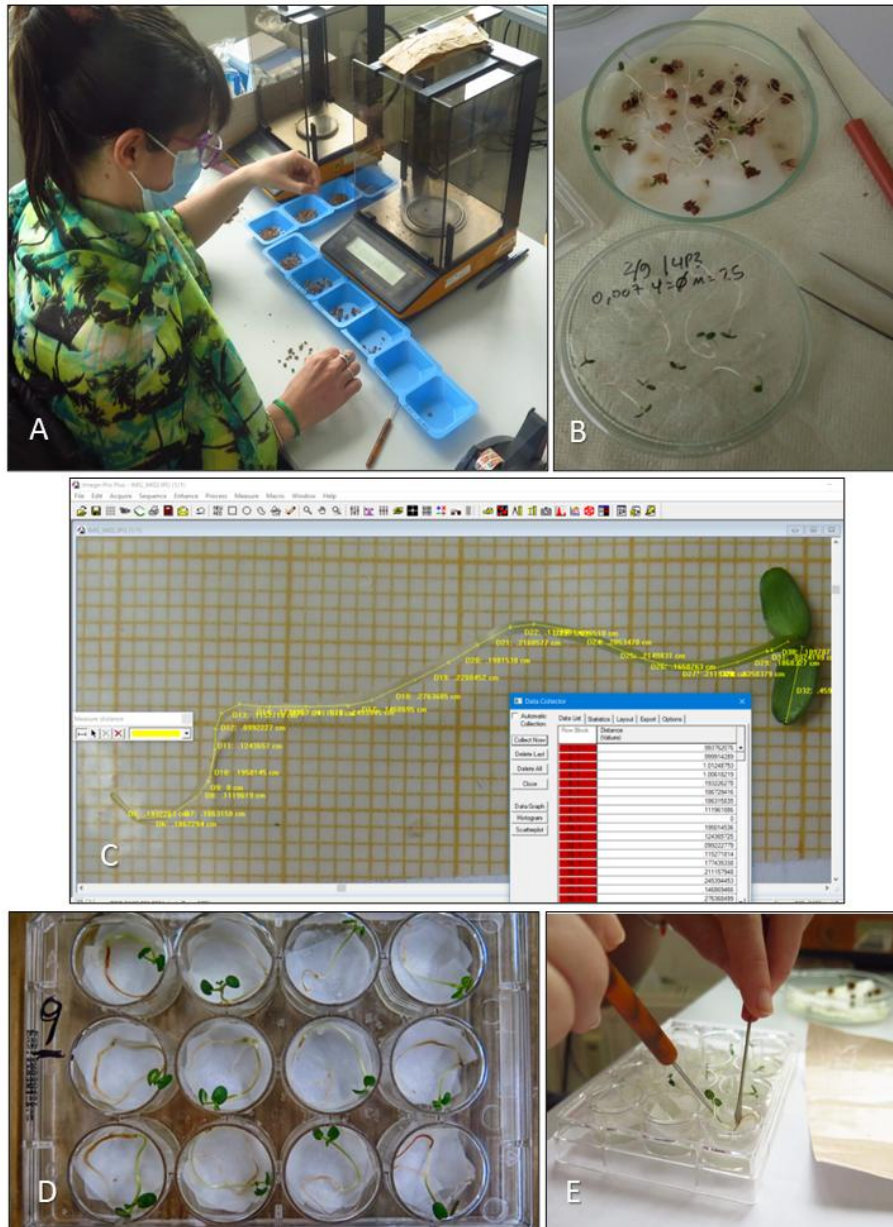


Figura 5.1: Proceso de experimento de germinación de frutos de *P. tarapacana* A) Pesado de frutos en balanza analítica, B) Caja de Petri con frutos y brotes de *P. tarapacana*, C) Fotografía de un brote de *P. tarapacana*, sobre hoja milimétrica, en el programa IP-Win32 para la medición del largo, D) y E) Brotes replicados ubicados en cajas plásticas, para su seguimiento.

Análisis de datos

Se ajustaron para cada forma de vida regresiones no lineales para calcular la producción de frutos por individuo con las siguientes variables y/o combinaciones: Altura total, cobertura, diámetro en la base. Se seleccionó el modelo que presentó el mejor ajuste general de acuerdo a los siguientes criterios: Criterio de información de Akaike (AIC), indicador que permite seleccionar un modelo estadístico basándose en las propiedades del método de máxima verosimilitud, seleccionando aquel que presenta el menor valor de AIC (Akaike, 1974) y que el

MSEError (cuadrado medio de error) y el Sigma (desviación estándar) sea lo más pequeño posible. Se realizó un ANOVA de una vía entre la producción de frutos por hectárea y la ubicación geográfica (Cerro Granada y Cerro Ramada), la elevación en m s.n.m. en los 4 niveles descriptos y la pendiente del terreno en los siguientes niveles: $\geq 0^\circ < 15^\circ$, $\geq 15^\circ < 30^\circ$ y $\geq 30^\circ$.

Se realizó un ANOVA de una vía entre el porcentaje de germinación total, y como factores, el origen de elevación (baja (<4400 m s.n.m.), dos valores intermedios (4400-4600 y 4600-4800 m s.n.m.) y alta (>4800 m s.n.m.), y tratamiento testigo ($\Psi = 0$ MPa) y de sequía ($\Psi = -0.8$ MPa). Además, se realizaron análisis de varianza entre el tiempo en días para la germinación total (frutos germinados sobre frutos totales), de aparición de hojas verdaderas (número de brotes con hojas verdaderas sobre frutos totales) y la muerte de la plántula (número de brotes muertos sobre brotes total) hasta 150 días con posterioridad al repique, utilizando como factores a la elevación y el peso del fruto para los tratamientos testigo (agua destilada) y con manitol ($\Psi = -0.8$ MPa).

Cuando el ANOVA indicó una diferencia, se realizaron pruebas post-hoc de Tuckey ($p < 0.05$). En todos los casos, las pruebas de normalidad se realizaron mediante la prueba de Kolmogorov-Smirnov, mientras que la homogeneidad de varianzas (homocedasticidad) se analizó mediante la prueba de Levene. En caso de incumplimiento de los supuestos, se aplicaron métodos no paramétricos (Kruskal-Wallis) y las diferencias se determinaron por comparación de medias con la prueba de Conover-Iman a $p < 0.05$.

5.4 Resultados

Producción de frutos

La estructura arbórea de los individuos muestreados de *P. tarapacana* presentaron una marcada variabilidad en el DAB, H, CC y producción de frutos (Tabla 5.1). Se estimó una producción promedio de 811 ± 117 (promedio \pm error estándar) frutos por individuo, variando entre 0 y 5232. Las formas de vida que mostraron una mayor producción de frutos fueron Ar (5232 Fr.ind^{-1}) y Sh (5136 Fr.ind^{-1}), provenientes de individuos robustos, con grandes DAB y alturas mayores a 2 m. Se observó una producción ligeramente inferior (4728 Fr.ind^{-1}) en individuos más pequeños de la forma de vida Dt, pero teniendo en cuenta el promedio fue el de mayor producción (1596 Fr.ind^{-1}).

Forma		CC ($\text{cm}^2 \cdot \text{ind}^{-1}$)	DAB (cm)	HT (cm)	PFPT (Fr.ind^{-1})
Ar	Min	425.0	1.0	22.5	0

	Prom	5971.5	11.0	107.6	949
	Max	21572.0	26.0	256.0	5232
Dt	Min	298.7	4.0	46.0	2
	Prom	4734.2	12.6	134.0	1596
	Max	10917.1	20.5	206.0	4728
Sh	Min	1311.7	2.2	31.0	1
	Prom	11775.1	7.8	101.7	783
	Max	47614.9	26.0	247.0	5136
Bt	Min	3639.9	1.1	31.0	2
	Prom	10301.4	4.5	60.4	150
	Max	16517.7	12.0	84.5	738
Total	Min	298.7	1.0	22.5	0
	Prom	9017.2	8.7	99.8	811
	Max	47614.9	26.0	256.0	5232

Tabla 5.1. Rangos de las variables cobertura, diámetro en la base, altura total y producción de frutos en diferentes formas de vida de *P. tarapacana* en el Altiplano argentino. PFPT: Producción de frutos de *P. tarapacana* en número de frutos por individuo, H: Altura total en cm, CC: Cobertura de copa en cm², DAB: Diámetro en cm en la base, arborescente (Ar), árboles enanos (Dt), arbustos (Sh) o brousse tigrée (Bt), Min: mínimo, Prom: promedio, Max: máximo.

Se realizó un modelo para la predicción de producción frutos de *P. tarapacana* (PFPT), en número de frutos por individuo para diferentes formas de vida, utilizando las variables DAB, H y CC. Los resultados de la regresión no lineal entre PFPT y las variables analizadas se presentan en la Tabla 5.2.

Forma	Modelo	MSError	Sigma	AIC	Estimate	S.E.	p-value
Ar	M1	878917.35	937.51	465.66	0.5164	0.0105	<0.0001
Dt	M1	1340557.68	1157.82	172.41	0.5600	0.0128	<0.0001
Sh	M1	373921.20	611.49	614.10	0.4896	0.0058	<0.0001
Bt	M1	34208.03	184.95	215.42	0.3836	0.0198	<0.0001
Ar	M2	878857.81	937.47	465.66	0.8007	0.0162	<0.0001
Dt	M2	1278235.61	1130.59	171.94	0.8858	0.0195	<0.0001
Sh	M2	388845.96	623.58	615.63	0.8858	0.7369	<0.0001
Bt	M2	34790.61	186.52	215.69	0.5550	0.0293	<0.0001
Ar	M3	898521.10	947.90	466.28	0.1572	0.0239	<0.0001
Dt	M3	1222324.74	1105.59	171.49	0.3614	0.0614	<0.0001
Sh	M3	314407.62	560.72	607.34	0.0716	0.0057	<0.0001
Bt	M3	32483.17	180.23	214.59	0.0155	0.0040	<0.0001
Ar	M4	906117.75	951.90	466.52	92.2751	14.1269	<0.0001
Dt	M4	1938632.28	1392.35	176.10	140.9751	32.7595	0.0020
Sh	M4	430924.33	656.45	619.64	116.3557	11.3871	<0.0001
Bt	M4	31388.58	177.17	214.04	32.4434	8.1297	0.0012

Ar	M5	1963715.19	1401.33	488.17	1.9010	0.4936	0.0007
Dt	M5	1418284.31	1190.92	172.97	2.7831	0.0648	<0.0001
Sh	M5	459597.44	677.94	622.15	2.6330	0.0336	<0.0001
Bt	M5	35917.19	189.52	216.20	2.4859	0.1233	<0.0001
Ar	M6	882937.71	939.65	465.79	1.4535	0.0295	<0.0001
Dt	M6	1491727.56	1221.36	173.48	1.5204	0.0374	<0.0001
Sh	M6	349252.33	590.98	611.44	1.4575	0.0165	<0.0001
Bt	M6	33179.64	182.15	214.93	1.2394	0.0615	<0.0001
Ar	M7	905115.31	951.38	466.49	9.7847	1.4966	<0.0001
Dt	M7	1813414.48	1346.63	175.43	13.4878	2.9849	0.0014
Sh	M7	474838.01	689.08	623.42	9.2978	0.9734	<0.0001
Bt	M7	34042.32	184.51	215.34	2.6889	0.7314	0.0022
Ar	M8	905115.31	951.38	466.49	9.7847	1.4966	<0.0001
Dt	M8	1813414.48	1346.63	175.43	13.4878	2.9849	<0.0001
Sh	M8	474838.01	689.08	623.42	9.2978	0.9734	<0.0001
Bt	M8	34042.32	184.51	215.34	2.6889	0.7314	<0.0001
Ar	M9	868424.44	931.89	465.33	0.6134	0.0122	<0.0001
Dt	M9	1274585.17	1128.98	171.91	0.6741	0.0148	<0.0001
Sh	M9	298284.56	546.15	605.29	0.5875	0.0059	<0.0001
Bt	M9	31002.83	176.08	213.84	0.4772	0.0216	<0.0001
Ar	M10	864195.22	929.62	465.19	0.4319	0.0086	<0.0001
Dt	M10	1315129.80	1146.79	172.22	0.4676	0.0105	<0.0001
Sh	M10	787796.33	887.58	643.17	0.3676	0.0176	<0.0001
Bt	M10	31364.41	177.10	214.03	0.3457	0.0159	<0.0001

Tabla 5.2. Ecuaciones obtenidas por regresión no lineal para la predicción de Producción de frutos de *Polylepis tarapacana* en número de frutos por individuo para diferentes formas de vida.

MSError: cuadrado medio de error; Sigma: desviación estándar; AIC: valor de los Criterios de Información de Akaike; Estimate: valor del parámetro; S.E.: Error estándar; p-value. Modelos: M1: $PFPT=(H*CC)^a$; M2: $PFPT=(CC)^a$; M3: $PFPT=a*(CC)$; M4: $PFPT=a*(DAB)$; M5: $PFPT=(DAB)^a$; M6: $PFPT=(H)^a$; M7: $PFPT=a*(H)$; M8: $PFPT=(DAB*H)^a$; M9: $PFPT=(DAB*CC)^a$ y M10: $PFPT=(DAB*CC*H)^a$ donde: PFPT: Producción de frutos de *Polylepis tarapacana* en número de frutos por individuo, H: Altura total en cm, CC: Cobertura en cm^2 DAB: Diámetro en cm en la base, arborescente (Ar), árboles enanos (Dt), arbustos (Sh) o brousse tigrée (Bt). En negrita el modelo seleccionado.

El modelo seleccionado por su mejor ajuste general en MSError (entre 31002.83 y 1274585.17), Sigma (entre 176.08 y 1128.98) y AIC (entre 171.91 y 605.29) fue el M9: $PFPT=(DAB*CC)^a$ donde: PFPT: Producción de frutos de *P. tarapacana* en número de frutos por individuo, H: Altura total en cm, CC: Cobertura en cm^2 y "a" es el parámetro de la ecuación, que toma diferentes valores para cada forma de vida. El modelo presentó una tendencia significativa positiva en relación a la producción de frutos y el DAB de *P. tarapacana* (Figura 5.2). Debido a las diferentes formas de vida que presentan los individuos, la cantidad de frutos

que producen es diferente. Se observa que para un mismo DAB e igual CC promedio (9017 cm²), las formas de vida Dt duplican la producción de frutos en comparación con Ar y Sh. Además, la forma de vida Bt, siempre muestra una producción menor de frutos, comparando a las otras formas de vida.

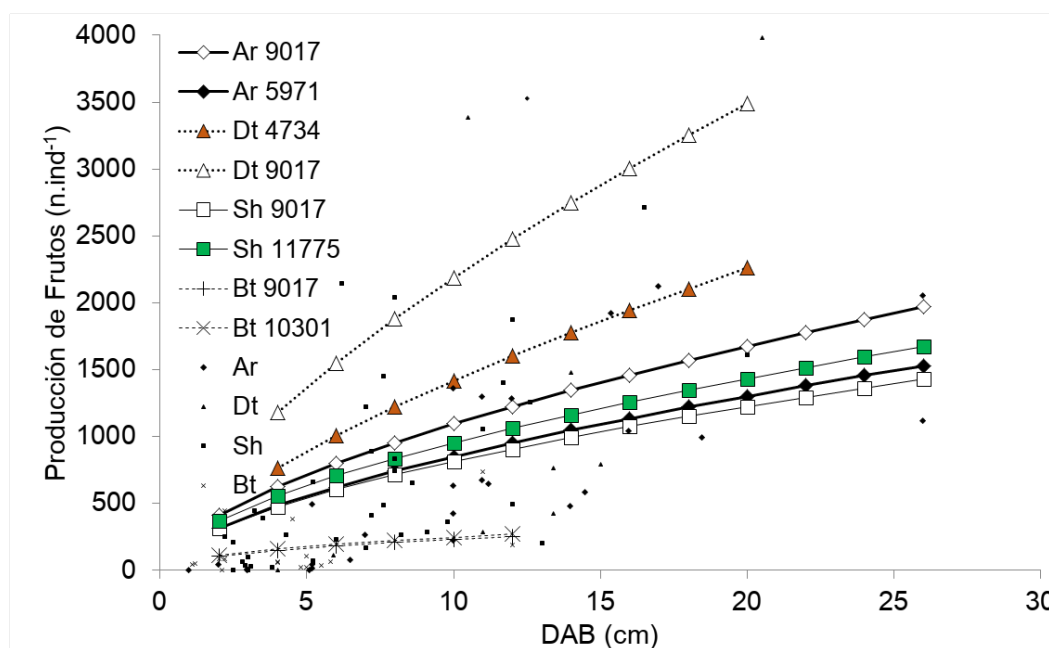


Figura 5.2. Producción de frutos de *P. tarapacana* en número de frutos por individuo en relación a la cobertura promedio, cobertura por forma de vida y el diámetro en la base. Modelo utilizado: Producción de frutos de *P. tarapacana* en número de frutos por individuo = $(DAB \cdot CC)^a$ donde: DAB: diámetro a la base y CC: Cobertura en cm². Forma de vida: arborescente (Ar), árboles enanos (Dt), arbustos (Sh) o brouse tigrée (Bt). El modelo se presenta con un valor de CC como valor promedio general de 9017 cm² y valores promedio para cada forma de vida (Ar: 5971 cm², Dt: 4734 cm², Sh: 11775 cm² y Bt: 10301 cm²) "a" es el parámetro de la ecuación, que toma diferentes valores para cada forma de vida.

La producción de frutos por hectárea mostró un promedio de 1075044.8 ± 751667.1 Frutos.ha⁻¹, no presentó diferencias significativas dadas por la ubicación geográfica (Cerro Granada 1305822.2 ± 854765.5 y Cerro Ramada con 767341.5 ± 458002.3 , $H=2.64$ $p= 0.1042$), tampoco se observaron diferencias dadas por la elevación en m s.n.m. (<4400 : 1252634.5 ± 706230.7 Frutos.ha⁻¹ \pm SD; $\geq 4400 < 4600$: 858252.8 ± 782026.6 ; $\geq 4600 < 4800$: 1072967.1 ± 495886.8 y ≥ 4800 : 1225066.9 ± 1062642.7 ; $H=2.18$ $p=0.5365$). La pendiente del terreno no influyó con la producción de frutos Kruskal Wallis Test ($\geq 0^\circ < 15^\circ$: 907201.4 ± 569372.9 ; $\geq 15^\circ < 30^\circ$: 1075539.3 ± 840811.3 ; $\geq 30^\circ$: 1994474.5 ± 339348.3 ; $H=3.56$ $p=0.1687$).

Peso de frutos de *P. tarapacana*

El peso promedio por fruto fue de 0.0055 g y varió entre 0.0025 y 0.0174 g. En relación al peso de los frutos, su frecuencia presentó un marcado desplazamiento de la moda hacia la derecha a medida que aumenta la elevación donde los frutos más livianos corresponden a las elevaciones más bajas (Figura 5.3).

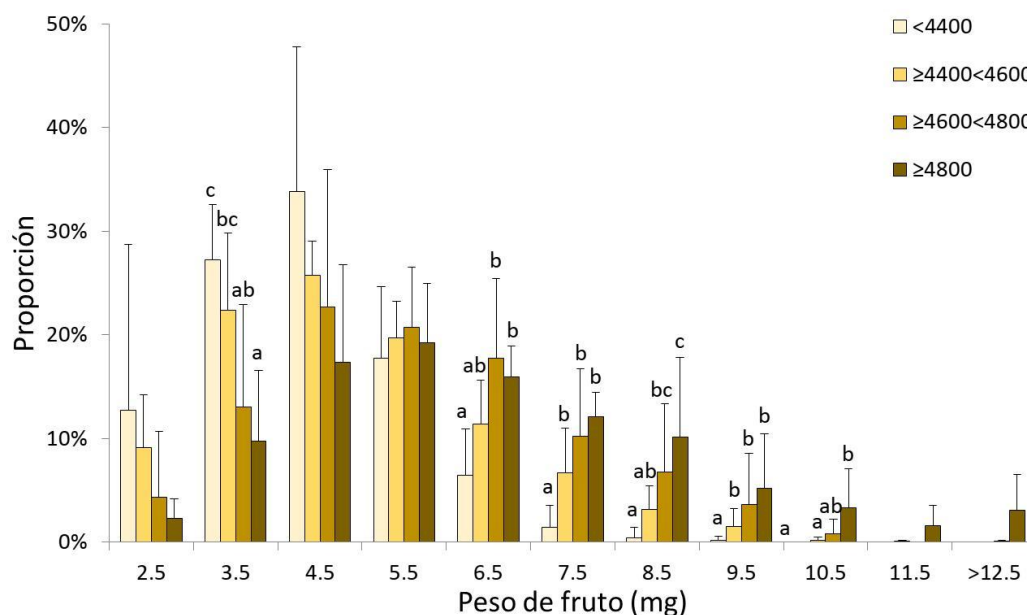


Figura 5.3. Histograma de frecuencia en porcentaje del peso de frutos de *P. tarapacana* en un gradiente de elevación. Elevación en m s.n.m. Las diferencias se determinaron mediante comparaciones de medias con la prueba de Conover-Iman a $p < 0.05$.

La mayor frecuencia de frutos livianos (menores o iguales a 4.5 mg) se encontraron en elevaciones bajas (4400 m s.n.m.), mientras que los frutos pesados (mayores o iguales a 7.5 mg) se encontraron en elevaciones altas (>4800 m s.n.m.). En elevaciones bajas la mayor proporción (35%) de frutos encontrados fueron de peso 4.5 mg, y a elevaciones altas la mayor proporción (20%) de frutos encontrados fue de 5.5 mg. Del total de frutos colectados en campo, el 11.4% fueron frutos pesados (>7 mg) y la mayor cantidad fueron frutos livianos 42.7% (3 – 5 mg). Y del total de frutos colectados en campo, 33.7% fueron colectados en altas elevaciones (>4800 m s.n.m.) y el 13.3% provenía de elevaciones bajas (<4400 m s.n.m.).

Viabilidad, germinación y supervivencia de *P. tarapacana*

Los resultados de germinación presentaron diferencias dadas por la elevación y el peso de los frutos (Tabla 5.3), con un promedio general de 18.3% de germinación. Con el tratamiento con Manitol ($\Psi = -0.8$) la germinación de *P. tarapacana* muestra una disminución significativa (9.5%)

y este impacto se observó tanto en el origen de elevación como en el peso del fruto. A elevaciones bajas, el porcentaje de germinación es significativamente mayor (de 4.4% en semillas livianas (<3 mg) a 63.6% de semillas pesadas (>7mg)), siendo más del doble que en elevaciones superiores (0.6% de semillas livianas y 18.3% de semillas pesadas).

VARIABLES	Factor	n	$\Psi=0$	$\Psi=-0.8$
Elevación (m s.n.m.)	<4400	19	28.6±3.8 b	15.6±3.5 b
	≥4400<4600	36	26.4±2.7 b	17.4±2.5 b
	≥4600<4800	26	11.4±3.2 a	2.9±2.9 a
	≥4800	23	9.9±3.4 a	2.7±3.1 a
	F		8.71	7.48
	p		<0.0001	0.0001
Peso de frutos (mg)	<4	26	0.5±3.2 a	0.7±3.0 a
	≥4<6	28	8.5±3.1 a	4.1±2.8 ab
	≥6<8	28	22.7±3.1 b	11.7±2.8 b
	≥8	22	44.2±3.6 c	23.6±3.3 c
	F		31.25	11.50
	p		<0.0001	<0.0001

Tabla 5.3. ANOVA del porcentaje de germinación discriminados por elevación y peso de frutos para los tratamientos con manitol ($\Psi=-0.8$) y sin manitol ($\Psi=0$). Las diferencias se determinaron mediante comparaciones de medias con la prueba de Conover-Iman a $p < 0.05$.

En cuanto al porcentaje de germinación, el peso del fruto presentó una marcada diferencia entre frutos livianos y pesados. Los frutos con un peso inferior a 4 mg presentaron un porcentaje de germinación inferior al 1%, tanto para el tratamiento control como para el de Manitol. A medida que el peso del fruto aumenta, el porcentaje de germinación es mayor, alcanzando valores de 44.2% en frutos de más de 8 mg.

El tratamiento de estrés osmótico aplicado en la germinación de frutos de *P. tarapacana* presentó diferencias significativas en el peso del brote con cotiledones extendidos y en la longitud del brote, siendo mayor (brotes más pesados y largos) en el tratamiento control. Sin embargo, la longitud del cotiledón no presentó diferencias debido a los cambios de potencial (Tabla 5.4).

Con respecto al factor elevación, las diferencias observadas corresponden a un aumento creciente del peso del brote, es decir, el peso del brote a elevaciones inferiores a 4400 m s.n.m. presentó el menor valor, tanto para el tratamiento control como para el de estrés osmótico. El largo del cotiledón presentó la misma tendencia que el peso del brote, sin embargo, la longitud del brote entre elevaciones intermedias (≥4400<4600 m s.n.m.) fueron los mayores observados, superando a las menores y mayores elevaciones. El gradiente del

peso de frutos presentó diferencias en el peso del brote y la longitud del cotiledón para los tratamientos control (0 MPa) y de estrés osmótico (-0.8 MPa), con valores mayores a medida que aumentaba el peso del fruto. La longitud del brote aumenta con el peso del fruto, excepto en el tratamiento con manitol, donde no se observaron diferencias (Tabla 5.4).

Variables	Factor	Ψ	n	PesoBr	LongCot	LongBr
Ψ	0	0	705	21.21 b	0.37	5.59 b
	-0.8	-0.8	275	12.56 a	0.36	1.89 a
	H			254.09	2.45	448.35
	p			<0.0001	0.1168	<0.0001
Elev	<4400	0	114	17.60 a	0.34 a	4.85 a
	$\geq 4400 < 4600$	0	257	22.20 b	0.37 b	6.06 c
	$\geq 4600 < 4800$	0	138	21.66 b	0.38 b	5.64 bc
	≥ 4800	0	196	21.70 b	0.38 b	5.40 ab
	H			24.88	36.42	27.63
	p			<0.0001	<0.0001	<0.0001
Elev	<4400	-0.8	50	11.50 ab	0.34 a	1.69 a
	$\geq 4400 < 4600$	-0.8	115	12.78 b	0.36 a	1.82 a
	$\geq 4600 < 4800$	-0.8	49	11.17 a	0.38 b	1.75 a
	≥ 4800	-0.8	61	14.12 c	0.38 b	2.27 b
	H			19.37	14.62	16.69
	p			0.0002	0.0022	0.0008
Elev	<4400	0 y -0.8	164	15.74 a	0.34 a	3.97 a
	$\geq 4400 < 4600$	0 y -0.8	372	19.29 b	0.37 b	4.70 b
	$\geq 4600 < 4800$	0 y -0.8	187	18.91 b	0.38 c	4.64 b
	≥ 4800	0 y -0.8	257	19.90 b	0.38 c	4.60 b
	H			27.65	48.06	9.04
	p			<0.0001	<0.0001	0.0287
PesoFr	<4	0	27	14.88 a	0.32 a	4.05 a
	$\geq 4 < 6$	0	219	18.37 b	0.35 a	5.33 b
	$\geq 6 < 8$	0	256	20.90 c	0.37 b	5.73 c
	≥ 8	0	203	25.46 d	0.40 c	5.92 c
	H			69.99	50.59	20.61
	p			<0.0001	<0.0001	0.0001
PesoFr	<4	-0.8	6	10.36 a	0.31 a	2.55
	$\geq 4 < 6$	-0.8	89	11.77 a	0.35 a	1.82
	$\geq 6 < 8$	-0.8	125	12.52 a	0.37 b	1.87
	≥ 8	-0.8	55	14.20 b	0.40 c	1.98
	H			12.42	24.27	2.63
	p			0.0061	<0.0001	0.4511
PesoFr	<4	0 y -0.8	33	14.06 a	0.32 a	3.77 a
	$\geq 4 < 6$	0 y -0.8	308	16.40 b	0.35 b	4.29 a
	$\geq 6 < 8$	0 y -0.8	381	18.22 c	0.37 c	4.49 a

	≥8	0 y -0.8	258	23.06 d	0.40 d	5.03 b
H				80.25	73.43	14.21
p				<0.0001	<0.0001	0.0026

Tabla 5.4. Variables morfométricas (PesoBr: peso del brote con cotiledones extendidos, LongBr: longitud del brote y LongCot: longitud del cotiledón) de los brotes de *P. tarapacana* bajo tratamientos de estrés osmótico discriminados por Elev: elevación (m s.n.m.) y PesoFr: peso de frutos (mg). Ψ = tratamiento de potenciales osmóticos, donde control $\Psi=0$ MPa y déficit hídrico $\Psi=-0.8$ MPa, las diferencias se determinaron mediante comparaciones de medias con la prueba de Conover-Iman a $p < 0.05$.

