



**PROBIOL**  
PROGRAMA DE POSGRADO  
EN BIOLOGÍA

UNIVERSIDAD NACIONAL DE CUYO

FACULTAD DE CIENCIAS MÉDICAS – PROGRAMA DE POSGRADO EN BIOLOGÍA

Tesis para optar el Título de Doctor en Ciencias Biológicas

# **INTERACCIÓN PLANTA AMBIENTE EN LA VEGETACIÓN DE LA PUNA AUSTRAL DE LA ARGENTINA**

**Doctorando:** Lic. Mario Andrés Herrera Moratta

**Director:** Dr. Eduardo Martínez Carretero

**Comité Asesor**

Dr. Martin Guillermo Almirón

Dr. Raúl Marino

---

---

## Resumen

El objetivo de la tesis fue estudiar la relación planta-ambiente en dos morfologías aerodinámicamente contrastantes de plantas características de la Puna Austral de la Argentina. La hipótesis de trabajo fue que las características morfológicas de la vegetación influyen en la respuesta de las plantas a las condiciones físicas de la Puna Austral de la Argentina. Para responder esta hipótesis se seleccionaron dos especies pertenecientes a dos grupos funcionales distintos: *Baccharis tola ssp tola*, arbusto perenne pulvinado y *Senecio oreophyton*, arbusto caducifolio de copa cerrada. Se evaluó la partición de asimilados en dos ciclos de crecimiento. Se determinó en campo cómo la morfometría afecta la interacción planta-ambiente (velocidad del viento, temperatura del aire, radiación y evaporación). Se evaluó la respuesta aerodinámica a un viento de flujo laminar en condiciones controladas en un túnel de viento. Se determinó como la morfología de la planta modifica las propiedades físico-químicas del suelo. Se estudió la participación de *B. tola ssp tola* y de *S. oreophyton* en la dinámica de los nutrientes en el sistema planta-suelo. Se encontró que ambas especies poseen estrategias de adaptación diferentes: *B. tola ssp tola* posee una estrategia de tolerancia al estrés y asigna proporciones similares de materia seca a hojas y tallos durante todo el año. *S. oreophyton* muestra una estrategia de resistencia al estrés y asigna una alta biomasa al tallo y pierde sus hojas durante la estación seca. Ambas bioformas modificaron las condiciones microclimáticas bajo su canopia, aumentando la temperatura y humedad, y disminuyendo la radiación (PAR) y el viento. Este efecto fue mayor en la bioforma pulvinada. En túnel de viento *B. tola ssp tola* no generó células de recirculación, disminuyendo la resistencia aerodinámica bajo y dentro de la canopia. *S. oreophyton* presentó resistencia aerodinámica en su interior, pero generó recirculación en la zona posterior del tallo. Ambas bioformas modificaron las propiedades físico-químicas del suelo en función de las precipitaciones de la estación húmeda y de los vientos presentes en la estación seca. *B. tola ssp tola* presentó bajos niveles de reutilización de N-P-C, mientras que en *S. oreophyton* fueron mayores y la reutilización estuvo influenciada por las condiciones climáticas durante la estación de crecimiento. Los resultados hallados muestran la relevancia de la morfología de los individuos en los procesos ecosistémicos y ponen en discusión el rol de la especie vs el rol de la morfología.

---

## Summary

The general objective of this thesis was to study the plant-environment relationship in two aerodynamic morphologies of plants characteristic of the Austral Puna of Argentina. The working hypothesis was that the morphological characteristics of the vegetation influence the response to the physical and biological conditions of the Austral Puna. Two species belonging to two different functional groups were selected: *Baccharis tola ssp tola*, pulvinate perennial shrub and *Senecio oreophyton*, deciduous shrub with closed crown. The partition of assimilates was evaluated in two growing cycles. In field was determined in the field how morphometry affects the plant-environment interaction (wind speed, air temperature, radiation and evaporation). The aerodynamic response to a laminar flow was evaluated under controlled conditions in a wind tunnel. It was determined how the plant morphometry modifies the physical-chemical properties of the soil. In addition, the participation of *B. tola ssp tola* and *S. oreophyton* in the dynamics of nutrients in the plant-soil system was studied. It was found that both species have different adaptation strategies: *B. tola ssp tola* has a stress tolerance resistance and assigns similar proportions of biomass to leaves and stems throughout the year. *S. oreophyton* shows a strategy of resistance to stress and assigns a high biomass to the stem, losing its leaves during the dry season. Both bioforms modified the microclimatic conditions under their canopy, increasing the temperature and humidity, and decreasing the radiation (PAR) and the wind. This effect was greater in the pulvinate bioform. In wind tunnel *B. tola* did not generate recirculation cells, decreasing the aerodynamic resistance under and inside the canopy. *S. oreophyton* showed aerodynamic resistance in the canopy interior, and generated recirculation in the area of the stem. Both bioforms modified the physico-chemical properties of the soil, in the wet season related to the rainfall, and in the dry one related to the wind. *B. tola ssp tola* showed low levels of reuse of N, P, C, while in *S. oreophyton* they were higher and influenced by climatic conditions during the growing season. The results show the relevance of the morphology of the individuals in the ecosystemic processes and they put into discussion the role of the species vs the role of the morphology.

---

## ÍNDICE

|  |           |
|--|-----------|
| RESUMEN.....   | II        |
| SUMMARY .....  | III       |
| ÍNDICE.....  | IV        |
| ÍNDICE DE FIGURAS .....  | VII       |
| ÍNDICE DE TABLAS .....   | XI        |
| <b>CAPÍTULO I.....</b>   | <b>1</b>  |
| <b>1.1. INTRODUCCIÓN .....</b>                                     | <b>2</b>  |
| <b>1.2. HIPÓTESIS .....</b>  | <b>4</b>  |
| <b>1.2.1. Objetivo General.....</b>                                | <b>5</b>  |
| 1.2.1.1. Objetivos particulares .....                              | 5         |
| <b>1.3. ESTRUCTURA DE LA TESIS .....</b>                           | <b>6</b>  |
| <b>1.4. ÁREA DE ESTUDIO.....</b>                                   | <b>8</b>  |
| <b>1.5. ESPECIES EN ESTUDIO .....</b>                              | <b>10</b> |
| <b>1.5.1. Descripción taxonómica .....</b>                         | <b>10</b> |
| 1.5.1.1. <i>Senecio oreophyton</i> J. Rémy .....                   | 11        |
| 1.5.1.2. <i>Baccharis tola ssp tola</i> Phil.....                  | 12        |
| <b>CAPÍTULO II.....</b>  | <b>15</b> |
| <b>2.1. INTRODUCCIÓN .....</b>                                     | <b>16</b> |
| 2.1.1. <i>Hipótesis</i> .....                                      | 17        |
| 2.1.2. <i>Objetivo</i> .....                                       | 18        |
| <b>2.2. METODOLOGÍA .....</b>                                      | <b>18</b> |
| 2.2.1. <i>Arquitectura estructural</i> .....                       | 18        |
| 2.2.2. <i>Biomasa por individuo</i> .....                          | 20        |
| 2.2.3. <i>Ecuaciones alométricas</i> .....                         | 21        |
| 2.2.4. <i>Relación estación-biomasa</i> .....                      | 22        |
| <b>2.3. RESULTADOS.....</b>  | <b>22</b> |
| 2.3.1. <i>Arquitectura estructural</i> .....                       | 22        |
| 2.3.2. <i>Biomasa</i> .....  | 23        |
| 2.3.3. <i>Ecuaciones alométricas</i> .....                         | 25        |
| 2.3.4. <i>Relación estación-biomasa</i> .....                      | 27        |
| <b>2.4. DISCUSIÓN .....</b>  | <b>29</b> |
| <b>2.5. CONCLUSIÓN .....</b>                                       | <b>31</b> |
| <b>CAPÍTULO III.....</b>   | <b>32</b> |
| <b>3.1. INTRODUCCIÓN .....</b>                                     | <b>33</b> |
| 3.1.1. <i>Hipótesis</i> .....                                      | 33        |
| 3.1.2. <i>Objetivo</i> .....                                       | 34        |
| <b>3.2. METODOLOGÍA .....</b>                                      | <b>34</b> |
| <b>3.2.1. Relación temperatura – vegetación.....</b>               | <b>34</b> |
| 3.2.1.1. <i>Temperatura</i> .....                                  | 34        |
| 3.2.1.2. <i>Efecto de la vegetación sobre la temperatura</i> ..... | 34        |
| 3.2.1.3. <i>Análisis estadístico</i> .....                         | 35        |
| <b>3.2.2. Radiación .....</b>                                      | <b>35</b> |

---

---

|   |           |
|---|-----------|
| <b>3.2.3. Humedad relativa del aire</b> .....                                 | 36        |
| <b>3.2.4. Viento</b> .....  | 37        |
| <b>3.2.6. Relación entre las variables</b> .....                              | 37        |
| <b>3.3. RESULTADOS</b> .....  | 38        |
| <b>3.3.1. Relación temperatura – vegetación</b> .....                         | 38        |
| 3.3.1.1. Temperatura.....   | 38        |
| 3.3.1.2. Efecto de la vegetación sobre la temperatura.....                    | 41        |
| 3.3.1.3. Relación tamaño-temperatura.....                                     | 43        |
| <b>3.3.2. Radiación</b> .....   | 45        |
| <b>3.3.3. Humedad</b> .....   | 46        |
| <b>3.3.4. Viento</b> .....  | 48        |
| <b>3.3.5. Relación entre las variables</b> .....                              | 49        |
| <b>3.4. DISCUSIÓN</b> .....   | 50        |
| <b>3.5. CONCLUSIONES</b> .....  | 52        |
| <b>CÁPITULO IV</b> .....  | <b>54</b> |
| <b>4.1. INTRODUCCIÓN</b> .....  | 55        |
| 4.1.1. Hipótesis.....   | 55        |
| 4.1.2. Objetivo.....  | 56        |
| <b>4.2. MATERIALES Y MÉTODOS</b> .....  | 56        |
| <b>4.2.1. Medición en laboratorio</b> .....                                   | 56        |
| 4.2.1.1. Túnel de Viento.....   | 56        |
| 4.2.1.2. Evaporación.....   | 57        |
| 4.2.1.3. Visualización del flujo de viento.....                               | 58        |
| 4.2.1.4. Análisis cuantitativo de la velocidad del viento.....                | 58        |
| 4.2.1.4.1. Descomposición espectral.....                                      | 58        |
| 4.2.1.4.2. Comparación velocidad del viento interior-exterior.....            | 60        |
| <b>4.3. RESULTADOS</b> .....  | 60        |
| <b>4.3.1. Evaporación</b> .....   | 60        |
| <b>4.3.2. Visualización del flujo de viento</b> .....                         | 61        |
| <b>4.3.3. Análisis cuantitativo</b> .....                                     | 63        |
| 4.3.3.1. Descomposición espectral.....  | 63        |
| 4.3.3.2. Comparación velocidad del viento interior-exterior de la planta..... | 65        |
| <b>4.4. DISCUSIÓN</b> .....   | 69        |
| <b>4.5. CONCLUSIONES</b> .....  | 71        |
| <b>CAPÍTULO V</b> .....   | <b>72</b> |
| <b>5.1. INTRODUCCIÓN</b> .....  | 73        |
| 5.1.1. Hipótesis.....   | 73        |
| 5.1.2. Objetivo.....  | 73        |
| <b>5.2. METODOLOGÍA</b> .....   | 73        |
| <b>5.2.1. Propiedades físico-químicas del suelo</b> .....                     | 73        |
| 5.2.1.1. Determinación de pH y conductividad.....                             | 74        |
| 5.2.1.2. Contenido de Humedad y Materia Orgánica del Suelo.....               | 74        |
| 5.2.1.3. Textura.....   | 75        |
| 5.2.1.4. Análisis estadísticos.....   | 75        |
| 5.2.1.5. Relación entre las variables.....                                    | 75        |
| <b>5.3. RESULTADOS</b> .....  | 75        |

---

---

|  |            |
|--|------------|
| 5.3.1. Conductividad eléctrica .....             | 75         |
| 5.3.2. Potencial de hidrogeniones.....           | 77         |
| 5.3.3. Contenido de Humedad.....                 | 78         |
| 5.3.4. Materia orgánica del suelo .....          | 79         |
| 5.3.5. Textura.....                              | 80         |
| 5.3.6. Relación entre variables.....             | 81         |
| 5.5. DISCUSIÓN .....                             | 82         |
| 5.6. CONCLUSIONES .....                          | 84         |
| <b>CAPÍTULO VI.....</b>                          | <b>86</b>  |
| 6.1. INTRODUCCIÓN .....                          | 87         |
| 6.1.1. Hipótesis.....                            | 87         |
| 6.1.2. Objetivo .....                            | 88         |
| 6.2. MATERIALES Y MÉTODOS .....                  | 88         |
| 6.2.1. Conservación y Ciclado de Nutrientes..... | 88         |
| 6.2.1.1. Contenido de carbono.....               | 89         |
| 6.2.1.2. Contenido de nitrógeno .....            | 89         |
| 6.2.1.3. Contenido de fósforo .....              | 89         |
| 6.2.1.4. Análisis estadísticos.....              | 89         |
| 6.3. RESULTADOS.....                             | 90         |
| 6.3.1. Contenido de carbono .....                | 90         |
| 6.3.2. Contenido de Nitrógeno .....              | 92         |
| 6.3.3. Contenido de Fósforo.....                 | 94         |
| 6.4. DISCUSIÓN .....                             | 96         |
| 4.3. CONCLUSIONES .....                          | 99         |
| <b>CAPÍTULO VII.....</b>                         | <b>101</b> |
| 7.1. CONCLUSIONES GENERALES.....                 | 102        |
| 7.2. PROPUESTAS DE INVESTIGACIÓN .....           | 104        |
| <b>BIBLIOGRAFÍA .....</b>                        | <b>106</b> |
| <b>ANEXO 1 .....</b>                             | <b>122</b> |

---

## ÍNDICE DE FIGURAS

|   |    |
|---|----|
| <b>FIGURA 1.</b> DISTRIBUCIÓN GLOBAL DE LAS ZONAS FRÍAS DE ALTURA (KÖRNER, 1995) .....  | 2  |
| <b>FIGURA 2.</b> FLUJOGRAMA DEL ESQUEMA GENERAL DE LA TESIS .....   | 7  |
| <b>FIGURA 3.</b> UBICACIÓN DE LA ZONA DE ESTUDIO EN EL SECTOR NORESTE DE LA RESERVA DE USOS MÚLTIPLES DON CARMELO, SAN JUAN. ESCALA 1:12000 .....   | 9  |
| <b>FIGURA 4.</b> CLIMATOGRAMA PARA LA RESERVA DE USOS MÚLTIPLES DON CARMELO BASADA EN UN REGISTRO DE 30 AÑOS (1988-2018). FUENTE: GLOBAL CLIMATE MONITOR (CAMARILLO-NARANJO ET AL., 2018) .....   | 10 |
| <b>FIGURA 5.</b> <i>S. OREOPHYTON</i> EN LA RESERVA DE USOS MÚLTIPLES DON CARMELO. EN LA PARTE SUPERIOR IZQUIERDA ESQUEMA DE LAS PARTES AÉREAS.....   | 11 |
| <b>FIGURA 6.</b> <i>B. TOLA SSP TOLA</i> EN LA RESERVA DE USOS MÚLTIPLES DON CARMELO. EN LA PARTE SUPERIOR DERECHA ESQUEMA DE LAS PARTES AÉREAS.....  | 13 |
| <b>FIGURA 7.</b> DISTRIBUCIÓN DE <i>B. TOLA SSP TOLA</i> Y <i>S. OREOPHYTON</i> PARA LA ARGENTINA, BASADO EN 204 REGISTROS (ANEXO 1). ESCALA 1:4.400.000.....   | 14 |
| <b>FIGURA 8.</b> (A-B) VISTA LATERAL Y SUPERIOR DE <i>B. TOLA SSP TOLA</i> . (C-D) VISTA LATERAL Y SUPERIOR DE <i>S. OREOPHYTON</i> . DEL LADO DERECHO DE LA IMAGEN SE OBSERVAN LAS LÍNEAS DESARROLLADAS PARA OBTENER LA FORMA GEOMÉTRICA DE LOS CUERPOS .....  | 19 |
| <b>FIGURA 9.</b> MEDICIÓN DE DATOS BIOMÉTRICOS EN <i>B. TOLA SSP TOLA</i> .....   | 20 |
| <b>FIGURA 10.</b> COSECHA DE EJEMPLAR DE <i>B. TOLA SSP TOLA</i> EN LA RESERVA DE USOS MÚLTIPLES DON CARMELO (A-B). VISUALIZACIÓN DEL EJEMPLAR CON SU PARTE ÁREA Y SUBTERRÁNEA COMPLETA (C). ETIQUETADO DE CADA UNA DE LAS PARTES LUEGO DE SER SEPARADAS EN TALLO, RAÍZ, HOJA PARA SU ANÁLISIS EN LABORATORIO ..... | 21 |
| <b>FIGURA 11.</b> VALORES DE LA MATERIA SECA (G) PARA <i>B. TOLA SSP TOLA</i> Y <i>S. OREOPHYTON</i> . LOS VALORES CORRESPONDEN AL PROMEDIO DE 2 ESTACIONES HÚMEDAS Y 2 SECAS.....  | 24 |
| <b>FIGURA 12.</b> (A-B) AJUSTE DE LA BIOMASA AÉREA AL MEJOR ESTIMADOR BIOMÉTRICO ENCONTRADO (ALTURA). (C-D) AJUSTE DE LA BIOMASA AÉREA A LOS PREDICTORES OBTENIDOS DE LA REGRESIÓN LINEAL MÚLTIPLE (ALTURA, DIÁMETRO MAYOR, DIÁMETRO MENOR).....  | 27 |
| <b>FIGURA 13.</b> VALORES DE LA PARTICIÓN DE ASIMILADOS EN <i>B. TOLA SSP TOLA</i> Y <i>S. OREOPHYTON</i> PARA DOS CICLOS DE CRECIMIENTO EN LA RESERVA DE USOS MÚLTIPLE DON CARMELO. ....   | 29 |
| <b>FIGURA 14.</b> ESQUEMA DE LA ESTRUCTURA AÉREA Y SUBTERRÁNEA DE <i>B. TOLA SSP TOLA</i> Y <i>S. OREOPHYTON</i> .....  | 30 |
| <b>FIGURA 15.</b> FOTOGRAFÍA DE LA MEDICIÓN DE LA RADIACIÓN EN CAMPO .....  | 36 |
| <b>FIGURA 16.</b> MEDICIÓN ESQUEMÁTICA EN CAMPO DE LA VELOCIDAD DEL VIENTO EN <i>B. TOLA SSP TOLA</i> .....   | 37 |
| <b>FIGURA 17.</b> VALORES DE TEMPERATURAS MEDIAS PARA <i>B. TOLA SSP TOLA</i> Y <i>S. OREOPHYTON</i> DURANTE LA ESTACIÓN SECA Y HÚMEDA .....  | 39 |
| <b>FIGURA 19.</b> GRÁFICO POLAR PLOT DEL VALOR PROMEDIO DE LAS TEMPERATURAS EN UN PERÍODO DE 24 HORAS PARA LA ESTACIÓN SECA DEL AÑO 2017.....   | 39 |