El análisis de germinación, el crecimiento y la supervivencia de plántulas en relación al tiempo, considerando factores como la elevación y el peso de los frutos, reveló diferencias significativas en algunos casos (Figura 5.4). Estas se observaron en el índice de germinación (frutos germinados/frutos totales), donde los frutos del grupo control ($\Psi=0$ MPa) germinaron en un tiempo menor en comparación con los frutos tratados con Manitol ($\Psi=-0.8$ MPa). Además, los frutos provenientes de elevaciones más bajas exhibieron un índice de germinación más alto, mientras que los frutos de elevaciones más altas presentaron un índice de germinación menor. Esta diferencia se observó tanto en los frutos de control como en los tratados con manitol (Figura 5.4A). En relación al peso de los frutos, se observaron diferencias significativas en el índice de germinación. Los frutos más pesados demostraron un mayor índice de germinación, mientras que los frutos más ligeros mostraron un índice de germinación menor (44% y 0.4% respectivamente), y este patrón se mantuvo constante en ambos tratamientos. No hubo diferencias significativas con respecto al peso del fruto y el tiempo de germinación, lo cual presentó variabilidad, pero se observó una tendencia en los frutos del grupo control germinaron en menos tiempo en comparación con los tratados con manitol (Figura 5.4B).

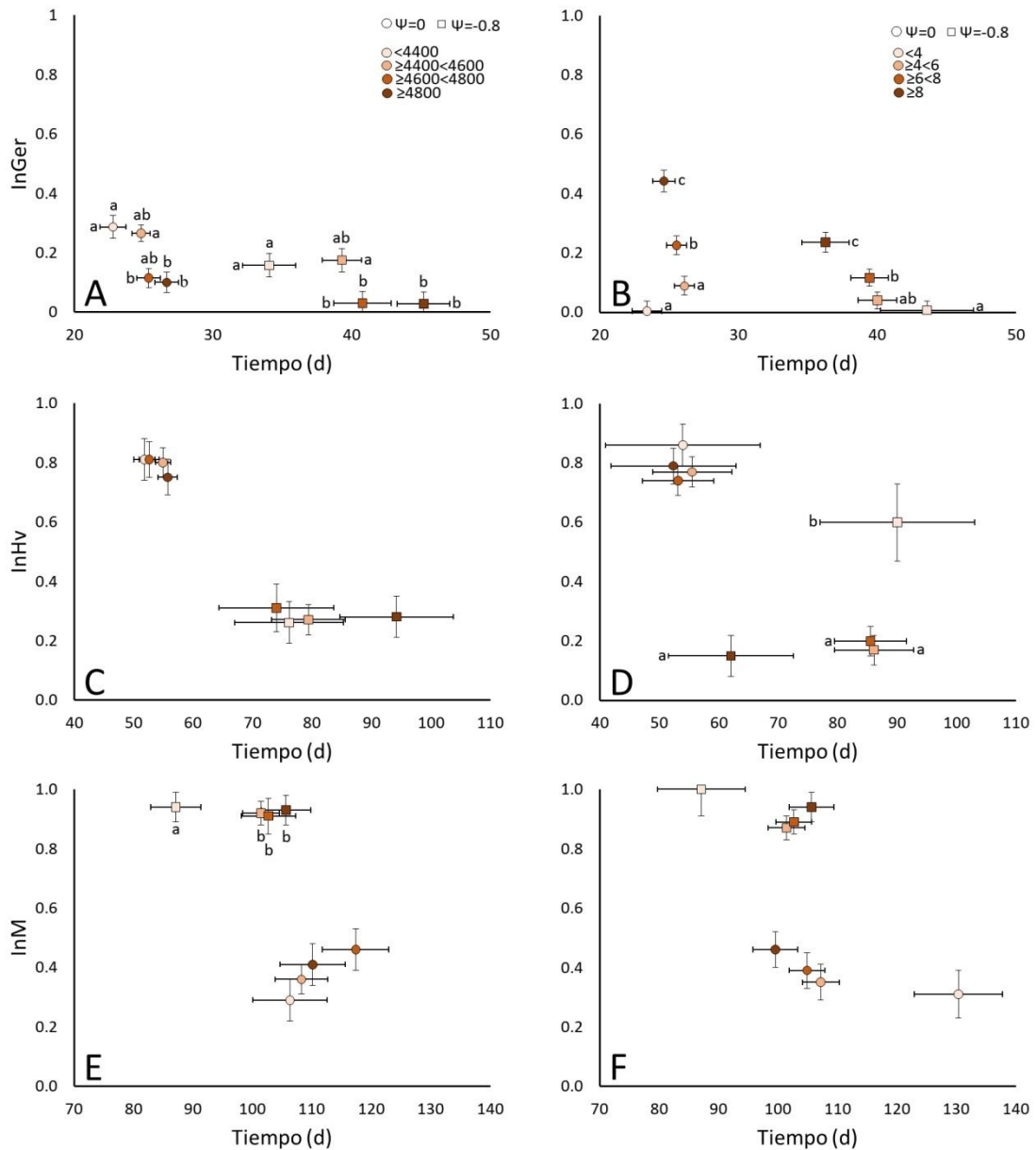


Figura 5.4. Análisis de varianza entre el tiempo en días para apertura total de cotiledones en el brote (A y B), de aparición de hojas verdaderas (C y D) y la muerte de la plántula (E y F) hasta 150 días con posterioridad al repique, utilizando como factores a la elevación (A, C y E) y el peso del fruto (B, D y F) para los tratamientos control ($\Psi=0$) y con manitol ($\Psi=-0.8$). Elevación en $<4400 \geq 4400 < 4600 \geq 4600 < 4800 \geq 4800$ m s.n.m. Peso en $<4 \geq 4 < 6 \geq 6 < 8 \geq 8$ mg.

InGer: Índice de germinación en: frutos germinados/frutos total, InHv: Índice de Hojas Verdaderas en: número de brotes con hojas verdaderas/frutos total, InM: Índice de Muerte en: número de brotes muertos/brotes total, círculo: $\Psi=0$: tratamiento control, cuadrado: $\Psi=-0.8$: tratamiento de estrés osmótico con manitol, Elevación (incremento de elevación=aumento tonalidad de color) en m s.n.m.; Peso de frutos (incremento de peso=aumento tonalidad de color) en mg. Tiempo (d): Tiempo en días. Las barras indican la desviación estándar de cada eje. Las diferencias dadas en el eje Y, se muestran a la derecha o izquierda de los puntos. Las diferencias se determinaron mediante comparaciones de medias con la prueba de Tuckey a $p < 0.05$.

No se encontraron diferencias significativas en el desarrollo de hojas verdaderas en los brotes con el factor elevación. Sin embargo, se observó una diferencia notable entre los brotes provenientes de frutos de control y los de frutos sometidos a estrés osmótico, donde el 80.1% de los brotes repicados de los frutos del control desarrollaron hojas verdaderas, mientras que sólo el 35% de los brotes de los frutos bajo estrés osmótico desarrollaron hojas verdaderas. Además, el desarrollo de hojas verdaderas en los brotes sometidos a estrés osmótico tiende a ser más prolongado en el tiempo (Figura 5.4C). En cuanto al peso de los frutos de control, no se observaron diferencias significativas en el desarrollo de hojas verdaderas, aunque se registró una alta variabilidad. Sin embargo, se observaron diferencias significativas con el peso de los frutos sometidos a manitol. Los frutos más livianos desarrollaron hojas verdaderas en un 60%, en comparación con los frutos más pesados, de las cuales menos del 20% desarrolló hojas verdaderas. Cabe destacar que el desarrollo de hojas verdaderas en los brotes provenientes de frutos más livianos requirió un período más prolongado (90 días). Las hojas verdaderas de los frutos del grupo control emergieron aproximadamente a los 50 días, mientras que, en los frutos expuestos a manitol, este evento se registró alrededor de los 70 días, sin presentar diferencias significativas entre ambos grupos (Figura 5.4D).

Finalmente, se analizó el índice de mortalidad, donde se observó que los frutos sometidos a estrés osmótico presentaron una mortalidad superior en comparación con los frutos control, los cuales registraron una mortalidad del 40%, frente a un 90% de mortalidad que presentaron los frutos sometidos a estrés osmótico. Además, aunque se observó que los frutos procedentes de elevaciones más bajas tendieron a tener un tiempo de vida más corto en comparación con los provenientes de elevaciones más altas, esta diferencia no fue estadísticamente significativa (Figura 5.4E). En cuanto al peso de los frutos, no se encontraron diferencias significativas en la mortalidad, aunque se apreció una tendencia similar (mayor mortalidad y velocidad de mortalidad en los frutos sometidos a manitol en comparación con los de control). Además, se observó que los frutos más ligeros tendían a mantenerse vivos durante un período más prolongado antes de morir (Figura 5.4F).

5.5 Discusión

La comprensión integral de la reproducción sexual de *Polylepis tarapacana* a lo largo de su rango altitudinal ha sido escasamente abordada en la literatura científica (Renison et al., 2018). Además, no se han realizado estudios que consideren el estrés osmótico sobre la

germinación y desarrollo de plántulas de *P. tarapacana*, por lo que este capítulo busca ampliar el conocimiento sobre estos aspectos.

Producción de frutos

La producción de frutos de *P. tarapacana*, presento valores muy similares a los presentados para *Polylepis australis* Bitter por Simoes Macayo & Renison (2015), donde la producción promedio para *P. tarapacana* fue de 811 ± 117 (promedio \pm error estándar) frutos por individuo (variando entre 0 y 5232) y para *P. australis* una producción promedio de 770 ± 99 frutos por individuo (variando entre 2 y 16.332). La producción de frutos de *P. tarapacana* varió según el tamaño y las formas de vida de los individuos, donde aquellos con mayor DAB y H, presentaron una mayor producción de frutos. Por otro lado, cuando se consideraron la misma cobertura y DAB, la forma de vida Dt fue la de mayor producción de frutos. Sin embargo, los individuos Sh y Ar presentaron la mitad de la producción. Los individuos más pequeños con forma de vida Bt tuvieron la menor producción de frutos promedio. Esto coincide con observaciones realizadas por Domic et al. (2013) en individuos de *Polylepis tomentella* Wedd. (especie de características similares y que habita en el rango altitudinal inmediato inferior a *P. tarapacana*) donde identificaron diferencias en la producción de frutos asociadas al porte forestal, demostrando una relación positiva entre el tamaño de las ramas y la producción de frutos. Los árboles produjeron tres veces más frutos (24.0 ± 2.7 frutos/rama), que los arbustos (9.3 ± 1.3 frutos/rama). Cuyckens et al. (2021), también informaron diferencias en la producción de frutos en *P. tarapacana* en relación al tamaño de los individuos de, identificando tanto individuos monofustales como individuos con un crecimiento arbustivo. Sin embargo, no realizaron una distinción entre las diversas formas de vida presentes en *P. tarapacana* y es posible que las diferencias que encontraron en la producción de frutos se deban a las variaciones en las formas de vida. Entre los modelos de producción de frutos evaluados, aquel que consideró tanto el DAB como la cobertura logró el mejor ajuste estadístico, en ambos casos, se observó una correlación positiva entre la producción de frutos y el tamaño del individuo de *P. tarapacana*. Resultados similares fueron reportados por Domic et al. (2013) en su estudio con individuos de *P. tomentella* en bosques de Bolivia, donde el modelo más parsimonioso incorporó el diámetro en la base y el área del dosel de *P. tomentella* y el tamaño de la planta maternal se asoció positivamente con una mejor calidad de semilla y rendimiento de la plántula (Domic et al., 2020). Esto podría estar asociado a que los individuos más grandes, con mayor porte, tendrían una mayor capacidad para invertir reservas en la reproducción sexual en vez de invertirlas en otras funciones, como crecimiento y mantenimiento de tejidos (Berry & Gorchoy, 2007; Domic et al., 2020) además los individuos

más grandes podrían contar con una mayor capacidad para capturar la luz solar y presentar raíces comparativamente más grandes y profundas en comparación con los arbustos. Esta característica les conferiría la posibilidad de captar mayores cantidades de agua, disminuyendo así el estrés hídrico durante la época seca (Snook et al., 2005, Domic et al., 2020). Estos resultados demuestran que el tamaño del fruto y el tamaño de la planta maternal durante el establecimiento temprano de las plántulas son cruciales para la persistencia.

Producción de frutos por unidad de superficie de bosques y arbustales de *P. tarapacana*

En situaciones de recursos limitados una planta puede asignar estos recursos a menos frutos, pero de mayor tamaño, o a muchos frutos, pero de menor tamaño (Harper et al., 1970; Smith & Fretwell, 1974). Sin embargo, en condiciones ambientales estresantes, la presión de selección para frutos más grandes podría prevalecer sobre la presión de selección para una mayor cantidad de frutos, pero pequeños (Westoby et al., 1992). Esta prevalencia se debe a que las especies con frutos más grandes tienen una mayor supervivencia durante el establecimiento en comparación con aquellas con frutos más pequeños (Westoby et al., 1997; Pluess, 2005). La relación entre la producción de frutos y la ubicación y la topografía en las especies de *Polylepis* sp. ha sido poco explorada en la literatura. Marcora et al. (2008) analizaron la producción de frutos en individuos de *P. australis* en Argentina, utilizando un índice que asignaba un valor de 1 a 6 a cada árbol según la cantidad de semillas producidas. Sus hallazgos indicaron un óptimo en la producción de frutos para *P. australis* a elevaciones intermedias (1800 m s.n.m.) con una disminución en la producción y en el tamaño de los frutos en los extremos de su rango altitudinal, donde pueden experimentar un estrés adicional. Por lo tanto, los individuos en elevaciones más bajas pueden no tener la misma capacidad de reproducción que los individuos que se encuentran a elevaciones óptimas en su rango altitudinal (Cierjacks et al., 2008). En contraste, en la presente tesis, no se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre la producción de frutos y factores como la ubicación geográfica ($H=2.64$ $p=0.1042$), elevación ($H=2.18$ $p=0.5365$) y pendiente ($H=3.56$ $p=0.1687$) en los bosques y arbustales de *P. tarapacana*. Sin embargo, sería de gran interés llevar a cabo futuros estudios que consideren la producción de frutos de *P. tarapacana* y en otras especies del género en Argentina, a nivel de individuo y superficie, y analicen su relación con variables ambientales.

Peso de frutos de *P. tarapacana* en relación al gradiente altitudinal

El peso de los frutos y semillas representa un carácter crítico en el ciclo de vida de una planta, ya que puede influir significativamente en el proceso de regeneración de una población. En

condiciones adversas o con una fuerte presión competitiva, las semillas más grandes pueden tener un éxito superior en el proceso de establecimiento, debido a que ofrecen mayores reservas para el desarrollo de las plántulas (Hendrix et al., 1991; Leishman, 2001; Moles & Westoby, 2004). Los frutos de *P. tarapacana* fueron ligeramente más pesados (0.0055 g promedio) en comparación con otras especies del género, como el caso de *P. australis* (peso promedio por semilla de 0.0047 g) (Macayo & Renison, 2015). Posiblemente responde a una estrategia o adaptación a habitar áreas más elevadas (Leishman, 2001; Moles & Westoby, 2004). Este patrón también fue observado por Cuyckens et al (2021) quienes observaron que las especies que habitan a elevaciones más altas, *P. tomentella* y *P. tarapacana*, presentaron frutos de mayor peso en comparación con *P. australis* y *Polylepis hieronymi* Pilg. que se encuentran a elevaciones más bajas. Como se comentó previamente, la variación en el peso del fruto puede considerarse una medida indirecta del éxito reproductivo (Moles & Westoby, 2004). Las investigaciones que han abordado la variación en el peso de semillas de especies de alta montaña a lo largo del gradiente de elevación describen un aumento en el peso con la elevación; sin embargo, otros estudios han observado una disminución o ninguna alteración en el peso de las semillas con el aumento de la elevación (Pluess et al., 2005). En relación al peso de los frutos de *P. tarapacana*, se observó una tendencia positiva significativa en la distribución altitudinal, donde los frutos más pesados (iguales o mayores a 7.5 mg) se hallaron a elevaciones superiores a 4800 m s.n.m., mientras que los frutos más livianos (menores o iguales a 4.5 mg) predominaron en elevaciones inferiores a 4400 m s.n.m. Este patrón altitudinal guarda similitudes con lo planteado por Marcora et al. (2008) en *P. australis*, donde se identificó que tanto los frutos más livianos ($p= 0.010$) como los más pesados ($p= 0.003$) presentaron una masa significativamente mayor en elevaciones intermedias. Esto podría deberse a que el peso de los frutos podría estar respondiendo a diferentes condiciones ambientales, dado que pueden afectar el desarrollo y el peso de los frutos (Wolfe, 1995). Este patrón también se observa en otras montañas del mundo, en un estudio con 29 especies de plantas en un gradiente de elevación en los Alpes Suizos, Pluess et al. (2005) identificaron semillas significativamente más pesadas en las especies alpinas. Este fenómeno se lo atribuyen a que la selección favorece la formación de semillas más grandes en especies de elevaciones más altas, o que las especies de semillas más grandes son favorecidas a mayores elevaciones, posiblemente debido a que las condiciones ambientales más desafiantes en estas elevaciones otorgan una ventaja a las plántulas que provienen de semillas más grandes. Sin embargo, la selección de semillas más grandes en elevaciones altas podría enfrentar limitaciones causada por la corta duración de la temporada de crecimiento (Pluess et al., 2005).

Viabilidad, germinación y supervivencia en relación a la elevación y sequía en *P. tarapacana*

Los estudios de germinación del género *Polylepis* reportan valores bajos, pero variables según la especie y las condiciones ambientales donde se desarrollan (Marcora et al., 2008; Domic et al., 2013; Gareca et al., 2018; Vega, 2018; Domic et al., 2020; Cuyckens et al., 2021). El promedio general de germinación de *P. tarapacana* en este estudio fue del 18.3%, ligeramente superior al 6.5% reportado por la Compañía Minera Doña Inés de Collahuasi SCM (2011) en Chile, donde los valores oscilaban entre 0 y 13%. Reyes (2013) también realizó ensayos de germinación y propagación de *P. tarapacana* en invernadero en la región de Antofagasta, Chile, obteniendo un promedio del 13.9%, similar al de la Compañía Minera. Ambos estudios chilenos reportaron valores de germinación más bajas en comparación con los registrados para esta especie en Argentina. Estudios de germinación de otras especies del género, han arrojado valores bajos a medios de germinación, con tasas medias que oscilan entre el 10% y el 23% para *P. tomentella* (Domic et al. 2017), 17% para *Polylepis besseri* Hieron (Gareca et al., 2012) y 34.2% para *P. australis* (Simoes Macayo & Renison, 2015). Estos hallazgos indican que la principal limitación para la regeneración de *Polylepis* radica en la baja proporción de frutos viables producidos por sus árboles (Gareca et al., 2018).

Asimismo, estudios sobre la relación entre el peso de las semillas y la germinación han mostrado resultados variables (Stamp, 1990; Vera, 1997; Seltmann et al., 2007), por ejemplo, estudios de *P. tomentella* en Bolivia (Domic et al., 2020) y *P. australis* en el centro de Argentina (Seltmann et al., 2007; Marcora et al., 2008) indican una relación positiva entre el peso de los frutos y la germinación. En contraste, Bu et al. (2007) encontraron una correlación negativa significativa entre el peso de la semilla y la germinación, en un amplio conjunto de especies alpinas del Tíbet. En el presente estudio, el peso de los frutos de *P. tarapacana* mostró una clara influencia en la germinación. Los frutos que pesaban menos de 4 mg presentaron un porcentaje de germinación inferior al 1%, tanto en el tratamiento con agua como en el de Manitol. A medida que el peso de los frutos aumentaba, se observó un incremento significativo en la germinación, alcanzando valores de hasta 44.2% en frutos que pesaban más de 8 mg. Valores similares describen Marcora et al. (2008) para *P. australis*. Aunque el aumento del peso de los frutos dentro de las especies generalmente se correlaciona con un aumento en la germinación de las semillas (Cordazzo, 2002; Hitchmough & Vera, 2002), esta correlación no siempre se mantiene constante (Bu et al., 2007). En entornos desafiantes o en situaciones de alta competencia, los frutos o semillas de mayor tamaño pueden tener una ventaja en el proceso de establecimiento, ya que proporcionan mayores reservas para el crecimiento de las plántulas (Moles & Westoby, 2004). La hipótesis del efecto de reserva sugiere que las semillas

más grandes logran un mayor éxito debido a que retienen mayor contenido de reserva, el cual se emplea para el crecimiento, y mantenimiento de la plántula, lo que aumenta su supervivencia, especialmente en situaciones de estrés (Saverimuttu & Westoby, 1996, Wright & Westoby, 1999), esto se corrobora en la presente tesis ya que se observó este patrón. Asimismo, los frutos o semillas más ligeras podrían presentar una ventaja en términos de dispersión a mayores distancias (Seiwa & Kikuzawa, 1991; Moles & Westoby, 2004; Pluess et al., 2005), lo que podría ser beneficioso en determinados contextos, especialmente teniendo en cuenta que la dispersión en *P. tarapacana* se lleva a cabo mediante el viento (Seiwa & Kikuzawa, 1991; Moles & Westoby, 2004; Domic et al., 2013).

Por otro lado, se observó que, a elevaciones bajas, el porcentaje de germinación de los frutos de *P. tarapacana* es significativamente mayor, más del doble que en elevaciones superiores, siendo consistente con Cuyckens et al. (2021), quienes también encontraron que la germinación de *P. tarapacana* disminuye con la elevación. En contraste, Marcora et al. (2008) reportaron para *P. australis* una correlación positiva y significativa entre la elevación y la germinación de frutos más pesados (r^2 ajustado = 0.23, $p = 0.004$), mientras que para frutos más ligeros la relación no fue significativa ($p = 0.670$). Aunque varios estudios indican que la elevación influye en la germinación de las semillas (Lord, 1994; Vera, 1997), otros no encontraron diferencias o mostraron resultados contradictorios (Holm, 1994; Ellison, 2001; Miller & Cummins, 2001; Ter Borg, 2005) mostrando la complejidad y la necesidad de considerar múltiples factores en el estudio de este fenómeno. Renison y Cingolani (1998) señalaron que los frutos no viables son más comunes en poblaciones reducidas o aisladas de *Polylepis* sp. (posiblemente por la falta de polen para asegurar la fecundación), situación habitual en las poblaciones de *P. tarapacana* a elevaciones superiores a 4600 m s.n.m. (López et al. 2022), donde la menor disponibilidad de polen y la disminución de la precipitación anual (López et al., 2022) podrían explicar el bajo poder germinativo de los frutos provenientes de altas elevaciones. Considerando la cantidad y peso de los frutos recolectados a distintas elevaciones, se evidencia que, en elevaciones bajas, se recolectó un bajo porcentaje de frutos pesados, pero estos mostraron un alto porcentaje de germinación (64%). En contraste, en elevaciones más altas, se recolectó una gran cantidad de frutos, con una mayor proporción de frutos pesados en comparación con las bajas elevaciones, pero con un porcentaje de germinación notablemente bajo (18%).

El tratamiento con Manitol, que simula condiciones de sequía, resultó en una disminución significativa de más del 50% en la germinación de *P. tarapacana*. Este efecto se evidenció tanto al considerar el origen altitudinal como al evaluar el peso de los frutos, es decir, la

exposición a condiciones de sequía afectó negativamente la capacidad de germinación de los frutos de *P. tarapacana*, siendo este impacto consistente independientemente del origen altitudinal o el peso de los frutos. La germinación de los frutos se ve fuertemente influenciada por la disponibilidad de agua, como lo han demostrado investigaciones previas en *P. besseri* en Bolivia (Gareca et al., 2010) y en *P. australis* en Argentina (Cáceres et al., 2021). En *P. australis* el estrés osmótico (déficit hídrico) generó una reducción del rendimiento de la germinación ($p = 0.002$) como así también en la velocidad de germinación, independientemente del origen altitudinal de la semilla (Cáceres et al., 2021). En los sitios del presente estudio ubicados en la región Altoandina, se caracterizan por un clima seco y frío, con una precipitación anual que oscila entre 100 y 500 mm (Morales et al., 2018). Esta baja disponibilidad de agua podría explicar los menores porcentajes de germinación observados en los tratamientos con Manitol, que simulan condiciones de sequía. Esto es importante ya que modelos globales de cambio climático (Cuyckens et al., 2016; Morales et al., 2018) predice temperaturas más cálidas y una disminución de las precipitaciones anuales en el noroeste argentino, lo que podría tener implicaciones negativas para la supervivencia de *P. tarapacana*.

El tratamiento con manitol también mostró influir en el desarrollo de las plántulas de *P. tarapacana*. Se observó que los brotes provenientes de elevaciones altas presentaron mayor peso y frente al tratamiento con manitol, el peso fue constantemente menor (Control: 21.21 mg, Manitol: 12.56 mg) manteniendo la tendencia asociada al gradiente de elevación y al peso del fruto mencionada anteriormente. Esto puede compararse con el rendimiento disminuido observado en poblaciones de *P. australis* ante el estrés hídrico (Marcora et al., 2021). En cuanto a la longitud del brote, se observa el mismo patrón del peso del brote, los brotes obtenidos de frutos expuestos a manitol fueron consideradamente más cortos (1.89 cm) que los brotes obtenidos del control (5.59 cm), en cambio el largo de los cotiledones no mostró diferencias significativas. En *P. australis* también describen una reducción del tamaño y biomasa de las plántulas como respuesta a las condiciones extremas (Marcora et al., 2021). Así, en elevaciones altas, donde las plantas enfrentan condiciones climáticas más adversas, canalizan más energía hacia la producción de estructuras y el crecimiento para fortalecer su resistencia a las bajas temperaturas, como se evidencia en un aumento en la asignación a estructuras subterráneas (Hertel & Wesche., 2008) o en un equilibrio entre la tasa relativa de crecimiento y la resistencia a las heladas (Körner, 2012).

Supervivencia de plántulas de *P. tarapacana*

Se observaron diferencias significativas en el poder germinativo entre los frutos expuestos a la sequía y los de control. Con respecto al tiempo de germinación de *P. tarapacana*, las plántulas provenientes de frutos del control emergieron a los 30 días, mientras que las provenientes de frutos expuestos a manitol iniciaron su germinación a los 35 días. Estos hallazgos concuerdan con investigaciones previas sobre *P. tarapacana*, que señalan que la emergencia de plántula se concentra entre los 30 y 40 días después de la siembra (en condiciones óptimas) (Compañía Minera SCM 2011). En contraste, otras especies del género presentan un período de germinación promedio entre los 20 y 25 días, como se observa en estudios como el de Vega et al. (2018). En comparación, el tiempo de germinación registrado para *P. australis* es de aproximadamente 20 días después de la siembra, según Renison y Cingolani (1998), y Cáceres et al. (2021) describen que bajo estrés osmótico severo la velocidad de germinación disminuye, similar a lo observado en *P. tarapacana*. Además, se evidenció una germinación más temprana y un porcentaje de germinación superior en las plántulas de *P. tarapacana* originadas de elevaciones inferiores (<4400 m s.n.m.), al mismo tiempo que se observó un mayor porcentaje de germinación de los frutos más pesados. En *P. australis* se registró una disminución en el porcentaje de germinación a elevaciones más bajas, seguida de un aumento en la velocidad germinativa al incrementar la elevación, a diferencia de lo observado en *P. tarapacana*. No obstante, esta disparidad podría atribuirse a las condiciones subóptimas específicas para cada especie en dichas elevaciones (Cierjacks et al. 2008; Marcora et al 2008; Cáceres et al 2021).

El ensayo de supervivencia reveló que las plántulas de *P. tarapacana* tuvieron una alta supervivencia, con un 62.2% de los brotes sobrevivientes más de 150 días en condiciones de control, sin diferencias significativas según al peso de los frutos. La mortalidad promedio durante este periodo de 150 días fue del 37.7%, observándose a los 110.5 días. Esto implica que las plántulas de *P. tarapacana* pueden vivir de sus propias reservas más de 150 días. Sin embargo, la exposición de las plántulas al manitol (-0.8MPa), resultó en una mortalidad del 92.5%, y una disminución significativa en el tiempo de supervivencia (99.2 con manitol a 110.5 días con agua destilada), indicando una mayor vulnerabilidad bajo condiciones de severa privación de nutrientes. Asimismo, las plántulas provenientes de elevaciones más bajas (<4400 m s.n.m.) mostraron la menor supervivencia, con un promedio de 87.1 días, mientras que las colectadas en elevaciones superiores demostraron una mayor longevidad. Esto ocurrió tanto en las plántulas control como las expuestas a manitol. De manera similar, las plántulas de *P. australis* sobrevivieron 135 días sin provisión de nutrientes, los frutos más ligeros entre 37 y 97

días y los frutos más pesados entre 49 y 110 días. La elevada y temprana mortalidad de las plántulas de *P. tarapacana* expuestas a Manitol (simulación de sequía) se puede explicar porque la exposición al aumento de las temperaturas y los periodos de sequía, que intensifican los déficits hídricos, provoca deshidratación y fotoinhibición de las plántulas (Larcher 2000; Marcora et al., 2008; Cáceres et al., 2021).

Considerando estos resultados, se destaca la importancia de una cuidadosa selección de frutos, teniendo en cuenta su peso y origen altitudinal. La preferencia por frutos más pesados podría acelerar el proceso de germinación, pero es crucial considerar que también pueden tener una vida más corta. Además, la elección de frutos provenientes de elevaciones más bajas se presenta como una estrategia a tener en cuenta para optimizar el éxito en la germinación y supervivencia de las plántulas. Estas consideraciones son importantes para futuras investigaciones y ayuda a planificar estrategias adecuadas de conservación in situ y ex situ, incluyendo restauración y reforestación.

5.6 Conclusiones

La producción por ha de frutos de *P. tarapacana* no mostró tener relación significativa con variables geográficas y topográficas, pero se ha evidenciado que la producción de frutos de los individuos está asociada con el tamaño (individuos más robustos y altos), revelando la importancia del tamaño de los individuos en este proceso. Asimismo, sería interesante realizar estudios con otras variables ambientales para evaluar el efecto en la producción y biometría de frutos.

Se recolectaron una mayor cantidad de frutos y de mayor tamaño en elevaciones más altas, sin embargo, se registró un mayor porcentaje de germinación en los frutos pesados provenientes de elevaciones más bajas. Este hallazgo subraya la complejidad de las interacciones entre la elevación, el peso del fruto y su poder germinativo. Los frutos más pesados exhibieron un porcentaje germinativo superior y dieron lugar a brotes más pesados y largos, lo que resalta la importancia de la masa de los frutos como un indicador de la calidad de la semilla y su capacidad para generar plántulas vigorosas. El estudio reveló bajos porcentajes de germinación para *P. tarapacana*, similar a valores de otras especies cercanas del género, lo que compromete su regeneración natural en el escenario de mayores temperaturas y mayores periodos de sequía asociado al calentamiento global. Asimismo, los frutos más pesados de bajas elevaciones mostraron un rendimiento germinativo mayor que los de elevaciones altas, pero exhibieron una tolerancia ligeramente menor a la sequía. Los frutos expuestos a manitol (estrés osmótico) mostraron menor porcentaje de germinación, menor desarrollo de los brotes

y mayor mortalidad. Este hallazgo es de particular relevancia en el contexto de los cambios climáticos actuales y futuros, que podrían aumentar la frecuencia e intensidad de eventos de sequía en la región.

En conjunto, estos resultados contribuyen de manera significativa al entendimiento de la biología reproductiva de *P. tarapacana*, proporcionando información valiosa para la conservación y manejo de esta especie emblemática en ecosistemas de alta montaña.

CAPÍTULO VI

Interacción de factores topográficos y climáticos en el establecimiento de renovales de *Polylepis tarapacana* en el Altiplano argentino: Un enfoque en los micrositos**6.1 Introducción**

La persistencia y dispersión de los bosques de montaña está condicionada por la densidad de renovales, la cual puede estar limitada por cambios en la temperatura y la disponibilidad de agua a lo largo de gradientes de elevación y pendiente (Bader et al., 2007; Johnson et al., 2011). Las semillas y los renovales son las etapas de vida de las plantas con las tasas de mortalidad más altas (Leck & Outred, 2008), representando un cuello de botella poblacional que determina la población inicial para el desarrollo de un bosque (Young et al., 2005). La supervivencia y el crecimiento de las plántulas de árboles de montaña se han estudiado a lo largo de gradientes de elevación como una forma de entender cómo diferentes factores ambientales afectan su desarrollo (Maher & Germino, 2006; Bader et al., 2007). Estos estudios han revelado que las bajas temperaturas, la intensidad de la radiación solar, la aridez y las propiedades del suelo son críticos para la germinación, desarrollo de las plántulas y su capacidad de supervivencia (Gieger & Leuschner, 2004; Rada et al., 2011; Davis et al., 2018).

La complejidad topográfica a pequeñas escalas puede dar lugar a variaciones microclimáticas del suelo, que influyen en la disponibilidad de nutrientes, la escorrentía y la infiltración del suelo (Graae et al., 2012; Yirdaw et al 2015), lo que condiciona el establecimiento, crecimiento y desarrollo de plantas y renovales de especies de alta montaña. Estos sectores del suelo del bosque, denominados micrositos, presentan un conjunto de características ambientales propias dadas por el suelo, el clima y los factores bióticos. Del total de micrositos presentes en un ambiente, sólo una fracción presenta condiciones ambientales adecuadas que aseguran el establecimiento de plántulas (Christie & Armesto, 2003; Toro Manríquez et al., 2018). El establecimiento de plántulas depende, entre otros factores, de la exposición lumínica (Dalling & Hubbell, 2002), la heterogeneidad del suelo mineral (Titus et al., 2002) y de la estructura del sotobosque (Körner, 2012; Dobrowski et al., 2015).

Como se indicó previamente en esta tesis, en los ecosistemas alpinos los principales factores de estrés son el largo período de escasez de agua, el alto grado de evapotranspiración potencial (debido al viento y al alto nivel de radiación que refleja el suelo), la erosión eólica del suelo, su bajo contenido de nutrientes y la elevada variación térmica (Cabrera, 1968; Brack Egg

& Mendiola, 2004; Monteiro et al., 2011). A su vez, estos ecosistemas presentan baja diversidad funcional como consecuencia de las condiciones extremas existentes, como pendientes pronunciadas, con baja capacidad de retención de agua y alta erosión del suelo (Asefa et al., 2017). Las áreas con micrositios protegidos o sombreados presentan condiciones más favorables para la germinación de semillas y el establecimiento de plántulas en comparación con los sitios abiertos de los ecosistemas andinos, que presentan factores desfavorables debido a su mayor amplitud térmica, variabilidad de humedad y radiación solar (Jumpponen et al., 1999; Bader et al., 2007; Cierjacks et al., 2007; Rehm & Feeley, 2013). Esta amplitud disminuye en sitios protegidos por el relieve accidentado (Körner, 2012; Dobrowski et al., 2015) o por plantas del sotobosque (Acuña-Rodríguez et al., 2006).

La protección contra la pérdida de agua es esencial para el éxito de la germinación y el establecimiento de plántulas, ya que la sequía puede ser la principal causa de mortalidad en las etapas iniciales (Jumpponen et al., 1999). La facilitación vegetativa y la microtopografía desempeñan un papel crucial en las primeras etapas de desarrollo de los renovales al determinar sitios seguros para estos (Maher & Germino, 2006; Llambí et al., 2013). Las rocas de gran tamaño aumentan el contenido de humedad del suelo en su entorno inmediato y la temperatura del aire justo por encima del suelo se mantiene más cálida (Pérez, 1991; Kleier & Rundel, 2004; Kleier & Lambrinos, 2005), demostrando que la asociación con grandes rocas es clave en la dinámica de los ecosistemas alpinos (Callaway et al., 2002), generando micrositios adecuado para la instalación de plántulas (Jumpponen et al., 1999). Además, algunas interacciones entre plantas facilitadoras o nodrizas, también crean micrositios favorables para la germinación, el establecimiento y la supervivencia de plántulas (Valiente-Banuet et al., 1991; Tewksbury & Lloyd, 2001; Catorci et al., 2011).

Tal como se mencionó anteriormente, gran parte de los ecosistemas alpinos se encuentran dominados por una comunidad caracterizada por pastos perennes y arbustos bajos dispersos (Gajardo, 1994). Sin embargo, el conocimiento acerca de las condiciones específicas de los micrositios que favorecen el establecimiento de plántulas es limitado, siendo particularmente importante para evaluar el potencial de expansión de sus diferentes componentes vegetales, y específicamente de *Polylepis tarapacana* Phil. (Morales et al., 2004). Esta especie se adapta a condiciones extremas de sequía y bajas temperaturas, siendo su crecimiento muy sensible a los cambios hidroclimáticos (Morales et al., 2004; Christie et al., 2009; Soliz Gamboa et al., 2009; Morales et al., 2018). En las formaciones forestales de *P. tarapacana* se pueden reconocer varios micrositios caracterizados por la heterogeneidad del suelo, el relieve accidentado, la presencia de flora (monocotiledóneas y dicotiledóneas), la acumulación de

hojarasca y el suelo mineral expuesto por disturbio, siendo estos sectores del suelo lugares posibles de instalación debido al conjunto de condiciones ambientales (Pérez, 1991; Christie & Armesto, 2003; Kuuluvainen & Kalmari, 2004; Bailey et al., 2012). Las plantas del sotobosque y las grandes rocas, pueden proteger a los renovales de condiciones climáticas adversas (Batllori et al., 2009). Sin embargo, una vegetación densa o estructuras abióticas excesivas pueden limitar recursos esenciales como la luz y el agua, dificultando el establecimiento de plántulas (Thrippleton et al., 2016; Chillo et al., 2021).

Otra variable de interés que influye en el establecimiento de renovales de bosques de montaña es la actividad humana. La degradación indirecta del suelo (erosión y pérdida de suelo) resultante del impacto antrópico, afectan tanto la producción como la viabilidad de las semillas, el establecimiento y la supervivencia de las plántulas (Renison, et al., 2004; Pollice et al., 2013). En bosques de *Polylepis* sp en Argentina, Renison et al. (2013) describen evidencias de fuego, tala, y registro de ramoneo, aunque indican que las especies *P. tarapacana* y *Polylepis tomentella* Wedd. muestran menos evidencias de ramoneo que otras especies de *Polylepis* sp en Argentina. Estos hallazgos ilustran la compleja influencia de la actividad humana en la regeneración de los bosques de montaña (Cairns & Moen, 2004).

La densidad de renovales varía en diferentes escalas espaciales en respuesta a la ubicación y cantidad de árboles semilleros, las condiciones de micrositio, así como gradientes ambientales que varían a escalas más grandes (por ejemplo, elevación y precipitación) (Körner, 2012; Dobrowski et al., 2015), por lo que comprender qué condiciones de micrositio y macroambientales facilitan el establecimiento de los renovales es importante para evaluar el potencial de expansión forestal.

En este contexto, es evidente la necesidad de investigar los micrositos, con el fin de obtener una mejor comprensión de los factores limitantes en el establecimiento de los renovales y la dinámica de regeneración en los bosques de montaña, y para tomar decisiones de gestión informadas de manera integral. Comprender cómo los factores ambientales e impactos antrópicos influyen en la capacidad de establecimiento de las especies vegetales es de suma importancia para predecir su futura distribución en un contexto de cambio global (Hansen et al., 2001).

6.2 Objetivo

Analizar la influencia de las variables topográficas, de estructura horizontal, tipos de sustratos y micrositos (Monocotiledóneas, Dicotiledóneas, Roca, Suelo desnudo, Greda, Hojarasca,

Borde de Roca y Suelo Bajo protección de Roca) e impactos antrópicos en el establecimiento y crecimiento de renovales de *Polylepis tarapacana*.

Hipótesis

Las características topográficas (elevación, pendiente y exposición) y de estructura horizontal de *P. tarapacana*, influyen la humedad del suelo disponible y el establecimiento de renovales.

6.3 Metodología

Se trabajó en los parches de bosques y arbustales de *P. tarapacana* descritos en capítulos anteriores (3 y 4), en las 96 parcelas de estructura arbórea.

Medición de variables ambientales

El muestreo se desarrolló en un amplio gradiente de variables ambientales y de estructura arbórea (Tabla 6.1). Con el fin de conocer el óptimo en las variables ambientales, donde la instalación de los renovales es máxima, se utilizó la densidad de renovales por hectárea relacionando estos valores con la elevación, la exposición y la pendiente del terreno. Se trabajó con los factores topográficos (elevación, exposición y pendiente) calculados en el Capítulo 3, mientras que los factores climáticos fueron excluidos para este análisis ya que la sensibilidad de los datos de variables climáticas es muy gruesa, tanto espacial como temporalmente, para comparar con lo que ocurre a nivel de micrositio.

Descriptor	Elev	Pend	ExN	ExE
Mínimo	4153.3	2.22	-0.53	-1.00
Máximo	4937.8	37.85	1.00	1.00
Promedio	4534.3	19.86	0.69	0.06
Desvest	153.3	8.28	0.36	0.62

Tabla 6.1. Rangos, promedio y desvío de las variables elevación, pendiente, exposición en bosques y arbustales de *P. tarapacana* en el altiplano jujuño. Elev: m s.n.m.; Pend: Pendiente en grados; ExN: Exposición Norte (coseno de la exposición en grados, -1 (en el sur) a 1 (en el norte); ExE: Exposición Este (seno de la exposición en grados, oscilan entre -1 (en el oeste) a 1 (en el este); Desvest: Desvío Estándar.

Estructura arbórea

A las 96 parcelas de estructura arbórea formadas por 2 subunidades rectangulares de superficie variable descritas en el Capítulo 3 (Figura 3.1), se le añadió una subunidad para la medición de los renovales. Las parcelas entonces quedan conformadas por tres subunidades rectangulares de superficie variable con dimensiones particulares (en ancho y largo) que se

ajusta a un total mínimo de 20 individuos de cada clase de tamaño: 1) individuos iguales o mayores a 1.3 m de altura (Subparcela A) y 2) individuos entre 0.2 y menos de 1.3 m (Subparcela Ar) y 3) renovales menores a 0.2 m (Subparcela R) de *P. tarapacana*. La superficie de la subparcela R se corrigió por la pendiente del terreno mediante la siguiente fórmula: Superficie corregida = Superficie × coseno (pendiente en grados) al igual que las A y Ar (Prodan et al., 1997). Del Capítulo 3 se utilizaron las variables de estructura arbórea, el diámetro a la base (DAB en cm), la altura (H en cm) y los datos calculados como la altura media dominante (AMD – m), con el promedio de los tres individuos más altos de cada parcela, la densidad (DEN ind.ha⁻¹) como número de individuos por hectárea y el área basal (AB – m².ha⁻¹) como la sumatoria de las áreas de los troncos expresadas por hectárea.

A todos los individuos presentes de la subparcela R se les midió el diámetro en la base (DAB – cm) y la altura (H – cm) y se calculó la densidad (DEN ind.ha⁻¹) como número de individuos por hectárea y el área basal (AB – m².ha⁻¹). Se identificó la vitalidad de renovales, teniendo en cuenta las categorías detalladas en el Capítulo 3 en tres tipos: (1) baja vitalidad, (2) vitalidad intermedia y (3) saludable.

Para evaluar el crecimiento en altura de los renovales se utilizó la técnica de estimación de la edad mediante nudos descrita Hoch y Körner (2005) que demostró tener potencialidad de uso para *P. tarapacana* (López et al. 2021). A cada renewal presente en la parcela R se le midió la distancia comprendida entre el ápice y el tercer nudo, utilizando como indicador del crecimiento anual en altura el promedio de las 3 distancias (Hoch & Körner 2005; López et al., 2021).

Caracterización del sustrato y de micrositos de los renovales

Se caracterizó el tipo de sustrato a dos escalas, para las parcelas y para el micrositio donde ocurre el renewal. Se caracterizó la variabilidad del tipo de sustrato presentes en cada uno de los sitios de muestreo de la misma forma que en el Capítulo 3, añadiendo 3 nuevos tipos de sustrato. Así se calculó la abundancia porcentual de ocho categorías de tipo de sustrato: el tipo de sustrato “Plantas” del Capítulo 3 se diferenció en Monocotiledóneas y Dicotiledóneas, y a los tipos de sustrato ya mencionados en el Capítulo 3 (Roca, Suelo desnudo y Greda), se incluyeron Hojarasca, Borde de Roca y Suelo Bajo protección de Roca (H, BR y SBR). Esta determinación se basó en la metodología propuesta por Martínez Pastur et al. (2012) y Toro Manríquez et al. (2018) en bosques de *Nothofagus*. En cada parcela se relevó la abundancia porcentual, mediante 100 parcelas contiguas de 1 m² cada una, obteniendo así el porcentaje

de cada categoría de tipos de sustrato en cada parcela. De esta forma este porcentaje se puede relacionar con las variables ambientales y de estructura arbórea de cada parcela.

Para cada renoval se identificó el micrositio donde se encontraba instalado, en base a siete categorías: (2 plantas y 5 sustratos) definidas según la cobertura más abundante en un área de 10x10 cm centrada en cada renoval. (R) (Figura 6.1) Las categorías utilizadas son: 1) Monocotiledóneas-MONO (especies de la familia *Poaceae*); 2) Dicotiledóneas-DICO (incluyendo ejemplares de *P. tarapacana* y otras dicotiledóneas del sotobosque); 3) Hojarasca-H (residuos vegetales en superficie); 4) Suelo desnudo-SD (suelo abierto (orgánico o mineral), superficies terrosas o arenosas que no están cubiertas por vegetación); 5) Greda-G (piedras sueltas de diversos tamaños depositadas en superficie o semifijas al suelo; su grano siempre es mayor que el de la fracción arena); 6) Borde de roca-BR (zona de influencia entre las rocas y el suelo o greda circundante) y 7) Suelo bajo protección de roca-SBR (zona cubierto por rocas generando un ambiente sombrío), quedando así 2 categorías de micrositios caracterizados por tipos de plantas y 5 por sustratos (Figura 6.1).

Para analizar la capacidad de retención de humedad del suelo en cada micrositio se extrajo una muestra de suelo de por lo menos 100 g de peso a 2 cm de profundidad en cada micrositio (MONO, DICO, H, SD, G, BR y SBR). A cada muestra en laboratorio, se le determinó la humedad relativa (HR) mediante secado en estufa a 70° C hasta peso constante.



Figura 6.1: Micrositios de renovales. 1) Monocotiledóneas-MONO; 2) Dicotiledóneas-DICO; 3) Hojarasca-H; 4) Suelo desnudo-SD; 5) Greda-G; 6) Borde de roca-BR y 7) Suelo bajo protección de roca-SBR. Fuente de imágenes propia.

Índice de Impacto antrópico

Para evaluar cómo el impacto antrópico actúa sobre la densidad y crecimiento de renovales, se utilizaron los indicadores de impacto antrópico detallados en el Capítulo 3 (erosión, extracción de ejemplares, fuego y presencia de residuos) se registró según el grado de afectación en una escala de 0 (ausencia) 1 a 3 (en incremento). Se estandarizó el valor de cada

una de las variables de impacto entre 0 y 1, utilizando los valores mínimos y máximos observados para todas las parcelas, para luego, promediar las cuatro variables y obtener el índice de Impacto Antrópico (IA), y además se estandarizaron los valores de cada tipo de impacto para poder evaluarlos individualmente, obteniéndose Índice de erosión (IE), índice de corte (IC), Índice de fuego (IF) e Índice de residuos (IR).

Análisis de datos

Se realizó un análisis de correlación de Pearson entre variables topográficas (elevación, Pendiente, ExE y ExN), y de estructura arbórea, diámetro en la base (DAB – cm), altura (H en cm), densidad (DEN ind.ha⁻¹) y área basal (AB – m².ha⁻¹) con los datos de DAB (cm), AB m².ha⁻¹, densidad DEN en ind.ha⁻¹ y crecimiento en altura de renovales (utilizando como indicador el largo promedio de entrenudo en cm.año⁻¹).

Asimismo, se realizó un análisis de varianza utilizando las 7 categorías de micrositios y el porcentaje de la humedad del suelo en cada micrositio. También se realizó un análisis de varianza utilizando las 7 categorías de micrositios y la densidad de renovales por parcela, discriminado por micrositios como factor principal. Las diferencias de humedad del suelo y densidad de renovales bajo diferentes micrositios se determinaron mediante análisis de varianza paramétricos o no paramétricos de medias adecuadas al tipo de datos ($p < 0.05$).

En todos los casos se realizaron los test de normalidad mediante la prueba de Kolmogorov-Smirnov, mientras que la homogeneidad de varianza (homocedasticidad) se analizó mediante la prueba de Levene. En caso de incumplimiento de supuestos se aplicaron métodos no paramétricos (Kruskal-Wallis). El porcentaje de ocupación de las 8 categorías de tipo de sustrato se relacionó con la densidad de renovales de *P. tarapacana*. Se realizó un análisis de correlación de Pearson entre los Índices de Impacto antrópico por separado (IE, IC, IF e IR) y el índice de Impacto Antrópico (IA) con la densidad y crecimiento de los renovales.

6.4 Resultados

Las variables de estructura arbórea (Tabla 4.2) presentaron una amplia variación, donde las variables de estructura de renovales indican una baja ocupación en contraste con la estructura de árboles y arbustos, ya que la densidad de renovales representa el 36.8% de la densidad de árboles y arbustos.

Descriptor	Dens _R	CREC _R	DAB _R	AB _R	DAB _{A+Ar}	AMD	Dens _{A+Ar}	AB _{A+Ar}
Mínimo	0	0.46	0.25	0	1.66	47.66	220.53	0.34
Máximo	2596.2	2.08	3.33	0.31	14.45	271.66	9290.95	44.03

Promedio	447.5	1.14	0.78	0.03	7.04	138.57	1719.86	7.27
DesvEst	615.8	0.29	0.48	0.05	3.3	60.07	1542.59	7.51

Tabla 6.2: Rangos, promedio y desvío de las variables de estructura arbórea en renovales y árboles y arbustos para *P. tarapacana* en el Altiplano Argentino. Dens: Densidad en ind.ha⁻¹; R: renovales (individuos < 20 cm de altura); Crec: crecimiento de renovales utilizando como indicador el largo promedio de entrenado (cm); DAB: diámetro en la base (cm); AB: Área basal en m².ha⁻¹; A+ Ar: árboles y arbustos (individuos ≥ 20 cm de altura); AMD: Altura media dominante como promedio de los 3 árboles más altos (cm); Desvest: Desvío Estándar.

El análisis de correlación entre las variables ambientales y de estructura arbórea con la densidad y crecimiento de los renovales, reveló relaciones lineales significativas en cuanto a la elevación y el DAB_R y Dens_R. La elevación mostró una correlación negativa con el DAB_R ($r = -0.2427$; $p = 0.0166$), indicando que este disminuye a mayor elevación. La densidad de los renovales, en cambio, tuvo una correlación positiva con la elevación ($r = 0.2394$; $p = 0.0176$), aumentando la densidad de renovales con la elevación. La pendiente del terreno presentó una correlación negativa con la densidad de los renovales ($r = -0.3013$; $p = 0.0026$), disminuyendo esta densidad con el aumento de la pendiente. No se encontraron correlaciones significativas entre la exposición y las variables de estructura y crecimiento de los renovales.

Al analizar la relación entre la estructura arbórea de *P. tarapacana* (DAB, AMD y DEN) de los árboles y arbustos y las variables DEN, AB, CREC y DAB de los renovales, la AMD fue la única variable de estructura que mostró correlación significativa y positiva con el AB de los renovales ($r = 0.2021$; $p = 0.0472$) y con la densidad de los renovales ($r = 0.2321$; $p = 0.0215$) indicando que, a mayores alturas de los árboles y arbustos, mayor es el área basal y la densidad de los renovales (Tabla 6.3).

Variables	DAB _R	AB _R	Dens _R	Crec _R
Elevación	-0.2427 (0.0166)	0.1008 (0.3257)	0.2394 (0.0176)	-0.0242 (0.8158)
Pendiente	-0.0567 (0.5811)	-0.1795 (0.0785)	-0.3013 (0.0026)	0.0020 (0.9849)
ExE	0.0478 (0.6417)	-0.1924 (0.0590)	-0.0676 (0.5087)	-0.0676 (0.5150)
ExN	-0.0492 (0.6320)	-0.0381 (0.7108)	-0.0176 (0.8635)	-0.0989 (0.3401)
DAB _{A+Ar}	0.0345 (0.7371)	0.1965 (0.0537)	0.1640 (0.1065)	-0.0431 (0.6785)
DEN _{A+Ar}	0.0027 (0.9791)	0.1557 (0.1297)	-0.0657 (0.5251)	0.0659 (0.5236)
AMD _{A+Ar}	-0.0263 (0.7978)	0.2021 (0.0472)	0.2321 (0.0215)	0.0786 (0.4492)

Tabla 6.3: Análisis de correlación de Pearson entre variables de estructura arbórea de renovales y variables ambientales y de estructura de árboles y arbustos *P. tarapacana*. Elevación en m s.n.m., Pendiente en grados, ExE: Seno de la exposición en grados, presentando valores de -1 (al oeste) y 1 (al este), ExN: Coseno de la exposición en grados, presentando valores de -1 (al sur) y 1 (al norte). DAB: diámetro en la base (cm), A+ Ar: árboles y arbustos (plantas ≥ 20 cm de altura); AMD: Altura media dominante como promedio de los 3 árboles más altos (cm), AB: Área basal en m².ha⁻¹, Dens: Densidad

de renovales en ind. ha^{-1} , Crec: Crecimiento de renovales utilizando como indicador el largo promedio de entrenudo en cm, valores en coeficiente de correlación (p -valor).

Caracterización de micrositios

La humedad relativa (HR) del suelo varió en función del tipo de micrositios (H, BR y SBR) ($p < 0.0001$), donde el mayor porcentaje de HR se encontró en los micrositios influenciados por rocas. El Borde de roca (BR) y el Suelo bajo protección de roca (SBR) y Hojarasca (H) presentaron valores de 3.5%, 3.7% y 3.4% respectivamente (Figura 6.2), y los menores porcentajes de HR fueron hallados en sitios más expuestos, correspondientes a Monocotiledóneas (MONO) (1.4%); Suelo desnudo (SD) (1.3%) y Greda (G) (0.9%) y un valor intermedio en Dicotiledóneas (DICO) (2.3%).

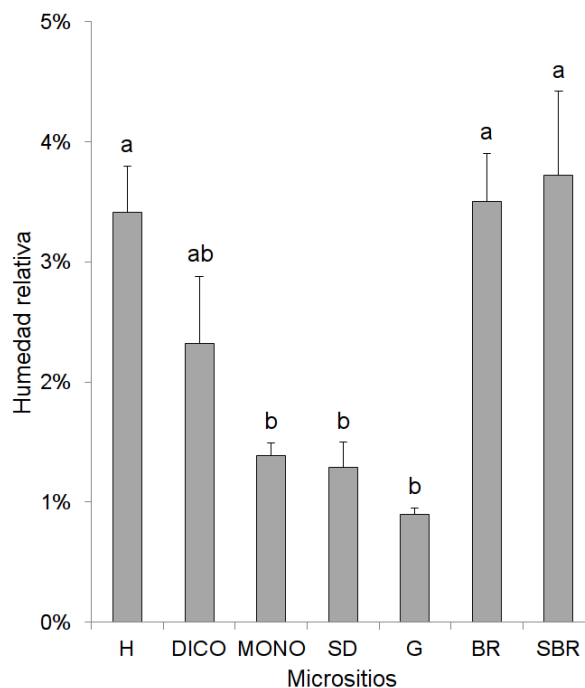


Figura 6.2: Humedad relativa del suelo en porcentaje hallada en cada uno de los 7 micrositios. H: Hojarasca; DICO: Dicotiledóneas; MONO: Monocotiledóneas; SD: Suelo desnudo; G: Greda; BR Borde de roca; SBR: Suelo bajo protección de roca; barras de error en desvío estándar, letras diferentes indican diferencias significativas según test de Tuckey.

La densidad de renovales de *P. tarapacana* varió significativamente entre micrositios ($p < 0.0001$), mostrando un patrón similar a lo observado en el análisis de humedad de suelo. La mayor densidad de renovales se encontró en los micrositios BR y SBR (Tabla 6.4), mientras que en el resto de los micrositios presentaron una escasa cantidad de renovales.

Micrositio	Densidad
------------	----------

H	1.71 a
DICO	25.46 a
MONO	24.72 a
SD	3.24 a
G	8.27 a
BR	275.06 b
SBR	289.32 b
F	8.72
p	<0.0001

Tabla 6.4: Densidad de renovales (ind.ha^{-1}) por micrositio, además se indican los coeficientes del ANOVA. H: Hojarasca; DICO: Dicotiledóneas; MONO: Monocotiledóneas; SD: Suelo desnudo; G: Greda; BR Borde de roca; SBR: Suelo bajo protección de roca; barras de error en desvío estándar, letras diferentes indican diferencias significativas según test de Tuckey.

Caracterización de los sustratos en parcelas

Existe una oferta variada de sustratos, siendo G, BR, SD, R y DICO los que presentaron los mayores porcentajes (18.4%, 18.2%, 15.4%, 14.2% y 12.9% respectivamente). La abundancia porcentual de los restantes sustratos fue menor, siendo H MONO y SBR los sustratos que presentaron los menores promedios (4.8, 7.4 y 8.6%) y menores desvíos (2.9, 5.8 y 4.8) (Tabla 6.5).