---

|   |    |
|---|----|
| FIGURA 20. GRAFICO POLAR PLOT DEL VALOR PROMEDIO DE LAS TEMPERATURAS EN UN PERÍODO DE 24 HORAS PARA LA ESTACIÓN HÚMEDA DEL AÑO 2018.....  | 41 |
| FIGURA 21. RELACIÓN ENTRE LA TEMPERATURA DEL AIRE DENTRO Y FUERA DE LA CANOPIA. EL COLOR CLARO INDICA LA ESTACIÓN SECA Y EL COLOR OSCURO LA ESTACIÓN HÚMEDA. LA LÍNEA CONTINUA INDICA UNA RELACIÓN DEL 100 % ENTRE LAS VARIABLES. LA LÍNEA DE PUNTOS INDICA LA GRÁFICA DE REGRESIÓN CON UN 95 % DE CONFIANZA.....                       | 42 |
| FIGURA 22. RELACIÓN ENTRE LA TEMPERATURA DEL SUELO DENTRO Y FUERA DE LA CANOPIA. EL COLOR CLARO INDICA LA ESTACIÓN SECA Y EL COLOR OSCURO LA ESTACIÓN HÚMEDA. LA LÍNEA CONTINUA INDICA UNA RELACIÓN DEL 100 % ENTRE LAS VARIABLES. LA LÍNEA DE PUNTOS INDICA LA GRÁFICA DE REGRESIÓN CON UN 95 % DE CONFIANZA.....                      | 43 |
| FIGURA 23. REGRESIÓN LINEAL ENTRE EL VOLUMEN DE LA VEGETACIÓN Y LA VARIACIÓN DE TEMPERATURA (LA DIFERENCIA DE TEMPERATURA DEL AIRE ES IGUAL A LA TEMPERATURA DEL AIRE DENTRO DE LA CANOPIA MENOS LA TEMPERATURA DEL AIRE FUERA DE LA CANOPIA).....  | 44 |
| FIGURA 24. REGRESIÓN LINEAL ENTRE EL VOLUMEN DE LA VEGETACIÓN Y LA VARIACIÓN DE TEMPERATURA (LA DIFERENCIA DE TEMPERATURAS DEL SUELO ES IGUAL A LA TEMPERATURA DEL SUELO DENTRO DE LA CANOPIA MENOS LA TEMPERATURA DEL SUELO FUERA DE LA CANOPIA).....  | 45 |
| FIGURA 25. GRÁFICO DE LA RADIACIÓN (MEDIDA COMO $\mu\text{MOLES POR METRO CUADRADO POR SEGUNDO}$ ) PARA <i>B. TOLA</i> SSP <i>TOLA</i> Y <i>S. OREOPHYTON</i> CADA BARRA REPRESENTA LA MEDIA Y LOS BIGOTES EL DESVÍO ESTÁNDAR.....  | 46 |
| FIGURA 26. ANÁLISIS DE REGRESIÓN LINEAL ENTRE EL VOLUMEN DE LA PLANTA Y EL VALOR DE RADIACIÓN BAJO LA CANOPIA.....  | 46 |
| FIGURA 27. HUMEDAD RELATIVA DEL AIRE (% HR) A LO LARGO DE 48 HORAS DE MEDICIÓN DURANTE LA ESTACIÓN SECA EN EL INTERIOR DE LA CANOPIA DE LA VEGETACIÓN.....  | 47 |
| FIGURA 28. HUMEDAD RELATIVA DEL AIRE (% HR) A LO LARGO DE 48 HORAS DE MEDICIÓN DURANTE LA ESTACIÓN SECA EN EL INTERIOR DE LA CANOPIA DE LA VEGETACIÓN.....  | 48 |
| FIGURA 29. VALORES MEDIOS DE LA VELOCIDAD DEL AIRE ( $\text{M}\cdot\text{S}^{-1}$ ). EN COLOR AZUL A 1 METRO POR ENCIMA DE LA CANOPIA, EN AMARILLO SOTAVENTO Y EN GRIS BARLOVENTO DE LA PLANTA, PARA <i>B. TOLA</i> SSP <i>TOLA</i> Y <i>S. OREOPHYTON</i> .....  | 49 |
| FIGURA 30. ANÁLISIS DISCRIMINANTE DE LA RELACIÓN ENTRE LAS VARIABLES CLIMÁTICAS Y LA VEGETACIÓN. COMO CLASIFICACIÓN A PRIORI SE CONSIDERÓ LA ESTACIÓN Y LA ZONA ( <i>B. TOLA</i> SSP <i>TOLA</i> , <i>S. OREOPHYTON</i> , E INTERPARCHE). EN COLORES CLAROS SE REPRESENTA LA ESTACIÓN SECA Y EN COLORES OSCUROS LA ESTACIÓN HÚMEDA..... | 50 |
| FIGURA 31. DISEÑO DEL TÚNEL DE VIENTO UTILIZADO EN LAS MEDICIONES EN EL LABORATORIO DE FÍSICA DEL INSTITUTO BALSEIRO.....   | 57 |
| FIGURA 32. DISPOSICIÓN DE LOS MODELOS DE AGAR ALREDEDOR DE LAS PLANTAS.....   | 58 |
| FIGURA 33. ANEMÓMETRO DE HILO CALIENTE REGISTRANDO LA VELOCIDAD DEL VIENTO EN..... NÓTESE LA DISPOSICIÓN VERTICAL DEL ALAMBRE.....  | 59 |

---



---

|  |    |
|--|----|
| FIGURA 34. PÉRDIDA DE PESO DE LOS MODELOS DE AGAR-AGAR (COMO PORCENTAJE DE PESO REMANENTE) BAJO LA INFLUENCIA DE B. TOLA SSP TOLA Y S. OREOPHYTON RESPECTIVAMENTE, DESPUÉS DE 20, 40, 60, 80, 100, Y 120 MINUTOS DE EXPERIMENTACIÓN (N = 6).....   | 61 |
| FIGURA 35. VISUALIZACIÓN DEL FLUJO A TRAVÉS DE LA PLANTA PULVINADA.....  | 62 |
| FIGURA 36. VELOCIDAD DEL VIENTO PARA DIFERENTES POSICIONES ALREDEDOR DE S. OREOPHYTON. ....  | 62 |
| FIGURA 37. VELOCIDAD PROMEDIO DEL VIENTO ALREDEDOR DE B. TOLA SSP TOLA Y S. OREOPHYTON. EN EL EJE X SE ENCUENTRA REPRESENTADO EL EJE VERTICAL EN MM (EJE Y), MIENTRAS QUE EN EL EJE Y SE ENCUENTRA REPRESENTADO LA VELOCIDAD DEL AIRE EN M/S. CADA LÍNEA EN EL GRÁFICO HACE REFERENCIA A LA POSICIÓN DE MEDICIÓN SOBRE EL EJE X.....                       | 63 |
| FIGURA 38. DIAGRAMA DE CONTORNOS DE LAS VELOCIDADES DEL VIENTO ALREDEDOR DE B. TOLA SSP TOLA (A) Y S. OREOPHYTON (B). CADA COLOR SIGNIFICA UN RANGO DE VELOCIDADES. LOS EJES ESTÁN EN MILÍMETROS Y LA VELOCIDAD DEL VIENTO EN M/S.....   | 64 |
| FIGURA 39. DIAGRAMA DE CONTORNOS DE LAS FLUCTUACIONES DEL VIENTO ALREDEDOR DE B. TOLA SSP TOLA Y S. OREOPHYTON. CADA COLOR SIGNIFICA UN RANGO DE TURBULENCIA. LOS EJES ESTÁN EN MILÍMETROS Y LA VELOCIDAD DEL VIENTO EN M/S.....   | 65 |
| FIGURA 40. RELACIÓN ENTRE LA VELOCIDAD DEL VIENTO FUERA DE LA PLANTA (Y=270 MM; X=300 MM; Z=100 MM) Y LA VELOCIDAD DEL VIENTO EN EL CENTRO DE B. TOLA SSP TOLA (Y=30 MM; X=0 MM; Z=100 MM) Y DE S. OREOPHYTON (Y=180 MM; X=0 MM; Z=100 MM). NÓTESE LA DIFERENCIA EN EL CENTRO DE CADA BIOFORMA. SE MUESTRA PARA CADA PUNTO EL VALOR DE FLUCTUACIONES ..... | 66 |
| FIGURA 41. ESPECTRO DE POTENCIA DE LAS FLUCTUACIONES PARA UNA VELOCIDAD DE 2,4 M/S (A), 5,0 M/S (B), 7,4 M/S (C), Y 9,6 M/S (D) PARA B. TOLA SSP TOLA. EL PUNTO ROJO EN LA FIGURA A, INDICA LA POSICIÓN DEL PUNTO DE REGISTRO DENTRO DE LA PLANTA .....  | 67 |
| FIGURA 42. ESPECTRO DE POTENCIA DE LAS FLUCTUACIONES PARA UNA VELOCIDAD DE 2,4 M/S (A), 5,0 M/S (B), 7,4 M/S (C), 9,6 M/S (D) PARA S. OREOPHYTON. EL PUNTO ROJO EN LA FIGURA A, INDICA LA POSICIÓN DE REGISTRO DENTRO DE LA PLANTA .....   | 68 |
| FIGURA 43. ESPECTRO DE POTENCIA DE LAS FLUCTUACIONES EN LA BASE DE S. OREOPHYTON (X=0 MM, Y=30 MM, Z=10 MM). EL PUNTO ROJO INDICA LA POSICIÓN DE REGISTRO RESPECTO DE LA PLANTA.....   | 69 |
| FIGURA 44. AERODINÁMICA DE B. TOLA SSP TOLA CON UN AUMENTO DE LA VELOCIDAD DEL VIENTO. EN LA FIGURA (A), SE OBSERVA LA TURBULENCIA OCASIONADA POR RAMAS Y HOJAS A UNA VELOCIDAD DE 3 M/S, MIENTRAS QUE EN (B), SE OBSERVA QUE CON UN AUMENTO DE LA VELOCIDAD DEL AIRE (5 M/S) LA PLANTA ACTÚA COMO UN CUERPO HOMOGÉNEO SOBRE EL VIENTO .....               | 70 |
| FIGURA 45. FOTOGRAFÍA EN MICROSCOPIO DE LOS VASOS EN CORTE TRANSVERSAL DEL TALLO DE S. OREOPHYTON. CADA VASO PRESENTA EL DESARROLLO DE ESCLERÉNQUIMA QUE LE CONFIERE ELASTICIDAD FRENTE AL VIENTO (CÍRCULO COLOR NARANJA).....   | 71 |

---

---

|   |    |
|---|----|
| FIGURA 46. ESQUEMA DE TRABAJO DE CAMPO EN S. OREOPHYTON Y B. TOLA SSP TOLA EN LA RESERVA DE USOS MÚLTIPLES DON CARMELO.....   | 74 |
| FIGURA 47. VALORES MEDIOS DE CONDUCTIVIDAD ( $\mu\text{S}/\text{CM}$ A $25\text{ }^\circ\text{C}$ ) ENCONTRADOS EN EL SUELO DE INTERPARCHE, BAJO B. TOLA SSP TOLA Y BAJO S. OREOPHYTON, DURANTE LA ESTACIÓN HÚMEDA Y SECA DE DOS CICLOS DE CRECIMIENTO .....  | 76 |
| FIGURA 48. VALOR DE PH REGISTRADO DURANTE DOS CICLOS PARA EL SUELO EN INTERPARCHE, BAJO S. OREOPHYTON Y BAJO B. TOLA SSP TOLA. LAS CAJAS REPRESENTAN EL RANGO INTERCUARTIL, LOS VALORES MEDIOS SE MUESTRAN COMO PUNTOS, LAS MEDIANAS COMO LÍNEA. NÓTESE EN LÍNEA DE PUNTO EL EJE DE PH 7.....   | 77 |
| FIGURA 49. CONTENIDO DE HUMEDAD DEL SUELO (%) REGISTRADO PARA CADA ZONA DURANTE LA ESTACIÓN SECA Y ESTACIÓN HÚMEDA DE DOS CICLOS DE CRECIMIENTO. LAS CAJAS REPRESENTAN LAS MEDIAS Y LAS BARRAS EL DESVÍO ESTÁNDAR .....   | 78 |
| FIGURA 50. CONTENIDO DE MATERIA ORGÁNICA (%) REGISTRADO PARA CADA ZONA DURANTE LA ESTACIÓN SECA Y ESTACIÓN HÚMEDA DE DOS CICLOS DE CRECIMIENTO.....   | 79 |
| FIGURA 51. VALOR DE TEXTURA REGISTRADO DURANTE DOS CICLOS PARA EL SUELO EN INTERPARCHE, S. OREOPHYTON Y B. TOLA SSP TOLA. LAS CAJAS REPRESENTAN EL RANGO INTERCUARTIL, LOS VALORES MEDIOS SE MUESTRAN COMO PUNTOS, LAS MEDIANAS COMO LÍNEAS. A) SUELO ARENOSO, B) SUELO FRANCO ARENOSO, C) SUELO FRANCO, D) SUELO FRANCO LIMOSO, E) SUELO FRANCO ARCILLOSO, F) SUELO FRANCO ARCILLO LIMOSO, G) SUELO ARCILLOSO      | 81 |
| FIGURA 52. DISTRIBUCIÓN DE LAS VARIABLES ANALIZADAS: MATERIA ORGÁNICA, TEXTURA, HUMEDAD, CONDUCTIVIDAD, Y PH. EL CÍRCULO ALREDEDOR CORRESPONDE AL CONTORNO DEL INTERVALO DE PREDICCIÓN DE CADA ZONA CON UN NIVEL DEL 95 % DE CONFIANZA .....  | 82 |
| FIGURA 53. ESQUEMA DE LA METODOLOGÍA DE COLECTA DE MUESTRAS EN CAMPO DE B. TOLA SSP TOLA Y S. OREOPHYTON DURANTE DOS CICLOS DE CRECIMIENTO EN LA RESERVA DE USOS MÚLTIPLES DON CARMELO. ....  | 89 |
| FIGURA 54. VALORES DE CARBONO ENCONTRADOS EN HOJAS Y EN EL SUELO BAJO B. TOLA SSP TOLA Y S. OREOPHYTON, DURANTE LA ESTACIÓN HÚMEDA Y SECA DE DOS CICLOS DE CRECIMIENTO. EL EJE DEL LADO IZQUIERDO CORRESPONDE A LOS A LOS VALORES DE CARBONO DETECTADOS EN SUELOS (MANTILLO, SUELO PARCHE, SUELO INTERPARCHE), MIENTRAS QUE EL DEL LADO DERECHO CORRESPONDE A LOS VALORES DE CARBONO ENCONTRADOS EN HOJAS.....      | 92 |
| FIGURA 55. VALORES DE NITRÓGENO ENCONTRADOS EN HOJAS Y EN EL SUELO BAJO B. TOLA SSP TOLA Y S. OREOPHYTON, DURANTE LA ESTACIÓN HÚMEDA Y SECA DE DOS CICLOS DE CRECIMIENTO. EL EJE DEL LADO IZQUIERDO CORRESPONDE A LOS VALORES DE NITRÓGENO DETECTADOS EN SUELOS (MANTILLO, SUELO PARCHE, SUELO INTERPARCHE), MIENTRAS QUE EL EJE DEL LADO DERECHO CORRESPONDE A LOS VALORES DE NITRÓGENO ENCONTRADOS EN HOJAS. .... | 94 |
| FIGURA 56. VALORES DE FÓSFORO ENCONTRADOS EN HOJAS Y EN EL SUELO BAJO B. TOLA SSP TOLA Y S. OREOPHYTON, DURANTE LA ESTACIÓN HÚMEDA Y SECA DE DOS CICLOS DE CRECIMIENTO. EL EJE DEL LADO IZQUIERDO CORRESPONDE A LOS VALORES DE FÓSFORO DETECTADOS EN SUELOS (MANTILLO, SUELO PARCHE, SUELO INTERPARCHE), MIENTRAS QUE EL EJE DEL LADO DERECHO CORRESPONDE A LOS VALORES DE FÓSFORO ENCONTRADOS EN HOJAS.....        | 96 |

---

---

## ÍNDICE DE TABLAS

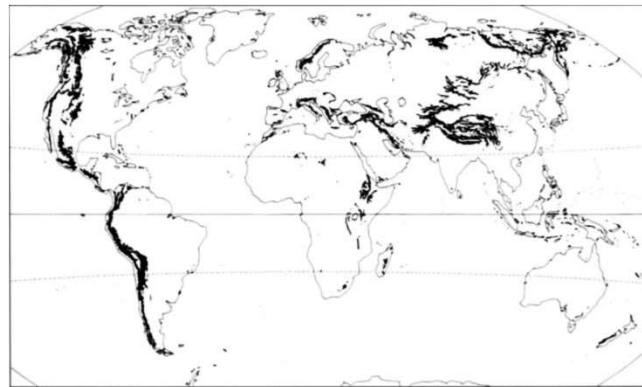
|  |    |
|--|----|
| <b>Tabla 1.</b> Análisis de regresión lineal de las medidas obtenidas de la imagen lateral de <i>B. tola ssp tola</i> y <i>S. oreophyton</i> . Valor de significancia $p = 0,05$ . ....  | 23 |
| <b>Tabla 2.</b> Análisis de regresión lineal de las medidas obtenidas de la imagen superior de <i>B. tola ssp tola</i> y <i>S. oreophyton</i> . $p = 0,05$ . sd-> sin datos.....   | 23 |
| <b>Tabla 3.</b> Determinación del valor de biomasa subterránea (BS) por medio de regresión lineal a partir de biomasa aérea (BA) y regresión múltiple a partir de biomasa de tallo (BT) y biomasa de hojas (BH). Para determinar el grado de significancia de la prueba se utilizó un valor de $p = 0,05$ .....                                      | 24 |
| <b>Tabla 4.</b> Análisis de regresión lineal para determinar el valor de biomasa aérea (BA) a partir del volumen de la vegetación ( $\alpha \beta \delta$ ), la altura ( $\alpha$ ), el diámetro mayor ( $\beta$ ) y el diámetro menor ( $\delta$ ). Para determinar el grado de significancia de la prueba se utilizó un valor de $p = 0,05$ . .... | 26 |
| <b>Tabla 5.</b> Estadística descriptiva de las principales variables climáticas medidas durante dos ciclos de crecimiento en la Reserva de Usos Múltiples Don Carmelo. ....  | 28 |
| <b>Tabla 6.</b> Velocidad del viento en campo de <i>B. tola ssp tola</i> y <i>S. oreophyton</i> . Test estadístico de Friedman con un $p$ de significancia de 0,05. ....   | 49 |
| <b>Tabla 7.</b> Estadística descriptiva de la conductividad eléctrica del suelo ( $\mu\text{S}/\text{cm}^2$ ) bajo <i>B. tola ssp tola</i> , <i>S. oreophyton</i> e Interparche para la Reserva de Usos Múltiples Don Carmelo.....   | 76 |
| <b>Tabla 8.</b> Estadística descriptiva del potencial de cationes de hidrógenos en los suelos bajo <i>B. tola ssp tola</i> , <i>S. oreophyton</i> e Interparche para la Reserva de Usos Múltiples Don Carmelo.....   | 77 |
| <b>Tabla 9.</b> Estadística descriptiva del contenido de Humedad (%) del suelo bajo <i>B. tola ssp tola</i> , <i>S. oreophyton</i> e Interparche para la Reserva de Usos Múltiples Don Carmelo.....  | 78 |
| <b>Tabla 10.</b> Estadística descriptiva del contenido de materia orgánica (%) del suelo bajo <i>B. tola ssp tola</i> , <i>S. oreophyton</i> e Interparche para la Reserva de Usos Múltiples Don Carmelo.....  | 80 |
| <b>Tabla 11.</b> Estadística descriptiva de la textura del suelo bajo <i>B. tola ssp tola</i> , <i>S. oreophyton</i> e Interparche para la Reserva de Usos Múltiples Don Carmelo. ....   | 81 |
| <b>Tabla 12.</b> Análisis descriptivo de los valores de contenido de carbono (%) para hojas, mantillo, suelo, e interparche bajo la incidencia de <i>B. tola ssp tola</i> y <i>S. oreophyton</i> en la Reserva de Usos Múltiples Don Carmelo.....  | 91 |
| <b>Tabla 13.</b> Análisis descriptivo de los valores de nitrógeno (ppm) para hojas, mantillo, suelo, interparche bajo la incidencia de <i>B. tola ssp tola</i> y <i>S. oreophyton</i> en la Reserva de Usos Múltiples Don Carmelo. ....  | 93 |
| <b>Tabla 14.</b> Análisis descriptivo de los valores de fósforo (ppm) para hojas, mantillo, suelo, interparche bajo la incidencia de <i>B. tola ssp tola</i> y <i>S. oreophyton</i> en la Reserva de Usos Múltiples Don Carmelo. ....  | 95 |



---

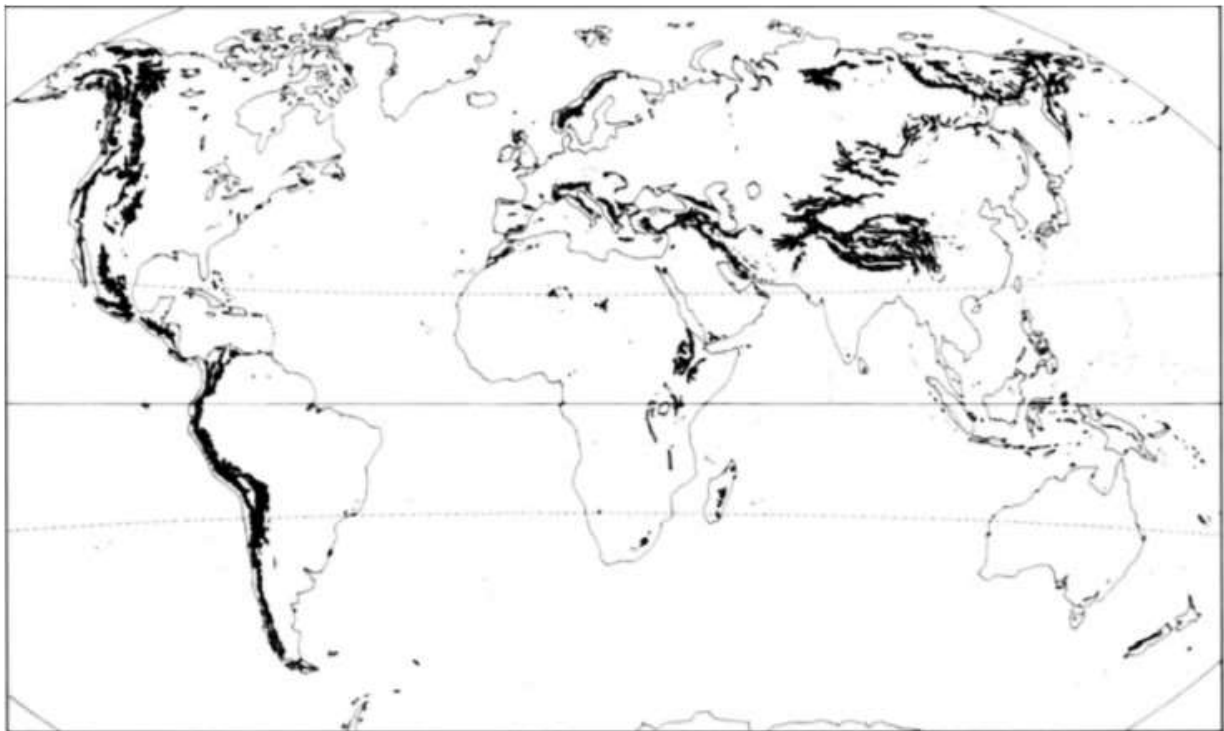
# CAPÍTULO I

## Introducción General



### 1.1. Introducción

Las áreas frías del planeta abarcan el 4 % de la superficie terrestre y están representadas principalmente por la tundra ártica en el hemisferio norte y por las zonas de alturas en el resto del mundo. Las zonas de altura, ubicadas en todos los continentes, se encuentran entre los ambientes más extremos y con mayor rigurosidad en sus condiciones climáticas (Figura 1) (MacArthur, 1972). Estas áreas se caracterizan por poseer bajas temperaturas del aire y del suelo, fuertes vientos, elevada cobertura de nieve, inestabilidad del sustrato, escasez de nutrientes y corta duración del periodo favorable para el crecimiento y la reproducción de los organismos (Billings, 1973; Bliss, 1971; Bliss, 1962; Chapin & Körner, 1995).



**Figura 1.** Distribución global de las zonas frías de altura (Körner, 1995)

La severidad de tales condiciones lleva a que la riqueza de especies y la diversidad de formas de vida se vean disminuidas (Billings & Mooney, 1968; Bliss, 1971; MacArthur, 1972; Squeo *et al.*, 1993), siendo muy limitados el espectro de especies y las formas de vida capaces de tolerar tales condiciones (Squeo, 1991; Squeo *et al.*, 1996). Estos hábitats albergan el 9 % del total de las especies de plantas conocidas (Körner, 1999). Por lo general la vegetación de estos ambientes se presenta en colonias aisladas, por cientos o incluso miles de kilómetros de otros miembros de su especie (Fernald, 1907). Darwin (1859), propuso (a) que la flora de ambientes fríos existente es de gran antigüedad, y que antes de la última época glacial estaba

distribuida sobre la zona polar actual, (b) que la vegetación durante el advenimiento del período glacial, se desplazó en todas las longitudes e incluso a través de los trópicos hacia las zonas templadas, y que, en el calor posterior de la época actual, las especies que sobrevivieron ascendieron reduciendo su distribución a zonas de altura.

En estos ambientes la cobertura vegetal es baja, registrándose valores cercanos al 40 % entre los 3.200 a 3.850 m s.n.m., 27 % entre los 4.000 a 4.250 m s.n.m., e inferiores al 1 % entre los 4.300 a 4.450 m s.n.m. (Squeo *et al.*, 1993). Junto con las diferencias en cobertura vegetal, los pisos de vegetación expresan los límites de distribución para distintas formas de vida (Bliss, 1962; Callaghan, 1987; Chapin & Körner, 1995). Los arbustos altos (entre 50 y 150 cm de altura) se encuentran a alturas inferiores a los 3.500 m s.n.m. definiendo el límite superior del piso sub-andino. Los subarbustos (arbustos leñosos de menos de 50 cm de altura) no superan los 4.250 m s.n.m., y los cojines perennes (arbustos leñosos achaparrados y compactos) se concentran entre los 3.450 y 4.250 m s.n.m., definiendo el piso andino inferior (Squeo *et al.*, 2006).

A pesar de su historia de vida, las plantas que habitan estos sistemas, por lo general, se ubican en sitios al abrigo de las rocas o en lugares más resguardados (Martínez Carretero & Méndez, 1992). El sometimiento continuo a las condiciones de estrés de altura ha llevado a la generación de estrategias que le permitan persistir en estos sistemas (Bliss, 1962; Chabot y Mooney, 1985). Existen tres tipos de respuesta de la vegetación a estos ambientes: (a) migrar a sitios con condiciones adecuadas para el desarrollo, (b) persistir en estos ambientes en base a una adaptación genética gradual, una alta plasticidad genotípica y un fuerte amortiguamiento ecológico, y (c) su extinción (Theurillat & Guisan, 2001). Raunkiaer (1937), estudió las peculiaridades estructurales que permiten a las plantas persistir en las estaciones desfavorables. Entre los arbustos de altura podemos encontrar: (a) nanofanerófitos: arbustos bajos, de altura menor a 100 cm, de hoja perenne o de hoja caduca, se caracterizan por un fuerte vigor vegetal durante la estación favorable y una disminución de su actividad durante la estación desfavorable, (b) caméfitos: arbustos con una altura menor a 40 cm, se caracterizan por tener los brotes de crecimiento cerca del suelo donde la parte distal de la planta muere durante el comienzo de la estación desfavorable y solo quede viva la parte basal, (c) plantas en cojín (caméfitos): presentan una alta densidad de ramas, hojas, y una formación de internodos muy cortos resultando en individuos de baja estatura y compactos (Gibson & Kirkpatrick, 1985).

¿La vegetación enana y en cojín se consideran los organismos más adaptadas a los ambientes de altura (Alliende & Hoffmann, 1985; Armesto *et al.*, 1980; Billings, 1974, 1973; Billings & Mooney, 1968; Bliss, 1971; Martínez Carretero & Méndez, 1992; Pysek & Liska, 1991); a pesar de ello son escasos los trabajos que intentan explicar cómo estas plantas responden a diversos factores ambientales. Esta particular arquitectura permite la generación de condiciones microclimáticas que atenúan el efecto del ambiente (Franco & Nobel, 1988; Gibson & Kirkpatrick, 1985; Körner *et al.*, 1989; Körner & De Moraes, 1979), disminuyendo la velocidad del viento y la evapotranspiración (Hager & Faggi, 1990; Pysek & Liska, 1991), incrementando la temperatura y humedad del aire bajo su canopia (Körner & Larcher, 1988; Schulze, 1982). Así mismo, se establece que el efecto combinado de los factores anteriormente descritos, tiene un impacto fundamental en la acumulación de mantillo (Bliss & Peterson, 1992; Covarrubias & Contreras, 1980) y en el ciclado de nutrientes (Ruthsatz, 1978). Por lo tanto, en estos ambientes, una atenuación en las condiciones extremas del entorno es fundamental para el mantenimiento de los procesos ecológicos (Callaghan & Emanuelsson, 1985; Callaghan, 1987; Chabot & Billings, 1972).

A pesar de la influencia determinante que pueden ejercer los diferentes tipos morfológicos de las plantas que habitan en los ambientes de altura, son relativamente escasos y aislados los estudios florísticos y ecológicos que se han llevado a cabo en estos sistemas (Martínez Carretero & Méndez, 1992). En esta tesis se propone que la morfología de las plantas en zonas de altura influye, a escala de micrositio, en la interacción planta-ambiente, especialmente con el viento, considerado uno de los principales agentes moduladores de esa relación.

### 1.2. Hipótesis

Cada hipótesis planteada se resuelve en cada capítulo de la tesis.

1. La primera hipótesis postula que la partición de asimilados en la biomasa aérea y subterránea varía de acuerdo a la morfología de la planta en la Puna Austral de la Argentina. Esto se debería a que arbustos perennes de morfología pulvinada asignarían una mayor partición de asimilados a la biomasa aérea debido a que deben mantener su estructura foliar durante todo el año, mientras que arbustos caducifolios de morfología no pulvinada asignarían una mayor partición de asimilados a la biomasa subterránea debido a que deben renovar su masa fotosintética cada año.



2. La segunda hipótesis postula que plantas con diferentes morfologías inciden de diferente manera en las condiciones microambientales en el interior de la canopia en la Puna Austral de la Argentina. Este se debe a que arbustos con morfología pulvinada producirían un mayor impacto en el microclima por poseer una forma compacta y cerrada que permite un menor intercambio de energía con el ambiente, mientras que la canopia de arbustos de morfología no pulvinada poseerían un menor impacto en el microclima por su estructura abierta de mayor intercambio de energía con el ambiente.

3. La tercera hipótesis postula que la respuesta aerodinámica de la vegetación varía según la morfología de la planta en la Puna Austral de la Argentina. Este se debe a que la forma compacta de arbustos pulvinados ofrecería una mayor respuesta aerodinámica a un régimen de viento de características laminar con respecto a la forma de arbustos no pulvinados que ofrecen una respuesta que genera condiciones de flujo turbulento.

4. La cuarta hipótesis postula que plantas con diferentes morfologías presentan diferente incidencia en las propiedades físico-químicas del suelo en la Puna Austral de la Argentina. Esto se debe a que arbustos con morfología pulvinada poseerían la capacidad de atrapar partículas y sedimentos eólicos e hídricos en su interior, mientras que arbustos con morfología no pulvinada serían sitios de erosión eólica e hídrica de partículas.

5. La quinta hipótesis postula que la morfología de la planta incide en la dinámica del N, P y C del sistema planta-suelo en la Puna Austral de la Argentina. Esto se debe a que arbustos con morfología pulvinada poseerían una baja participación en la dinámica del C, N, P debido a su baja tasa de crecimientos, mientras que arbustos de morfología no pulvinada tendrían una mayor participación debido a la pérdida y ganancia de sus hojas.

A partir de las hipótesis planteadas se generó el siguiente objetivo general y los objetivos específicos.

### 1.2.1. Objetivo General

Estudiar la interacción planta-ambiente en dos morfologías vegetales: pulvinada y no pulvinada (arbusto de copa cerrada), de la Puna Austral de la Argentina.

#### 1.2.1.1. Objetivos particulares

1. Evaluar la partición de asimilados en *Baccharis tola* ssp *tolá* (pulvinada) y *Senecio oreophyton* (no pulvinada)

2. Determinar la interacción entre la morfología vegetal y los parámetros ambientales: velocidad del viento, temperatura del aire, radiación (PAR) y humedad relativa del aire.
3. Estudiar la respuesta aerodinámica de *B. tola ssp tola* (pulvinada) y *S. oreophyton* (no pulvinada) frente a un flujo de viento de régimen laminar, bajo condiciones controladas.
4. Evaluar cómo la estructura de las plantas incide en las propiedades físico-químicas del suelo.
5. Estudiar la participación de *B. tola ssp tola* (pulvinada) y *S. oreophyton* (no pulvinada) en la dinámica de N, P y C en el sistema planta-suelo, en la Puna Austral.

### 1.3. Estructura de la tesis

Para la organización, desarrollo y redacción de esta tesis se han tenido en cuenta distintas escalas de análisis. Esta tesis está conformada por siete capítulos. El Capítulo I: Introducción general; Capítulo II: Morfometría y partición de asimilados; Capítulo III: Fitomicroclima; Capítulo IV: Aerodinámica de la vegetación; Capítulo V: Propiedades físico-químicas del suelo; Capítulo VI: Ciclos biogeoquímicos; Capítulo VII: Conclusiones generales (Figura 2).

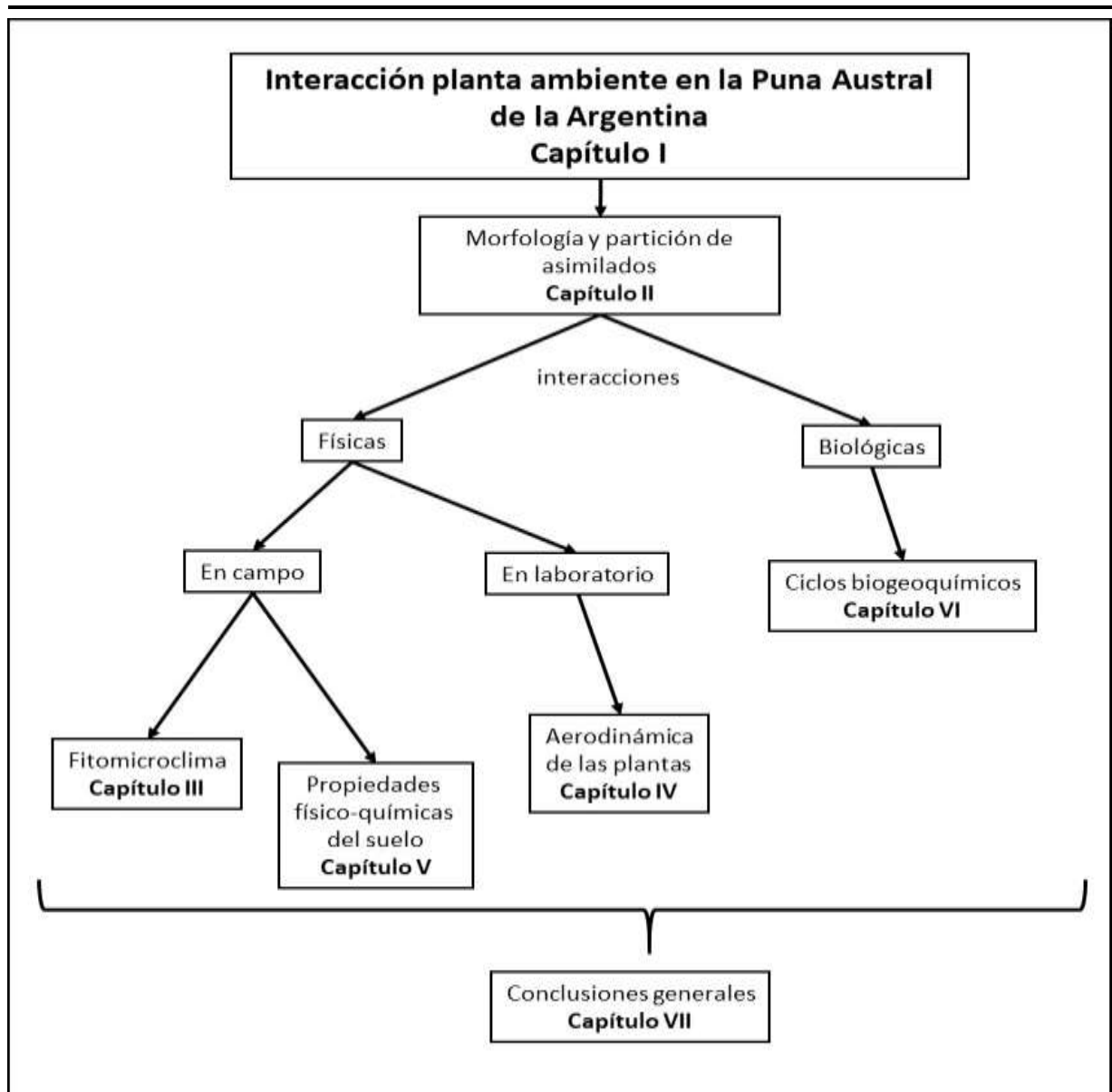


Figura 2. Flujograma del esquema general de la tesis

---

#### 1.4. Área de Estudio

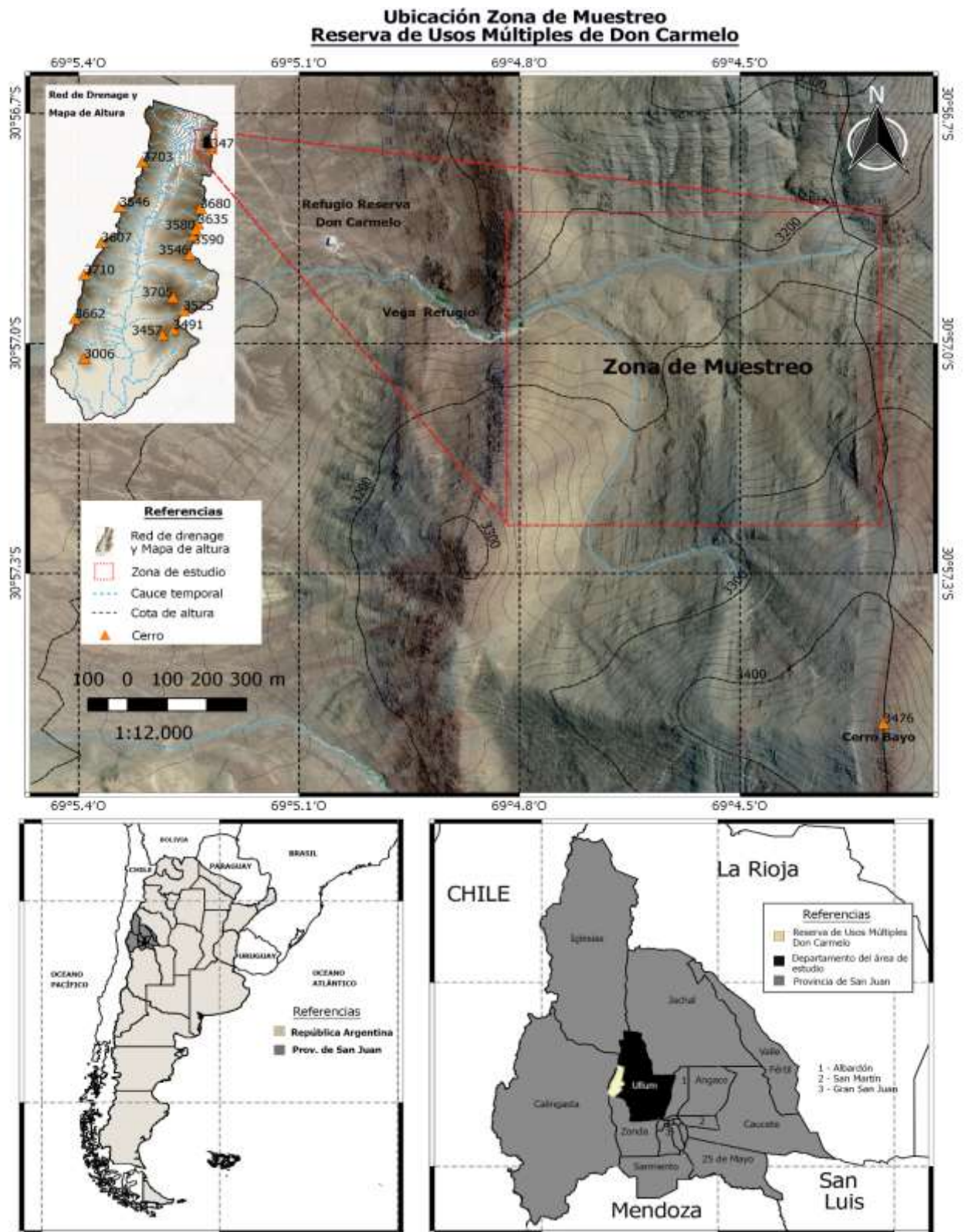
El presente trabajo se llevó a cabo en el sector noreste de la Reserva Privada de Usos Múltiples Don Carmelo, ubicada en la Precordillera andina de la provincia de San Juan, Argentina. Esta área se encuentra situada entre los cordones montañosos de la Sierra de la Invernada y del Tigre. Destacándose en la Sierra de la Invernada diez picos con alturas superiores a los 3400 m s.n.m., como el cerro la Invernada Sur con 3705 m s.n.m. Por su parte en la sierra del Tigre, cuatro montañas con altura superior a los 3400 m s.n.m., entre ellos el cerro Villalón con una altura de 3710 m s.n.m. (Figura 2).

El clima de la zona es frío y seco, con una temperatura media de los últimos 30 años de 9,4 °C y precipitaciones anuales de 131,53 mm (Figura 3). Según Troll (1968) pertenece al sector de clima seco de la provincia fitogeográfica de la Puna. Posee una marcada estacionalidad con temperaturas medias de verano de 14,61 °C y de invierno de 4,42 °C. Las lluvias por lo general son inferiores a los 20 mm y se concentran en la temporada estival. En la temporada invernal el mes más frío es julio con una temperatura media para los últimos 30 años de 3,06 °C., mientras que el mes caluroso es enero con una temperatura media de 19°C (Cabrera & Willink, 1973; Martínez Carretero, 1995).