Descriptores	MONO	DICO	H	SD	R	G	BR	SBR
Mínimo	0.7%	3.5%	0.7%	0.8%	0.7%	2.4%	6.1%	0.8%
Máximo	25.8%	36.2%	13.4%	43.8%	34.2%	47.4%	37.4%	23.6%
Promedio	7.4%	12.9%	4.8%	15.4%	14.2%	18.4%	18.2%	8.6%
Desvest	5.8%	5.3%	2.9%	8.4%	7.8%	9.2%	6.5%	4.8%

Tabla 6.5: Rangos de abundancia de tipos de sustratos en porcentaje presentes en bosques y arbustales de *P. tarapacana* en los sitios de muestreo. MONO: Monocotiledóneas; DICO: Dicotiledóneas; H: Hojarasca; SD: Suelo desnudo; R: Roca. G: Greda; BR Borde de roca; SBR: Suelo bajo protección de roca; valores en porcentaje; Desvest: Desvío Estándar.

Se observó que la densidad de los renovales varía con la oferta de alguno de los sustratos presentes. Se observa una tendencia positiva (Figura 6.3A) que indica que a medida que aumenta la oferta de sustratos Borde de roca (BR) y Suelo bajo protección de roca (SBR), aumenta significativamente la densidad de los renovales (coeficiente de correlación = 0.3099 ($p=0.0257$); 0.2234 (0.0287) y una tendencia negativa (Figura 6.3B) donde a mayor oferta de Dicotiledóneas (DICO) menor es la densidad de renovales encontrada (-0.3304 (<0.0001)).

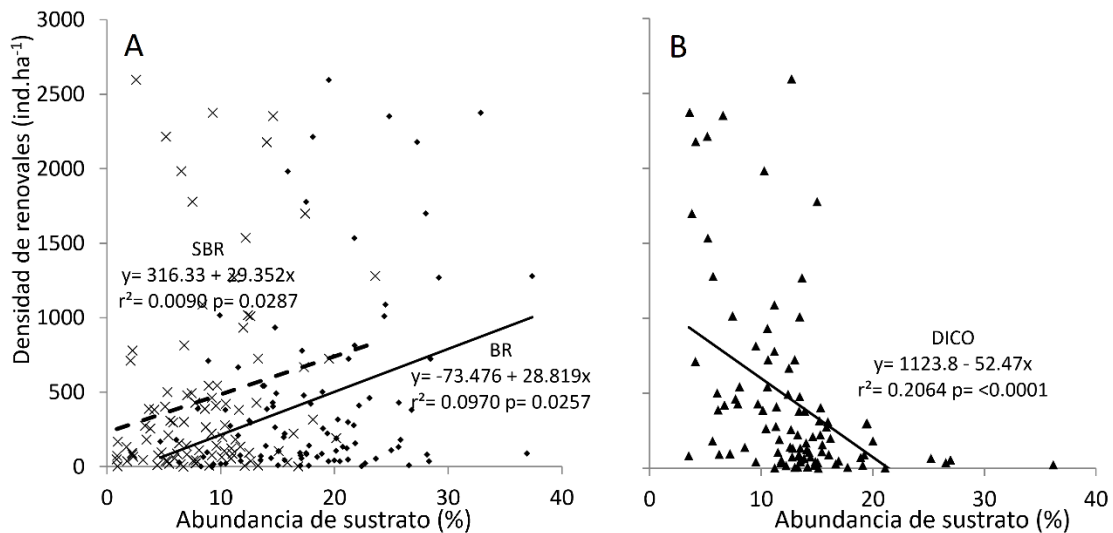


Figura 6.3: Abundancia en porcentaje de los sustratos presentes en bosques y arbustales de *P. tarapacana* (A) Suelo bajo protección de roca (SBR - Cruz en el grafico (X)) y borde de roca (BR - Rombo en el grafico (◊)) y (B) sotobosque de Dicotiledóneas (DICO - Triangulo en el grfico (Δ)) en relación a la densidad (ind.ha^{-1}) de renovales en bosques y arbustales de *P. tarapacana* en la Provincia de Jujuy, Argentina. r^2 : coeficiente de correlación, p: probabilidad.

En cuanto al crecimiento de los renovales, no se encontraron diferencias significativas (H: 8.7499; $p = 0.3622$) dadas por el micrositio en donde se encontraron (Tabla 6.6). En promedio se puede observar que crecen alrededor de 1 cm por año.

Micrositio	N	Prom Crec _R
MONO	27	1.18
DICO	27	1.10
H	3	0.89
SD	2	1.05
G	16	0.97
BR	398	1.14
SBR	443	1.17
H		87.499
p		0.3622

Tabla 6.6: Crecimiento promedio de los renovales en los diferentes micrositios. MONO: Monocotiledóneas; DICO: Dicotiledóneas; H: Hojarasca; SD: Suelo desnudo; G: Greda; BR Borde de roca; SBR: Suelo bajo protección de roca. N: número de renovales encontrados en el micrositio, Prom Crec: Promedio del crecimiento en cm de los renovales en cada micrositio, p: significancia Kruskal Wallis Test.

En cuanto al Índice de Impacto Antrópico (IIA) y su relación con DEN y CREC_R, no se encontraron relaciones estadísticamente significativas. Del mismo modo, al analizar los índices antrópicos por separado (IE, IC, IF e IR), no se encontraron correlaciones significativas.

Variables	Dens _R	Crec _R
IIA	-0.1669 (0.1041)	-0.1568 (0.1272)
IE	-0.1368 (0.1837)	-0.1175 (0.2544)
IC	-0.0279 (0.7876)	-0.0409 (0.6921)
IF	-0.1426 (0.1658)	0.1485 (0.1489)
IR	-0.0871 (0.3985)	-0.1290 (0.2104)

Tabla 6.7: Análisis de correlación de Pearson entre el impacto antrópico y la densidad y crecimiento de renovales de *P. tarapacana*. IIA: Índice de impacto antrópico como el promedio de IE, IC, IF e IR. IE: Índice de erosión, IC: Índice de corte, IF: índice de fuego e ir: índice de residuos, Dens: Densidad de renovales en ind.ha⁻¹, Crec_R: Crecimiento de renovales utilizando como indicador el largo promedio de entrenado en cm, valores en coeficiente de correlación y p-valor entre paréntesis.

6.5 Discusión

Los bosques y arbustales analizados en este trabajo se encuentran en un gradiente de elevación de 4100 m s.n.m. hasta más de 4900 m s.n.m (Capítulos 2 y 3), coincidente con el gradiente de elevación estudiado por diversos autores (Renison et al., 2013; Kessler, 2006; Saavedra., 2013). Estos bosques abarcan un amplio gradiente de exposiciones, de oeste a este, y en el gradiente norte-sur, solo se encuentran en laderas orientadas al norte. La distribución de los bosques de *P. tarapacana* se encuentra relacionada con la humedad en una escala geográfica amplia (a lo largo de la Cordillera Occidental), mientras que a escala local su distribución se encuentra influida por la irradiación solar, con individuos claramente restringidos a las exposiciones más cálidas (Braun, 1997). Para encontrar un óptimo en las variables topográficas (elevación, pendiente y exposición) donde la instalación de los renovales es máxima, es preciso que los gradientes ambientales analizados, sean los más amplios posibles (Tabla 6.1).

Variables ambientales y estructura arbórea en relación con renovales

Al analizar las variables ambientales con la estructura de los renovales, se encontró que en las elevaciones más altas la densidad de los renovales aumenta, pero su DAB es más pequeño. Hoch y Körner (2005) observaron una tendencia similar en los bosques y arbustales de *P. tarapacana* del volcán Sajama, donde encontraron numerosas plántulas pequeñas (< a 5 cm de altura) a 4810 m s.n.m. pero no en las elevaciones más bajas. Esta tendencia también se encontró en trabajos realizados de bosques de altura, en la zona este de la cordillera del Himalaya, donde las elevaciones altas mostraron una capa de renovales más densa que elevaciones más bajas, y donde la regeneración de las plántulas de *Abies spectabilis* (D. Don) Mirb se vio favorecida con una mayor iluminación (Zhang et al., 2010; Tiwari Ravi et al., 2017).

La mayor densidad de renovales en elevaciones altas podría estar relacionada con mejores condiciones de temperatura generadas por el aumento global de temperatura, aumentando el establecimiento de nuevas plantas.

En las áreas donde se desarrolla *P. tarapacana*, las pendientes varían desde terrenos prácticamente planos (1°) hasta pendientes abruptas (43°) (Capítulo 3). Se observó una relación inversa entre la pendiente y la densidad de renovales, indicando que, en áreas con pendientes pronunciadas, la presencia de renovales era notablemente menor. Sin embargo, estudios similares han arrojado resultados contradictorios, mostrando una mayor incorporación de renovales en laderas más empinadas, donde la humedad es más abundante (Saavedra, 2013). Esta controversia podría estar relacionada con el hecho de que las pendientes empinadas a menudo presentan una mayor cantidad de rocas en el suelo, las cuales brindan protección y generan concentración de humedad en el suelo, mejorando así la germinación, el crecimiento y la supervivencia de las semillas (López et al., 2021). En cambio, las laderas de alta pendiente con un bajo porcentaje de rocas, una falta de estructuras de protección y mayor escorrentía (Mensah et al., 2018), la densidad de renovales es baja o presentan un establecimiento limitado. Las exposiciones del terreno no mostraron tener relación con las variables estructurales de los renovales.

La estructura arbórea presentó una amplia variación en densidad, y altura de los árboles y arbustos, similar a otros estudios de estructura de bosques de *P. tarapacana* (Saavedra 2013; Ríos 1998) (Capítulo 3). La correlación positiva entre el tamaño de árboles y arbustos (DAB y la H) y la densidad de renovales implica que, en bosques con árboles más grandes y frondosos, mayor será la densidad de renovales debido a un mayor aporte de semillas de la planta madre como se vio en el Capítulo 5, donde el modelo de producción de frutos tuvo en cuenta la altura y cobertura de los individuos (Domic et al., 2013). Resultados similares encontraron Hertel y Wesche (2008) en bosques de altura de *Polylepis pepeii* B.B. Simpson y *Polylepis besseri* Hieron. donde la mayor densidad de renovales se encuentra en bosques compuestos por árboles de mayor porte, mientras que en sitios con individuos más pequeños la regeneración fue prácticamente nula. Se puede concluir que un mayor tamaño de los individuos producirá una mayor densidad de renovales.

Densidad de renovales en relación a los micrositios

Existen asociaciones positivas entre la mayor densidad de renovales de *P. tarapacana* y los micrositios influenciados por rocas. Los micrositios Borde de roca (BR) y Suelo bajo protección de roca (SBR), presentaron la mayor densidad de renovales y la mayor humedad relativa (HR).

Esto podría explicarse por la mayor concentración de humedad en el suelo adyacente o debajo de grandes rocas y depresiones, lo que mejora el establecimiento, crecimiento y supervivencia de los renovales, especialmente en entornos donde la desecación de la superficie es un factor importante (Jumpponen et al., 1999). Las grandes rocas también proporcionan sombra durante el día, reduciendo la evaporación del suelo y las fluctuaciones de temperatura (Jumpponen et al., 1999; Kleier & Lambrinos, 2005).

Un hallazgo interesante es el alto porcentaje de humedad relativa en el micrositio Hojarasca (H), similar a lo observado en BR y SBR. Sin embargo, en contraste a lo ocurrido en estos micrositios bajo la influencia de rocas, en H no se encontraron renovales de *P. tarapacana*. Algunos autores afirman que una capa gruesa de hojarasca perjudica la incorporación de renovales, debido a la mayor distancia entre la semilla y el suelo mineral y a la radiación solar reducida si las semillas están cubiertas por la hojarasca (Facelli & Pickett., 1991; Cierjacks et al., 2007). En el presente estudio, la hojarasca acumulada podría impedir la incorporación de renovales, pero ser beneficiosa para el ejemplar adulto ya que funcionaría como acumulador de la humedad y aislante de las temperaturas extremas de la superficie (Cierjacks et al., 2007). Esto marca la importancia de los micrositios en el desarrollo temprano de los árboles y arbustos.

Se estimó el crecimiento en altura de los renovales mediante el promedio anual de la distancia entre el ápice y el tercer nudo del renoval, siguiendo la técnica de Hoch y Körner (2005), utilizada previamente en estudios de *P. tarapacana* (López et al., 2021). Los resultados mostraron que el crecimiento anual de los renovales no está relacionado con los diferentes micrositios, lo que sugiere que las diferencias en estos micrositios son más relevantes durante los primeros años de la plántula (emergencia de radícula, desarrollo de raíz principal y primeras hojas verdaderas), que es la etapa más vulnerable, y no durante el posterior crecimiento en altura del renoval (Jumpponen et al., 1999, Hoch & Körner, 2005; Cierjacks et al., 2007). Asimismo, en un estudio de *Polylepis australis* Bitter en Córdoba, Cáceres et al. (2018), describen que los renovales de mayor crecimiento se localizaron principalmente en micrositios con rocas, mientras que las plántulas de tamaño intermedio se encontraron en áreas con vegetación arbustiva y monocotiledóneas y las plántulas más pequeñas se hallaron en micrositios con suelo desnudo. Sería apropiado realizar un análisis más exhaustivo que incluya un mayor número de renovales en diversos micrositios, en particular en los micrositios SD y H, con el propósito de mejorar la evaluación de su relación con el crecimiento de los renovales.

Para la expansión de la cubierta arbórea, es importante comprender la capacidad de las plántulas para colonizar, sobrevivir y crecer en estas áreas e identificar importantes barreras bióticas y abióticas (Domic & Capriles, 2009). Hoch y Körner (2005) señalan que existe, para las poblaciones de *P. tarapacana*, una fase crítica para el establecimiento de las plántulas, siendo más importante la protección dada por rocas o plantas en la etapa de germinación que en la supervivencia posterior de las plántulas. Sin embargo, en el presente trabajo los renovales fueron encontrados casi exclusivamente en BR y SBR, coincidiendo con los resultados obtenidos por Saavedra (2013) en donde el 75% de la regeneración se encuentra protegida por rocas, lo que indica que es probable que la instalación sea un factor limitante pero que las condiciones para la supervivencia y el crecimiento de las plantas también sean restrictivas (Hamrick & Lee, 1987; Jumpponen et al., 1999). Los resultados respaldan la hipótesis planteada en el caso de los micrositios BR y SBR, indicando que aquellos micrositios con una mayor retención de humedad exhiben una densidad de renovales más elevada. Sin embargo, H no se muestra como un micrositio óptimo para la instalación de renovales, contradiciendo así la hipótesis inicial. Esto indicaría la importancia de la oferta de micrositios que proporcionen protección durante el crecimiento y desarrollo de las plántulas en estos ambientes extremos como el altiplano (Uriarte et al., 2010).

Densidad de renovales en relación con el tipo de sustrato en parcelas

Se observó una variada oferta de sustratos en la zona de estudio, siendo la Greda (G), SD y BR los que presentaron mayor superficie. A su vez, la densidad de los renovales varió con esta oferta de sustratos, ya que el establecimiento y la supervivencia exitosa de plántulas ocurren en sitios seguros y que brindan las condiciones necesarias para el desarrollo de los renovales (Jumpponen et al 1999; Dobrowski et al., 2015). La relación entre la proporción de sustratos en las parcelas estudiadas y la densidad de renovales mostró una relación inversa entre la cobertura de DICO y la densidad de renovales. Esto podría deberse a la competencia por el agua entre las plantas, lo que reduce la oferta de sitios seguros para la instalación de nuevos individuos, como los micrositios de BR y SBR. Este patrón se asemeja a lo que describe Saavedra (2013) en bosques de *P. tarapacana* en Chile, dado en este caso por monocotiledóneas, como *Festuca orthophylla* Plig., que tienen una alta capacidad de colonización y compiten por nichos con *P. tarapacana*. La competencia por el agua de los renovales con la vegetación herbácea tiende a ser un factor de estrés para su establecimiento en ecosistemas de escasos recursos (Balandier et al., 2006) y esta competencia es especialmente relevante ya que *P. tarapacana* generalmente presenta bajas tasas de regeneración por semillas. Como señala Jumpponen (1999), la presencia de renovales depende

más de las características intrínsecas de los micrositios que de la topografía circundante. Por lo tanto, se espera que la distribución de plántulas, en los bosques andinos, esté determinada por la oferta de micrositio y sustratos, que gobiernen la captura de semillas, protección y el establecimiento exitoso. Debido a la importancia de la facilitación por micrositios como BR y SBR en áreas desérticas, sería una consideración importante para la restauración de bosques de *P. tarapacana* (Kleier & Lambrinos, 2005). Estos antecedentes podrían generar nuevos conocimientos para el desarrollo de métodos de restauración a partir de una comprensión más profunda de la dinámica de regeneración natural (Domic et al., 2014).

En estudios realizados en bosques y arbustales de *Polylepis* sp en Argentina (Renison et al., 2013) se documentaron evidencias de fuego, tala, y en menor medida ramoneo en parcelas de *P. tarapacana*. Sin embargo, el impacto antrópico, de la forma en que fue medido en el presente estudio, no mostró tener influencia sobre la densidad y crecimiento de los renovales de *P. tarapacana*. Ni el fuego ni las extracciones parecen afectar dichos parámetros y a diferencia de otras investigaciones (Renison et al., 2013) no se registraron evidencias de ramoneo por parte de poblaciones de vicuñas y llamas, ya sea en individuos adultos o en renovales (observaciones personales). En estudios de *P. tomentella* en Bolivia (Domic et al., 2013), se identificaron diferencias demográficas significativas entre poblaciones con distintos niveles de perturbación, sobre todo en poblaciones fuertemente perturbadas, donde se registró una menor densidad de ejemplares jóvenes y plántulas. En estas poblaciones, las plantas reproductivas pueden producir grandes cantidades de frutos, pero un mayor rendimiento reproductivo no se traduce en mayores tasas de reclutamiento de plántulas (Domic et al., 2013).

6.6 Conclusión

Este estudio evaluó la influencia de las variables topográficas, climáticas y de estructura arbórea, sobre el establecimiento y crecimiento de renovales de *P. tarapacana* teniendo en cuenta los tipos de sustratos, micrositios y el impacto antrópico. Las poblaciones estudiadas en su mayoría mostraron una densidad de renovales baja, lo que sugiere un proceso de regeneración limitado que podría tener implicancias en la futura evolución de la población. Las variables de estructura de los renovales indican una baja ocupación en contraste con la estructura de árboles y arbustos de los bosques y arbustales de *P. tarapacana*.

Al analizar las variables ambientales con la estructura de los renovales, se encontraron correlaciones significativas. En elevaciones altas, la densidad de los renovales fue mayor, con individuos de DAB pequeños. La pendiente del terreno mostró una relación inversa con la

densidad de renovales, indicando que áreas con pendientes pronunciadas tenían menor presencia de renovales. La falta de protección en laderas de alta pendiente y la mayor escorrentía podrían limitar la instalación de renovales en estas áreas.

Aunque la densidad de renovales no mostró una relación directa con la densidad de árboles y arbustos, el tamaño de estos sí estuvo significativamente relacionado. Esta asociación sugiere que, en áreas con árboles y arbustos más grandes, la densidad de renovales es mayor, probablemente debido a un mayor aporte de semillas de las plantas madre. La densidad de renovales no se correlaciona con la densidad del bosque en sí, sino con el tamaño de los individuos que lo conforman.

La mayor abundancia de sustratos presentes en los bosques y arbustales de *P. tarapacana* fueron Greda (G), Borde de roca (BR) y Suelo desnudo (SD). La densidad de los renovales varío con la oferta de tipos de sustratos, mostrando mayores densidades en sustratos como BR y SBR, evidenciando la importancia de sitios seguros para la instalación y desarrollo de plántulas. La baja densidad de renovales en áreas con alta presencia de dicotiledóneas muestra que la competencia por el agua podría ser un factor importante en el establecimiento de los renovales.

Se proporcionó información sobre los complejos procesos que determinan el desempeño en las primeras etapas de la vida de un árbol de alta montaña, y se demostró que los efectos del micrositio juegan un papel fundamental en la determinación del desempeño de la vida temprana de los árboles y arbustos. La mayor densidad de renovales se encontró en los micrositios Borde de roca y suelo bajo roca (BR y SBR), caracterizados por una mayor humedad en el suelo y estar relacionados a rocas, que actúan de protección. A pesar de que el micrositio H presentó niveles elevados de humedad en el suelo, no demostró ser un propicio para la instalación. La falta de relación entre el crecimiento anual de los renovales y los diferentes micrositios, sugiere que los micrositios influyen principalmente en las etapas iniciales de la instalación de plántulas.

La identificación de los micrositios aptos para la regeneración de *P. tarapacana* puede servir como antecedente para identificar las áreas que podrían recuperarse de forma natural o los lugares donde mejor se podría incorporar una planta por medio de la restauración activa. En conjunto, estos resultados, junto a los del Capítulo 5, contribuyen de manera significativa al entendimiento de la biología reproductiva de *P. tarapacana*, proporcionando información valiosa para la conservación y manejo de esta especie emblemática en ecosistemas de alta montaña.

CAPITULO VII

7.1 Conclusiones generales

En la presente tesis se abordó el estudio de la estructura vertical y horizontal de bosques y arbustales de *Polylepis tarapacana*, en relación con diferentes gradientes ambientales y el impacto antrópico. El objetivo general se alcanzó mediante objetivos específicos que fueron desarrollados a lo largo de los capítulos de la tesis. A continuación, se detallan las principales conclusiones de este trabajo de tesis doctoral:

- Los bosques y arbustales de *Polylepis tarapacana* en el altiplano argentino ocupan un área forestal de 8519.8 ha, con una distribución disgregada, en parches. La mayor área forestal se encuentra en el norte y noroeste de la provincia de Jujuy, y se observaron dos sectores relictuales, uno hacia el sur, lindante con Salta y otro hacia el este cerca de El Aguilar.
- Los bosques y arbustales de *Polylepis tarapacana* se encuentran vinculados a condiciones ambientales específicas, donde la mayor área forestal se registró en elevaciones intermedias (4400-4500 m s.n.m.) y pendientes pronunciadas (18-24°). El área forestal disminuye a medida que aumentan la temperatura y la precipitación. La mayor área forestal se encuentra en las zonas de vida matorral seco subalpino tropical (TSDS) y bosque húmedo subalpino tropical (TSMF).
- La mayor cobertura forestal (CF) se registró en elevaciones altas (>4600 m s.n.m.), pendientes con alto grado de inclinación (>12°) y en exposiciones principalmente N y NE. Estas áreas presentaron temperaturas medias anuales bajas (<5.75° C), precipitación anual intermedia (135-155 mm.año), y valores de NDVI de intermedios a altos (0.165-0.195), siendo éstas las condiciones óptimas para la especie. La mayor CF se encontró en las zonas de vida Tundra húmeda alpina tropical (TAMT) y matorral seco subalpino tropical (TSDS).
- La distribución de *Polylepis tarapacana* a lo largo del Altiplano se encuentra influenciada por la compleja interacción de factores topográficos, climáticos, geográficos y de vegetación, reflejados en la disposición de los parches y los porcentajes de cobertura forestal.
- Además de las variables ambientales los tipos de sustrato influyen significativamente la estructura arbórea de *Polylepis tarapacana*.
- *Polylepis tarapacana* mostró una alta diversidad en su estructura arbórea, con individuos con buena vitalidad, de pequeñas dimensiones (promedio 86 cm de altura) y diferenciados en cuatro formas de vida, dos monofustales (Ar) arborescente, (Dt) árbol enano y dos multifustales (Sh) arbusto y (Bt) brousse tigrée.

- Los individuos de mayor tamaño (mayor DAB 10.2 cm y altura 192.0 cm) se ubican en elevaciones altas (>4700 m s.n.m), en bajas pendientes ($\geq 6 < 12^\circ$), mientras que los individuos de menores dimensiones (5.7 cm y 104.3 cm) en bajas elevaciones (<4400 m s.n.m) y pendiente pronunciada (24°).
- Las temperaturas bajas (<5°C) y las precipitaciones moderadas ($\geq 145 < 155$), como las encontradas en las zonas de vida TAMT y TAWT, son las zonas óptimas para la especie presentando individuos de mayor tamaño. No se encontraron relaciones significativas entre la estructura arbórea y las exposiciones del terreno, y tampoco con el índice de vegetación (NDVI).
- Los bosques y arbustales más desarrollados se ubican en sustratos donde predominan el suelo desnudo y plantas (monocotiledóneas y dicotiledóneas). A medida que aumenta la pendiente del terreno, la densidad de individuos de *Polylepis tarapacana* aumenta, con la presencia de individuos más pequeños.
- Cada forma de vida de *Polylepis tarapacana* presenta afinidad por factores topográficos particulares, siendo este concepto importante para comprender el funcionamiento de estas comunidades del Altiplano. Se observó mayor frecuencia de Ar y Dt a mayor elevación, y mayor frecuencia de Sh y Bt a menores elevaciones.
- Se observó que las formas de vida Sh y Bt se asociaron a altos valores de Huella Humana. Además, se observó una correlación directa entre un mayor índice de impacto antrópico (IA) y una menor vitalidad de los individuos, indicando que los ejemplares más saludables se encuentran en zonas con menor influencia humana.
- Los bosques y arbustales de *Polylepis tarapacana* en Argentina exhiben una flora acompañante diversa, de baja cobertura, principalmente conformada por las familias *Poaceae* (ej *Festuca orthophylla* y *Cinnagrostis crispera*) que crecen en matas, *Fabaceae* (*Adesmia spinosissima* y *Adesmia horrida*) y *Asteraceae* (*Baccharis tola* ssp. *tola* y *Parastrephia lucida*) de porte arbustivo y *Apiaceae* (*Azorella compacta*) que forman plantas en cojín.
- Los valores de riqueza y cobertura de especies asociadas a *Polylepis tarapacana* aumentan hacia el este con la temperatura y la precipitación anual. La riqueza disminuye significativamente hacia el norte con la elevación y el pH del suelo (pH básico).
- Los bosques y arbustales de *Polylepis tarapacana*, en Argentina se distinguen por una amplia distribución y por consiguiente una alta riqueza de especies asociadas. Esta diversidad de ambientes y especies es mayor que la observada en las asociaciones de *Polylepis tarapacana* en Bolivia y Chile.

- Especies registradas en esta tesis, como *Mutisia hamata*, *Mutisia friesiana*, *Chersodoma jodopappa*, *Chersodoma argentina* y *Pycnophyllum sp*, no se mencionan en los estudios de plantas asociadas a *Polylepis tarapacana* de Bolivia y Chile.
- La cobertura vegetal de *Azorella compacta*, *Parastrephia quadrangularis*, *Argyrochosma nivea*, *Chersodoma jodopappa* y *Conyza deserticola* entre otras especies asociadas a *Polylepis tarapacana*, reveló relaciones significativas con gradientes de variables geográficas, topográficas y de estructura arbórea.
- Asimismo, se destaca la presencia de especies generalistas que exhiben uniformidad en su cobertura a lo largo de toda la distribución de *P. tarapacana* como: de *Bowlesia tropaolifolia*, *Cumulopuntia boliviana*, *Cinnagrostis breviaristata*, *Ephedra chilensis*, *Festuca chrysophylla*, *Mniodes piptolepis*, *Nassella pubiflora* var. *pubiflora*, *Senecio dryophyllus* y *Senecio nutans*.
- La producción de frutos en los individuos de *Polylepis tarapacana* se encuentra relacionado con su tamaño, donde individuos con mayor DAB y altura, presentaron una mayor producción de frutos. La producción promedio por individuo fue 811.
- La forma de vida determina la capacidad de producción de frutos en *Polylepis tarapacana*, siendo mayor en Dt, seguida por Sh y Ar, que presentaron la mitad de la producción y la forma de vida Bt registró la menor producción de frutos.
- La mayor cantidad de frutos y la mayor proporción de frutos pesados se encuentran en elevaciones altas, observándose una correlación positiva en el peso de frutos con la elevación.
- Los frutos más pesados presentaron mayor porcentaje de germinación, con una marcada diferenciación dada por la elevación, con 63.6% en elevaciones bajas y (18.3%) en elevaciones altas.
- Los frutos más pesados, dieron lugar a brotes más pesados y largos, lo que resalta la importancia de la masa de los frutos como un indicador de la calidad de la semilla y su capacidad para generar plántulas vigorosas.
- Frente al estrés osmótico (simulado mediante el tratamiento con Manitol ($\Psi=-0.8$)), la germinación de frutos de *Polylepis tarapacana* muestra una disminución significativa (9.5%) considerando tanto el origen de elevación como el peso del fruto.
- Además, el estrés osmótico generó un menor desarrollo de brotes y mayor mortalidad, mostrando un menor establecimiento de renovales ante escenarios de cambio climático futuros con mayor sequía. Este hallazgo es de particular relevancia en el contexto de los cambios climáticos actuales y futuros, que podrían aumentar la frecuencia e intensidad de eventos de sequía en la región.