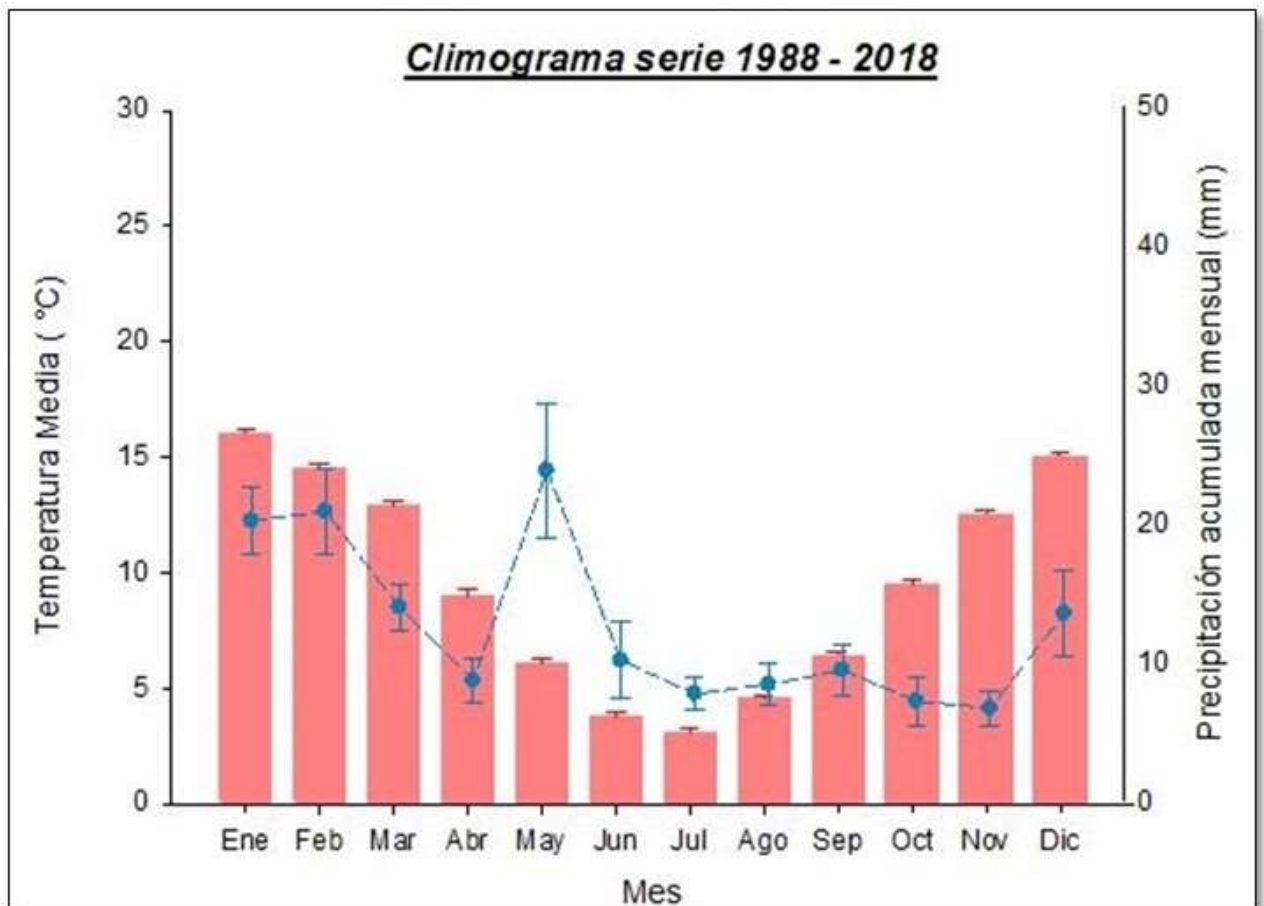
En general, la vegetación del área es una estepa arbustiva en un relieve suavemente ondulado y vegetación xerofítica sobre las zonas de llanura. Las especies de plantas más abundantes en la estepa arbustiva son *Lycium chanar* Phil., *Artemisia mendozaana* DC., *Maihueniopsis glomerata* (Haw.) R. Kiesling, *Adesmia aff horrida* Gillies ex Hook. & Arn., *Senecio oreophyton* J. Remy, *Baccharis tola* Phil. ssp *tola* y los pastos *Pappostipa speciosa* (Trin. & Rupr.) Romasch, y *Aristida mendocina* Phil. Mientras que en las vegas las especies herbáceas *Lilaeopsis macloviana* (Gand.) Hill, *Taraxacum officinale* Wigg., *Gamocarpha ventosa* (Meyen) Denham & Pozner, *Azorella echeagarayi* (Hieron.) Plunkett & Nicolas; con dominancia de *Adesmia pinifolia* Gillies ex Hook. & Arn., y *Adesmia trijuga* Gillies ex Hook. & Arn. (Lara *et al.*, 2007; Marquez, 1998).

---

## Morfología y Partición de asimilados



**Figura 3.** Ubicación de la zona de estudio en el sector noreste de la Reserva de Usos Múltiples Don Carmelo, San Juan. Escala 1:12000



**Figura 4.** Climatograma para la Reserva de Usos Múltiples Don Carmelo basada en un registro de 30 años (1988-2018). Fuente: Global Climate Monitor (Camarillo-Naranjo *et al.*, 2018)

### 1.5. Especies en estudio

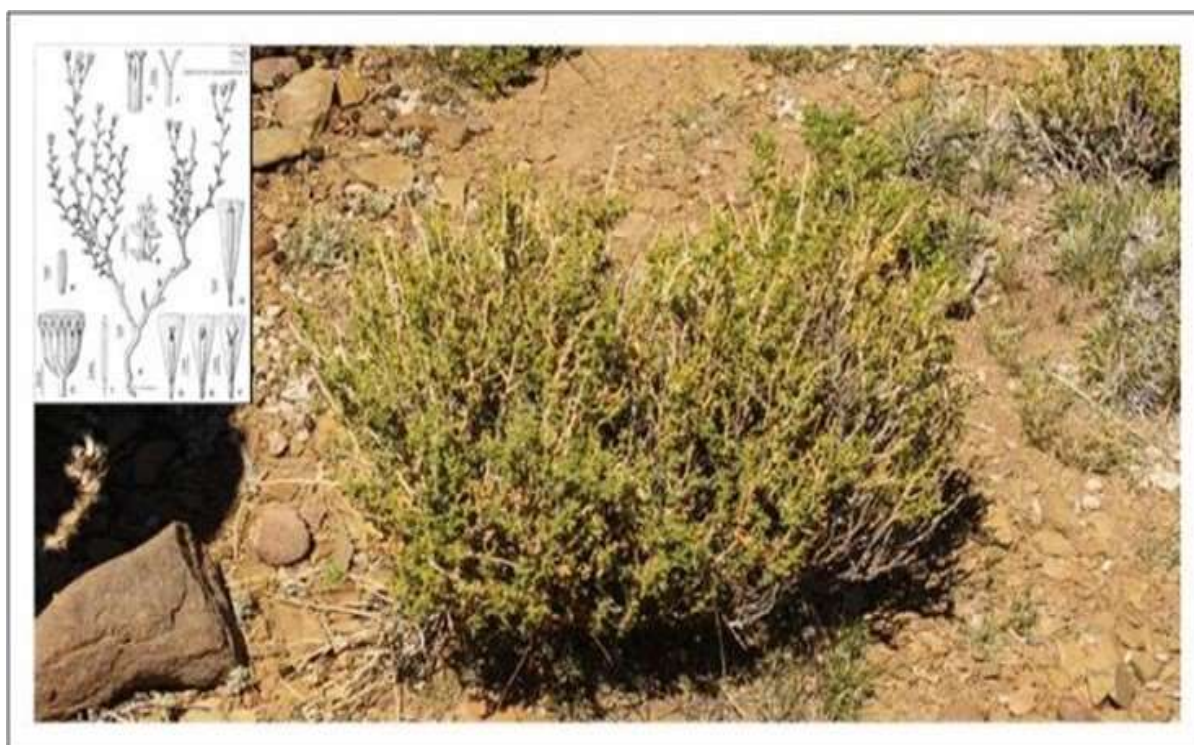
Para poner a prueba las hipótesis de trabajo se seleccionaron dos arbustos perennes que pertenecen a grupos funcionales distintos: *Baccharis tola ssp. tola* arbusto de copa cerrada de crecimiento en cojín (pulvinado), y *Senecio oreophyton*, arbusto de copa abierta (no pulvinado). Ambas especies fueron escogidas por cumplir con los siguientes criterios de selección: amplia distribución, abundante representatividad en campo y facilidad para su reconocimiento taxonómico (Mooney & Billings, 1961).

#### 1.5.1. Descripción taxonómica

*S. oreophyton* y *B. tola ssp tola* pertenecen a la familia Asteraceae y comparten una distribución similar. A continuación se detallan los principales caracteres morfológicos de cada especie.

### 1.5.1.1. *Senecio oreophyton* J. Rémy

Arbusto densamente ramoso, de 10 a 60 cm alto, glabro; tallos de corteza amarillenta, laxamente hojosos hasta el ápice y con hojas caducas. Hojas alternas, sésiles, carnosas, glabras en ambas caras, pinnatisectas, de 7 a 15 mm de largo, con 2 a 3 segmentos linear-subulados a cada lado, agudos, enteros o bipartidos. Sus flores son capítulos discoides o cortamente radiados, solitarios o en número de 3 a 4 en el ápice de las ramas formando una cima corimbiforme laxa; pedúnculos de 1 a 2 cm de largo. Involucro acampanado, ca. 8 × 8 mm; brácteas del cálculo lineares, cortas; filarios 12-13, oblongo-lineares, agudos y penicilados en el ápice, glabros en el dorso. Flores dimorfas, las del margen pocas, con corolas amarillas, unas veces filiformes, otras sub-bilabiadas, con un labio liguliforme corto y otro linear y otras, liguladas; flores del centro numerosas, con corolas amarillas, tubulosas, de 6,5 a 7,5 mm de largo, cortamente 5-lobadas, lóbulos triangulares, de 0,3 a 0,5 mm de largo. Aquenios cilindroides, ca. 4 mm de largo, costados, glabros. Papus blanco de 6,5 a 8,5 mm de largo. Florece en los meses de Noviembre y su fructificación se produce en el mes de enero - febrero (Figura 4).



**Figura 5.** *Senecio oreophyton* en la Reserva de Usos Múltiples Don Carmelo. En la parte superior izquierda esquema de las partes aéreas

En términos generales, se distribuye en la región cordillerana de Argentina y Chile, desde la provincia de Mendoza, en la localidad de Las Heras, hasta la provincia de Salta, en el departamento de Los Andes (Figura 6). Posee una extensión de 970 km desde su máxima cota de establecimiento, en los 4200 m s.n.m. en Altos de los Patos (Los Andes - Salta) hasta su cota de menor altitud en los 2400 m s.n.m. en la Invernada de Donoso (Calingasta - San Juan).

### 1.5.1.2. *Baccharis tola* ssp *tola* Phil.

Arbusto de 30 a 75 cm de alto, revestido por nidos pilosos. Hojas sésiles y perenniformes, angostamente obovadas (a veces hasta casi lineares), de 5 a 12 × 2 a 5 mm, atenuadas en la base, obtusas o triangulares en el ápice, enteras o con 1-2 dientes gruesos a cada lado del margen, en apariencia 1-nervadas. Sus flores también son capítulos sésiles (raramente pedunculados), solitarios en el extremo de las ramas o ramitas muy breves, en conjunto aparentando un racimo o panícula, o bien ubicados cada uno en la axila de una hoja. Capítulos pistilados con involucreo acampanado de 5 a 6 × 4 a 5 mm; filarios en 4 o 5 series, los exteriores ovados y agudos, los interiores angostamente ovados a lineares y obtusos o subobtusos. Flores de 20 a 54; corolas de 3,2 a 4 mm de largo, de ápice dentado o laciniado. Aquenios de 1,7 a 2,5 mm de largo, 5-10- costados, glabros. Papis 2-seriado, acrescente. Capítulos estaminados con involucreo y filarios semejantes a los pistilados. Flores de 27 a 52; corolas de 4 a 4,5 mm de largo; ramas del estilo breves y adheridas entre sí. Papis con cerdas generalmente ensanchadas en el ápice (Figura 5).





**Figura 6.** *Baccharis tola ssp tola* en la Reserva de Usos Múltiples Don Carmelo. En la parte superior derecha esquema de las partes aéreas

Su distribución abarca la región puneña de Argentina, Bolivia y Chile, desde la provincia de La Paz, zona de Muñecas (Bolivia) hasta la provincia de Mendoza, en la localidad de Las Heras (Argentina) (Figura 6). Su extensión es de 1900 km desde su máxima cota de establecimiento, en los 4700 m s.n.m. de la Localidad de Vilama (Rinconada-Jujuy) hasta su cota de menor altitud en los 2500 m s.n.m. de la sierra de Uspallata (Las Heras-Mendoza).

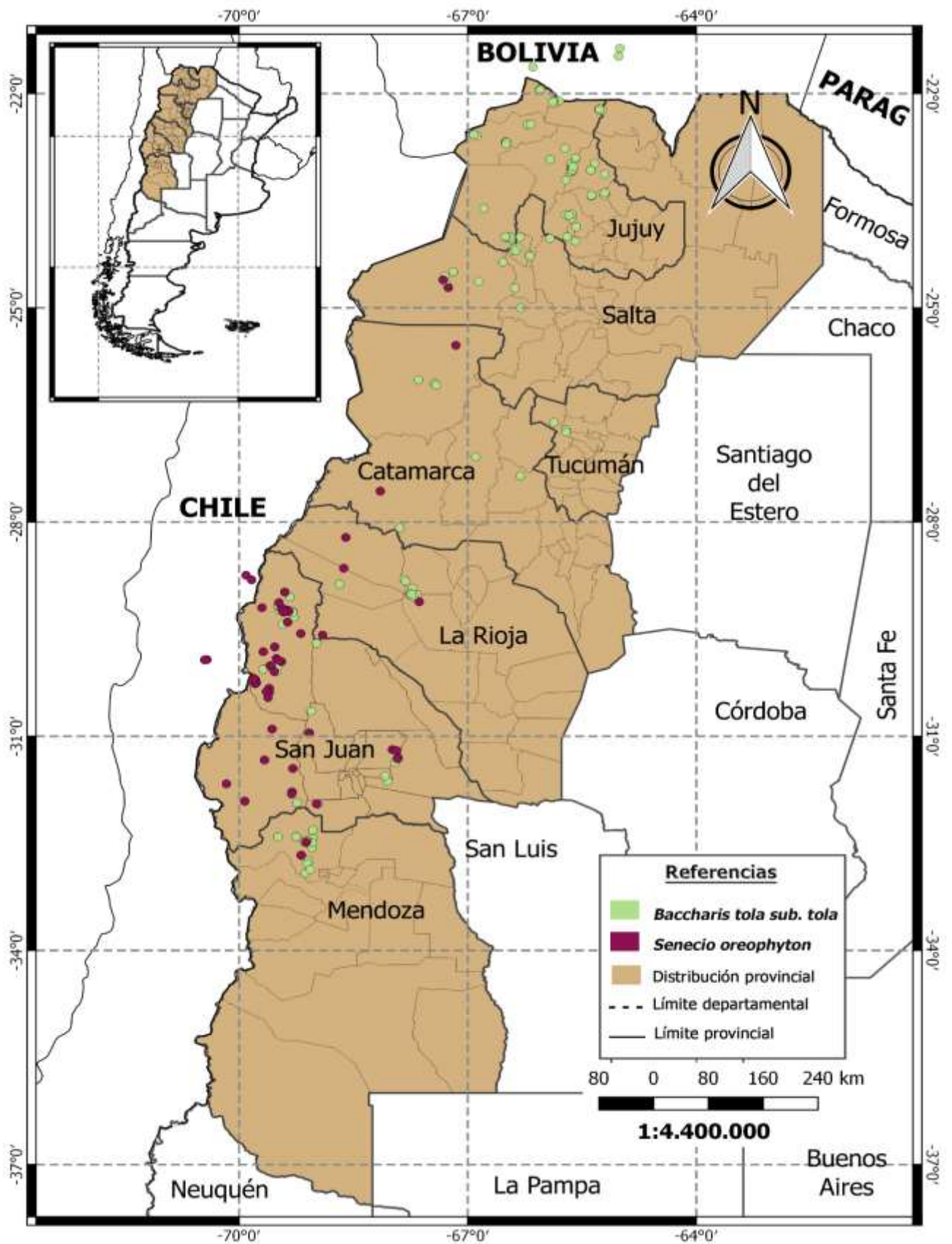
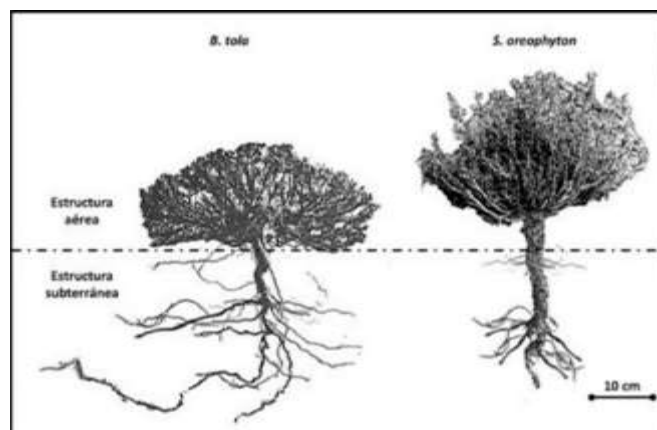


Figura 7. Distribución de *B. tola ssp tola* y *S. oreophyton* para la Argentina, basado en 204 registros (Anexo 1). Escala 1:4.400.000

## CAPÍTULO II

# Morfología y Partición de Asimilados



### 2.1. Introducción

A excepción de las zonas tropicales, en general todas las regiones del planeta poseen una estación más favorable y otra menos favorable para el crecimiento y desarrollo de las plantas. En este sentido, las plantas presentan particularidades estructurales que les permiten sobrevivir en las estaciones desfavorables (Bliss, 1962; Raunkiaer, 1937). Las plantas con una estructura en cojín (pulvinadas), que poseen los brotes de crecimiento cerca del suelo y densamente agrupados, se caracterizan por aprovechar las altas temperaturas del suelo, realizar una fuerte reducción de la velocidad del viento en su interior, y poseer una mayor supervivencia en áreas con cobertura nival (Ancibor, 1971; Bliss, 1956; Squeo *et al.*, 2006).

Los ambientes de altura en particular se caracterizan por presentar condiciones climáticas adversas que limitan el crecimiento de los organismos vegetales (Billings & Mooney, 1968; Bliss, 1971; Cavieres *et al.*, 2002; Grime, 1977; Martínez Carretero, 1995; Savile, 1960; Squeo *et al.*, 2006).

Se considera que la vegetación de estos ambientes posee un crecimiento oportunista, correlacionado con la temporada estival (Bliss, 1971). La temporada de crecimiento suele comprender de 50 a 70 días y comienza con el derretimiento de la capa de nieve, el aumento de las temperaturas mínimas y la mayor disponibilidad de humedad en el suelo (Bliss, 1962). Por lo tanto, es probable que a través de una comprensión cuantitativa de cómo las diferentes especies de plantas ganan y asignan los recursos sea posible hacer predicciones sobre su éxito en cualquier entorno físico (La Marche & Mooney, 1972). Por otra parte, es evidente que la biomasa anual de una planta se establezca mediante la estrategia de crecimiento y que la distribución de carbono para la síntesis de estructuras varíe con la forma de vida de la planta y del ambiente (La Marche & Mooney, 1972).

La forma de la planta (fisonomía) es el nivel en el que deben integrarse los requisitos de varias funciones, desde la reproducción hasta los sistemas de defensa a la herbívora, y la arquitectura final es necesariamente una compensación de estos diferentes requisitos (Archibald & Bond, 2003; Kohyama & Hotta, 1990; Tomlinson, 1987).

Por lo general se reconocen dos estrategias de crecimiento de las plantas en respuesta al ambiente: la resistencia y la tolerancia (Iriki *et al.*, 2001; Mauricio & Rausher, 1997; Núñez-Farfán *et al.*, 2007; Simms & Triplett, 1994; Stout, 2013; Yoshida *et al.*, 1998). La resistencia se

refiere a la capacidad de las plantas de minimizar o limitar el daño causado por un estado particular de estrés en un momento determinado, sin que su fenotipo se vea modificado (Agrawal *et al.*, 2004; Puijalon *et al.*, 2011; Simms & Triplett, 1994). Mientras que la tolerancia o compensación hace referencia a la capacidad que tienen las plantas de soportar cierto nivel de daño sin reducir su rendimiento a causa de un entorno ambiental estresante (Agrawal *et al.*, 2004; Mauricio & Rausher, 1997; Puijalon *et al.*, 2011; Simms & Triplett, 1994; Stout, 2013).

El análisis de la arquitectura de la vegetación implica estudiar los patrones de asignación de biomasa a las diferentes estructuras (Archibald & Bond 2003). Los métodos para investigar la arquitectura de la vegetación varían desde modelados computacionales hasta estudios empíricos (Farnsworth & Niklas, 1995; Iwasa *et al.*, 1985; Kohyama, 1987). La medición de la cantidad de biomasa en cada estructura de las plantas, en cualquier componente de un ecosistema, requiere un análisis destructivo directo o estimaciones indirectas del material vegetal para hacer las inferencias respectivas (Acosta-Mireles *et al.*, 2002; Brown *et al.*, 1989). Para este último, se debe contar con ecuaciones que estimen la biomasa en base al tamaño y dimensiones conocidas, es decir, funciones matemáticas basadas en las relaciones alométricas que ocurren entre los órganos de un individuo (Huxley, 1932). El análisis alométrico de las relaciones de aspectos de la arquitectura de la planta, como la altura, diámetro de tallo, diámetro de dosel, y el área foliar han demostrado ser útiles, y son una buena medida comparativa de las diferentes formas en que las plantas crecen hasta llegar a la madurez (King, 1990; Kohyama & Hotta, 1990).

Las relaciones alométricas se han utilizado en especies forestales de clima templado-frío para estimar la biomasa aérea total y el área foliar, a partir del diámetro a la altura del pecho (DAP) o a partir del área de la albura (Castellanos *et al.*, 2001; Chapman & Gower, 1991; Geron & Ruark, 1988; Grier & Waring, 1974).

### 2.1.1. Hipótesis

La hipótesis postula que la partición de asimilados en la biomasa aérea y subterránea varía de acuerdo a la morfología de la planta en la Puna Austral de la Argentina. Esto se debería a que arbustos perennes de morfología pulvinada asignarían una mayor partición de asimilados a la biomasa aérea debido a que deben mantener su estructura foliar durante todo el año, mientras que arbustos caducifolios de morfología no pulvinada asignarían una mayor partición

de asimilados a la biomasa subterránea debido a que deben renovar su masa fotosintética cada año.

### 2.1.2. Objetivo

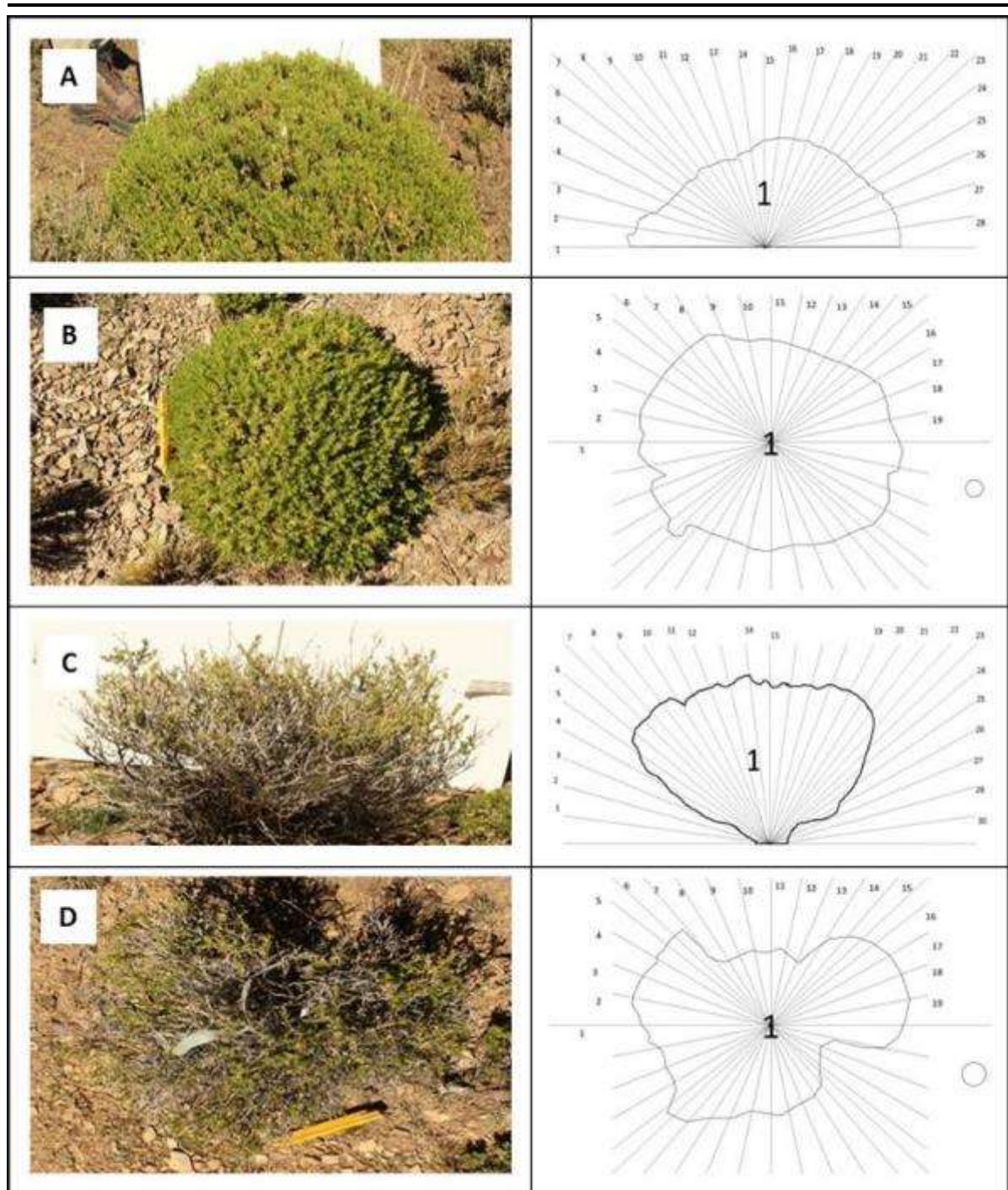
Evaluar la partición de asimilados en *Baccharis tola* ssp *tolá* (pulvinada) y *Senecio oreophyton* (no pulvinada).

## 2.2. Metodología

### 2.2.1. Estructura

Para la determinación de la forma de las dos especies evaluadas, se seleccionaron 20 ejemplares al azar de *B. tola* ssp *tolá* y de *S. oreophyton* en la Reserva de Usos Múltiples Don Carmelo. En campo se fotografió cada ejemplar desde una vista lateral y otra superior empleando una cámara reflex Canon T5. En laboratorio, cada imagen fue procesada delimitando el contorno de la planta. Para el análisis de la morfología se trazaron líneas rectas desde el centro hasta el borde de la planta. Para la vista lateral se utilizaron 29 líneas y para la vista horizontal 20 líneas (Figura 8). Los datos obtenidos se ajustaron a la geometría de un cuerpo conocido (cuadrado, semi-esfera, rectángulo, semi-elipsoide, cono, cono invertido, cono truncado, y cono truncado invertido para la vista lateral; y círculo, óvalo, cuadrado, rectángulo, y triángulo para la vista superior).

## Morfología y Partición de asimilados



**Figura 8.** (A-B) Vista lateral y superior de *B. tola* ssp *tolá*. (C-D) Vista lateral y superior de *S. oreophyton*. Del lado derecho de la imagen se observan las líneas desarrolladas para obtener la forma geométrica de los cuerpos

Todas las imágenes se trabajaron con el software Image J, versión 1.58. Para determinar la relación entre la forma de la vegetación y la forma de un cuerpo conocido se realizaron regresiones lineales simples. Los análisis se realizaron en el programa Infostat 2018 y los gráficos en Sigmaplot versión 11.

2.2.2. Biomasa por individuo

Para determinar la biomasa se trabajó en 5 parcelas seleccionadas al azar de 500 m<sup>2</sup> c/u en la Reserva de Usos Múltiples Don Carmelo. Dentro de cada parcela se cosecharon aleatoriamente 2 ejemplares de *B. tola ssp tola* y 2 de *S. oreophyton*. En total se cosecharon 10 ejemplares durante la estación seca y 10 durante la estación húmeda de cada especie. Previo a la cosecha a cada individuo se registró: altura, diámetro mayor y menor (Figura 9).



**Figura 9.** Medición de datos biométricos en *B. tola ssp tola*

Cada ejemplar fue extraído lo más completo posible y separando en cada uno tallo, hojas y raíz (Figura 10). Las muestras fueron etiquetadas y llevadas a laboratorio. Para determinar la materia seca de cada parte las muestras fueron secadas en estufa a 60 °C durante 72 horas, luego se pesaron por medio de una balanza analítica de 0,0001 de precisión (marca Kern Acj – modelo ACS 220/4), donde:

$$Biomasa_{tallos} = \sum materia\ seca_{tallos}$$

$$Biomasa_{raíz} = \sum materia\ seca_{raíz}$$

$$Biomasa_{hoja} = \sum materia\ seca_{hoja}$$



Por lo tanto:

$$Biomasa_{total} = Biomasa_{aérea} + Biomasa_{subterránea}$$

$$Biomasa_{aérea} = Biomasa_{tallo} + Biomasa_{hoja}$$

$$Biomasa_{subterránea} = Biomasa_{raíz}$$

Para determinar la relación entre la biomasa aérea y biomasa subterránea para cada estación se realizaron regresiones lineales simples. Para determinar si adicionalmente a la biomasa aérea existe una correlación estadística entre otras variables y la biomasa subterránea, se realizaron regresiones lineales simples y múltiples tomando como base los datos de biomasa de tallo y biomasa de hojas. Para determinar si existen diferencias entre los valores de biomasa de cada especie entre estación se realizó una prueba de Kruskal Wallis para datos no paramétricos.



**Figura 10.** Cosecha de ejemplar de *B. tola* ssp *tolá* en la Reserva de Usos Múltiples Don Carmelo (A-B). Visualización del ejemplar con su parte aérea y subterránea completa (C). Etiquetado de cada una de las partes luego de ser separadas en tallo, raíz, hoja para su análisis en laboratorio

### 2.2.3. Ecuaciones alométricas

Para establecer las ecuaciones alométricas se utilizaron los datos de biomasa aérea y el volumen de todos los arbustos muestreados. Se realizaron regresiones lineales simples que permitieran ajustar los datos. Todas las regresiones se realizaron mediante el software

estadístico Insfostat versión 2018. Para determinar si adicionalmente al volumen existe una correlación estadística entre otras variables y la biomasa, se realizó una regresión lineal múltiple tomando como base los datos biométricos (altura, diámetro mayor y diámetro menor). Para determinar si la participación de cada variable en el modelo es significativa, se empleó una metodología basada en el análisis de la contribución de cada variable por medio de relaciones lineales simples.

### 2.2.4. Relación estación-biomasa

Para interpretar la variación estacional de la biomasa vegetal durante el estudio se aplicaron las ecuaciones alométricas obtenidas de *B. tola ssp tola* y *S. oreophyton* para dos estaciones húmedas (H1=9/3/2017; H2= 8/3/2018) y dos secas (S1=13/10/2016; S2=20/10/2017). Los datos ambientales de temperatura y precipitación se obtuvieron de la estación meteorológica de la Reserva de Usos Múltiples Don Carmelo, con una frecuencia de datos de 15 minutos. Todos los valores climáticos se correlacionaron con los datos obtenidos del proyecto MERRA 2, de la Administración Nacional de la Aeronáutica y el Espacio de los Estados Unidos, con una frecuencia de datos cada 60 minutos, con el fin de completar los días donde la estación meteorológica de Don Carmelo no registró datos. La biomasa aérea de *B. tola ssp tola* y *S. oreophyton* se obtuvo a partir de los datos biométricos de 25 ejemplares por estación.

## 2.3. Resultados

### 2.3.1. Estructura

La morfología vegetal en ambas especies estudiadas pudo ser asociada a la forma de una figura conocida. En la imagen lateral, a partir de los análisis de regresión lineal (Tabla 1) se obtuvo que *B. tola ssp tola* presenta el mejor ajuste a la forma de una semi-elipsoide, mientras que *S. oreophyton* a un cono truncado invertido.

## Morfología y Partición de asimilados

**Tabla 1.** Análisis de regresión lineal de las medidas obtenidas de la imagen lateral de *B. tola* ssp *tola* y *S. oreophyton*. Valor de significancia p = 0,05

| Especie                               | Regresión lineal | Cuadrado | Rectángulo | Semi elipsoide | Cono  | Cono invertido | Cono truncado | Cono truncado invertido |
|---------------------------------------|------------------|----------|------------|----------------|-------|----------------|---------------|-------------------------|
| <i>Baccharis tola</i> ssp <i>tola</i> | $R^2$            | 0,54     | 0,10       | <b>0,75</b>    | 0,05  | -              | 0,33          | -                       |
|                                       | $R^2$ adj.       | 0,53     | 0,07       | 0,74           | 0,01  | -              | 0,30          | -                       |
|                                       | $P$              | 0,0001   | 0,087      | 0,0001         | 0,255 | -              | 0,0012        | -                       |
| <i>Senecio oreophyton</i>             | $R^2$            | 0,51     | 0,40       | 0,68           | -     | 0,27           | -             | <b>0,78</b>             |
|                                       | $R^2$ adj.       | 0,50     | 0,38       | 0,65           | -     | 0,24           | -             | 0,77                    |
|                                       | $p$              | 0,0001   | 0,0001     | 0,0001         | -     | 0,0029         | -             | 0,0001                  |

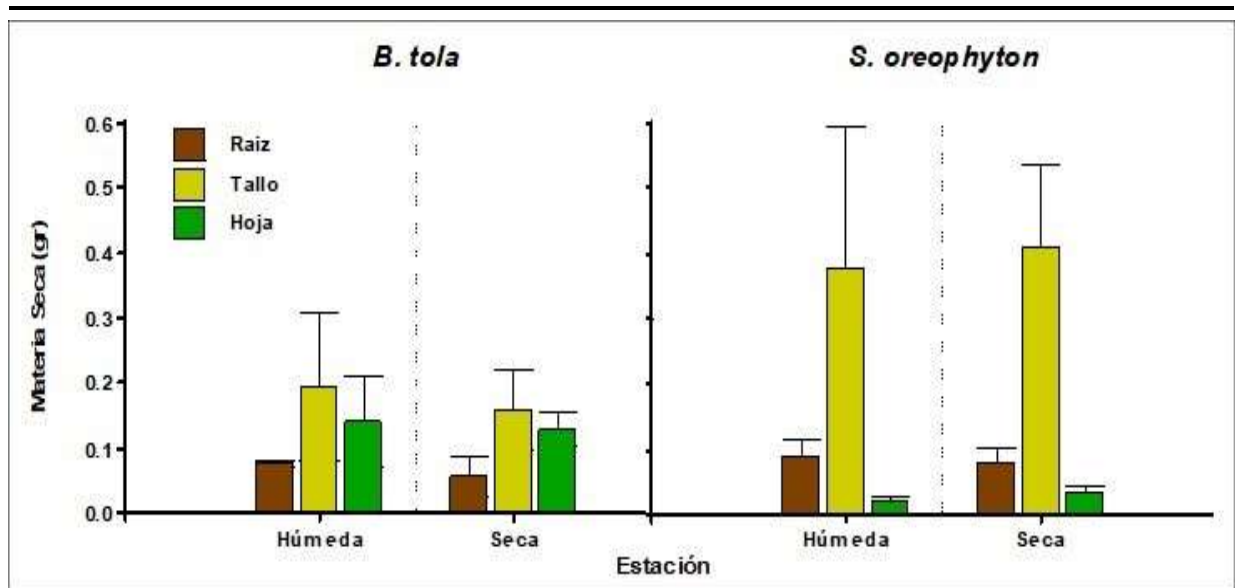
En cuanto a la imagen desde el plano superior, el análisis de regresión lineal en ambas especies estudiadas (Tabla 2), presentó una mayor correlación con la figura de un cuerpo ovoide.

**Tabla 2.** Análisis de regresión lineal de las medidas obtenidas de la imagen superior de *B. tola* ssp *tola* y *S. oreophyton*. p = 0,05. sd-> sin datos

| Especie                               | Regresión lineal | Círculo | Ovoide      | Cuadrado | Rectángulo | Triángulo |
|---------------------------------------|------------------|---------|-------------|----------|------------|-----------|
| <i>Baccharis tola</i> ssp <i>tola</i> | $R^2$            | sd      | <b>0,65</b> | 0,04     | 0,43       | 0,36      |
|                                       | $R^2$ adj.       | sd      | 0,63        | 0,00     | 0,41       | 0,33      |
|                                       | $p$              | sd      | 0,0001      | 0,4106   | 0,0023     | 0,005     |
| <i>Senecio oreophyton</i>             | $R^2$            | sd      | <b>0,68</b> | 0,001    | 0,46       | 0,27      |
|                                       | $R^2$ adj.       | sd      | 0,66        | 0,00     | 0,44       | 0,23      |
|                                       | $p$              | sd      | 0,0001      | 0,901    | 0,0001     | 0,019     |

### 2.3.2. Biomasa

En la estación seca, en *S. oreophyton* el porcentaje de materia seca se distribuyó en 7,15 ± 2,45 % hojas, 15,97 ± 4,04 % raíz y 76 ± 5,33 % tallo; mientras que en la estación húmeda fue 5,71 ± 3,11 % hoja, 20,98 ± 6,4 % raíz, y un 73,31 ± 9,48 % tallo. En *B. tola* ssp *tola* durante la estación húmeda el porcentaje de materia seca fue 33,15 ± 3,43 % hojas, 42,94 ± 11,04 % tallo, y un 23,9 ± 13,58 % raíz; mientras que en la estación seca fue 39,7 ± 9,95 % hojas, 44,73 ± 4,92 % tallo, y un 15,56 ± 5,65 % raíz. Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas entre estaciones para ninguna de las especies (Figura 11).



**Figura 11.** Valores de la materia seca (g) para *B. tola ssp tola* y *S. oreophyton*. Los valores corresponden al promedio de 2 estaciones húmedas y 2 secas

La biomasa aérea fue mejor predictor de la biomasa subterránea para *S. oreophyton*, mientras que en *B. tola ssp tola* la biomasa subterránea dependió principalmente del aporte en conjunto de la biomasa de tallo y la biomasa de hojas (Tabla 3).

**Tabla 3.** Determinación del valor de biomasa subterránea (BS) por medio de regresión lineal a partir de biomasa aérea (BA) y regresión múltiple a partir de biomasa de tallo (BT) y biomasa de hojas (BH). Para determinar el grado de significancia de la prueba se utilizó un valor de  $p=0,05$

| Estación                | Ecuación                             | $r^2$ | $r^2$ adj | p      |
|-------------------------|--------------------------------------|-------|-----------|--------|
| <i>B. tola ssp tola</i> |                                      |       |           |        |
| Seca                    | <b>BS = -0,04 + 0,33 BA</b>          | 0,73  | 0,70      | 0,0015 |
|                         | <b>BS = 0,01 + 0,54 BT - 0,29 BH</b> | 0,95  | 0,94      | 0,0001 |
| Húmeda                  | <b>BS = 0,07 + 0,02 BA</b>           | 0,90  | 0,88      | 0,0001 |
|                         | <b>BS = 0,07 - 0,03 BT + 0,11 BH</b> | 0,94  | 0,92      | 0,0001 |
| <i>S. oreophyton</i>    |                                      |       |           |        |
| Seca                    | <b>BS = 0,05 + 0,10 BA</b>           | 0,33  | 0,29      | 0,0782 |
|                         | <b>BS = 0,07 + 0,03 BT - 0,07 BH</b> | 0,46  | 0,39      | 0,0621 |
| Húmeda                  | <b>BS = 0,04 + 0,12 BA</b>           | 0,91  | 0,88      | 0,0001 |
|                         | <b>BS = 0,03 + 0,11 BT + 0,95 BH</b> | 0,97  | 0,96      | 0,0001 |

2.3.3. Ecuaciones alométricas

Por lo general, el ejemplar promedio de *B. tola* ssp *tolá* tuvo un volumen de  $0,33 \pm 0,25$  m<sup>3</sup> con una altura promedio de  $0,19 \pm 0,05$  m y un diámetro de  $0,58 \pm 0,19$  m. Mientras que en *S. oreophyton* el ejemplar promedio tuvo un volumen de  $0,25 \pm 0,05$  m<sup>3</sup> con una altura promedio de  $0,27 \pm 0,09$  m y un diámetro de  $0,38 \pm 0,14$  m (Tabla 4).