- Las poblaciones de *Polylepis tarapacana* estudiadas exhibieron una densidad de renovales baja, lo que sugiere un proceso de regeneración limitado que podría tener implicancias en el futuro desarrollo de la población. Las variables de estructura de los renovales indican una baja ocupación en contraste con la estructura de árboles y arbustos de *Polylepis tarapacana*.
- La densidad de los renovales fue mayor en elevaciones altas, con individuos de DAB menores. En pendientes pronunciadas la densidad de los renovales fue menor.
- En áreas con árboles y arbustos de *Polylepis tarapacana* de mayor tamaño, la densidad de renovales fue mayor, lo que coincide con un mayor aporte de semillas de las plantas madre. La densidad de renovales no mostró correlación directa con la densidad del bosque o arbustal, sino con el tamaño de los individuos que lo conforman.
- La mayor densidad de renovales se encontró en los micrositios Borde de roca y suelo bajo roca (BR y SBR), siendo estos los micrositios con mayor humedad en el suelo. Si bien el micrositio Hojarasca (H) presentó altos valores de humedad no resultó ser un micrositio propicio para la instalación de renovales.
- Los tipos de sustratos más abundantes en los bosques y arbustales de *Polylepis tarapacana* fueron Greda (G), Borde de roca (BR) y Suelo desnudo (SD). La densidad de renovales varió en función de la disponibilidad de estos sustratos, siendo más alta en lugares con mayor porcentaje de BR y SBR, evidenciando la importancia de estos sitios seguros para la instalación y desarrollo de plántulas. La baja densidad de renovales en áreas con alta presencia de dicotiledóneas (DICO) muestra que la competencia por el agua podría ser un factor importante en el establecimiento de los renovales.
- La falta de relación entre el crecimiento anual en altura de los renovales y los diferentes micrositios sugiere que estos influyen principalmente en las etapas iniciales de la instalación de plántulas.
- Identificar micrositios propicios para la instalación de *Polylepis tarapacana* proporciona información clave para la recuperación natural de áreas o para la implementación eficaz de prácticas de restauración activa.

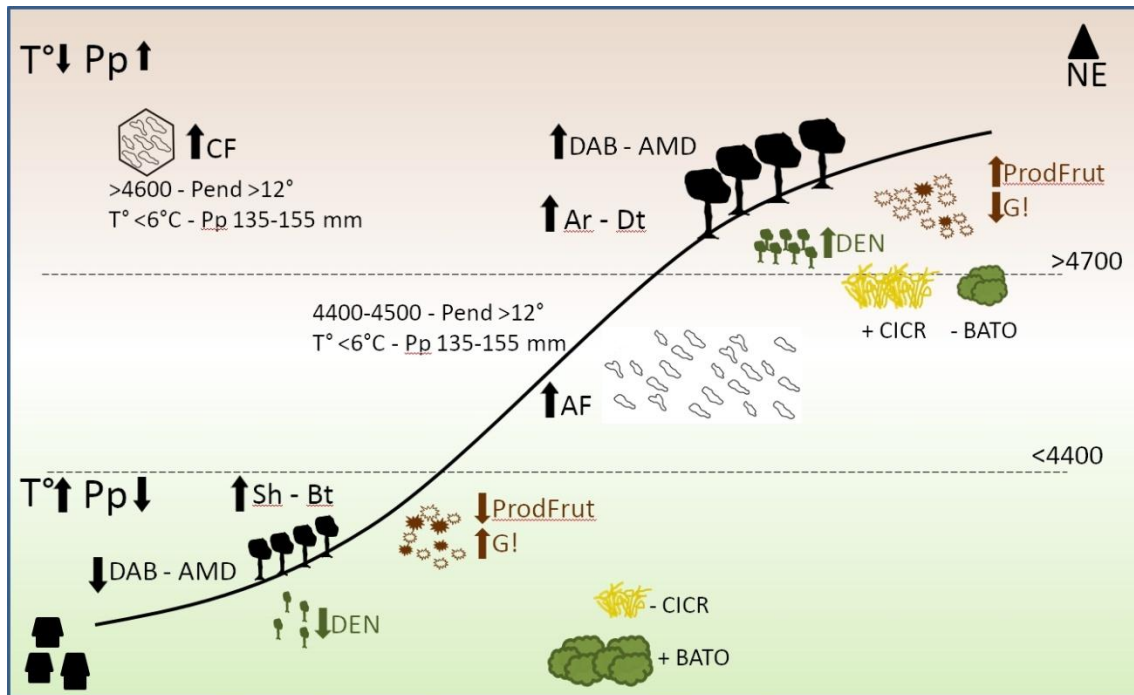


Figura 7.1. Diagrama de conclusiones principales de la tesis. Donde AF: área forestal, CF: cobertura forestal, DAB: diámetro a la base (árboles y arbustos), AMD: altura media dominante (árboles y arbustos), Ar: Arborescente, Dt: Árbol enano, Sh: Arbustos y Bt: Brouse tigrée, DEN: densidad de renovales, ProdFrut: Producción de frutos, G!: Germinación, CICR: *Cinnagrostis crispera*, BATO: *Baccharis tola* Phil. ssp. *tolata*, T°: temperatura, Pp: precipitación, NE: Noreste. Flechas hacia arriba y hacia abajo indican mayores y menores valores, respectivamente.

7.2 Consideraciones finales

Esta tesis aporta información importante sobre los factores ambientales que influyen en la estructura de las poblaciones de *Polylepis tarapacana* en el altiplano argentino. Para lograrlo se han realizado variados relevamientos a campo, con las dificultades propias del trabajo en elevaciones por encima de los 4400 m s.n.m, y análisis en laboratorio del suelo y los frutos recogidos en el campo.

La hipótesis planteada en la presente tesis fue verificada parcialmente, donde la dinámica de la regeneración y la estructura vertical (renovales y especies asociadas) y horizontal presentó marcadas respuestas a diferencias en la elevación, pendiente, exposición, temperatura, precipitación, zonas de vida y NDVI. Sin embargo, no se observaron marcadas tendencias en relación al gradiente antrópico.

Polylepis tarapacana cubre 8519.8 ha en el altiplano jujeño, donde encuentra su óptimo en elevaciones por encima de los 4600 m s.n.m, con pendientes pronunciadas (18-24°) y en áreas con temperaturas medias anuales bajas (<5.75° C) y precipitaciones anuales intermedias (135-

155 mm). Estos factores, junto con la mayor proporción de micrositios como BR y SBR que retienen más humedad, crean condiciones ambientales favorables para la especie. La estructura arbórea de mayor tamaño (DAB y altura), las formas de vida Ar y Dt y la mayor densidad de renovales se observan en elevaciones más altas y áreas con pendientes menores, donde las condiciones climáticas y topográficas favorecen su desarrollo. La producción de frutos es mayor en individuos de mayor tamaño, ubicados en elevaciones más altas, y se observa que los frutos más pesados tienen una mayor tasa de germinación y generan plántulas más vigorosas. Además, los bosques y arbustales de *P. tarapacana* en Argentina presentan una flora acompañante diversa y de baja cobertura, principalmente compuesta por especies de las familias *Poaceae*, *Fabaceae*, *Asteraceae* y *Apiaceae*. La riqueza y cobertura de especies asociadas aumentan hacia el este con la temperatura y la precipitación anual, pero disminuyen significativamente con la elevación. Estas especies acompañantes no solo contribuyen a la biodiversidad del ecosistema, sino que también influyen en la estructura y dinámica de los bosques y arbustales. El óptimo ambiental para *P. tarapacana* incluye una combinación de factores topográficos, climáticos y de sustrato que permiten un desarrollo robusto y una alta densidad de renovales, contribuyendo así a la sostenibilidad de sus poblaciones en el altiplano jujeño.

Es necesario continuar con estudios sobre la estructura de estos bosques y arbustales y su relación con las variables ambientales, teniendo en cuenta las formas de vida de *Polylepis tarapacana*, para identificar factores importantes que tengan una mayor influencia en su distribución y características biométricas, así como para evaluar su respuesta a las perturbaciones. El éxito relativo de cada forma de vida se midió en términos de frecuencia relativa, pero otras medidas como la biomasa de cada forma de vida podría ser útil y proporcionar información adicional. Por otro lado, los resultados relacionados con las variables climáticas tienen limitaciones significativas debido a la escala amplia de los datos utilizados, tanto espacial como temporalmente. Se consideró la precipitación total siguiendo el año calendario en lugar del año hidrológico, relevante para los procesos fisiológicos de las plantas. Además, los datos promedian el periodo de 1970 a 2000, sin incluir precipitaciones y temperaturas más recientes. Los datos actuales son promedios anuales, sin un análisis detallado de la influencia mensual en la instalación de los renovales. Es necesario mejorar el tratamiento de los datos climáticos en futuros estudios, idealmente utilizando sensores locales de humedad y temperatura del suelo y aire. Productos climáticos más actuales, como CHIRPS, que combinan datos satelitales con información local, podrían ser más adecuados.

Sería interesante realizar un estudio que contemple la comparación entre características del suelo y especies acompañantes, dentro y fuera de los parches de *Polylepis tarapacana* dado que la bibliografía es escasa al respecto.

Los bosques y arbustales de *Polylepis tarapacana* representan uno de los hábitats más amenazados de los altos Andes y juegan un papel fundamental en la provisión de servicios ecosistémicos y ambientales. Sin embargo, a diferencia de lo que se esperaba, el análisis del impacto antrópico sobre la estructura de *Polylepis tarapacana*, entendiéndose en esta tesis como evidencia de extracción de ejemplares, fuego y presencia de residuos, no mostró resultados significativos sobre el tamaño y estructura de los individuos. Sin embargo, se observó una tendencia donde las formas de vida con mayor altura y monofustales se encontraron alejadas de los asentamientos humanos, mientras que las formas de vida Sh y Bt se asociaron a altos valores de Huella Humana (HH). Además, se observó una correlación directa entre un mayor índice de impacto antrópico (IA) y una menor vitalidad de los individuos, indicando que los ejemplares más saludables se encuentran en zonas con menor influencia humana. Anteriormente se utilizaba la madera de *Polylepis tarapacana* como combustible y para construcción generando extracción e incendios de las poblaciones. Es posible que la falta de diferencias en tamaño y estructura de *Polylepis tarapacana* se deba a que actualmente no son tan utilizados. Sin embargo, el cambio climático (con periodos más largos de sequías y temperaturas más altas (Renison et al., 2013; Morales et al., 2018) si es una gran preocupación, como se describió en los capítulos 3, 5 y 6, donde las altas temperaturas y la sequía generan condiciones desfavorables para el desarrollo de *Polylepis tarapacana*, afectando su establecimiento, crecimiento y mortalidad. Por esta razón, es importante continuar con estos estudios sobre la ecología de *Polylepis tarapacana*, para poder aportar información destinada a fortalecer el sistema regional de áreas protegidas y planes de conservación.

Interrogantes



-Llevar a cabo una investigación del establecimiento y el crecimiento renovales en diversos sustratos con el uso de sensores locales de humedad y temperatura del suelo y del aire

-Qué otras variables ambientales pueden influir en la biometría, producción y viabilidad de frutos.

-Habrà alguna relación entre el aumento de las temperaturas y la mayor densidad de renovales? Podría el bosque de *P. tarapacana* estar moviéndose hacia mayores elevaciones?

-Realizar nuevos mapas con las áreas de distribución e información espacial y de estructura para identificar áreas vulnerables y áreas de óptimo ambiental de la especie.

-Cómo la hojarasca, compuesta principalmente de hojas de *P. tarapacana*, puede afectar el establecimiento de renovales (alelopatía, falta de luz).

-Evaluar cómo varía la composición de plantas y los ensamblajes conformados dentro de bosques y arbustales de *P. tarapacana* en comparación con las áreas abiertas con gramíneas y arbustos bajos, analizando las semejanzas y diferencias a escala subregional

-¿Cómo afecta la accesibilidad de los bosques de menor elevación en la extracción de individuos grandes por parte de las comunidades locales para construcción y uso de madera como combustible?

Figura 7.2: Diagrama de los interrogantes que se desprenden de la tesis para futuras investigaciones.

Publicaciones científicas derivadas de la tesis

Capítulo 2:

López, V. L., Huertas Herrera, A., Rosas, Y. M., & Cellini, J. M. (2022). Optimal environmental drivers of high-mountains forest: *Polylepis tarapacana* cover evaluation in their southernmost distribution range of the Andes. *Trees, Forests and People*, 9(5):100321

Capítulo 3:

López, V. L., Pérez Flores, M., Sharry, S. E., & Cellini, J. M. (2020). Estructura vertical y horizontal en dos bosques de *Polylepis tarapacana* con diferentes situaciones ambientales. *Historia Natural*, 10, 165-173.

López, V. L., Botan, L., Martínez Pastur, G., Lencinas, M. V., Cuyckens, G. A. E., & Cellini, J. M. (2023). Characterization of *Polylepis tarapacana* Life Forms in the Highest-Elevation Altiplano in South America: Influence of the Topography, Climate and Human Uses. *Plants*, 12 1806.

Capítulo 4:

López, V. L., & Cellini, J. M. (2022). Plantas medicinales asociadas a bosques de *Polylepis tarapacana* del altiplano jujeño: Riqueza y cobertura en gradientes geográficos, topográficos y de estructura forestal. *Ecología Austral*, 32 894-907.

Capítulo 6:

López, V. L., Cellini, J. M., & Cuyckens, G. A. E. (2021). Influencia del micrositio y el ambiente en la instalación de *Polylepis tarapacana* en los Altos Andes. *Neotropical Biodiversity*, 7(1) 135-145.

López, V. L., Crisci, G., Cuyckens, G. A. E., & Cellini, J. M. (2021). Conteo de marcas de yemas para estimar la edad en *Polylepis tarapacana*: Una técnica potencial. *Ecología Austral*, 31 183-189.

BIBLIOGRAFÍA

Aceituno, P. (1993). Elementos del clima en el altiplano sudamericano. *Revista Geofísica*, 44, 37-55.

Acosta Osinaga O., & Martín E. (2018) Estado actual de conocimiento de las aves de la Puna argentina. La Puna argentina: naturaleza y cultura. Serie Conservación de la Naturaleza. Fundación M Lillo, 24, 161-179.

Acuña-Rodríguez, I. S., Cavieres, L. A., & Gianoli, E. (2006). Nurse effect in seedling establishment: facilitation and tolerance to damage in the Andes of central Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 79, 329-336.

Akaike, H. (1974). A new look at the statistical model identification. *IEEE transactions on automatic control*, 19(6), 716-723.

Albeck, M. E., Zaburlín, M. A., & Basso, D. M. (2018). Las sociedades puneñas desde el inicio del segundo milenio hasta el fin del dominio incaico. En: *La Puna Argentina: naturaleza y cultura*. Grau, H. R., Babot, J., Izquierdo, A., & Grau. A., Eds. *Fundación Miguel Lillo, Tucumán. Serie Conservación de la Naturaleza*, 24, 321-340.

Alves, P. L. D. C., Magalhães, A. C., & Barja, P. R. (2002). The phenomenon of photoinhibition of photosynthesis and its importance in reforestation. *The Botanical Review*, 68(2), 193-208.

Anton, A. M., & Zuloaga, F. O. (2022). Flora Argentina. Marzo 2022. URL: buscador.floraargentina.edu.ar.

Argollo, J., Soliz, C., & Villalba, R. (2004). Potencialidad dendrocronológica de *Polylepis tarapacana* en los Andes Centrales de Bolivia. *Ecología en Bolivia*, 39(1), 5-24.

Arnesen, G., Pieter, B. S. A., & Torstein, E. (2007). Soil acidity, content of carbonates, and available phosphorus are the soil factors best correlated with Alpine vegetation. *Evidence from Troms, North Norway*, 39(2), 189-199.

Arroyo, M. T. K., Squeo, F. A., Armesto, J. J., & Villagrán, C. (1988) Effects of aridity on plant diversity in the northern Chilean Andes: results of a natural experiment. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 75, 55-78.

Asefa, M., Cao, M., Guocheng, Z., Ci, X., Li, J., & Yang, J. (2017). Environmental filtering structures tree functional traits combination and lineages across space in tropical tree assemblages. *Scientific Reports*, *7*, 132. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-00166-z>

Assogbadjo, A. E., Mensah, S., & Kakai, R. G. (2017). The relative importance of climatic gradient versus human disturbance in determining population structure of *Azelia africana* in the Republic of Benin Southern Forests. *Journal of Forest Science* *79* (2), 125-132.

Austin, M. P., Cunningham, R. B., & Fleming, P. M. (1984). New approaches to direct gradient analysis using environmental scalars and statistical curve-fitting procedures. *Vegetatio*, *55*(1), 11-27. <https://doi.org/10.1007/BF00039976>

Azócar, A., Rada, F., & García-Núñez, C. (2007). Functional characteristics of the arborescent genus *Polylepis* along a latitudinal gradient in the high Andes. *Interciencia* *32*, 663-666.

Bader, M. Y., van Geloof, I., & Rietkerk, M. (2007). High solar radiation hinders tree regeneration above the alpine treeline in northern Ecuador. *Plant Ecology*, *191*(1), 33-45. <https://doi.org/10.1007/s11258-006-9212-6>

Bader, M., & Ruijten, J. (2008). A topography-based model of forest cover at alpine treeline in the tropical Andes. *Journal of Biogeography*, *35*, 711-723. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2007.01818.x>

Báez, S., Malizia, A., Carilla, J., Blundo, C., Aguilar, M., Aguirre, N., Aquirre, Z., Álvarez, E., Cuesta, F., Duque, Á., Farfán-Ríos, W., García-Cabrera, K., Grau, R., Homeier, J., Linares-Palomino, R., Malizia, L. R., Cruz, O. M., Osinaga, O., Phillips, O. L., Reynel, C., Silman, M. R., & Feeley, K. J. (2015). Large-Scale Patterns of Turnover and Basal Area Change in Andean Forests. *PLOS ONE*, *10*(5), e0126594. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0126594>

Bailey, T., Davidson, N., & Close, D. (2012). Understanding the regeneration niche: Microsite attributes and recruitment of eucalypts in dry forests. *Forest Ecology and Management*, *269*, 229-238. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.12.021>

Balandier, P., PE, M., Collet, C., & SM, Z. (2006). Designing forest vegetation management strategies based on the mechanisms and dynamics of crop tree competition by neighboring vegetation. *Forestry*, *79*, 3-27.

Ball, M. C. (1994) The role of photoinhibition during tree seedling establishment at low temperatures. In: Baker, N. R., Bowyer, J. R., eds. *Photoinhibition of photosynthesis from molecular mechanisms to the field*. BIOS Scientific. (Oxford, pp. 76-365).

- Baraloto, C., Forget, P. M., & Goldberg, D. E. (2005). Seed mass, seedling size and neotropical tree seedling establishment. *Journal of Ecology*, *93*(6), 1156-1166.
- Barboza, G. E., Cantero, J. J., Núñez, C., Pacciaroni, A., & Espinar, L. A. (2009). Medicinal plants: A general review and a phytochemical and ethnopharmacological screening of the native Argentine. *Flora Kurtziana*, *34*(1-2), 7-365.
- Batllori, E., Camarero, J., Ninot, J., & Gutiérrez, E. (2009). Seedling recruitment, survival and facilitation in alpine *Pinus uncinata* tree line ecotones. Implications and potential responses to climate warming. *Global Ecology and Biogeography*, *18*, 460-472. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00464.x>
- Bauk, K., Flores, J., Ferrero, C., Pérez-Sánchez, R., Las Peñas, M. L., & Gurvich, D. E. (2017). Germination characteristics of *Gymnocalycium monvillei* (Cactaceae) along its entire altitudinal range. *Botany*, *95*(4), 419-428. <https://doi.org/10.1139/cjb-2016-0154>
- Beck, E. H., Fettig, S., Knake, C., Hartig, K., & Bhattarai, T. (2007). Specific and unspecific responses of plants to cold and drought stress. *Journal of Biosciences*, *32*(3), 501-510. <https://doi.org/10.1007/s12038-007-0049-5>
- Beck, S. G., Domic, A. I., García, C., Meneses, R. I., Yager, K., & Halloy, S. (2010). *Museo Nacional de Historia Natural*. (La Paz, Bolivia, pp. 253).
- Bellis, L., Rivera, L., Politi, N., Martin, E., Perasso, M., CORNELL, F., & Renison, D. (2009). Latitudinal patterns of bird richness, diversity and abundance in *Polylepis australis* mountain forest of Argentina. *Bird Conservation International*, *19*, 265-276. <https://doi.org/10.1017/S0959270909008491>
- Berg, E., Teodoro, G., & Camel, V. (2017). *Efectos antrópicos sobre la distribución espacial y conservación de bosques de Polylepis en Laraos Perú*. IV Congreso Internacional de Ecología y Conservación de bosques de *Polylepis* – San Salvador de Jujuy, Jujuy. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.31663.43686>
- Berry, E. J., & Gorcho, D. L. (2007). Female fecundity is dependent on substrate, rather than male abundance, in the wind-pollinated, deciduous understory palm *Chamaedorea radicalis*. *Biotropica*, *39*, 186-194.
- Bitter, G. (1911). Revision of the genus *Polylepis*. *Botanical yearbooks for systematics, plant history and plant geography*, *45*, 564-656.

- Bourgeron, P. S. (1983). Spatial aspects of vegetation structure. En: *Tropical Rainforest Ecosystems: Structure and Function*. Golley, F. B., Ed. Elsevier, (Amsterdam pp. 29-48).
- Box, E. O. (1981). Macroclimate and Plant Forms: An Introduction to Predictive Modeling in Phytogeography; *Tasks for Vegetation Science; Antiquariaat Junk: The Hague*, (The Netherlands, pp. (1) 58).
- Boydak, M., Dirik, H., Tilki, F., & Calikoglu, M. (2003). Effects of water stress on germination in six provenances of *Pinus brutia* from different bioclimatic zones in Turkey. *Turkish Journal of Agriculture and Forestry*, 27, 91-97.
- Boza Espinoza, T. E., & Kessler, M. (2022). A monograph of the genus *Polylepis* (Rosaceae). *Phytokeys*, 203, 1-274. <https://doi.org/10.3897/phytokeys.203.83529>
- Brack Egg, A., & Mendiola Vargas, C. (2012). *Ecología del Perú* (3a ed). Bruño.
- Bradley, R. S., Vuille, M., Diaz, H. F., & Vergara, W. (2006). Threats to water supplies in the tropical Andes. *Science*, 312, 1755-1756. <http://dx.doi.org/10.1126/science.1128087>.
- Braun, G. (1997). The use of digital methods in assessing forest patterns in an Andean environment: the *Polylepis* example. *Mountain research and development*, 17, 253-262.
- Braun Wilke, R. H., Picchetti, L. P. E., & Villafañe, B. (1999). Las pasturas montanas de Jujuy. EdiUNJu, Universidad Nacional de Jujuy, Argentina. ISBN-109879103661.
- Braun Wilke, R. H., & Guzmán, G. F. (2005). Caracterización Ambiental de Queñoales de la Puna jujeña, noroeste argentino. *Agraria*, 6(2), 3-7. ISSN 0328-8080.
- Braun Wilke., R. H., Picchetti, L. P. E., & Guzmán, G. F. (2005). Desaparicion de Queñoales de la Puna Jujeña. *Agraria*, 6(2), 73-77. ISSN 0328-8080
- Brooker, R. W., Maestre, F. T., Callaway, R. M., Lortie, C. L., Cavieres, L. A., Kunstler, G., Liancourt, P., Tielbörger, K., Travis, J. M. J., Anthelme, F., Armas, C., Coll, L., Corcket, E., Delzon, S., Forey, E., Kikvidze, Z., Olofsson, J., Pugnaire, F., Quiroz, C. L., Saccone, P., Schiffers, K., Seifan, M., Touzard, B., & Michalet, R. (2008). Facilitation in plant communities: The past, the present, and the future. *Journal of Ecology*, 96(1), 18-34. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2007.01295.x>
- Brower, J. E., Zar, J. H., & von Ende, C. (1990). Field and laboratory methods for general ecology. Third Ed., Wm. C. Brown Publishers, (Dubuque, pp. 237).

- Brown, D. (1994). Predicting vegetation types at treeline using topography and biophysical disturbance variables. *Journal of Vegetation Science*, 5, 641-656. <https://doi.org/10.2307/3235880>
- Bu, H., Chen, X., Xu, X., Liu, K., Jia, P., & Du, G. (2007). Seed mass and germination in an alpine meadow on the eastern Tsinghai–Tibet plateau. *Plant Ecology*, 191, 127-149.
- Burkart, R., Bárbaro, N. O., Sánchez, R. O., & Gómez, D. A. (1999). Ecoregiones de la Argentina. Presidencia de la Nación. *Secretaría de Recursos Naturales y Desarrollo Sustentable. Administración de Parques Nacionales*. <http://repositorio.ub.edu.ar/handle/123456789/7567>
- Cabrera A. L. (1957). La vegetación de la Puna argentina. *Revista de Investigaciones Agrícolas*, 11, 317-512.
- Cabrera, A. L. (1968). Ecología vegetal de la Puna. *Colloquium Geographicum*, 9, 91-116.
- Cabrera, A. L. (1971). Fitogeografía de la República Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 14, 1-42.
- Cabrera, A. L. (1976). Regiones Fitogeográficas Argentinas, *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería* (Buenos Aires, pp. 85). ACME.
- Cáceres, Y., Schrieber, K., Lachmuth, S., Auge, H., Argibay, D., Renison, D., & Hensen, I. (2019). Effects of altitude, land use and microsites on early life performance of a high mountain tree: Insights from an in situ sowing experiment. *Diversity and Distributions*, 25(10), 1537-1550.
- Cáceres, Y., Lachmuth, S., Schrieber, K., Marcora, P., Renison, D., & Hensen, I. (2021). Germination responses of two key mountain tree species to single and combined fire-related stresses: Does elevational origin matter? *Flora*, 280, 151832. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2021.151832>
- Cairns, D. M., & Moen, J. (2004). Herbivory influences tree lines. *Journal of Ecology*, 92(6), 1019-1024. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2004.00945.x>
- Caldecott, J. O., Jenkins, M. D., Johnson, T. H., & Groombridge, B. (1996). Priorities for conserving global species richness and endemism. *Biodiversity and Conservation*, 5, 699-727. <https://doi.org/10.1007/BF00051782>
- Callaway, R. M., Brooker, R. W., Choler, P., Kikvidze, Z., Lortie, C. J., Michalet, R., Paolini, L., Pugnaire, F. I., Newingham, B., Aschehoug, E. T., Armas, C., Kikodze, D., & Cook, B. J. (2002). Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature*, 417, 844-848.