Tabla 4. Valores medios con su desvió estándar de la altura, diámetro mayor y diámetro menor en m, y de volumen en m<sup>3</sup>

| Medida Biométrica         |       | <i>B. tola</i> ssp <i>tolá</i> |      | <i>S. oreophyton</i> |      |
|---------------------------|-------|--------------------------------|------|----------------------|------|
|                           |       | Húmeda                         | Seca | Húmeda               | Seca |
| Altura (m)                | Media | 0,18                           | 0,20 | 0,21                 | 0,33 |
|                           | D.E.  | 0,07                           | 0,02 | 0,08                 | 0,05 |
| Diámetro mayor (m)        | Media | 0,68                           | 0,58 | 0,29                 | 0,53 |
|                           | D.E.  | 0,22                           | 0,19 | 0,09                 | 0,12 |
| Diámetro menor (m)        | Media | 0,54                           | 0,54 | 0,26                 | 0,43 |
|                           | D.E.  | 0,22                           | 0,12 | 0,08                 | 0,10 |
| Volumen (m <sup>3</sup> ) | Media | 0,38                           | 0,28 | 0,25                 | 0,35 |
|                           | D.E.  | 0,32                           | 0,14 | 0,01                 | 0,12 |

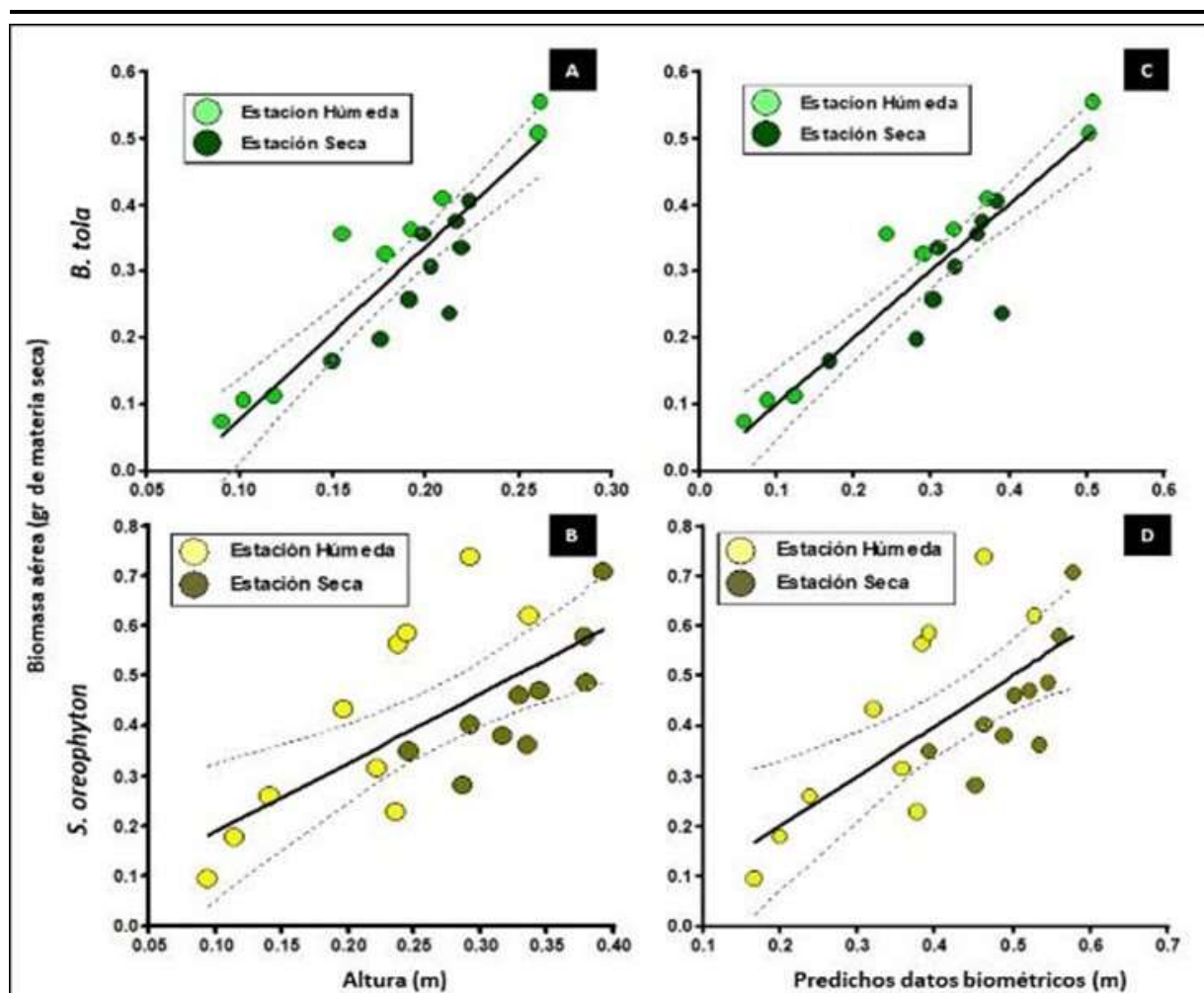
El uso de ecuaciones alométricas permitió relacionar la biomasa aérea de *B. tola* ssp *tolá* y de *S. oreophyton* a partir de datos biométricos conocidos (Tabla 5, Figura 12). El mejor estimador biométrico de la biomasa aérea en *B. tola* ssp *tolá* y en *S. oreophyton* resultó ser la altura de la planta; mientras que la combinación de los tres datos biométricos mediante una regresión múltiple resultó mejor estimadora que el volumen de la planta.

## Capítulo II

Tabla 5. Análisis de regresión lineal para determinar el valor de biomasa aérea (BA) a partir del volumen de la vegetación ( $\alpha \beta \delta$ ), la altura ( $\alpha$ ), el diámetro mayor ( $\beta$ ) y el diámetro menor ( $\delta$ ). Para determinar el grado de significancia de la prueba se utilizó un valor de  $p=0,05$

| Estación                | Ecuación  | $r^2$ | $r^2$ adj | p      |
|-------------------------|---|-------|-----------|--------|
| <i>B. tola ssp tola</i> |   |       |           |        |
| Seca                    | <b>BA = 0,27 + 2,03 (<math>\alpha\beta\delta</math>)</b>  | 0,67  | 0,63      | 0,0039 |
|                         | <b>BA = -0,29 + 2,89 <math>\alpha</math></b>  | 0,69  | 0,65      | 0,0030 |
|                         | <b>BA = 0,15 + 0,26 <math>\beta</math></b>  | 0,15  | 0,04      | 0,2751 |
|                         | <b>BA = 0,22 + 0,12 <math>\delta</math></b>   | 0,11  | 0,09      | 0,4236 |
|                         | <b>BA = -0,43 + 1,79 <math>\alpha</math> + 0,46 <math>\beta</math> + 0,09 <math>\delta</math></b>   | 0,92  | 0,89      | 0,0009 |
| Húmeda                  | <b>BA = 0,17 + 10,73 (<math>\alpha\beta\delta</math>)</b>   | 0,64  | 0,59      | 0,0057 |
|                         | <b>BA = -0,16 + 2,72 <math>\alpha</math></b>  | 0,96  | 0,95      | 0,0001 |
|                         | <b>BA = -0,12 + 0,84 <math>\beta</math></b>   | 0,96  | 0,95      | 0,0001 |
|                         | <b>BA = 0,22 + 0,82 <math>\delta</math></b>   | 0,94  | 0,94      | 0,0001 |
|                         | <b>BA = -0,42 + 8,27 <math>\alpha</math> - 46,77 <math>\beta</math> + 48,26 <math>\delta</math></b> | 0,97  | 0,95      | 0,0001 |
| <i>S. oreophyton</i>    |   |       |           |        |
| Seca                    | <b>BA = 0,23 + 0,22 (<math>\alpha\beta\delta</math>)</b>  | 0,36  | 0,25      | 0,1546 |
|                         | <b>BA = -0,27 + 2,18 <math>\alpha</math></b>  | 0,67  | 0,63      | 0,0037 |
|                         | <b>BA = 0,05 + 0,75 <math>\beta</math></b>  | 0,56  | 0,50      | 0,0132 |
|                         | <b>BA = 0,21 + 0,54 <math>\delta</math></b>   | 0,19  | 0,09      | 0,2040 |
|                         | <b>BA = -0,35 + 2,72 <math>\alpha</math> + 0,58 <math>\beta</math> - 0,36 <math>\delta</math></b>   | 0,73  | 0,60      | 0,0381 |
| Húmeda                  | <b>BA = 0,13 + 0,54 (<math>\alpha\beta\delta</math>)</b>  | 0,89  | 0,88      | 0,0001 |
|                         | <b>BA = -0,11 + 2,39 <math>\alpha</math></b>  | 0,72  | 0,68      | 0,0020 |
|                         | <b>BA = -0,17 + 1,96 <math>\beta</math></b>   | 0,65  | 0,60      | 0,0050 |
|                         | <b>BA = 0,20 + 2,30 <math>\delta</math></b>   | 0,66  | 0,62      | 0,0042 |
|                         | <b>BA = -0,04 + 0,94 <math>\alpha</math> + 1,30 <math>\beta</math> - 0,73 <math>\delta</math></b>   | 0,98  | 0,97      | 0,0001 |

## Morfología y Partición de asimilados



**Figura 12.** (A-B) Ajuste de la biomasa aérea al mejor estimador biométrico encontrado (altura). (C-D) Ajuste de la biomasa aérea a los predictores obtenidos de la regresión lineal múltiple (altura, diámetro mayor, diámetro menor)

### 2.3.4. Relación estación-biomasa

Las condiciones climáticas durante el estudio fueron muy variables. Durante el primer ciclo estudiado la precipitación anual fue de 116 mm en 28 días, con una temperatura promedio del aire de 10,78 °C. En el segundo ciclo, la precipitación anual fue de 210 mm con 38 días de presencia de lluvia, con una temperatura promedio 10,42 °C (Tabla 6).

## Capítulo II

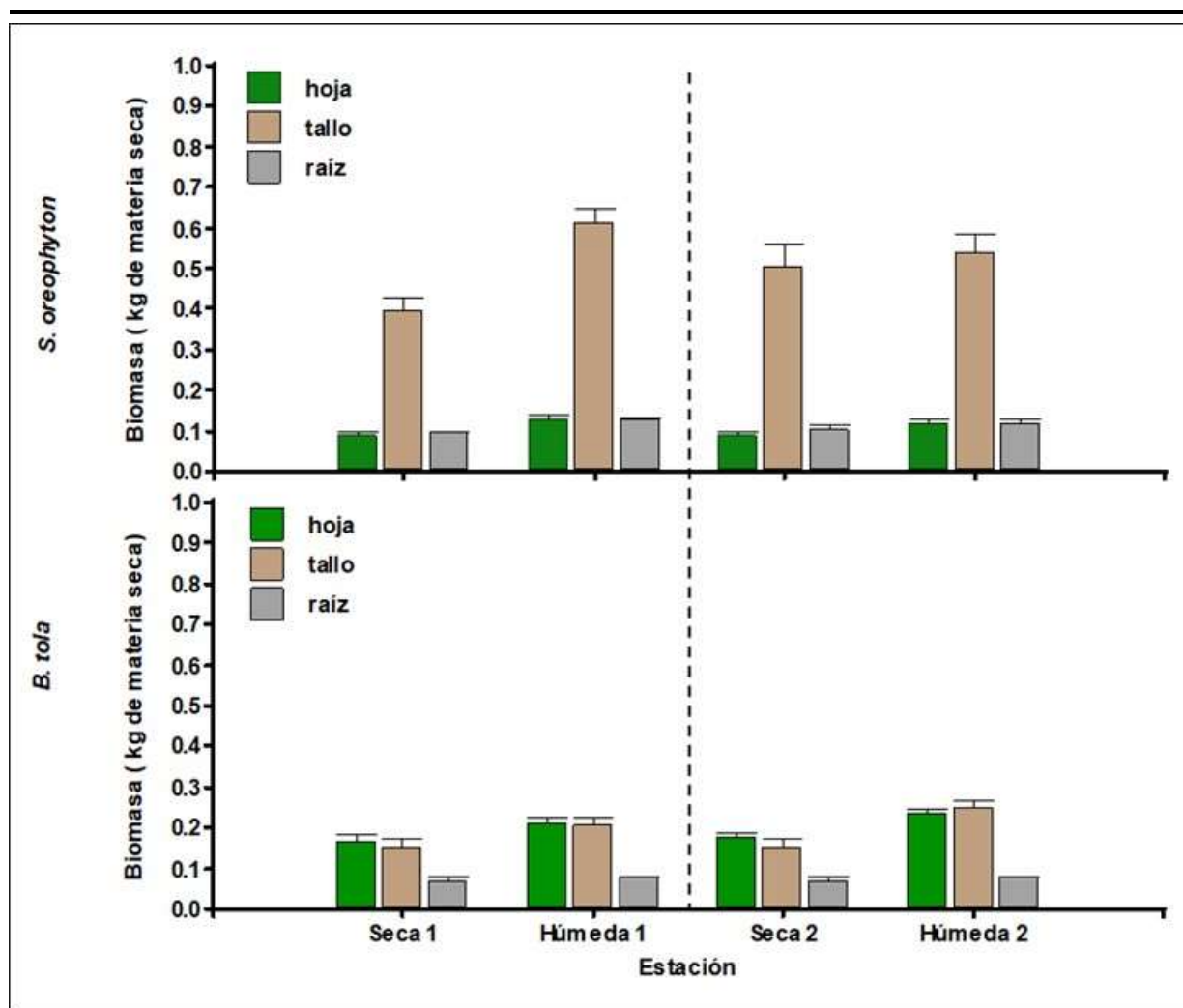
Tabla 6. Estadística descriptiva de las principales variables climáticas medidas durante dos ciclos de crecimiento en la Reserva de Usos Múltiples Don Carmelo

| Variable  |                  | Estación<br>Seca 1 | Estación<br>Húmeda 1 | Ciclo 1      | Estación<br>Seca 2 | Estación<br>Húmeda 2 | Ciclo 2      |
|---|------------------|--------------------|----------------------|--------------|--------------------|----------------------|--------------|
| Temperatura<br>(°C)                             | Media            | 08,89 ± 4,01       | 16,62 ± 2,73         | 10,78 ± 5,78 | 07,93 ± 3,46       | 15,19 ± 2,28         | 10,42 ± 5,19 |
|   | Mínimo           | 01,34 ± 3,25       | 08,61 ± 2,76         | 3,57 ± 4,62  | 00,21 ± 2,85       | 07,63 ± 2,69         | 03,06 ± 4,56 |
|   | Máximo           | 18,61 ± 5,12       | 24,96 ± 4,82         | 19,78 ± 6,43 | 17,64 ± 4,36       | 23,75 ± 3,08         | 19,60 ± 5,47 |
| Precipitación<br>(mm)                           | Acumulada        | 07,41              | 74,37                | 116,19       | 10,38              | 145,23               | 210,12       |
|   | Media            | 0,08 ± 0,74        | 0,83 ± 2,72          | 0,31 ± 4,4   | 0,11 ± 0,56        | 1,61 ± 5,5           | 0,58 ± 3,08  |
|   | N° días          | 2                  | 16                   | 28           | 6                  | 19                   | 38           |
| Nieve<br>(Kg·m <sup>-2</sup> ·s <sup>-1</sup> ) | Acumulada        | 0,00078            | 0                    | 0,0045       | 0,00076            | 0                    | 0,0013       |
|   | N° días          | 8                  | 0                    | 27           | 7                  | 0                    | 18           |
| Viento<br>(m·s <sup>-1</sup> )                  | Media            | 06,18 ± 2,16       | 05,01 ± 0,96         | 05,64 ± 1,86 | 07,07 ± 2,96       | 04,87 ± 1,32         | 06,02 ± 2,45 |
|   | Máximo           | 09,34 ± 2,97       | 08,21 ± 1,43         | 08,63 ± 2,39 | 10,42 ± 3,94       | 07,82 ± 1,77         | 09,04 ± 3,18 |
|   | N° días<br>Calma | 0                  | 0                    | 0            | 0                  | 0                    | 0            |

Con respecto a la partición de asimilados, en *B. tola ssp tola* y *S. oreophyton* se encontró un mismo patrón en los ciclos estudiados, siendo siempre mayor la biomasa aérea durante la estación húmeda, y sin diferencia entre estaciones para la biomasa subterránea (Figura 13). Mientras que en *S. oreophyton*, durante el segundo ciclo la diferencia de biomasa entre estaciones fue de 0,65 veces en tallo, 0,69 en hoja, y 0,76 en raíz; durante el primer ciclo de crecimiento, la biomasa entre estaciones fue 0,94 veces en tallo, 0,75 en hoja, y 0,91 en raíz.



## Morfología y Partición de asimilados



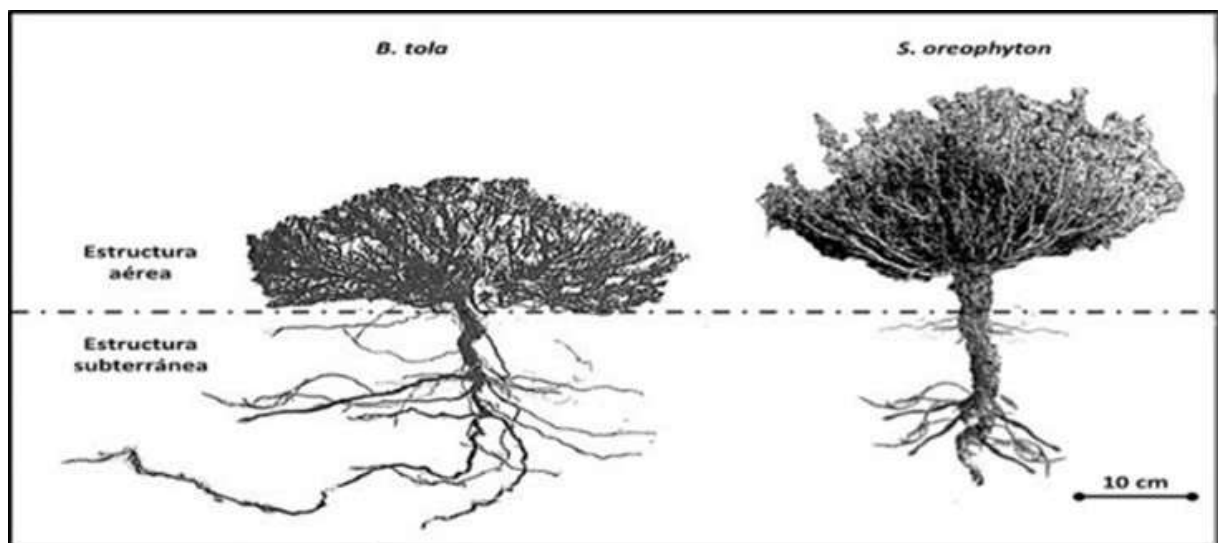
**Figura 13.** Valores de la partición de asimilados en *B. tola* ssp *tolata* y *S. oreophyton* para dos ciclos de crecimiento en la Reserva de Usos Múltiple Don Carmelo

En *B. tola* ssp *tolata*, durante el primer ciclo de crecimiento la diferencia de biomasa entre estaciones fue 0,71 veces en tallo, 0,87 en hoja, 0,80 en raíz más en húmedo que en seco; mientras que durante el segundo ciclo la diferencia fue de 0,66 veces en tallo, 0,87 en hoja, y 0,78 en raíz.

### 2.4. Discusión

En ambas especies estudiadas la distribución de la biomasa aérea y subterránea fue similar a lo largo de las estaciones, siendo entre un 15 - 23,9 % la biomasa subterránea y un 75 - 85 % biomasa aérea (Figura 14). Estos resultados son los primeros reportados para *B. tola* ssp *tolata* y *S. oreophyton* en la Puna Austral de la Argentina. Resultados similares, fueron reportados por Toky & Bisht (1992) para 9 especies leñosas semiáridas del noroeste de la India, en donde entre el 65 - 80 % era biomasa aérea y entre 9 - 29 % biomasa subterránea, y por Monserud *et*

al. (1996) para rodales jóvenes de *Pinus sylvestris* de 30 años en Rusia, donde el 84 % de la biomasa estaba concentrada en la copa y el 17 % en las raíces. En zonas frías de altura, en promedio, las especies herbáceas perennes asignan más biomasa a sus raíces (hasta un 80 %) y menos a sus tallos (Körner y Renhardt, 1987; Woodward, 1986). En hábitats fríos y de estrés, la proporción de materia seca asignada a los órganos subterráneos es mayor, con un gran desarrollo de reservas, a la asignada a órganos aéreos (Bloom *et al.*, 1985; Grime, 1979; Schulze, 1982). Pero, a medida que se analiza la vegetación de un rango mayor (pastos - herbáceas - arbustos - árboles), la asignación de recursos a la parte aérea en estos ambientes aumenta (Körner y Renhardt, 1987).



**Figura 14.** Esquema de la estructura aérea y subterránea de *B. tola ssp tola* y *S. oreophyton*

*S. oreophyton*, arbusto caducifolio, se caracterizó por tener su biomasa aérea ubicada en la estructura de tallos y ramas (90 %). Los resultados obtenidos indican que *S. oreophyton* responde con un incremento o disminución en la biomasa de hojas cuando las condiciones ambientales de estrés disminuyen o aumentan respectivamente, fenómeno ya observado por Inouye (2002) en la vegetación de las montañas Rocosas de Estados Unidos. Este comportamiento de resistencia al estrés se considera una estrategia de crecimiento óptima para condiciones ambientales desfavorables (Agrawal *et al.*, 2004; Archibald y Bond, 2003; Puijalón *et al.*, 2011). *B. tola ssp tola*, arbusto perenne, se caracterizó por una distribución de materia seca similar tanto en tallo como en hojas. Para las plantas, esta alta asignación de recursos a la masa foliar implicaría un gasto de carbono mayor al de obtener los fotosintetizados durante la estación seca y menor durante la estación húmeda; lo cual resulta en ejemplares

pequeños de bajo crecimiento anual (Billings y Bliss, 1959; Cavieres *et al.*, 2005). Esta estrategia de tolerancia al estrés implicaría adaptaciones morfo-fisiológicas como un mayor compromiso de carbono en el mantenimiento de las estructuras vegetativas, que en la reproducción (Donald, 1963).

La supervivencia de las plantas a condiciones adversas requiere respuestas de plasticidad, y las plantas pueden desarrollar mecanismos para evitar el estrés mediante una plasticidad arquitectónica adecuada (Gautam *et al.*, 2003; Ho *et al.*, 2004; Klich, 2000; Sultan, 2004; Wu y Hinckley, 2001). La biomasa anual de una planta se establece mediante su estrategia de crecimiento (Billings, 1974). En *B. tola ssp tola*, mayores cantidades de carbono pueden permanecer en las hojas maduras que podrían servir como centros de reservas para el suministro durante los períodos de crecimiento (Dickmann y Kozlowski, 1970). En cambio, en *S. oreophyton*, el remplazo anual de sus sistemas fotosintéticos conllevaría la necesidad de períodos favorables para su crecimiento y desarrollo (Ford *et al.*, 2010; Hirose, 2005; Monsi, 1968).

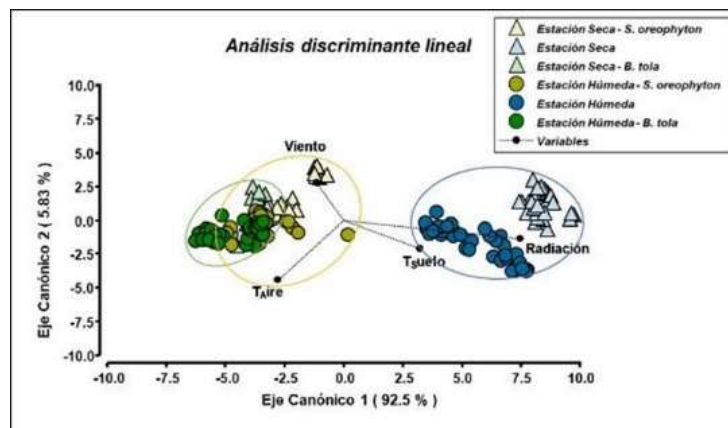
### 2.5. Conclusión

Los resultados permiten rechazar la hipótesis de que la partición de asimilados en la biomasa aérea y biomasa subterránea depende de la morfología de la planta, ya que ambas bioformas estudiadas, arbusto pulvinado perenne y arbusto de copa cerrada caducifolio, poseen similares asignaciones de biomasa aérea y subterránea a lo largo de las distintas estaciones. Sin embargo, mientras que ambas bioformas presentan similares valores de materia seca de raíz, difieren en las proporciones de materia seca de tallos y hojas. Esto podría deberse principalmente a que *B. tola ssp tola* posee una estrategia de tolerancia al estrés y mantiene su biomasa de hoja estable durante todo el año. En cambio *S. oreophyton* se caracteriza por una estrategia de resistencia al estrés, perdiendo su biomasa de hoja durante la estación seca, renovándola durante la estación húmeda.

---

# CAPÍTULO III

## Fitomicroclima



### 3. 1. Introducción

Los sistemas de altura son considerados como vulnerables al cambio climático (Beniston, 1994; Clark, 1988; Herzog *et al.*, 2012; Kienast *et al.*, 1998; Theurillat y Guisan, 2001), debido a sus condiciones de alta radiación solar (UV), suministros limitados de humedad, alta amplitud diaria térmica, la presencia de fuertes vientos y temporada de nieve (Bliss, 1962). La vegetación en estos sistemas posee una adaptación gradual, una alta plasticidad fenotípica y un amortiguamiento ecológico a estos climas extremos (Ancibor, 1971; Theurillat y Guisan, 2001).

Por lo general, para persistir en un ambiente los individuos deben reproducirse y para lograrlo deben adquirir recursos para formar biomasa. En el proceso, los organismos crean condiciones que pueden ser esenciales o perjudiciales para la existencia de otras especies (Chapin y Körner, 1994). En un intento por integrar factores bióticos y abióticos en un modelo, se ha planteado la hipótesis de que la importancia relativa de las interacciones puede variar inversamente a lo largo de los gradientes de estrés abiótico (Callaway y Walker, 1997; Callaway, 1998; Greenlee y Callaway, 1996; Maestre *et al.*, 2009); por lo tanto, se predice que la importancia de la facilitación aumentará, y que la importancia de la interferencia disminuirá, a lo largo de un gradiente de estrés abiótico (Bertness y Callaway, 1994).

Billings y Mooney (1968) definieron el concepto de fitomicroclima para hacer referencias al efecto de la vegetación en la generación de microclimas bajo su canopia. Jones *et al.* (1994) ampliaron este concepto y acuñaron el término "ingeniería del ecosistema" para referirse al proceso biótico de transformación del hábitat, e "ingenieros del ecosistema" para incluir a los organismos responsables de dichos cambios. Los "ingenieros de ecosistemas" se definen como organismos que modulan directa o indirectamente la disponibilidad de recursos para otras especies, al provocar cambios en el estado físico de los elementos bióticos o abióticos.

#### 3.1.1. Hipótesis

La hipótesis postula que plantas con diferentes morfologías inciden de diferente manera en las condiciones microambientales en el interior de la canopia, en la Puna Austral de la Argentina. Este se debe a que arbustos con morfología pulvinada producirían un impacto mayor impacto en el microclima por poseer una forma compacta y cerrada que permite un menor intercambio de energía con el ambiente, mientras que la canopia de arbustos de morfología no

pulvinada poseerían un menor impacto en el microclima por su estructura abierta de mayor intercambio de energía con el ambiente.

#### 3.1.2. Objetivo

El objetivo fue determinar la interacción entre la morfología vegetal y los parámetros ambientales: velocidad del viento, temperatura del aire y suelo, radiación (PAR) y humedad relativa del aire.

### 3.2. Metodología

#### 3.2.1. Relación temperatura – vegetación

##### 3.2.1.1. Temperatura

Para la determinación del perfil de temperatura se seleccionó un ejemplar de *B. tola ssp tola* y de *S. oreophyton* durante una estación seca y una húmeda. La elección del ejemplar se realizó a partir de datos biométricos de 20 ejemplares mediante la técnica descrita en el capítulo II. Se seleccionó el individuo que más se aproximara al volumen promedio de la especie durante la estación de medición. Se trabajó con un diseño en bloque, donde en cada individuo se midió por 72 h la temperatura en 4 niveles: (a) aire (1 m por encima de la planta), (b) hoja (borde medio de la planta), (c) tallo (en el centro del ejemplar), (d) raíz (a 5 cm de profundidad en el centro de la canopia). El registro de la temperatura se realizó por medio de dataloggers I-button 1923ds (precisión 0,25 °C - Marca Texas), con 4 registros por hora. Todos los datos fueron analizados y corroborados con los datos de la estación meteorológica de la Reserva de Usos Múltiples Don Carmelo. Para determinar si existen diferencias significativas en la temperatura entre las diferentes posiciones se realizó un análisis de la varianza de Friedman para datos agrupados. Todos los análisis se realizaron utilizando el paquete estadístico Infostat versión 2018 y los gráficos utilizando el software Sigmaplot versión 2011.

##### 3.2.1.2. Efecto de la bioforma sobre la temperatura

La determinación de la diferencia de temperatura que existe dentro de la planta y fuera de la misma se realizó durante dos estaciones secas y dos húmedas. Se seleccionaron al azar 30 ejemplares, 15 correspondiente a *B. tola ssp tola* y 15 a *S. oreophyton*. En cada individuo se evaluó el volumen de la planta (siguiendo la metodología del capítulo II). Por medio de un diseño en bloque se registró la temperatura en cuatro sitios: (a) a un metro de altura (desde el centro del individuo), (b) dentro (en el centro de la planta), (c) raíz (a 5 cm de profundidad en el suelo bajo la canopia), y (d) suelo desnudo (a 5 cm de profundidad a una distancia de 30 cm

de la canopia de la planta). Este diseño en bloque permite comparar la variación de la temperatura en el entorno de cada uno de los individuos reduciendo el error aleatorio de las mediciones en campo. Para el registro de la temperatura se empleó un termómetro fabricado para la experimentación. El hardware a partir de una plaqueta Arduino Uno rev3, y el suministro de energía mediante una batería de litio modelo 18650 Litio-ion de 2200 miliamperios hora (mAh). A cada plaqueta integrada Arduino, se conectaron 4 sensores analógicos de temperatura LM35. Cada sensor viene calibrado de fábrica: su rango de temperaturas es de -55 °C a 150 °C con una precisión de 0,01 °C, donde 1 °C equivale a 10 mV. El sensor analógico otorga un valor entre 0 y 1023 bits, teniendo 1024 valores posibles. Si se tiene 0 V a la entrada devolverá 0 y si se tiene 5 V devolverá 1023. A partir de la hoja de datos del fabricante del sensor se obtiene:

$$Temperatura = \frac{Valor (bits) \times 5 \times 100}{1024}$$

La conexión de cada sensor se efectuó por medio de cable UTP (categoría 5). Para la lectura de los valores se utilizó una Tablet ACER Iconia A500 de 10'' (Versión Android 5.0), y el software utilizado para su medición fue Arduino Monitor. Cada medición consistió en la lectura de los 4 sensores en un intervalo de 30 s, simultáneamente en cada punto de la planta y fuera de la misma. La medición se realizó a las 13,45 h, al momento del cenit.

### 3.2.1.3. Análisis estadístico

Para determinar si existían diferencias significativas entre las posiciones de la planta se aplicó análisis de la varianza de Friedman para datos agrupados. Para ver si existe relación entre el volumen de la planta y la variación de la temperatura, definida como la diferencia dentro y fuera de la planta, se aplicó un análisis de regresión lineal. Todos los análisis estadísticos y gráficos fueron realizados con Infostat versión 2018.

### 3.2.2. Radiación

Para determinar el valor de radiación que se recibe dentro y fuera de la planta, se seleccionaron al azar 30 ejemplares, 15 correspondiente a *B. tola ssp tola* y 15 a *S. oreophyton*, durante dos estaciones secas (S1=13/10/2016, S2=20/10/2017) y dos húmedas (H1=9/3/2017, H2=8/3/2018). En cada individuo se evaluó el volumen de la planta (Capítulo II). Se determinó si existen diferencias en los valores de radiación dentro y fuera de la canopia de cada especie, durante dos estaciones secas y dos húmedas. Se seleccionó al azar un total de 30 ejemplares, 15 correspondiente a *B. tola ssp tola* y 15 a *S. oreophyton*. En cada individuo se evaluó el

volumen de la planta (Capítulo II), y se registró la radiación en dos sitios: (a) bajo la canopia, y (b) a un metro de distancia fuera de la canopia. Para el registro de la radiación se empleó un radiómetro de punto (APOGEE QUANTUM). Todas las mediciones se realizaron al momento del cenit (Figura 15).



Figura 15. Fotografía de la medición de la radiación en campo

Para determinar si existen diferencias significativas en los valores medios de radiación ( $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^2\cdot\text{s}^{-1}$ ) entre las posiciones dentro y fuera de la canopia de la planta se aplicó el test de Friedman para datos agrupados. Para ver si existe relación entre el volumen de la planta y los valores de radiación, el análisis de regresión lineal. Todos los análisis estadísticos y gráficos fueron realizados con Infostat versión 2018.

#### 3.2.3. Humedad relativa del aire

Se determinó si existen diferencias en el porcentaje de humedad relativa del aire en un ejemplar de *B. tola ssp tola* y un ejemplar de *S. oreophyton* para una estación seca y una húmeda. La elección del ejemplar se determinó a partir de datos biométricos de 20 ejemplares mediante la técnica descrita en el capítulo II. Se seleccionó el individuo que más se acercara al volumen promedio de la especie durante la estación de medición. En cada individuo se midió por 48 horas el porcentaje de humedad relativa del aire en 2 niveles: (a) aire (1 metro de altura), (b) tallo (en el centro del ejemplar). El registro de la humedad se realizó por medio de dataloggers I-button 1923ds (precisión 0,6 % HR - Marca Texas), con un registro de humedad de 4 mediciones por hora. Todos los datos obtenidos fueron corroborados con los datos de la estación meteorológica de la Reserva de Usos Múltiples Don Carmelo. Para determinar si existen diferencias significativas en la humedad entre las diferentes posiciones se utilizó un test



de Friedman para datos agrupados. Todos los análisis se realizaron utilizando el paquete estadístico Infostat versión 2018 y los gráficos utilizando el software Sigmaplot versión 2011

#### 3.2.4. Viento

Para la determinación de la aerodinámica de las plantas *in situ*, se seleccionó al azar un total de 30 ejemplares, 15 correspondiente a *B. tola ssp tola* y 15 a *S. oreophyton*, durante una estación seca y una húmeda. En cada individuo se evaluó el volumen real de la planta (Capítulo II). Por medio de un diseño en bloque se registró la velocidad del viento en tres posiciones: (a) a 100 cm de altura (desde el centro del individuo), (b) barlovento (a 20 cm desde el borde de la canopia), y (c) sotavento (a 20 cm desde el borde de la canopia). Todas las mediciones fueron realizadas en un intervalo de 15 segundos, en un eje respecto a la dirección dominante del viento. Para el registro de la velocidad se empleó un anemómetro portátil - Modelo AN200 (EXTECH Instrumentos). La lectura de la velocidad del viento ( $m \cdot s^{-1}$ ) se realizó en un intervalo de 15 segundos. Para determinar si existen diferencias significativas en la velocidad del viento entre las diferentes posiciones se utilizó un test de Friedman para datos agrupados. Para ver si existe relación entre el volumen real de la planta y la reducción de la velocidad del viento se trabajó con un análisis de regresión lineal. Todos los datos se analizaron por medio del software Infostat versión 2018.



Figura 16. Medición esquemática en campo de la velocidad del viento en *B. tola ssp tola*

#### 3.2.6. Relación entre las variables

Para determinar la relación de las variables medidas en campo se trabajó sobre 15 ejemplares de *B. tola ssp tola* y 15 de *S. oreophyton*. Durante 4 estaciones (2 húmedas y 2 secas) se registraron los valores de velocidad del viento, temperatura del aire, temperatura del suelo

---

y radiación fotosintéticamente activa (PAR). Para determinar si existe relación entre las variables estandarizadas previamente se utilizó un Análisis Discriminante Lineal de Fisher. Todos los análisis estadísticos fueron realizados con el programa Infostat versión 2018.

### 3.3. Resultados

#### 3.3.1. Relación temperatura-planta

##### 3.3.1.1. Temperatura

Durante la estación seca, los valores de temperatura en *B. tola ssp tola* siguieron el orden: raíz > tallo > hoja > aire. Este comportamiento varió a lo largo del día (Figura 17). Con respecto a la amplitud térmica el orden de los valores fue raíz > aire > tallo > hoja, con valores en hoja cercanos a los 19,6 °C de amplitud y en aire cercano a los 18,5 °C. A las 08:00 la temperatura siguió el orden raíz > hoja > tallo > aire con una temperatura de hoja 1°C superior a la temperatura del aire; a las 14:00 el ordenamiento fue raíz > tallo > hoja > aire con una temperatura de hojas 2,4 °C superior a la del aire; y a las 20:00 resultó: raíz > tallo > aire > hoja con una temperatura de la hoja 0,5 °C menor que la del aire. La temperatura en *S. oreophyton* siguió el mismo orden que en *B. tola ssp tola*. Con respecto a la amplitud térmica el orden fue raíz > tallo > aire > hoja, con valores en hoja cercanos a los 19 °C de amplitud y en aire cercano a los 18 °C. A las 08:00 la temperatura siguió el orden hoja > raíz > tallo > aire con una temperatura de hoja 2,5 °C superior a la temperatura del aire; a las 14:00 el orden fue raíz > tallo > hoja > aire con una temperatura de hoja 1 °C superior a la del aire; y a las 20:00 el orden fue raíz > tallo > hoja = aire con una temperatura de la hoja igual que la del aire (Figura 18).

Fitomicroclima

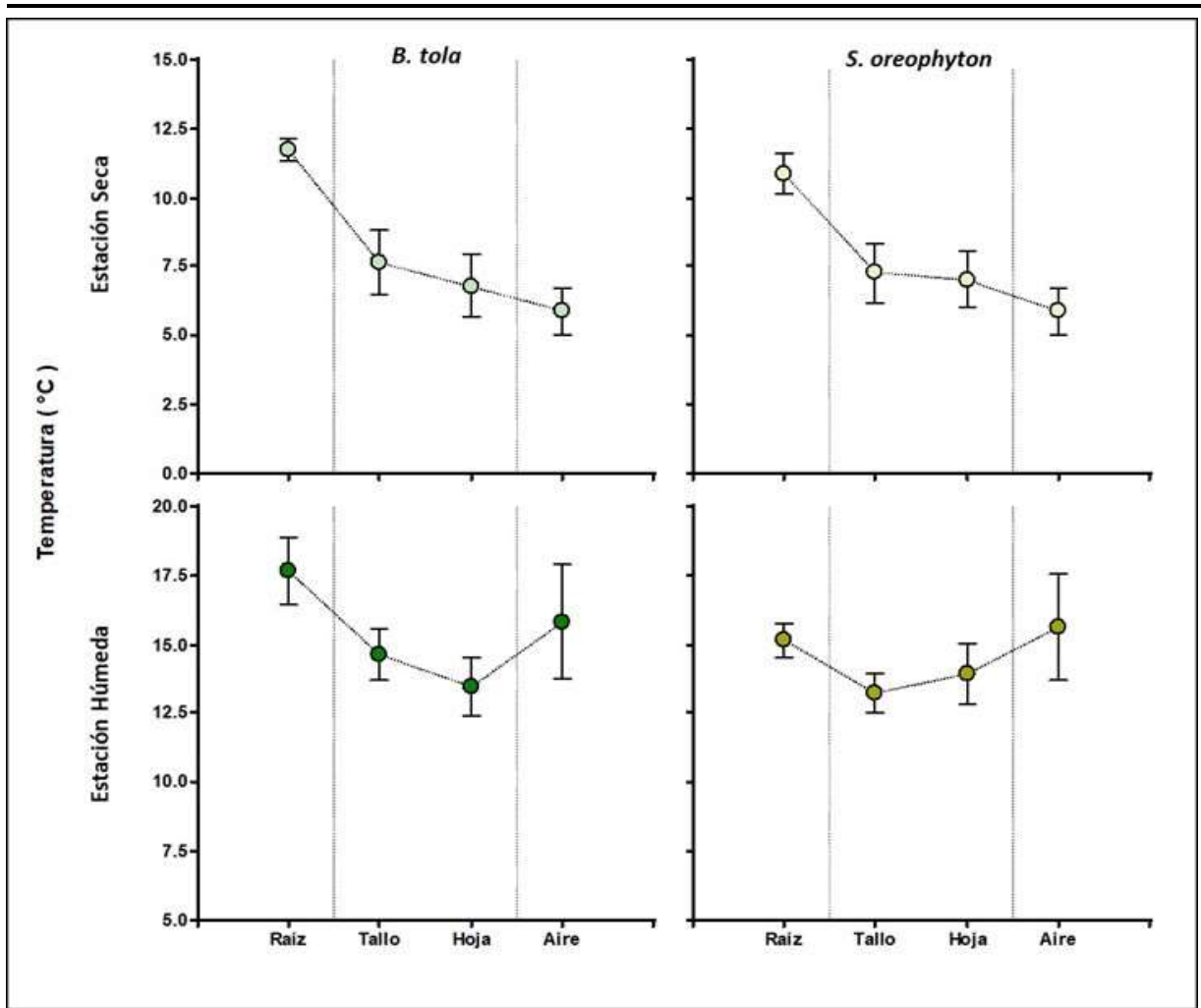


Figura 17. Valores de temperaturas medias para *B. tola* ssp *tola* y *S. oreophyton* durante la estación seca y húmeda

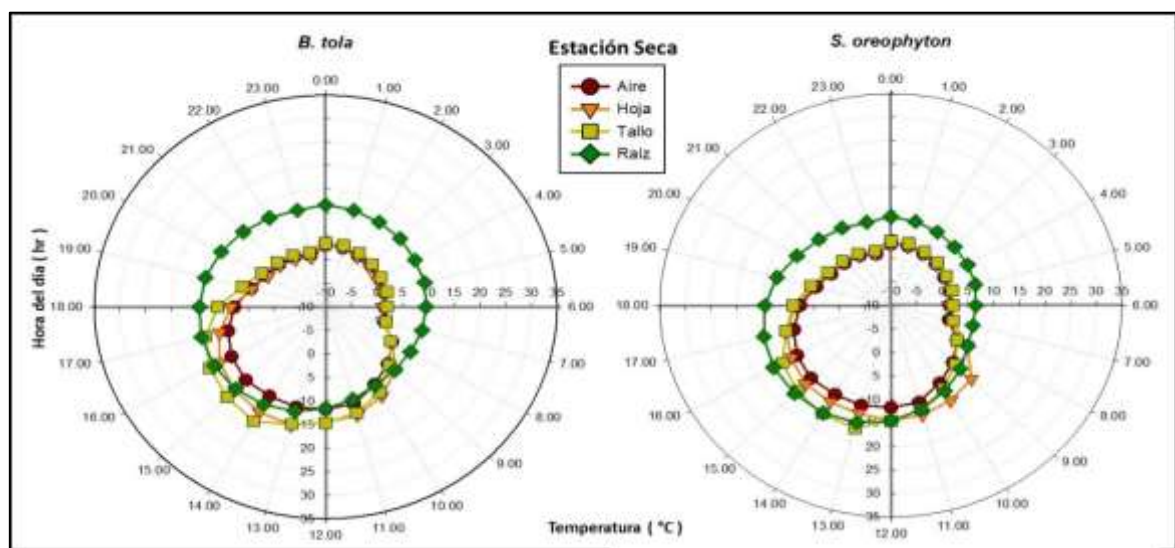


Figura 18. Gráfico Polar Plot del valor promedio de las temperaturas en un período de 24 horas para la estación seca del año 2017

Se encontraron diferencias significativas a lo largo de 72 horas entre los diferentes puntos de medición (aire, hoja, tallo y raíz) para *B. tola ssp tola* ( $T^2 = 56,35$ ,  $p < 0,0001$ ) y para *S. oreophyton* ( $T^2 = 96,22$ ,  $p < 0,0001$ ).