- Camel, V. F., Quispe-Melgar, H. R., Ames-Martínez, F. N., Romo, W. C. N., Segovia-Salcedo, M. C., & Kessler, M. (2019). Forest structure of three endemic species of the genus *Polylepis* (*Rosaceae*) in central Perú. *Ecología Austral*, 29(3). <https://doi.org/10.25260/EA.19.29.3.0.812>
- Cantlon, J. (1953). Vegetation and microclimates of north and south slopes of Cushtunk Mountain, New Jersey. *Ecological Monograph*, 23, 241-270.
- Carilla, J., Halloy, S., Cuello, S., Grau, A., Malizia, A., & Cuesta, F. (2018a). Vegetation trends over eleven years on mountain summits in NW Argentina. *Ecology and Evolution*, 8, 11554-11567.
- Carilla, J., Grau, A., & Cuello, A. S. (2018b). Vegetación de la Puna argentina. En: *La Puna Argentina: naturaleza y cultura*. Grau, H. R., Babot, J., Izquierdo, A., & Grau, A., Eds. *Fundación Miguel Lillo, Tucumán. Serie Conservación de la Naturaleza*, 24, 143-156.
- Carmanchahi, P. D., Panebianco, A., Leggieri, L., Barri, F., Marozzi, A., Flores, C., Moreno, P., Schroeder, N., Cepeda, C., Oliva, G., Kin, M. S., Gregorio, P., Ovejero, R., Acebes, P., Schneider, C. F., Pedrana, J., Taraborelli, P. (2019). Lama guanicoe. En: SAyDS–SAREM (eds.) Categorización 2019 de los mamíferos de Argentina según su riesgo de extinción. *Lista Roja de los mamíferos de Argentina*. <http://cma.sarem.org.ar>.
- Catorci, A., Cesaretti, S., Velasquez, J., & Zeballos, H. (2011). Plant– plant spatial interactions in the dry Puna (southern Peruvian Andes). *Alpine Botany*, 121, 113-121. <https://doi.org/10.1007/s00035-011-0097-1>
- Cavieres, L. A., Peñaloza, A., & Arroyo, M. K. (2000). Altitudinal vegetation belts in the high-Andes of central Chile (33° S). *Revista Chilena de Historia Natural*, 73, 331-344.
- Chambers, J. C. (1995). Relationships between seed fates and seedling establishment in an alpine ecosystem. *Ecology*, 76(7), 2124-2133.
- Chapman, S. B. (1976). Methods in plant ecology. *Blackwell Scientific, Osney Mead*, (Oxford, pp. 580).
- Chapman, C. A., Chapman, L. J., Wingham, R., Hunt, K., Gebu, D., & Gardner, L. (1992). Estimators of fruit abundance of tropical trees. *Biotropica*, 24, 527-531.
- Chave, J. (2008). Spatial variation in tree species composition across tropical forests: pattern and process. *Tropical forest community ecology*, 11-30
- Chepstow-lusty, A., Frogley, M., Bauer, B., Leng, M., Boessenkool, K., Carcaillet, C., Ali, A., & Alain, G. (2009). Putting the rise of the Inca Empire within a climatic and land management context. *Climate of the Past*, 5. <https://doi.org/10.5194/cpd-5-771-2009>

Chillo, V., Vázquez, D., Tavella, J., & Cagnolo, L. (2021). Plant–plant cooccurrences under a complex land-use gradient in a temperate forest. *Oecologia*, 196. <https://doi.org/10.1007/s00442-021-04953-4>

Choque Brito, A. P. (2010). *Evaluación del estado de conservación y propuesta de manejo silvicultural en formaciones naturales de queñoa de altura (Polylepis tarapacana Phil.) en la Reserva Nacional Alto Loa, Región de Antofagasta*. Tesis ingeniero forestal--Universidad de Chile.

Christie, D. A., Lara, A., Barichivich, J., Villalba, R., Morales, M. S., & Cuq, E. (2009). El Niño–Southern Oscillation signal in the world’s highestelevation tree-ring chronologies from the Altiplano, Central Andes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 281, 309-319.

Christie, D., & Armesto, J. J. (2003). Regeneration microsites and tree species coexistence in temperate rain forests of Chiloé Island, Chile. *Journal of Ecology*, 91, 776-784. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2003.00813.x>

Cierjacks, A., Wesche, K., & Hensen, I. (2007). Potential lateral expansion of *Polylepis* forest fragments in central Ecuador. *Forest Ecology and Management*, 242, 477-486.

Cierjacks, A., Rühr, N. K., Wesche, K. & Hensen, I. (2008) Effects of altitude and livestock on the regeneration of two treeline forming *Polylepis* species in Ecuador. *Plant Ecology*, 194, 207-221

Coblentz, D., & Keating, P. L. (2008). Topographic controls on the distribution of tree islands in the high Andes of south-western Ecuador. *Journal of Biogeography*, 35(11), 2026-2038. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.01956.x>

Coca Morante, M. (2012). Assessment of *Lepthosphaeria polylepidis* decline in *Polylepis tarapacana* Phil. Trees in District 3 of the Sajama National Park, Bolivia. intech open. <https://doi.org/10.5772/33599>

Cochrane, A., Yates, C. J., Hoyle, G. L., & Nicotra, A. B. (2015). Will among-population variation in seed traits improve the chance of species persistence under climate change? *Global Ecology and Biogeography*, 24(1), 12-24. <https://doi.org/10.1111/geb.12234>

Compañía Minera Doña Inés de Collahuasi. (2011). *Sondaje de Prospección Rosario Oeste: volumen 1*.

Collins, M., Knutti, R., Arblaser, J., Dufresne, J.-L., Fichet, T., Friedlingstein, P., Gao, X., Gutowski, W., Johns, T., Krinner, G., Shongwe, M., Teballdi, C., Weaver, A., & Wehner, M.

(2014). *Long-term Climate Change: Projections, Commitments and Irreversibility* (pp. 10291136).

CONAF, 2002. Plan de manejo del Parque Nacional Lauca. Documento de trabajo no 2. CONAF Región de Tarapaca, Arica, Chile.

Cordazzo, C. V. (2002). Effect of seed mass on germination and growth in three dominant species in southern Brazilian coastal dunes. *Brazilian Journal of Biology*, 62, 427-435.

Corlett, R. T., & Westcott, D. A. (2013). Will plant movements keep up with climate change? *Trends in Ecology & Evolution*, 28(8), 482-488. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2013.04.003>

Cox, P. M., Betts, R. A., Jones, C. D., Spall, S. A., & Totterdell, I. J. (2000). Acceleration of global warming due to carbon-cycle feedbacks in a coupled climate model. *Nature*, 408(6809). <https://doi.org/10.1038/35041539>

Cranford, M., & Mourato, S. (2011). Community conservation and a twostage approach to payments for ecosystem services. *Ecological Economics*, 71, 89-98. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2011.08.007>

Cuesta, F., Carilla, J., LLambí, L. D., Muriel, P., Lencinas, M. V., Meneses, R. I., ... & Tovar, C. (2023). Compositional shifts of alpine plant communities across the high Andes. *Global ecology and biogeography*, 32(9), 1591-1606.

Cuyckens, G., Malizia, L., & Blundo, C. (2015). Composition, diversity and structure of tree communities along an altitudinal gradient of subtropical forests of mountain (foothills of Zapla, Jujuy, Argentina). *Madera Bosques*, 21, 137-148.

Cuyckens, G. A. E., Christie, D. A., Domic, A. I., Malizia, L. R., & Renison, D. (2016). Climate change and the distribution and conservation of the world's highest elevation woodlands in the South American Altiplano. *Global and Planetary Change*, 137, 79-87. <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2015.12.010>

Cuyckens, G. A. E., Hensen, I., López, V. L., Cellini, J. M., & Renison, D. (2021). Germination of high Andean treeline species of contrasting environments and along elevational gradients in northwest Argentina. *Neotropical Biodiversity*, 7(1), 111-120. <https://doi.org/10.1080/23766808.2021.1906137>

Dalling, J., & Hubbell, S. (2002). Seed size, growth rate and gap microsite conditions as determinants of recruitment success for pioneer species. *Journal of Ecology*, 90, 557-568. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2002.00695.x>

Davis, L. S., & Johnson, K. N. (1987). *Forest Management*, third ed. *McGraw-Hill*, (New York, pp. 790).

Davis, E. L., Hager, H. A., & Gedalof, Z. (2018). Soil properties as constraints to seedling regeneration beyond alpine treelines in the Canadian Rocky Mountains. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, *50*(1), e1415625. <https://doi.org/10.1080/15230430.2017.1415625>

Derguy, M. R., Frangi, J. L., Drozd, A. A., Arturi, M. F., & Martinuzzi, S. (2019). Holdridge Life Zone Map: Republic of Argentina. Gen. Tech. Rep. 51, 1-49. <https://doi.org/10.2737/IITF-GTR-51>.

Díaz, H. F., Bradley, R. S. (1997). Temperature variations during the last century at high elevation sites. *Climatic Change*, *36*, 253-279. <https://doi.org/10.1023/A:1005335731187>.

Díaz, S., Cabido, M., & Casanoves, F. (1998). Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science - J VEG SCI*, *9*, 113-122. <https://doi.org/10.2307/3237229>

Dirnböck, T., Gottfried, M., Ginzler, C., & Grabherr, G. (2003). Mapping alpine vegetation based on image analysis, topographic variables and Canonical Correspondence Analysis. *Applied Vegetation Science*, *6*, 85-96. <https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2003.tb00567.x>

Dobrowski, S. Z., Swanson, A. K., Abatzoglou, J. T., Holden, Z. A., Safford, H. D., Schwartz, M. K., & Gavin, D. G. (2015). Forest structure and species traits mediate projected recruitment declines in western US tree species. *Global Ecology and Biogeography*, *24*(8), 917-927. <https://doi.org/10.1111/geb.12302>

Domic, A. I. (2005). Influencia de los factores climáticos en el crecimiento radial de la keñua (*Polylepis tarapacana*) en el Parque Nacional Sajama, Bolivia. *Tesis de Grado*. Universidad Mayor de San Andrés, (La Paz, Bolivia, pp. 93).

Domic, A. I., & Capriles, J. M. (2009). Allometry and effects of extreme elevation on growth velocity of the Andean tree *Polylepis tarapacana* Philippi (*Rosaceae*). *Plant Ecology*, *205*, 223-234.

Domic, A. I., Camilo, G. R., & Capriles, J. M. (2014). Small-scale Farming and Grazing Reduce Regeneration of *Polylepis tomentella* (*Rosaceae*) in the Semiarid Andes of Bolivia. *Biotropica*, *46*(1), 106-113. <https://doi.org/10.1111/btp.12075>

Domic, A. I., de Porras, M. E., Capriles, J. M., Zamora-Allendes, A., Ivory, S. J., & Maldonado, A. (2023). Precipitation variability, vegetation turnover, and anthropogenic disturbance over the

last millennium in the Atacama highlands of northern Chile (19°S). *The Holocene*, 33(5), 536-549. <https://doi.org/10.1177/09596836231151834>

Domic, A. I., Mamani, E., & Camilo, G. (2013). Fenología reproductiva de la kewiña (*Polylepis tomentella*, *Rosaceae*) en la puna semihúmeda de Chuquisaca (Bolivia). *Ecología en Bolivia*, 48(1), 31-45.

Domic, A. I., Bernhardt, P., Meier, R., Camilo, G., & Capriles, J. (2017). Pollination Ecology of *Polylepis tomentella* (*Rosaceae*), an Andean Anemophilous Tree Presenting a Potential Floral Fungal Infection. *International Journal of Plant Sciences*, 178, 000-000. <https://doi.org/10.1086/692504>

Domic, A. I., Capriles, J., & Camilo, G. (2020). Evaluating the fitness effects of seed size and maternal tree size on *Polylepis tomentella* (*Rosaceae*) seed germination and seedling performance. *Journal of Tropical Ecology*, 36, 115-122. <https://doi.org/10.1017/S0266467420000061>

Donoso, C. (1993). *Bosques Templados de Chile y Argentina: Variación, Estructura y Dinámica*. Editorial Universitaria.

Dorji, T., Moe, S. R., Klein, J. A., & Totland, Ø. (2014). Plant species richness, evenness, and composition along environmental gradients in an alpine meadow grazing ecosystem in central Tibet, China. *Antarctic and Alpine Research*, 46, 308-326. doi: 10.1657/1938-4246-46.2.308

Du, H., Hu, F., Zeng, F., Wang, K., Peng, W., Zhang, H., Zeng, Z., Zhang, F., & Song, T. (2017). Spatial distribution of tree species in evergreendeciduous broadleaf karst forests in southwest China. *Scientific Reports* 7. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-15789-5>.

Eklundh, L., & Jönsson, P. (2016). TIMESAT for Processing Time-Series Data from Satellite Sensors for Land Surface Monitoring. En Y. Ban (Ed.), *Multitemporal Remote Sensing: Methods and Applications*. Springer International Publishing. (pp. 177-194). https://doi.org/10.1007/978-3-319-47037-5_9

Ellison, A. M. (2001). Interspecific and intraspecific variation in seed size and germination requirements of *Sarracenia* (*Sarraceniaceae*). *American Journal of Botany*, 88(3), 429-437.

Facelli, J., & Pickett, S. T. A. (1991). Plant litter: Its dynamics and effects on plant community structure. *The Botanical Review*, 57, 1-32. <https://doi.org/10.1007/BF02858763>

- Fadrique, B., Báez, S., Duque, Á., Malizia, A., Blundo, C., Carilla, J.,...& Feeley, K. J. (2018). Widespread but heterogeneous responses of Andean forests to climate change. *Nature*, 564(7735), 207-212.
- Farooq, M., Wahid, A., Kobayashi, N., Fujita, D., & Basra, S. (2009). Plant Drought Stress: Effects, Mechanisms and Management. *Agronomy for Sustainable Development*, 29. <https://doi.org/10.1051/agro:2008021>
- Farr, T. G., & Kobrick, M. (2000). Shuttle radar topography mission produces a wealth of data. *Eos, Transactions American Geophysical Union*, 81(48), 583-585. <https://doi.org/10.1029/EO081i048p00583>
- Fernández-Marín, B., Nadal, M., Gago, J., Fernie, A. R., López-Pozo, M., Artetxe, U., García-Plazaola, J. I., & Verhoeven, A. (2020). Born to revive: Molecular and physiological mechanisms of double tolerance in a paleotropical and resurrection plant. *New Phytologist*, 226(3), 741-759. <https://doi.org/10.1111/nph.16464>
- Fick, S., & Hijmans, R. (2017). WorldClim 2: New 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 37. <https://doi.org/10.1002/joc.5086>
- Fjeldså, J., & Kessler, M. (1996). Conserving the biological diversity of *Polylepis* woodlands of the Highlands of Peru and Bolivia: A contribution to sustainable natural resource management in the Andes. Nordic Foundation for Development and Ecology (NORDECO).
- Fjeldså, J., & Kessler, M. (2004). Conservación de la Biodiversidad de los Bosques de *Polylepis* de las Tierras Altas de Bolivia. Una Contribución al Manejo Sustentable de los Andes. FAN, Santa Cruz de la Sierra, Bolivia. V. A. *Technical Report*, 11. Editorial FAN. (SantaCruz de la Sierra, pp.214).
- Flexas, J., & Gago, J. (2018). A role for ecophysiology in the 'omics' era. *The Plant Journal*, 96(2), 251-259. <https://doi.org/10.1111/tpj.14059>
- Forbis, T. A. (2003). Seedling demography in an alpine ecosystem. *American Journal of Botany*, 90(8), 1197-1206.
- Franklin J. F., Spies, T. A., Pelt, R. V., Carey, A. B., Thornburgh, D. A., Berg, D. R., Lindenmayer, D. B., Harmon, M. E., Keeton, W. S., Shaw, D. C., Bible, K., & Chen, J. (2002). Disturbances and structural development of natural forest ecosystems with silvicultural implications, using Douglasfir forests as an example. *Forest Ecology and Management*, 155, 399-423.

Gairola, S., Rawal, R. S., Todaria, N. P., & Bhatt, A. (2014). Population structure and regeneration patterns of tree species in climate-sensitive subalpine forests of Indian western Himalaya. *Journal of Forestry Research*, 25(2), 343-349.

Gairola, S., Rawal, R. S., & Todaria, N. P. (2008). *Forest vegetation patterns along an altitudinal gradient in Sub-alpine zone of West Himalaya India*. 2(6), 42-48.

Gairola, S., Rawal, R. S., Todaria, N. P., & Bhatt, A. (2014). Population structure and regeneration patterns of tree species in climate-sensitive subalpine forests of Indian western Himalaya. *Journal of Forestry Research*, 25(2), 343-349.

Gajardo, R. (1994). *La Vegetación Natural de Chile*. In *Anales de la Universidad de Chile*, 5, 209-216.

Gallardo-Cruz, J. A., Pérez-García, E. A., Meave, J. A. (2009). β -Diversity and vegetation structure as influenced by slope aspect and altitude in a seasonally dry tropical landscape. *Landscape Ecology*, 24 (4), 473-482. <https://www.pnas.org/doi/abs/10.1073/pnas.1413650112>

García, D., Zamora, R., Gómez, J. M., Jordano, P., & Hódar, J. A. (2000). Geographical variation in seed production, predation and abortion in *Juniperus communis* throughout its range in Europe. *Journal of Ecology*, 88, 436-446.

García-Núñez, C., Rada, F., Boero, C., González, J. A., Gallardo, M. R. A., Azócar, A., Liberman Druz, M., Hilal, M. B., & Prado, F. E. (2004). Leaf gas exchange and water relations in *Polylepis tarapacana* at extreme altitudes in the Bolivian Andes. *Photosynthetica* 42, 133-138. <https://doi.org/10.1023/B:PHOT.0000040581.94641.ed>

García-Plazaola, J. I., Rojas, R., Christie, D. A., & Coopman, R. E. (2015). Photosynthetic responses of trees in high-elevation forests: Comparing evergreen species along an elevation gradient in the Central Andes. *AoB PLANTS*, 7, plv058. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plv058>

Gareca León, E., Vandeloos, F., Fernández, M., Hermy, M., & Honnay, O. (2012). Seed germination, hydrothermal time models and the effects of global warming on a threatened high Andean tree species. *Seed Science Research*, 22. <https://doi.org/10.1017/S0960258512000189>

Gareca, E. E., Hermy, M., Fjeldsa, J., & Honnay, O. (2010). *Polylepis* woodland remnants as biodiversity islands in the Bolivian high Andes. *Biodiversity and Conservation*, 19, 3327-3346.

Gareca, E. E., Martínez, Y. Y., Solís, C., & Aguirre, L. F. (2018). Efectos de los árboles exóticos y del ambiente materno sobre la producción de semillas, la germinación y el crecimiento inicial

de *Polylepis subtusalbida* (Rosaceae) en el Parque Nacional Tunari, Bolivia. *Ecología Austral*, 28(1bis), 262-277. <https://doi.org/10.25260/EA.18.28.1.1.698>

Garreaud, R., Vuille, M., & Clement, A. C. (2003). The climate of the Altiplano: Observed current conditions and mechanisms of past changes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 194(1), 5-22. [https://doi.org/10.1016/S0031-0182\(03\)00269-4](https://doi.org/10.1016/S0031-0182(03)00269-4)

Germino, M. J. (2014). Plants in Alpine Environments. En R. K. Monson (Ed.), *Ecology and the Environment* (pp. 1-30). Springer. https://doi.org/10.1007/978-1-4614-7612-2_12-4

Germino, M. J., & Smith, W. K. (2000). Differences in Microsite, Plant Form, and Low-Temperature Photoinhibition in Alpine Plants. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 32(4), 388-396. <https://doi.org/10.1080/15230430.2000.12003382>

Gieger, T., & Leuschner, C. (2004). Altitudinal change in needle water relations of *Pinus canariensis* and possible evidence of a drought-induced alpine timberline on Mt. Teide, Tenerife. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 199(2), 100-109. <https://doi.org/10.1078/0367-2530-00139>

Gilliam, F. S. (2007). The ecological significance of the herbaceous layer in temperate forest ecosystems. *BioScience*, 57 (10), 845-858.

Giménez-Benavides, L., & Milla, R. (2013). Comparative germination ecology of two altitudinal vicariant *Saxifraga* species endemic to the north of Spain. *Plant Biology*, 15(3), 593-600. <https://doi.org/10.1111/j.14388677.2012.00663.x>

González, J. (2018). Aprovechando la energía solar en la Puna. En: *La Puna Argentina: naturaleza y cultura*. Grau, H. R., Babot, J., Izquierdo, A., & Grau, A., Eds. *Fundación Miguel Lillo, Tucumán. Serie Conservación de la Naturaleza*, 24, 93-95.

Google Earth Engine. <https://earthengine.google.com>, (última revisión 2020).

Gough, L., Shaver, G. R., Carrol, J. Royer, D. L., & Laundre, J. A. (2000). Vascular plant species richness in Alaskan arctic tundra: the importance of soil pH. *Journal Ecology*, 88, 54-66.

Graae, B. J., De Frenne, P., Kolb, A., Brunet, J., Chabrierie, O., Verheyen, K., Pepin, N., Heinken, T., Zobel, M., Shevtsova, A., Nijs, I., & Milbau, A. (2012). On the use of weather data in ecological studies along altitudinal and latitudinal gradients. *Oikos*, 121(1), 3-19. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.19694.x>

Graae, B. J., Vandvik, V., Armbruster, W. S., Eiserhardt, W. L., Svenning, J.-C., Hylander, K., Ehrlén, J., Speed, J. D. M., Klanderud, K., Bråthen, K. A., Milbau, A., Opedal, Ø. H., Alsos, I. G., Ejrnæs, R., Bruun, H. H., Birks, H. J. B., Westergaard, K. B., Birks, H. H., & Lenoir, J. (2017). Stay or go – how topographic complexity influences alpine plant population and community responses to climate change. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 30, 41-50. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2017.09.008>

Grau, H. R. (2018). El burro en la Puna. ¿Invasor o restaurador? En: *La Puna Argentina: naturaleza y cultura*. Grau, H. R., Babot, J., Izquierdo, A., & Grau, A., Eds. *Fundación Miguel Lillo, Tucumán. Serie Conservación de la Naturaleza* 24, 207-208

Greenwood, S., & Jump, A. (2014). Consequences of Treeline Shifts for the Diversity and Function of High Altitude Ecosystems. *Arctic Antarctic and Alpine Research*, 46, 829-840. <https://doi.org/10.1657/1938-4246-46.4.829>

Guzmán, G. F., Wayar, C., & Speranza, F. C. (2017). Informe Complementario al Relevamiento de superficies boscosas de las regiones prepuñena, puneña y altoandina de la Provincia de Jujuy. Ministerio de Ambiente de Jujuy, pp. 4.

Guzmán, G. F., Wayar, C., Speranza, F. C., & Julián, R. F. (2019). Inclusión de los bosques de *Polylepis* de regiones semiáridas al Ordenamiento Territorial de Bosques Nativos de Jujuy (Argentina). In: *Libro de Resúmenes V Congreso Internacional de Ecología y Conservación de los Bosques de Polylepis 2019*. 1ra Ed. (Quito, Ecuador, pp. 15-16). ISBN: 978-9942-765-46-8

Hallinger, M., Manthey, M., & Wilmking, M. (2010). Establishing a missing link: Warm summers and winter snow cover promote shrub expansion into alpine tundra in Scandinavia. *New Phytologist*, 186(4), 890-899. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03223.x>

Halloy, S. R. P. (2002). Variations in community structure and growth rates of high-Andean plants with climatic fluctuations. In: *Mountain biodiversity: a global assessment*. Körner, C., & Spehn, E. M. Eds., *Parthenon*, (London, pp. 225-237).

Hamrick, J. L., & Lee, J. M. (1987). Effect of soil surface topography and litter cover on the germination, survival, and growth of musk thistle (*Carduus nutans*). *American Journal of Botany*, 74(3), 451-457.

Hansen, A. J., Neilson, R. P., Dale, V. H., Flather, C. H., Iverson, L. R., Currie, D. J., Shafer, S., Cook, R., & Bartlein, P. J. (2001). Global Change in Forests: Responses of Species, Communities, and Biomes: Interactions between climate change and land use are projected to cause large

shifts in biodiversity. *BioScience*, 51(9), 765-779. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0765:GCIFRO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0765:GCIFRO]2.0.CO;2)

Harper, J. L., Lovell, P. H., & Moore, K. G. (1970). The Shapes and Sizes of Seeds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1(1), 327-356. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.01.110170.001551>

Harrod, R. J., McRae, B. H., & Hartl, W. E. (1999). Historical Stand Reconstruction in Ponderosa Pine Forests to Guide Silvicultural Prescriptions. *Forest Ecology and Management*, 114, 433-446.

Hasegawa P. M., Bressan R. A., Zhu J. K., & Bohnert, H. J. (2000) Plant cellular and molecular responses to high salinity, *Annual Review of Plant Physiology*, 51, 463-499.

Heitz, P., & Heitz-Seifert, U. (1995) Intra and interspecific relations within an epiphyte community in a Mexican humid montane forest. *Selbyana*, 16, 135-140.

Hendrix, S. D., Nielsen, E., Nielsen, T., & Schutt, M. (1991). Are seedlings from small seeds always inferior to seedlings from large seeds? Effects of seed biomass on seedling growth in *Pastinaca sativa* L. *New Phytologist*, 119(2), 299-305.

Hensen, I. (1995). Die Vegetation von *Polylepis*-Wäldern der Ostkordillere Boliviens. *Phytocoenologia* 25, 235-277.

Huertas Herrera, A., Lencinas, M. V., Manríquez, M. T., Miller, J. A., & Pastur, G. M. (2020). Mapping the status of the North American beaver invasion in the Tierra del Fuego archipelago. *PLOS ONE*, 15(4), e0232057. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0232057>

Hertel, D., & Wesche, K. (2008). Tropical moist *Polylepis* stands at the treeline in East Bolivia: The effect of elevation on stand microclimate, above- and below-ground structure, and regeneration. *Trees*, 22, 303-315. <https://doi.org/10.1007/s00468-007-0185-4>

Hertel, D., & Wesche, K. (2008). Tropical moist *Polylepis* stands at the treeline in East Bolivia: the effect of elevation on stand microclimate, above-and below-ground structure, and regeneration. *Trees*, 22, 303-315.

Hitchmough, J., & Vera, F. (2002). Grazing Ecology and Forest History. *Garden History*, 30, 263. <https://doi.org/10.2307/1587257>

Hoch, G., & Körner, C. (2005). Growth, demography and carbon relations of *Polylepis* trees at the world's highest treeline. *Functional Ecology*, 19(6), 941-951. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2005.01040.x>

Holm, S. O. (1994) Reproductive patterns of *Betula pendula* and *B. pubescens* along a regional altitudinal gradient in northern Sweden. *Ecography*, 17, 60-72.

Holten, J. J. (1998). Vascular plant species richness in relation to altitudinal and slope gradients in the mountain landscape of central Norway. In: *The Impacts of Climate Variability on Forests*; Beniston, M., Innes, J. L., Eds.; Springer. (Berlin, Germany, pp. 231-239).

Holtmeier, F.-K. (2009). *Holtmeier, F.-K. (2009): Mountain timberlines. Ecology, patchiness and dynamics. Advances in Global Change Research, Vol. 36, Berlin, Springer.*

Homeier, J., Breckle, S.-W., Günter, S., Rollenbeck, R., & Leuschner, C. (2010). Tree Diversity, Forest Structure and Productivity along Altitudinal and Topographical Gradients in a Species-Rich Ecuadorian Montane Rain Forest. *Biotropica*, 42, 140-148. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2009.00547.x>

Houdijk, A. L. F. M., Verbeek, P. J. M., Van Dijk, H. F. G., & Roelofs, J. G. M. (1992). Distribution and decline of endangered herbaceous heathland species in relation to the chemical composition of the soil. *Plant Soil*, 148, 137-143.

Huete, A. R. (1988). A soil-adjusted vegetation index (SAVI). *Remote Sensing of Environment*, 25(3), 295-309. [https://doi.org/10.1016/0034-4257\(88\)90106-X](https://doi.org/10.1016/0034-4257(88)90106-X)

Hurtado Ccorimanya, L. B. (2014). Análisis de la heterogeneidad ambiental a pequeña escala y el patrón especial de *Polylepis* sp en el área de conservación privada Manantay, Urubamba Cusco. *Universidad Nacional de San Antonio Abad del Cusco*. <https://repositorio.unsaac.edu.pe/handle/20.500.12918/956>

Huston, M. A. (1994). Biological Diversity: The Coexistence of Species; *Cambridge University Press*: (Cambridge, UK, pp. 681).

IUCN. Red List of Threatened Species. Version 2020. URL: iucnredlist.org.

Jácome, J., Kessler, M., & Smith, A. R. (2007). A human-induced downward-skewed elevational abundance distribution of pteridophytes in the Bolivian Andes. *Global Ecology and Biogeography*, 16, 313-318.

- Jameson, J., & Ramsay, P. (2007). Changes in high-altitude *Polylepis* forest cover and quality in the Cordillera de Vilcanota, Perú, 1956–2005. *Biological Conservation*, *138*, 38-46. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2007.04.008>
- Jenness, J. (2009). Calculating Landscape Surface Area from Digital Elevation Models. *Wildlife Society Bulletin*, *32*, 829-839. [https://doi.org/10.2193/0091-7648\(2004\)032\[0829:CLSAFD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2193/0091-7648(2004)032[0829:CLSAFD]2.0.CO;2)
- Johnson, D., McCulloh, K., & Reinhardt, K. (2011). The earliest stages of tree growth: Development, physiology and impacts on microclimate. In: *Size- and Age-Related Changes in Tree Structure and Function*. Meinzer F. C., Lachenbruch, B., Dawson, T. E., Eds. Series Tree Physiology. Springer. (New York, pp (4), 65-87).
- Jordan, E. (1983). Die Verbreitung von *Polylepis*-Beständen in der Westkordillere Boliviens. *Tuexenia* *3*, 101-116.
- Jumpponen, A., Väre, H., Mattson, K., Ohtonen, R., & Trappe, J. (1999). Characterization of 'safe sites' for pioneers in primary succession on recently deglaciated terrain. *Journal of Ecology*, *87*, 98-105. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.1999.00328.x>
- Kershaw, K. A. (1973). Quantitative and dynamic plant ecology. 2n Ed. *American Elsevier* (New York, pp. 308).
- Kessler, M. (1995). The genus *Polylepis* (*Rosaceae*) in Bolivia. *Candollea*, *50*, 131-171.
- Kessler, M. (2000). Observations on a human-induced fire event at a humid timberline in the Bolivian Andes. *Ecotropica*, *6*, 89-93.
- Kessler, M. (2002). The *Polylepis* problem: Where do we stand? *Ecotropica*, *8*, 97-110.
- Kessler, M. (2006). Bosques de *Polylepis*. En: *Botánica Económica de los Andes Centrales*. Morales, M., Øllgaard, B., Kvist, L. P., Borchsenius F., & Balslev., H. Eds. *Universidad Mayor de San Andrés*, (La Paz, pp. 110-120).
- Kessler, M., & Herzog, S. K. (1998). Conservation status in Bolivia of timberline habitats, elfin forest and their birds. *Cotinga*, *10*, 50-54.
- Kessler, M., & Schmidt-Lebuhn, A. N. (2006). Taxonomical and distributional notes on *Polylepis* (*Rosaceae*). *Organisms Diversity & Evolution*, *5*, 1-10.
- Kessler, M., Böhner, J., & Kluge, J. (2007). Modelling tree height to assess climatic conditions at tree lines in the Bolivian Andes. *Ecological Modelling*, *207*(2), 223-233. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2007.05.001>

- Kessler, M., Grytnes, J. A., Halloy, S., Kluge, J., Krömer, T., León, B., Macía, M., & Young, K. (2011). *Gradients of plant diversity: Local patterns and processes* (pp. 204-218). <https://doi.org/10.5167/uzh-56159>
- Kessler, M., Toivonen, J. M., Sylvester, S. P., Kluge, J., & Hertel, D. (2014). Elevational patterns of *Polylepis* tree height (*Rosaceae*) in the high Andes of Peru: Role of human impact and climatic conditions. *Frontiers in Plant Science*, 5. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2014.00194>
- Kleier, C. (2001). Functional ecology, ecophysiology, and convergent evolution of dwarf shrub and cushion plant growth forms. *PhD thesis*. University of California, (Los Angeles, USA, pp.180).
- Kleier, C., & Lambrinos, J. G. (2005). The importance of nurse associations for three tropical alpine life forms. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 37 (3), 331-336, DOI: 10.1657/15230430(2005)
- Kleier, C., & Rundel, P. W. (2004). Microsite requirements, population structure and growth of the cushion plant, *Azorella compacta*, in the tropical Chilean Andes. *Austral Ecology*, 29 (4), 461-470.
- Klimes, L. (2003). Life-forms and clonality of vascular plants along an altitudinal gradient in E Ladakh (NW Himalayas). *Basic and Applied Ecology*, 4(4), 317-328. <https://doi.org/10.1078/1439-1791-00163>
- Körner, C. (1994). Scaling from species to vegetation: The usefulness of functional groups. In E. D. Schulze & H. A. Mooney (Eds.), *Biodiversity and ecosystem function*. Springer, (pp. 117-140).
- Körner, C. (1998): A re-assessment of high elevation treeline positions and their explanation. *Oecologia*, 115, 445-45
- Körner, C. (1999). *Alpine Plant Life: functional plant ecology of high mountain ecosystems*. Springer, Berlin, Heidelberg. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-18970-8>.
- Körner, C. (2003). *Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems*. 2nd Ed. Springer, (Berlin, pp. 344).
- Körner, C. (2012). *Alpine treelines: functional ecology of the global high elevation tree limits*. Springer Basel, Heidelberg. New York, Dordrecht (London, pp. 220).

Körner, C. (2021). Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-59538-8>

Körner, C., & Paulsen, J. (2004). World-wide study of high altitude treeline temperatures. *Journal of Biogeography*, *31*, 713-732. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2003.01043.x>

Körner, C., Paulsen, J., & Spehn, E. M. (2011). A definition of mountains and their bioclimatic belts for global comparisons of biodiversity data. *Alpine Botany*, *121*(2), 73-78. <https://doi.org/10.1007/s00035-011-0094-4>

Kraft, N. J. B., Godoy, O., Levine, J. M. (2015). Plant functional traits and the multidimensional nature of species coexistence. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *112*(3), 797-802. <https://doi.org/10.1073/pnas.1413650112>

Kramer, P. J., & Boyer, J. S. (1995). Water relations of plants and soils. *Academic Press*, (San Diego, pp. 495).

Krauchi, N., Brang, P., & Schonenberger, W. (2000) Forests of mountainous regions: gaps in knowledge and research needs. *Forest Ecology and Management*, *132* (1), 73-82.

Krstulovic, C. V., Portugal, J. Q., Koya, P. R., Alvarado, G. V., & Franco, J. C. B. (2019). Assessment of Seed Quality and Germination Response in the Species of the Genus *Polylepis*. In *Seed Dormancy and Germination*. IntechOpen.

Kullman, L. (1988). Holocene History of the Forest-Alpine Tundra Ecotone in the Scandes Mountains (Central Sweden). *The New Phytologist*, *108*(1), 101-110.

Küppers, M. (1989). Ecological significance of above-ground architectural patterns in woody plants: A question of cost-benefit relationships. *Trends in Ecology & Evolution*, *4*(12), 375-379. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(89\)90103-1](https://doi.org/10.1016/0169-5347(89)90103-1)

Kuuluvainen, T., & Kalmari, R. (2004). Regeneration microsites of *Picea abies* seedlings in a windthrow area of a boreal old-growth forest in southern Finland. *Ann. Bot. Fennici*, *40*, 401-413.

LaMarche Jr, V. C. (1963). Origin and geologic significance of buttress roots of bristlecone pines, White Mountains, California. US Geological Survey Professional Paper, 475, C148-C149.

Lambrinos, J. G., Kleier, C. C., & Rundel, P. W. (2006). Plant community variation across a puna landscape in the Chilean Andes. *Revista chilena de historia natural*, *79*(2), 233-243. <https://doi.org/10.4067/S0716-078X2006000200009>

- Langley, S. K., Cheshire, H. M., & Humes, K. S. (2001). A comparison of single date and multitemporal satellite image classifications in a semi-arid grassland. *Journal of Arid Environments*, 49(2), 401-411. <https://doi.org/10.1006/jare.2000.0771>
- Larcher, W. (2000). Temperature stress and survival ability of Mediterranean sclerophyllous plants. *Plant biosystems*, 134(3), 279-295.
- Lawrence, D. S., & Johnson, N. K. (1987). *Forest Management* (3ra ed.). McGraw-Hill.
- Leck, M. A., & Outred, H. A. (Eds.). (2008). *Seedling ecology and evolution* (1. publ). Cambridge Univ. Press.
- Leishman, M., Wright, I., Moles, A., & Westoby, M. (2000). The Evolutionary Ecology of Seed Size. *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*, 2. <https://doi.org/10.1079/9780851994321.0031>
- Lencina, R., Peralta, E., & Sosa Gómez, J. (2018). La actividad minera en la Puna argentina: Caracterización sociohistórica, presente y perspectivas. En Serie Conservación de la Naturaleza 24: La Puna argentina: naturaleza y cultura. Fundación Miguel Lillo. <https://ri.conicet.gov.ar/handle/11336/99110>
- Leuschner, C. (2000). Are High Elevations in Tropical Mountains Arid Environments for Plants? *Ecology*, 81(5), 1425-1436. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[1425:AHEITM\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[1425:AHEITM]2.0.CO;2)
- Lillesand, T., & Keifer, R. (2000). Remote sensing and image interpretation, 4 th. Eds. Lillesand, T. M., & Ralph W. K., John Wiley, (New York, pp. 736). Price 29.95. ISBN 0 471 25515
- Lizárraga, L., & Monguillot, J. (2018). Huella Humana en Argentina. *Dirección Regional Noroeste, Administración de Parques Nacionales. Salta, Argentina*. Available online: http://geoportal.idesa.gob.ar/layers/geonode%3Ah_humana_v01 (accessed on 15 March 2023).
- Llambí, L. D., Puentes Aguilar, J., & García-Núñez, C. (2013). Spatial relations and population structure of a dominant tree along a treeline ecotone in the Tropical Andes: Interactions at gradient and plantneighbourhood scales. *Plant Ecology & Diversity*, 6(3-4), 343-353. <https://doi.org/10.1080/17550874.2013.810312>
- Lloyd, H. (2008). Abundance and patterns of rarity of *Polylepis* birds in the Cordillera Vilcanota, southern Perú: Implications for habitat management strategies. *Bird Conservation International*, 18, 164-180. <https://doi.org/10.1017/S0959270908000166>

- López, V. L., Cellini, J. M., & Cuyckens, G. A. E. (2021). Influencia del micrositio y el ambiente en la instalación de *Polylepis tarapacana* en los Altos Andes. *Neotropical Biodiversity*, 7(1), 135-145. <https://doi.org/10.1080/23766808.2021.1902251>
- López, V. L., & Cellini, J. M. (2022). Plantas medicinales asociadas a bosques de *Polylepis tarapacana* del altiplano jujeño: Riqueza y cobertura en gradientes geográficos, topográficos y de estructura forestal. *Ecología Austral*, 32(3), 894-907.
- López, V. L., Huertas Herrera, A., Rosas, Y. M., & Cellini, J. (2022). Optimal environmental drivers of high-mountains forest: *Polylepis tarapacana* cover evaluation in their southernmost distribution range of the Andes. *Trees, Forests and People*, 9, 100321. <https://doi.org/10.1016/j.tfp.2022.100321>
- López, V. L., Botta, L., Martínez Pastur, G., Lencinas, M. V., Cuyckens, G. A. E., & Cellini, J. M. (2023). Characterization of *Polylepis tarapacana* Life Forms in the Highest-Elevation Altiplano in South America: Influence of the Topography, Climate and Human Uses. *Plants*, 12(9), 1806.
- Lord, J. M. (1994). Variation in *Festuca novae-zelandiae* (Hack.) Cockayne germination behaviour with altitude of seed source. *New Zealand Journal of Botany*, 32(2), 227-235.
- Lord, J., Westoby, M., & Leishman, M. (1995). Seed size and phylogeny in six temperate floras: constraints, niche conservatism, and adaptation. *The American Naturalist*, 146(3), 349-364.
- Luebert, F., & Gajardo, R. (2005). Vegetación alto andina de Parinacota (norte de Chile) y una sinopsis de la vegetación de la Puna meridional. *Phytocoenologia*, 79-128. <https://doi.org/10.1127/0340-269X/2005/00350079>
- Luebert, F., & Pliscoff, P. (2006). Sinopsis bioclimática y vegetacional de Chile. *Editorial Universitaria*. Santiago de Chile, Chile.
- Macek, P., Macková, J., & de Bello, F. (2009). Morphological and ecophysiological traits shaping altitudinal distribution of three *Polylepis* treeline species in the dry tropical Andes. *Acta Oecologica*, 35(6), 778-785. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2009.08.013>
- Macía, M., Palm, M. E., & Martín, M. (2005). A new species of *Leptosphaeria* (Ascomycotina, Pleosporales) on Rosaceae from Bolivia. *Mycotaxon*, 93, 401-406.
- Mahdavi, P., Akhiani, H., & Van der Maarel, E. (2013). Species Diversity and Life-Form Patterns in Steppe Vegetation along a 3000 m Altitudinal Gradient in the Alborz Mountains, Iran. *Folia Geobotanica*, 48. <https://doi.org/10.1007/s12224-012-9133-1>

Maher, E. L., & Germino, M. J. (2006). Microsite differentiation among conifer species during seedling establishment at alpine treeline. *Écoscience*, 13(3), 334-341. <https://doi.org/10.2980/i1195-6860-13-3-334.1>

Malizia, A., Blundo, C., Carilla, J., Acosta, O. O., Cuesta, F., Duque, A., Aguirre, N., Aguirre, Z., Ataroff, M., Baez, S., Calderón-Loor, M., Cayola, L., Cayuela, L., Ceballos, S., Cedillo, H., Ríos, W. F., Feeley, K. J., Fuentes, A. F., Álvarez, L. E. G., Grau, R., Homeier, J., Jadan, O., Llambi, L. D., Loza Rivera, M. I., Macía, M. J., Malhi, Y., Malizia, L., Peralvo, M., Pinto, E., Tello, S., Silman, M., Young, K. R. (2020). Elevation and latitude drives structure and tree species composition in Andean forests: Results from a large-scale plot network. *PLOS ONE*, 15(4), e0231553. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0231553>

Malizia, L., Pacheco, S., Blundo, C., & Brown, A. D. (2012). Caracterización altitudinal, uso y conservación de las Yungas Subtropicales de Argentina: *Ecosistemas*, 21(1-2), Article 1-2. <https://www.revistaecosistemas.net/index.php/ecosistemas/article/view/27>

Marcora, P., Hensen, I., Renison, D., Seltmann, P., & Wesche, K. (2008). The performance of *Polylepis australis* trees along their entire altitudinal range: Implications of climate change for their conservation. *Diversity and Distributions*, 14(4), 630-636. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2007.00455.x>

Marcora, P. I., Tecco, P. A., Ferrero, M. C., Ferreras, A. E., Zeballos, S. R., Funes, G., Gurvich, D. E., Arias, Gonzalo., Cáceres, Y., & Hensen, I. (2021). Are populations of *Polylepis australis* locally adapted along their elevation gradient? *Neotropical Biodiversity*, 7(1), 246-256. <https://doi.org/10.1080/23766808.2021.1940049>

Martínez, J. G. (2018). Sociedades prehispánicas de la Puna argentina: desde el poblamiento temprano hasta los inicios de la producción pastoril y agrícola. En Serie Conservación de la Naturaleza 24: La Puna argentina: naturaleza y cultura. Fundación Miguel Lillo. <https://ri.conicet.gov.ar/handle/11336/99110>

Martínez Pastur, G. J., Jordán, C., Soler, R., Lencinas, M., & Ivancich, H. (2012). Landscape and microenvironmental conditions influence over regeneration dynamics in old-growth *Nothofagus betuloides* Southern Patagonian forests. *Plant Biosystems*, 146. <https://doi.org/10.1080/11263504.2011.650725>

Martínez Pastur, G. J. M., Rosas, Y. M., Chaves, J., Cellini, J. M., Barrera, M. D., Favoretti, S. & Peri, P. L. (2021). Changes in forest structure values along the natural cycle and different

management strategies in *Nothofagus antarctica* forests. *Forest Ecology and Management*, 486, 118973.

Martínez Pastur, G., Amoroso, M. M., Baldi, G., Barrera, M. D., Brown, A. D., Chauchard, L. M., Galetto, L., Garibaldi, L. A., Gasparri, I., Kees, S. M., Matteucci, S. D., Politi, N., Roig, F. A., & Peri, P. L. (2023). ¿Qué es un bosque nativo en la Argentina? Marco conceptual para una correcta definición de acuerdo con las políticas institucionales nacionales y el conocimiento científico disponible. *Ecología Austral*, 33 (1), 1-313. <https://doi.org/10.25260/EA.23.33.1.0.2040>

Matteucci, S. (2012). Ecorregión Puna. En *Ecorregiones y Complejos Ecosistémicos de Argentina* (UBA, pp. 17-108).

Matteucci, S., & Colma, A. (1982). Metodología para el estudio de la vegetación. En *SERBIULA (sistema Librum 2.0)*.

Mensah, S., Glèlè Kakaï, R., & Seifert, T. (2016). Patterns of biomass allocation between foliage and woody structure: The effects of tree size and specific functional traits. *Annals of Forest Research* 59, 49-60.

Mensah, S., Salako, V. K., Assogbadjo, A. E., & Glèlè Kakaï, R. (2018). Differential Responses of Taxonomic, Structural, and Functional Diversity to Local-Scale Environmental Variation in Afromontane Forests in South Africa. *Tropical Conservation Science*, 11. doi:10.1177/1940082918762372

Michel, B. E., & Kaufmann, M. R. (1973). The osmotic potential of polyethylene glycol 6000. *Plant Physiology*, 51, 914-6.

Miehe, G., Miehe, S., Vogel, J., Co, S., & Duo, L. (2007). Highest Treeline in the Northern Hemisphere Found in Southern Tibet. *Mountain Research and Development - MT RES DEV*, 27, 169-173. <https://doi.org/10.1659/mrd.0792>

Miller, E. A., & Halpern, C. B. (1998) Effects of environment and grazing disturbance on tree establishment in meadows of the central Cascade Range, Oregon, USA. *Journal of Vegetation Science*, 9 (2), 265-282.

Miller, G. R., & Cummins, R. P. (2001). Geographic variation in seed setting by heather (*Calluna vulgaris* (L.) Hull) in the Scottish Highlands. *Journal of Biogeography*, 28(8), 1023-1031.

Minvielle, M., & Garreaud, R. D. (2011). Projecting Rainfall Changes over the South American Altiplano. *Journal of Climate*, 24(17), 4577-4583. <https://doi.org/10.1175/JCLI-D-11-00051.1>

- Moles, A. T., & Westoby, M. (2004). Seedling survival and seed size: a synthesis of the literature. *Journal of Ecology*, *92*(3), 372-383.
- Montaña, C., & Valiente-Banuet, A. (1998). Floristic and life-form diversity along an altitudinal gradient in an intertropical semiarid Mexican region. *Southwest Nat*, *43*, 25-39.
- Monteiro, J. A. F., Hiltbrunner, E., & Körner, C. (2011). Functional morphology and microclimate of *Festuca orthophylla*, the dominant tall tussock grass in the Andean Altiplano. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, *206*(4), 387-396.
- Gil Montero, R. (2018). Historia socioambiental: entre la conquista y el siglo XX. En: *La Puna Argentina: naturaleza y cultura*. Grau, H. R., Babot, J., Izquierdo, A., & Grau, A., Eds. *Fundación Miguel Lillo, Tucumán. Serie Conservación de la Naturaleza*, *24*, 343-361.
- Montesinos-Tubée, D. B., Sýkora, K. V., Quipuscoa Silvestre, V., & Cleef, A. M. (2015). Species composition and phytosociology of xerophytic plant communities after extreme rainfall in South Peru. *Phytocoenologia*, *45*, 203-250. <https://doi.org/10.1127/phyto/2015/0023>
- Mooney, H. A. (1974). Plant forms in relation to environment. In *Handbook of Vegetation Science*; Strain, B.R., Billings, W.D., Eds.; *Vegetation and Environment*: The Hague, (The Netherlands, pp. (6) 111-122).
- Morales, M. S., Villalba, R., Grau, H. R., & Paolini, L. (2004). Rainfall controlled tree growth in high elevation subtropical treelines, *Ecology*, *85*, 3080-3089
- Morales, M. S., Christie, D. A., Villalba, R., Argollo, Pacajes, J., Silva, J. S., Alvarez, C. A., Llancabure, J. C., & Solíz Gamboa, C. C. (2012). Precipitation changes in the South American Altiplano since 1300 AD reconstructed by tree-rings. *Climate of the Past*, *8*, 653-666.
- Morales, M. S., Nielsen, A. E., & Villalba, R. (2013). First dendroarchaeological dates of prehistoric contexts in South America: chullpas in the Central Andes. *Journal of Archaeological Science*, *40*(5), 2393-2401.
- Morales, M. S., Duncan, A. C., Neukom, R., Rojas, J. F., & Villalba, R. (2018). Variabilidad hidroclimática en el sur del Altiplano: Pasado, presente y futuro. En *La Puna Argentina: Naturaleza y cultura*. Fundación Miguel Lillo. <https://ri.conicet.gov.ar/handle/11336/99110>
- Morales, M., Crispin, D. B., Andreu-Hayles, L., Guillena, J. I., Christie, D., & Requena-Rojas, E. J. (2019). Climate sensitivity in radial growth of the northernmost population of *Polylepis tarapacana* in the Peruvian Andes. In *AGU Fall Meeting Abstracts Vol.* pp. GC43E-1455.

- Morales Aranibar, L., Aragón, G., & Flores, E. (2019). Caracterización fenotípica del género *Polylepis* en el bosque nativo de la provincia de Candarave-Tacna. *Ciencia & Desarrollo*, 18-25. <https://doi.org/10.33326/26176033.2013.15.311>
- Morello, J., Matteucci, S., Rodriguez, A., & Silva, M. (2012). *Ecorregiones y complejos ecosistémicos Argentinos* (Vol. 719).
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., da Fonseca, G. A. B., & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772), Article 6772. <https://doi.org/10.1038/35002501>
- Nagy, L., & Grabherr, G. (2009). *The Biology of Alpine Habitats*. <https://doi.org/10.1093/oso/9780198567035.001.0001>
- Navarro Sanchez, G. (2002). Vegetación y unidades biogeográficas de Bolivia. In: Navarro, G., & Maldonado, M. (eds.) *Geografía Ecológica de Bolivia. Vegetación y Ambientes Acuáticos*, Fundación Simón I. Patiño, Bolivia (Cochabamba. pp. 1-500).
- Navarro Sanchez, G. (2011). *Clasificación de la vegetación en Bolivia*. Centro de Ecología Difusión, Fundación Simón I. Patiño. <https://isbn.cloud/9789995477622/clasificacion-de-la-vegetacion-enbolivia/>
- Navarro Sanchez, G., Arrazola Rivero, S., Balderrama, J., Ferreira, W., De la Barra, N., Antezana, C., Gómez, M. I., & Mercado, M. (2010). Diagnóstico del estado de conservación y caracterización de los bosques de *Polylepis* en Bolivia y su avifauna. *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental*, 28, 1-35.
- Neukom, R., Rohrer, M., Calanca, P., Salzmann, N., Huggel, C., Acuña, D., Christie, D. A., & Morales, M. S. (2015). Facing unprecedented drying of the Central Andes? Precipitation variability over the period AD 1000–2100. *Environmental Research Letters*, 10(8), 084017. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/10/8/084017>
- Neuner, G. (2014). Frost resistance in alpine woody plants. *Frontiers in Plant Science*, 5. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2014.00654>
- Noble, I., & Slatyer, R. (1980). The Use of Vital Attributes to Predict Successional Changes in Plant Communities Subject to Recurrent Disturbances. *Plant Ecology*, 43, 5-21. <https://doi.org/10.1007/BF00121013>
- Nordberg, M.-L., & Evertson, J. (2005). Vegetation index differencing and linear regression for change detection in a Swedish mountain range using Landsat TM® and ETM+® imagery. *Land Degradation & Development*, 16(2), 139-149. <https://doi.org/10.1002/ldr.660>

Odland, A. (2009). Interpretation of altitudinal gradients in South Central Norway based on vascular plants as environmental indicators. *Ecological Indicators*, 9(3), 409-421. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2008.05.012>

Ohsawa, M. (1993). Latitudinal pattern of mountain vegetation zonation in southern and eastern Asia. *Journal of Vegetation Science*, 4 (1), 13-18.

Onipchenko, V., Makarov, M., & Van der Maarel, E. (2001). Influence of Alpine plants on soil nutrient concentrations in a monoculture experiment. *Folia Geobotanica*, 36, 225-241. <https://doi.org/10.1007/BF02803178>

Oyarzabal, M., Clavijo, J., Oakley, L., Biganzoli, F., Tognetti, P., Barberis, I., Maturo, H. M., Aragón, R., Campanello, P. I., Prado, D., Oesterheld, M., & León, R. J. C. (2018). Unidades de vegetación de la Argentina. *Ecología Austral*, 28(1), 40-63. <https://doi.org/10.25260/EA.18.28.1.0.399>

Pan, C., Ma, L., Shangguan, Z., & Ding, A. (2011). Determining the sediment trapping capacity of grass filter strips. *Journal of Hydrology*, 405(1-2), 209-216.

Parmesan, C. (2006). Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 37, 637-669. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110100>

Paulsen, J., Weber, U. M., & Körner, C. (2000). Tree Growth near Treeline: Abrupt or Gradual Reduction with Altitude? *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 32(1), 14-20. <https://doi.org/10.2307/1552405>

Pavón, N. P., Hernández-Trejo, H., & Rico-Gray, V. (2000). Distribution of plant life forms along an altitudinal gradient in the semi-arid valley of Zapotitlán, Mexico. *Journal of Vegetation Science*, 11(1), 39-42. <https://doi.org/10.2307/3236773>

Peng, Y., Lachmuth, S., Gallegos, S. C., Kessler, M., Ramsay, P. M., Renison, D., Suarez, R., & Hensen, I. (2015). Pleistocene climatic oscillations rather than recent human disturbance influence genetic diversity in one of the world's highest treeline species. *Botanical Society of America*, 102, 1676-1684.

Peralta, P., Kowoll, S. M., & Sadzawka R. A. (1993). Suelos de la formación de Queñoa (*Polylepis berterii*) en un sector de la precordillera de la I región entre Chapiquinia y Tignamar. *Boletín Sociedad Chilena de la Ciencia del Suelo*, 10, 135-143. <https://hdl.handle.net/20.500.14001/55159>

- Pereg, D., & Payette, S. (1998). Development of black spruce growth forms at treeline. *Plant Ecology*, 138(2), 137-147. <https://doi.org/10.1023/A:1009756707596>
- Pérez Flores, M., Martínez Pastur, G., Cellini, J. M., & Lencinas, M. V. (2019). Recovery of understory assemblage along 50 years after shelterwood cut harvesting in *Nothofagus pumilio* Southern Patagonian forests. *Forest Ecology and Management*, 450, 117494. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117494>.
- Pérez, F. L. (1991). Particle sorting due to off-road vehicle traffic in a high andean paramo. *Catena*, 18(3), 239-254. [https://doi.org/10.1016/0341-8162\(91\)90024-R](https://doi.org/10.1016/0341-8162(91)90024-R)
- Perovic, P. G., Trucco Aleman, C. E., Tellaeche, C. G., Bracamonte, J. C., Cuello, P. A., Novillo, A., & Lizárraga, L. (2018). Mamíferos puneños y altoandinos. *Fundación Miguel Lillo*, 24, 182-206.
- Picchetti, L. P., Guzmán, G. F., & Villafañe, B. S. (2001). Dos nuevas especies del género *Polylepis* para la Argentina. Simposio sobre Ecología de Bosques de *Polylepis*. V CLAE. Universidad Nacional de Jujuy, S.S. de Jujuy, Argentina. Pp 769.
- Pickett, S. T. A., & Kempf, J. S. (1980). Branching Patterns in Forest Shrubs and Understory Trees in Relation to Habitat. *New Phytologist*, 86(2), 219-228. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1980.tb03191.x>
- Pigott, C. D., & Huntley, J. (1981). Factors controlling the distribution of *Tilia cordata* at the northern limit of its geographical range. Nature and causes of seed sterility. *New Phytologist*, 87, 817-839.
- Pinos, J. (2020). Challenges and conservation implications of *Polylepis* woodlands in the Andean region: Defining actions for sustainable management. *Hacquetia*, 19, 143-153. <https://doi.org/10.2478/hacq-2020-0001>
- Pluess, A. R., Schütz, W., & Stöcklin, J. (2005). Seed weight increases with altitude in the Swiss Alps between related species but not among populations of individual species. *Oecologia*, 144(1), 55-61.
- Pollice, J., Marcora, P., & Renison, D. (2013). Seed production in *Polylepis australis* (Rosaceae) as influenced by tree size, livestock and interannual climate variations in the mountains of central Argentina. *New Forests*, 44(2), 233-247. <https://doi.org/10.1007/s11056-012-9313-0>
- Pook, E., & Moore, C. (1966). The influence of aspect on the composition and structure of dry sclerophyll forest on black mountain Canberra. *Australian Journal of Botany*, 14, 223-242.

- Poulter, B., MacBean, N., Hartley, A., Khlystova, I., Arino, O., Betts, R., Bontemps, S., Boettcher, M., Brockmann, C., Defourny, P., Hagemann, S., Herold, M., Kirches, G., Lamarche, C., Lederer, D., Ottlé, C., Peters, M., & Peylin, P. (2015). Plant functional type classification for earth system models: Results from the European Space Agency's Land Cover Climate Change Initiative. *Geoscientific Model Development*, 8(7), 2315-2328. <https://doi.org/10.5194/gmd-8-2315-2015>
- Price, M., Gratzner, G., Duguma, L., Kohler, T., Maselli, D., & Romeo, R. (2011). *Mountain Forests in a Changing World: Realising values, addressing challenges*. <https://doi.org/10.13140/2.1.2386.5283>
- Prodan, M., Peters, R., Cox, F., & Real, P. (1997). Mensura Forestal. GTZ/IICA. *Serie Investigacion y Educacion en Desarrollo Sostenible*. (San Jose, Costa Rica, pp. 586).
- R Core Team. (2020). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <https://www.R-project.org>.
- Rada, F., García-Núñez, C., Boero, C., Gallardo, M., Hilal, M., González, J., Prado, F., Liberman-Cruz, M., & Azócar, A. (2001). Low temperature resistance in *Polylepis tarapacana*, a tree growing at the highest altitudes in the world. *Plant, Cell & Environment*, 24, 377-381.
- Rada, F., García Núñez, C., & Rangel, S. (2011). Microclimate and regeneration patterns of *Polylepis sericea* in a treeline forest of the Venezuelan Andes. *Ecotropicos*, 24, 113-122.
- Rahbek, C., Borregaard, M. K., Antonelli, A., Colwell, R. K., Holt, B. G., Noguees-Bravo, D., Rasmussen, C. M. Ø., Richardson, K., Rosing, M. T., Whittaker, R. J., & Fjeldså, J. (2019). Building mountain biodiversity: Geological and evolutionary processes. *Science*, 365, 1114-1119. <https://doi.org/10.1126/science.aax0151>.
- Ramsay, P. M., & Oxley, E. R. B. (1997). The growth form composition of plant communities in the Ecuadorian Páramos. *Plant Ecology*, 131, 173-192.
- Raunkiaer, C. (1905). Types biologiques pour la géographie botanique. *Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Forhandling*, 5, 347-438.
- Rees, M. (1997). Evolutionary ecology of seed dormancy and seed size. In: Silvertown, J., Franco, M., Harper, J. L. (eds) *Plant life histories: ecology, phylogeny and evolution*. Cambridge University Press, (Cambridge, pp. 121-142).
- Rehm, E., & Feeley, K. (2013). Forest patches and the upward migration of timberline in the southern Peruvian Andes. *Forest Ecology and Management*, 305, 204-211. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.05.041>

Rehm, E., & Feely, K. (2015). Freezing temperatures as a limit to forest recruitment above tropical Andean treelines. *Ecology*, *96*(7), 1856-1865.

Reid Rata, Y., Malizia, L., Brown, A. D. (2018). Áreas protegidas de la Puna. En La Puna Argentina: Naturaleza y cultura. Fundación Miguel Lillo. <https://ri.conicet.gov.ar/handle/11336/99110>

Renison, D., & Cingolani, A. M. (1998). Experiencias en germinación y reproducción vegetativa aplicados a la reforestación con *Polylepis australis* (*Rosaceae*) en las Sierras Grandes de Córdoba, Argentina. *AgriScientia*, *15*, 47-53.

Renison, D., Hensen, I., & Cingolani, A. (2004). Anthropogenic soil degradation affects seed viability in *Polylepis australis* mountain forests of central Argentina. *Forest Ecology and Management*, *196*, 327-333. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.03.025>

Renison, D., Hensen, I., Suarez, R., & Cingolani, A. M. (2006). Cover and growth habit of *Polylepis* woodlands and shrublands in the mountains of central Argentina: Human or environmental influence? *Journal of Biogeography*, *33*(5), 876-887. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01455.x>

Renison, D., Hensen, I., Suárez, R., Cingolani, A. M., Marcora, P., & Giorgis, M. A. (2010). Soil conservation in *Polylepis* mountain forests of Central Argentina: Is livestock reducing our Natural capital? *Austral Ecology*, *35*, 435-443.

Renison, D., Cuyckens, G. A. E., Pacheco, S., Guzman, G. F., Grau, H. R., Marcora, P., Robledo, G., Cingolani, A. M., Dominguez, J., Landi, M., Bellis, L., & Hensen, I. (2013). Distribucion y Estado de conservación de las poblaciones de árboles y arbustos del género *Polylepis* (*Rosaceae*) en las montañas de Argentina. *Ecología Austral*, *23*, 27-36. <https://doi.org/10.25260/EA.13.23.1.0.1189>.

Renison, D., Chartier, M. P., Menghi, M., Marcora, P. I., Torres, R. C., Giorgis, M., Hensen, I., & Cingolani, A. M. (2015). Spatial variation in tree demography associated to domestic herbivores and topography: Insights from a seeding and planting experiment. *Forest Ecology and Management*, *335*, 139-146.

Renison, D., Morales, L., Cuyckens, G., Sevillano, C., & Cabrera Amaya, D. M. (2018). Ecología y conservación de los bosques y arbustales de *Polylepis*: ¿qué sabemos y qué ignoramos? *Ecología Austral*, *28*. <https://doi.org/10.25260/EA.18.28.1.1.522>

Reyes, M. (2013). Propagation of *Polylepis tarapacana* Phil. (Queñoa) under greenhouse conditions in Antofagasta Region. *Chile Forestal*, (364), 45-49.

Ríos, S. (1998). Estudio de la distribución y caracterización ecológica de las poblaciones locales de queñoa de altura (*Polylepis tarapacana* Phil.) en el sector de la provincia de Iquique. Tarapacá. Chile. *Memoria Ing. Forestal. Universidad de Chile. Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales*. (Chile, pp. 61).

Rodríguez-Catón, M., Andreu-Hayles, L., Morales, M. S., Daux, V., Christie, D. A., Coopman, R. E., Alvarez, C., Rao, M. P., Aliste, D., Flores, F., & Villalba, R. (2021). Different climate sensitivity for radial growth, but uniform for tree-ring stable isotopes along an aridity gradient in *Polylepis tarapacana*, the world's highest elevation tree species. *Tree Physiology*, 41(8), 1353-1371. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpab021>

Roem, W. J., & Berendse, F. (2000). Soil acidity and nutrient supply ratio as possible factors determining changes in plant species richness in grassland and heathland communities. *Biology Conservation*, 92, 151161.

Rojas, R., Flexas, J., & Coopman, R. E. (2022). Particularities of the highest elevation treeline in the world: *Polylepis tarapacana* Phil. as a model to study ecophysiological adaptations to extreme environments. *Flora*, 292, 152076. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2022.152076>

Rojo, V. (2016). Análisis de la dinámica de la vegetación de la Puna jujeña en relación con los ungulados domésticos y silvestres y su impacto sobre la desertificación (Tesis doctoral). Universidad Nacional de Jujuy, San Salvador de Jujuy, Argentina. <https://sedici.unlp.edu.ar/handle/10915/62309>

Rosas, Y. M., Peri, P. L., Carrasco, J., Lencinas, M. V., Pidgeon, A., Politi, N., Martinuzzi, S., & Martínez Pastur, G. J. (2021). Improving Potential Biodiversity and Human Footprint in Nothofagus Forests of Southern Patagonia through the Spatial Prioritization of their Conservation Values. En *Spatial Modeling in Forest Resources Management: Rural Livelihood and Sustainable Development* (pp. 441-471). Springer. https://link.springer.com/chapter/10.1007%2F978-3-030-56542-8_19

Runkle, J. R. (2000). Canopy tree turnover in old-growth mesic forests of eastern North America. *Ecology*, 81, 554-567.

Ruthsatz, B., & Movia, C. P. (1975). *Relevamiento de las estepas andinas del Noroeste de la Provincia de Jujuy. República Argentina*. Smithsonian Libraries 127 p.

- Ryan, M. G., & Yoder, B. J. (1997). Hydraulic Limits to Tree Height and Tree Growth. *BioScience*, 47(4), 235-242. <https://doi.org/10.2307/1313077>
- Saavedra, J. (2013). Caracterización de la estructura poblacional de *Polylepis tarapacana* en sector cerro Chiguana, cuenca del salar de Surire, para establecer los lineamientos de un programa de restauración ecológica. M. Sc. Tesis. Universidad de Tarapacá, Chile (Arica, pp. 76).
- Salazar, L., Homeier, J., Kessler, M., Stefan, A., Lehnert, M., Krömer, T., & Kluge, J. (2013). Diversity patterns of ferns along elevation in Andean tropical forests. *Plant Ecology & Diversity*, 8. <https://doi.org/10.1080/17550874.2013.843036>
- Saverimuttu, T., & Westoby, M. (1996). Seedling longevity under deep shade in relation to seed size. *Journal of Ecology*, 84(5), 681-689.
- Schaal, B. A. (1980). Reproductive capacity and seed size in *Lupinus texensis*. *American Journal of Botany*, 67(5), 703-709.
- Schauer, A. J., Schoettle, A. W., & Boyce, R. L. (2001). Partial Cambial Mortality in High-Elevation *Pinus aristata* (Pinaceae). *American Journal of Botany*, 88(4), 646-652. <https://doi.org/10.2307/2657064>
- Scheffer, M., Vergnon, R., Cornelissen, J. H. C., Hantson, S., Holmgren, M., Nes, E. H. van, & Xu, C. (2014). Why trees and shrubs but rarely trubs? *Trends in Ecology & Evolution*, 29(8), 433-434. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.06.001>
- Segovia-Salcedo, M. C., Caiza Guamba, J. C., Kessler, M., Ramsay, P. M., Boza Espinoza, T. E., Renison, D., Quispe-Melgar, H. R., Urquiaga Flores, E., Rodríguez-Catón, M., Ames-Martínez, F. N., Carabajo-Hidalgo, A., Cabrera-Amaya, D. M., & Romoleroux, K. (2021). ¿Cómo avanzar en la conservación de los bosques de *Polylepis* y su diversidad biológica? *Neotropical Biodiversity*, 7(1), 318-326. <https://doi.org/10.1080/23766808.2021.1953895>
- Seibert, P. (1993). La vegetación de la región de los Kallawaya y del altiplano de UllaUlla en los Andes bolivianos. *Ecología Bolivia*, 20,1-84.
- Seibert, P., & Menhofer, X. (1991). Die Vegetation des Wohngebiets der Callawaya und des Hochlands von Ulla-Ulla in den bolivianischen Anden. Parte I: Seibert P. *Phytocoenologia*, 20 (2), 145-276.

- Seibert, P., & Menhofer, X. (1992). Die Vegetation des Wohngebiets der Callawaya und des Hochlands von Ulla-Ulla in den Bolivianischen Anden. Parte II: Menhofer, X. *Phytocoenologia*, 20 (3), 298-438.
- Seiwa, K., & Kikuzawa, K. (1991). Phenology of tree seedlings in relation to seed size. *Canadian Journal of Botany*, 69(3), 532-538.
- Seltmann, P., Leyer, I., Renison, D., & Hensen, I. (2007). Variation of seed mass and its effects on germination in *Polylepis australis*: implications for seed collection. *New Forests*, 33, 171-181.
- Servat, G. P., Mendoza, W. C., & Ochoa, C. J. A. (2002). Flora y Fauna de cuatro bosques de *Polylepis* (*Rosaceae*) en la cordillera del Vilcanota (Cusco, Peru). *Ecología Aplicada*, 1(1-2), Article 1-2. <https://doi.org/10.21704/rea.v1i1-2.226>
- Sevillano-Ríos, C., Lloyd, H., & Valdés-Velasquez, A. (2011). Bird species richness, diversity and abundance in *Polylepis* woodlands, Huascarán biosphere reserve, Peru. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 46, 69-76. <https://doi.org/10.1080/01650521.2010.546567>
- Siemann, E., & Rogers, W. E. (2003). Changes in light and nitrogen availability under pioneer trees may indirectly facilitate tree invasions of grasslands. *Journal of Ecology*, 91(6), 923-931.
- Sierra-Almeida, A., Cavieres, L. A., & Bravo, L. A. (2009). Freezing Resistance Varies within the Growing Season and with Elevation in HighAndean Species of Central Chile. *The New Phytologist*, 182(2), 461-469.
- Simoes Macayo, N., & Renison, D. (2015). ¿Cuántos años monitorear el éxito de plantaciones con fines de restauración?: Análisis en relación al micrositio y procedencia de las semillas. *Bosque (Valdivia)*, 36(2), 315-322.
- Simpson, B. B. (1979). A revision of the Genus *Polylepis* (*Rosaceae: Sanguisorbeae*). *Smithsonian Contributions to Botany*, 43, 1-62.
- Simpson, B. B. (1986). *High Altitude Tropical Biogeography* (Viulleumier, F., Monasterio, M. (Eds.), Vol. 43). Oxford University Press.
- Sklenář, P., & Jørgensen, P. M. (1999). Distribution patterns of Páramo plants in Ecuador. *Journal of Biogeography*, 26, 681-691.

- Slette, I., Post, A., Awad, M., Even, T., Punzalan, A., Williams, S., Smith, M., & Knapp, A. (2019). How ecologists define drought, and why we should do better. *Global Change Biology*, 25. <https://doi.org/10.1111/gcb.14747>
- Smith, C. C., & Fretwell, S. D. (1974). The optimal balance between the size and number of offspring. *American Naturalist*, 108, 499-506.
- Smith, W., Germino, M., Hancock, T., & Johnson, D. (2003). Another Perspective on Altitudinal Limits of Alpine Treelines. *Tree physiology*, 23, 1101-1112. <https://doi.org/10.1093/treephys/23.16.1101>
- Small, C. J., & McCarthy, B. C. (2005). Relationship of understory diversity to soil nitrogen, topographic variation, and stand age in an eastern oak forest, USA. *Forest ecology and Management*, 217(2-3), 229-243.
- Snook, L. K., Cámara-Cabrales, L., & Kelty, M. J. (2005). Six years of fruit production by mahogany trees (*Swietenia macrophylla* King): patterns of variation and implications for sustainability. *Forest Ecology and Management*, 206, 221-235.
- Solbrig, O. T. (1993). Plant traits and adaptive strategies: Their role in ecosystem function. In E. D. Schulze & H. A. Mooney (Eds.), *Biodiversity and ecosystem function*. Springer, (pp. 97-116).
- Soliveres, S., & Maestre, F. (2014). Plant-plant interactions, environmental gradients and plant diversity: A global synthesis of community-level studies. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 16. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2014.04.001>
- Soliveres, S., Maestre, F. T., Bowker, M. A., Torices, R., Quero, J. L., García-Gómez, M., Cabrera, O., Cea, A., Coaguila, D., Eldridge, D. J., Espinosa, C. I., Hemmings, F., Monerris, J. J., Tighe, M., DelgadoBaquerizo, M., Escolar, C., García-Palacios, P., Gozalo, B., Ochoa, V., & Noumi, Z. (2014). Functional traits determine plant co-occurrence more than environment or evolutionary relatedness in global drylands. *Perspectives in plant ecology, evolution and systematics*, 16(4), 164-173. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2014.05.001>
- Solíz C., Villalba, R., Argollo, J., Morales, M. S., Christie, D. A., Moya, J., & Pacajes, J. (2009). Spatio-temporal variations in *Polylepis tarapacana* radial growth across the Bolivian Altiplano during the 20th century. *Palaeogeography Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 281, 296-308. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2008.07.025>
- Squeo, F. A., Rada, F., García, C., Ponce, M., Rojas, A., & Azócar, A. (1996). Cold resistance mechanisms in high desert Andean plants. *Oecologia*, 105, 552-555.

- Stamp, N. E. (1990). Production and effect of seed size in a grassland annual (*Erodium brachycarpum*, Geraniaceae). *American Journal of Botany*, 77(7), 874-882.
- Stein, A., Gerstner, K., & Kreft, H. (2014). Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecology Letters*, 17 (7), 866-80.
- Stevens, G. C. (1992). The Elevational Gradient in Altitudinal Range: An Extension of Rapoport's Latitudinal Rule to Altitude. *The American Naturalist*, 140(6), 893-911. <https://doi.org/10.1086/285447>
- Sun, S., Niklas, K. J., Fang, F., Xiang, S., Wu, X., & Yang, X. (2010). Is Branching Intensity Interspecifically Related to Biomass Allocation? A Survey of 25 Dicot Shrub Species from an Open-Growing Dry Valley. *International Journal of Plant Sciences*, 171(6), 615-625. <https://doi.org/10.1086/653544>
- Sylvester, S. P., Heitkamp, F., Sylvester, M. D. P. V., Jungkunst, H. F., Sipman, H. J. M., Toivonen, J. M., Gonzales Inca, C. A., Ospina, J. C., & Kessler, M. (2017). Relict high-Andean ecosystems challenge our concepts of naturalness and human impact. *Scientific Reports*, 7(1), Article 1. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-03500-7>
- Teillier, S. (1998). Flora y vegetación altoandina del área de Collahuasi Salar de Coposa, Andes del Norte de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 71, 313-329.
- Ter Borg, S. J. (2005). Dormancy and germination of six *Rhinanthus* species in relation to climate. *Folia Geobotanica*, 40, 243-260.
- Tewksbury, J. J., & Lloyd, J. D. (2001). Positive interactions under nurseplants: Spatial scale, stress gradients and benefactor size. *Oecologia*, 127(3), 425-434. <https://doi.org/10.1007/s004420000614>
- Thibeault, J. M., Seth, A., & Garcia, M. (2010). Changing climate in the Bolivian Altiplano: CMIP3 projections for temperature and precipitation extremes. *Journal of Geophysical Research*, 115, 1-18. D08103, doi:10.1029/2009JD012718.
- Thrippleton, T., Bugmann, H., Kramer-Priewasser, K., & Snell, R. (2016). Herbaceous Understorey: An Overlooked Player in Forest Landscape Dynamics? *Ecosystems*, 19. <https://doi.org/10.1007/s10021-016-9999-5>.
- Titus, J., Nowak, R., & Smith, S. (2002). Soil resource heterogeneity in the Mojave Desert. *Journal of Arid Environments*, 52, 269-292. <https://doi.org/10.1006/jare.2002.1010>

- Tiwari, R. M., Shrestha, B. B., & Kohyama, T. S. (2017). Topographic and anthropogenic factors shaping subalpine *Abies spectabilis* forest in Langtang National Park, Eastern Himalaya. *Eurasian Journal of Forest Research*, 20, 1-9.
- Toivonen, J. M. (2014). Determinants of *Polylepis* (*Rosaceae*) Forest Distribution and Treeline Formation in the High Andes. <https://www.utupub.fi/handle/10024/96622>.
- Toivonen, J. M., Kessler, M., Ruokolainen, K., & Hertel, D. (2011). Accessibility predicts structural variation of Andean *Polylepis* forests. *Biodiversity and Conservation*, 20, 1789-1802. <https://doi.org/10.1007/s10531-011-0061-9>
- Toivonen, J. M., Gonzales-Inca, C., Bader, M., Ruokolainen, K., & Kessler, M. (2018). Elevational Shifts in the Topographic Position of *Polylepis* Forest Stands in the Andes of Southern Peru. *Forests*, 9, 1-10. <https://doi.org/10.3390/f9010007>.
- Toro Manríquez, M. del R., Promis Baeza, A. A., Huertas Herrera, A., & Martínez Pastur, G. J. (2018). *Influencia del micrositio y la exposición en la regeneración de bosques de Nothofagus pumilio afectados por Castor canadensis en Tierra del Fuego: Un análisis exploratorio*. <https://doi.org/10.4067/S0717-92002018000300431>
- Tranquillini, W. (1979). Physiological ecology of the alpine timberline. Tree existence at high altitudes with special reference to the European Alps. *Ecological Studies*, 31, 1137.
- Tyree, M. T., & Sperry, J. S. (1989). Vulnerability of Xylem to Cavitation and Embolism. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 40(1), 19-36. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.40.060189.000315>
- UNFCCC, 2002. Report of the Conference of the Parties on its seventh session, held at Marrakesh from 29 October to 10 November 2001 (FCCC/CP/2001/13/Add.1, UNFCCC, Marrakesh, Morocco, 2001). URL. <http://unfccc.int/resource/docs/cop7/13a01.pdf>. Ultimo acceso Diciembre 1, 2023.
- Urban, M. C. (2015). Accelerating extinction risk from climate change. *Science*, 348(6234), 571-573. <https://doi.org/10.1126/science.aaa4984>
- Uriarte, M., Canham, C. D., Thompson, J., & Zimmerman, J. K. (2004). A neighborhood analysis of tree growth and survival in a hurricane-driven tropical forest. *Ecological Monographs*, 74, 591-614.

- Uriarte, M., Bruna, E. M., Rubim, P., Anciaes, M., & Jonckheere, I. (2010). Effects of forest fragmentation on the seedling recruitment of a tropical herb: assessing seed vs. safe-site limitation. *Ecology*, *91*(5), 1317-1328.
- Urrutia, R., & Vuille, M. (2009). Climate change projections for the tropical Andes using a regional climate model: Temperature and precipitation simulations for the end of the 21st century. *Journal of Geophysics Research*, *114*, D02108, doi:10.1029/2008JD011021.
- Valencia, B. G., Matthews-Bird, F., Urrego, D. H., Williams, J. J., Gosling, W. D., & Bush, M. (2016). Andean microrefugia: testing the Holocene to predict the Anthropocene. *New Phytologist*, *212*, 510-522.
- Valiente-Banuet, A., Vite, F., & Zavala-Hurtado, J. A. (1991). Interaction between the Cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the Nurse Shrub *Mimosa luisana*. *Journal of Vegetation Science*, *2*(1), 11-14. <https://doi.org/10.2307/3235892>
- Van de Ven, C. M., Weiss, S. B., & Ernst, W. G. (2007). Plant species distributions under present conditions and forecasted for warmer climates in an arid mountain range. *Earth Interactions*, *11*(9), 1-33.
- Van Der Welle, M. E. W., Vermeulen, P. J., Shaver, G. R., & Berendse, F. (2003). Factors determining plant species richness in Alaskan arctic tundra. *Journal of Vegetation Science*, *14*(5), 711-720. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2003.tb02203.x>
- Vega, C. K., Villegas, C. G., Rocabado, P. A., Quezada, J. A., López, M. Y., & Quevedo, A. W. (2018). Biología reproductiva de tres especies de *Polylepis* (*P. neglecta*, *P. incarum* y *P. pacensis*), con énfasis en su comportamiento germinativo. *Ecología austral*, *28*(1), 310-324.
- Venable, D. L., Brown, J. S. (1988). The selective interaction of dispersal, dormancy, and seed size as adaptations for reducing risk in variable environments. *American Naturalist*, *131*, 360-384.
- Vera, M. L. (1997). Effects of altitude and seed size on germination and seedling survival of heathland plants in north Spain. *Plant Ecology*, *133*(1), 101-106.
- Verslues, P. E., Agarwal, M., Katiyar-Agarwal, S., Zhu, J., & Zhu, J. K. (2006). Methods and concepts in quantifying resistance to drought, salt and freezing, abiotic stresses that affect plant water status. *The Plant Journal*, *45*(4), 523-539. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2005.02593.x>

- Villagrán, C., Arroyo, M. T. K., & Armesto, J. J. (1982). La vegetación de un transecto altitudinal en los Andes del norte de Chile (18°-19° S) In: Veloso, A., & Bustos, E. (eds) *El ambiente natural y las poblaciones humanas de los Andes del Norte Grande de Chile (Arica, Lat. 18°28'S)*. Organización de las Naciones Unidas para la Educación, la Ciencia y la Cultura (UNESCO), (Santiago, Chile, pp. 13-70).
- Villagrán, C., Arroyo, M. T. K., & Marticorena, C. (1983). Efectos de la desertificación en la distribución de la flora Andina de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 56, 137-157.
- Villagrán, C., Castro, V. (2004). Ciencia indígena de Los Andes del norte de Chile. Editorial Universitaria. (Santiago, Chile, pp. 361).
- Villela, F. A., Doni, F. L., & Sequeira, E. L. (1991). Tabela de potencial osmótico em função da concentração de polietileno glicol 6.000 e da temperatura. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 26, 1957-1968.
- Vita, A. (1997). Silvicultura de formaciones nativas. In: Valdebenito, G. & Benedetti, S. (Eds). *Forestación silvicultura en zonas áridas y semiáridas de Chile*. CORFO-INFOR: 257-273.
- Vonlanthen, C. M., Kammer, P. M., Eugster, W., Bühler, A., & Veit, H. (2006). Alpine Vascular Plant Species Richness: The Importance of Daily Maximum Temperature and pH. *Plant Ecology*, 184(1), 13-25.
- Vuille, M., & Bradley, R. S. (2000). Mean annual temperature trends and their vertical structure in the tropical Andes. *Geophysical Research Letters*, 27(23), 3885-3888.
- Vuille, M., & Keimig, F. (2004). Interannual Variability of Summertime Convective Cloudiness and Precipitation in the Central Andes Derived from ISCCP-B3 Data. *Journal of Climate*, 17(17), 3334-3348. [https://doi.org/10.1175/1520-0442\(2004\)017<3334:IVOSCC>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0442(2004)017<3334:IVOSCC>2.0.CO;2)
- Wawrzyk, A. C., & Vilá, B. L. (2013). Pastoral dynamic in two communities in the Puna in Jujuy, Argentina: Lagunillas del Farallón and Suripujio. *Chungará (Arica)*, 45(2), 349-362. <https://doi.org/10.4067/S0717-73562013000200010>
- Weberbauer, A. (1930). Studies on the temperature conditions of the soil in the High Andean region of Peru and their significance for plant life. *Engl. Bot. Jahrb*, 63, 330-349.
- Werner, F. A., & Homeier, J. (2015). Is tropical montane forest heterogeneity promoted by a resource-driven feedback cycle? Evidence from nutrient relations, herbivory and litter decomposition along a topographical gradient. *Functional Ecology*, 29 (3), 430-440.

- Westoby, M., Jurado, E., & Leishman, M. (1992). Comparative evolutionary ecology of seed size. *Trends in Ecology & Evolution*, 7(11), 368-372.
- Westoby, M., Leishman, M., & Lord, J. (1997). Comparative ecology of seed size and dispersal. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 351(1345), 1309-1318.
- Wilson, C., Grace, J., Allen, S., & Slack, F. (1987). Temperature and stature, a study of temperatures in montane vegetation. *Functional Ecology*, 1, 405-414. doi: 10.2307/2389798
- Winkler, M., Lamprecht, A., Steinbauer, K., Hülber, K., Theurillat, J.-P., Breiner, F., Choler, P., Ertl, S., Girón, A., Rossi, G., Vittoz, P., Akhalkatsi, M., Bay, C., Benito Alonso, J. L., Bergström, T., Carranza, M., Corcket, E., Dick, J., Erschbamer, B., & Pauli, H. (2016). The rich side of mountain summits a pan-European view on aspect preferences of alpine plants. *Journal of Biogeography*, 43. <https://doi.org/10.1111/jbi.12835>
- Winn, A. A. (1991). Proximate and ultimate sources of within-individual variation in seed mass in *Prunella vulgaris* (Lamiaceae). *American Journal of Botany*, 78(6), 838-844.
- Wolfe, L. M. (1995). The genetics and ecology of seed size variation in a biennial plant, *Hydrophyllum appendiculatum* (Hydrophyllaceae). *Oecologia*, 101, 343-352.
- Woods, K. D. (2000). Dynamics in late-successional hemlock-hardwood forests over three decades. *Ecology*, 81, 110-126.
- Wright, I. J., & Westoby, M. (1999). Differences in seedling growth behaviour among species: trait correlations across species, and trait shifts along nutrient compared to rainfall gradients. *Journal of Ecology*, 87(1), 85-97.
- Xie, Y., Sha, Z., & Yu, M. (2008). Remote sensing imagery in vegetation mapping: A review. *Journal of Plant Ecology*, 1(1), 9-23. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtm005>
- Yirda, E., Star, M., Negash, M., & Yimer, F. (2015). Influence of topographic aspect on floristic diversity, structure and treeline of afro-montane cloud forests in the Bale Mountains, Ethiopia. *Journal of Forestry Research*, 26, 919-931. <https://doi.org/10.1007/s11676-015-0155-4>
- Young, K. R. (1993) Tropical timberlines: Changes in forest structure and regeneration between two Peruvian timberline margins. *Arctic and Alpine Research*, 25(3), 167-174. <https://doi.org/10.2307/1551809>

- Zhang, S., Kang, H., & Yang, W. (2017). Climate change-induced water stress suppresses the regeneration of the critically endangered forest tree *Nyssa yunnanensis*. *PLOS ONE*, *12*, e0182012.
- Zhao, X., Xu, L. N., & Jin, G. Z. (2015). Effect of topography on shrub regeneration in a mixed broadleaved Korean pine forest in the Xiaoxing'an Mountains. *Biodiversity Science*, *23*(6), 767-774.
- Zhu, J., Kang, H., Tan, H., & Xu, M. (2006). Effects of drought stresses induced by polyethylene glycol on germination of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* seeds from natural and plantation forests on sandy land. *Journal of Forest Research*, *11*, 319-328.
- Zuloaga, F. O., Morrone, O., & Belgrano, M. (2008). Catálogo de las plantas vasculares del Cono Sur. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden*, *107*, 1-3348.
- Zuloaga, F. O., Belgrano, M. J., & Zanotti, C. A. (2019). Actualización del Catálogo de las Plantas Vasculares del Cono Sur. *Darwiniana, Nueva Serie*, *7*(2), 208-278. <https://doi.org/10.14522/darwiniana.2019.72.86>
- Zutta, B. R., Rundel, P. W., Saatchi, S., Casana, J. D., Gauthier, P., Soto, A., Velazco, Y., & Buermann, W. (2012). Prediciendo la distribución de *Polylepis*: Bosques Andinos vulnerables y cada vez más importantes. *Revista Peruana de Biología*, *19*(2), 205-212.