Durante la estación húmeda, los valores de temperatura en *B. tola ssp tola* siguieron el orden: raíz > tallo > aire > hoja. Este comportamiento varió a lo largo del día. Con respecto a la amplitud térmica el orden fue hoja > tallo > raíz > aire, con valores en hoja cercanos a los 14 °C de amplitud y en aire cercano a los 28 °C. A las 08:00 la temperatura siguió el orden raíz > tallo > aire = hoja con una temperatura de hoja de 7,5 °C, igual a la temperatura del aire; a las 14:00 el orden fue aire > raíz > hoja > tallo con una temperatura de hoja de 21,7 °C, 10 °C inferior a la del aire; y a las 20:00 el orden fue raíz > tallo > hoja > aire con una temperatura de la hoja de 13,2 °C, 1 °C mayor que la del aire. La temperatura en *S. oreophyton* siguió el orden: aire > raíz > tallo > hoja. Este comportamiento varió a lo largo del día. Con respecto a la amplitud térmica, el orden fue raíz > tallo > hoja > aire, con valores en hoja cercanos a los 14 °C de amplitud y en aire de 27 °C. A las 08:00 la temperatura siguió el orden raíz > hoja > tallo > aire con una temperatura de hoja de 11 °C, 3 °C superior a la temperatura del aire; a las 14:00 el orden fue aire > raíz > tallo > hoja con una temperatura de hoja de 21,1 °C, 10 °C inferior a la del aire; y a las 20:00 el orden fue raíz > tallo > hoja > aire con una temperatura de la hoja de 13,8 °C, 1,5 °C mayor que la del aire (Figura 19).

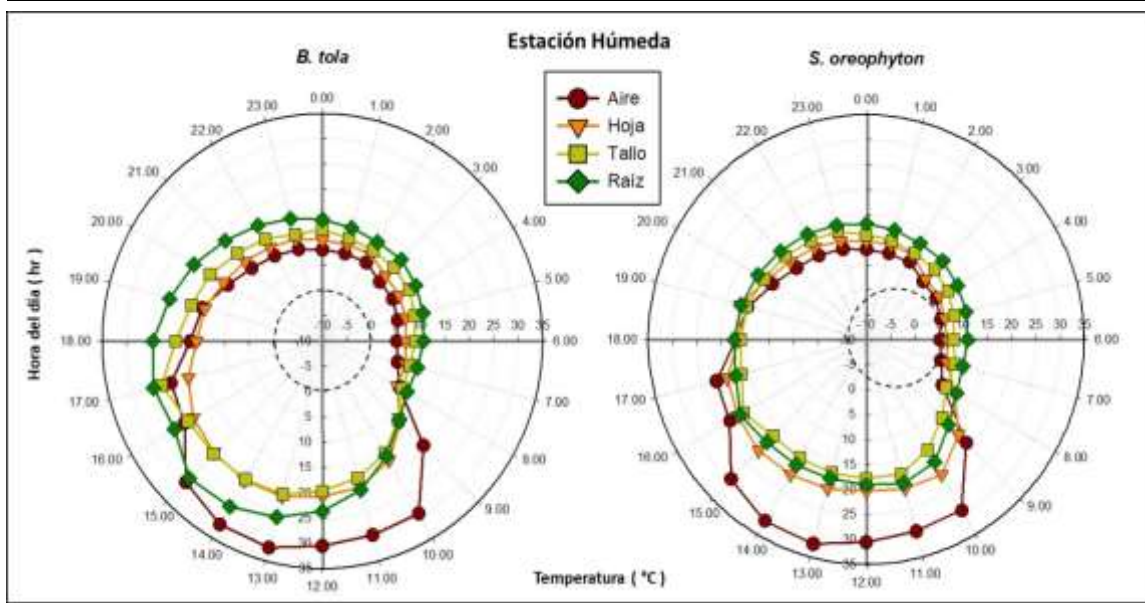


Figura 19. Grafico Polar Plot del valor promedio de las temperaturas en un período de 24 horas para la estación húmeda del año 2018

Se encontraron diferencias significativas entre los diferentes puntos de medición (aire, hoja, tallo y raíz) a lo largo de 72 horas para *B. tola ssp tola* ( $T^2 = 19,72$ ,  $p < 0,0001$ ) y para *S. oreophyton* ( $T^2 = 7,92$ ,  $p < 0,0001$ ).

### 3.3.1.2. Efecto de la vegetación sobre la temperatura

La temperatura del aire fuera de la canopia de *B. tola ssp tola* fue 3 °C menor a la temperatura en el interior de la canopia durante la estación seca, encontrándose diferencias significativas ( $T^2 = 1 \cdot 10^{30}$ ,  $p < 0,0001$ ). Mientras que durante la estación húmeda no se encontraron diferencias entre las temperaturas. Con respecto a *S. oreophyton*, no se encontraron diferencias entre las temperaturas en el interior de la planta y el aire alrededor durante la estación seca y húmeda (Figura 20).

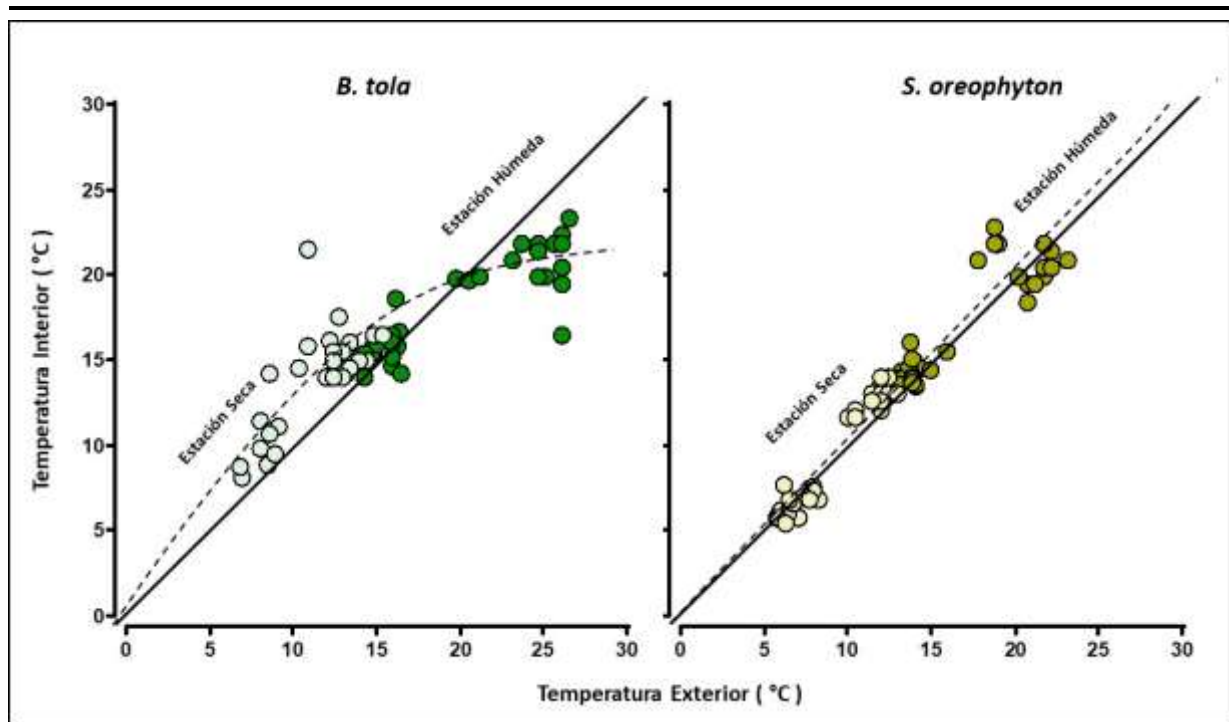


Figura 20. Relación entre la temperatura del aire dentro y fuera de la canopia. El color claro indica la estación seca y el color oscuro la estación húmeda. La línea continua indica una relación del 100 % entre las variables. La línea de puntos indica la gráfica de regresión con un 95 % de confianza

La temperatura del suelo alrededor de *B. tola ssp tola* fue 1,5 °C mayor a la temperatura en el suelo en el interior durante la estación húmeda, encontrándose diferencias significativas ( $T^2 = 74,46$ ,  $p < 0,0001$ ) (Figura 21). Mientras que durante la estación seca no se encontraron diferencias significativas entre las temperaturas. Con respecto a *S. oreophyton*, se encontraron diferencias entre las temperaturas en el interior de la planta y el suelo desnudo durante la estación húmeda ( $T^2 = 30,23$ ,  $p < 0,0001$ ); mientras que durante la estación seca no se hallaron diferencias significativas.

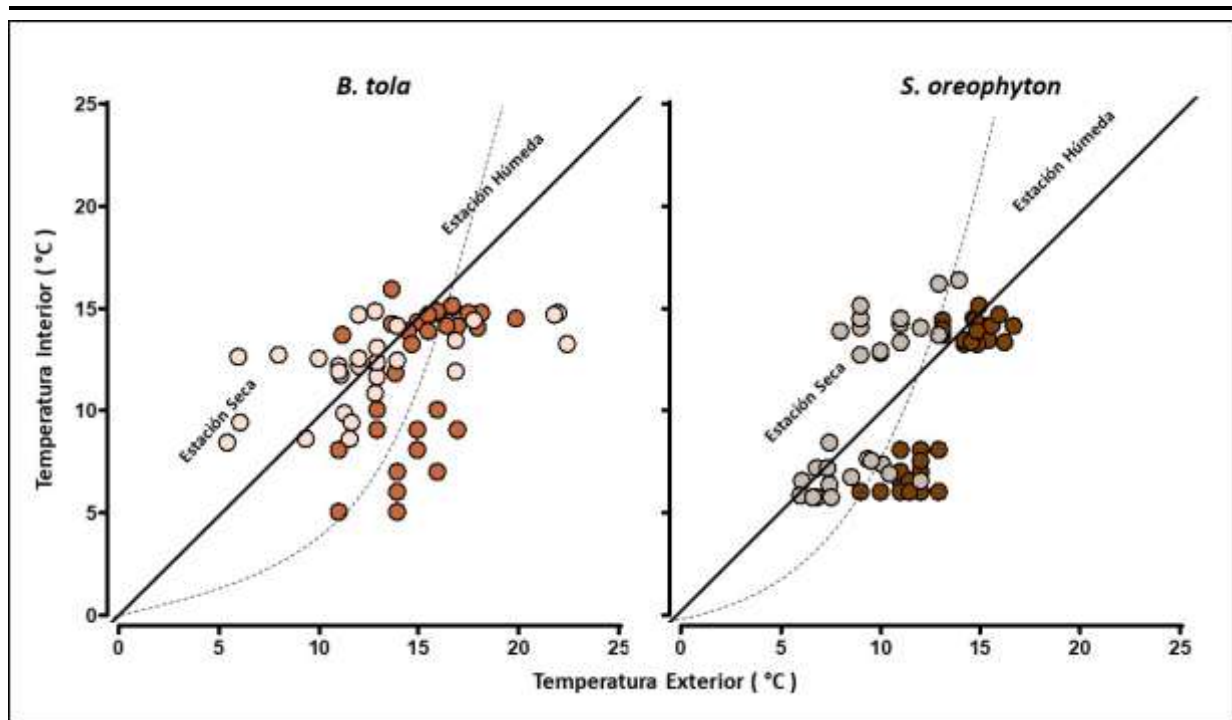


Figura 21. Relación entre la temperatura del suelo dentro y fuera de la canopia. El color claro indica la estación seca y el color oscuro la estación húmeda. La línea continua indica una relación del 100 % entre las variables. La línea de puntos indica la gráfica de regresión con un 95 % de confianza

### 3.3.1.3. Relación tamaño-temperatura

En *B. tola ssp tola* durante la estación seca la diferencia en las temperaturas del aire tuvo un ajuste con el tamaño de la planta del 30 % con un  $p = 0,0023$ . Las temperaturas en el interior de la planta son siempre mayores al exterior con picos máximos de hasta  $10\text{ }^{\circ}\text{C}$  a medida que la planta aumenta en volumen. Con respecto a la estación húmeda, el volumen de *B. tola ssp tola* no influyó en la diferencia entre las temperaturas dentro y fuera de la vegetación ( $R^2 = 0,07$ ,  $p = 0,12$ ). Con respecto a *S. oreophyton* el volumen de la planta no influyó en la relación entre temperaturas del aire dentro y fuera de la vegetación, tanto para la estación seca ( $R^2 = 1 \cdot 10^{-10}$ ,  $p > 0,99$ ) y estación húmeda ( $R^2 = 1 \cdot 10^{-3}$ ,  $p = 0,86$ ) (Figura 22).

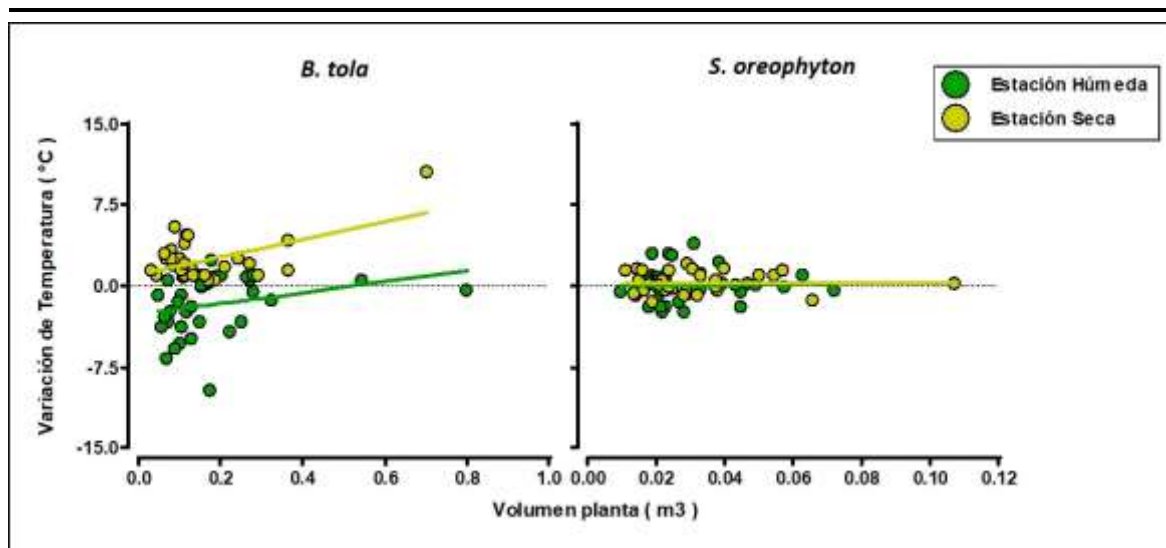


Figura 22. Regresión lineal entre el volumen de la vegetación y la variación de temperatura (la diferencia de temperatura del aire es igual a la temperatura del aire dentro de la canopia menos la temperatura del aire fuera de la canopia)

En *B. tola ssp tola* durante la estación seca las diferencias en las temperaturas del suelo tuvieron un ajuste con el tamaño de la planta del 15 % con un  $p=0,035$ . Las temperaturas en el interior de la planta en ejemplares con volúmenes más pequeños son similares al exterior, pero esta diferencia disminuyó a medida que aumentó el volumen, siendo los valores en el interior más bajos que fuera de la canopia. La misma relación se encontró durante la estación húmeda donde la diferencia de temperaturas entre los suelos dentro y fuera de la vegetación dependieron del volumen de la planta ( $R^2 = 0,19$ ,  $p = 0,009$ ). A volúmenes pequeños la temperatura fue inferior en el interior de la planta con respecto al suelo desnudo, pero a medida que aumentó el tamaño de la planta esta diferencia se invirtió. Con respecto a *S. oreophyton* el volumen de la planta no influyó en la relación entre temperaturas del suelo dentro y fuera de la planta tanto para la estación seca ( $R^2 = 1 \cdot 10^{-5}$ ,  $p = 0,986$ ) y estación húmeda ( $R^2 = 0,02$ ,  $p = 0,387$ ). Durante la estación húmeda la temperatura fue menor en el interior y durante la estación seca la temperatura fue mayor (Figura 23).



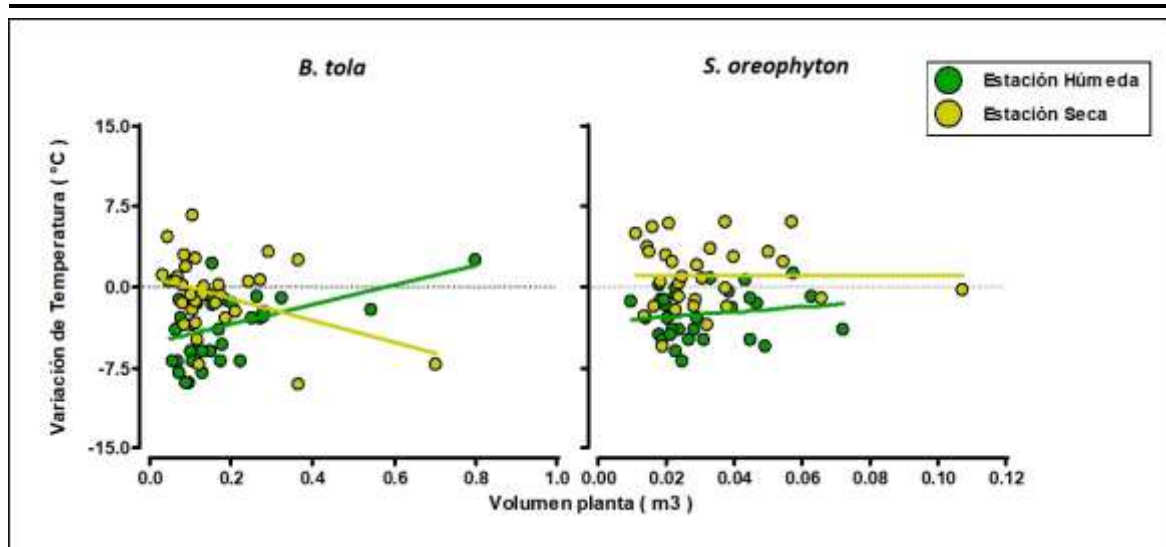


Figura 23. Regresión lineal entre el volumen de la vegetación y la variación de temperatura (la diferencia de temperaturas del suelo es igual a la temperatura del suelo dentro de la canopia menos la temperatura del suelo fuera de la canopia)

### 3.3.2. Radiación

La radiación fotosintéticamente activa (PAR) bajo la canopia de *B. tola ssp tola* fue durante la estación húmeda 5 veces menor a la de *S. oreophyton*, encontrándose diferencias significativas ( $F = 15,43$ ,  $p = 0,0002$ ). Durante la estación seca la radiación de *B. tola ssp tola* fue 10 veces menor a la de *S. oreophyton* ( $F = 41,17$ ,  $p < 0,0001$ ). Ambas plantas mostraron disminución de la radiación bajo sus canopias (Figura 24).

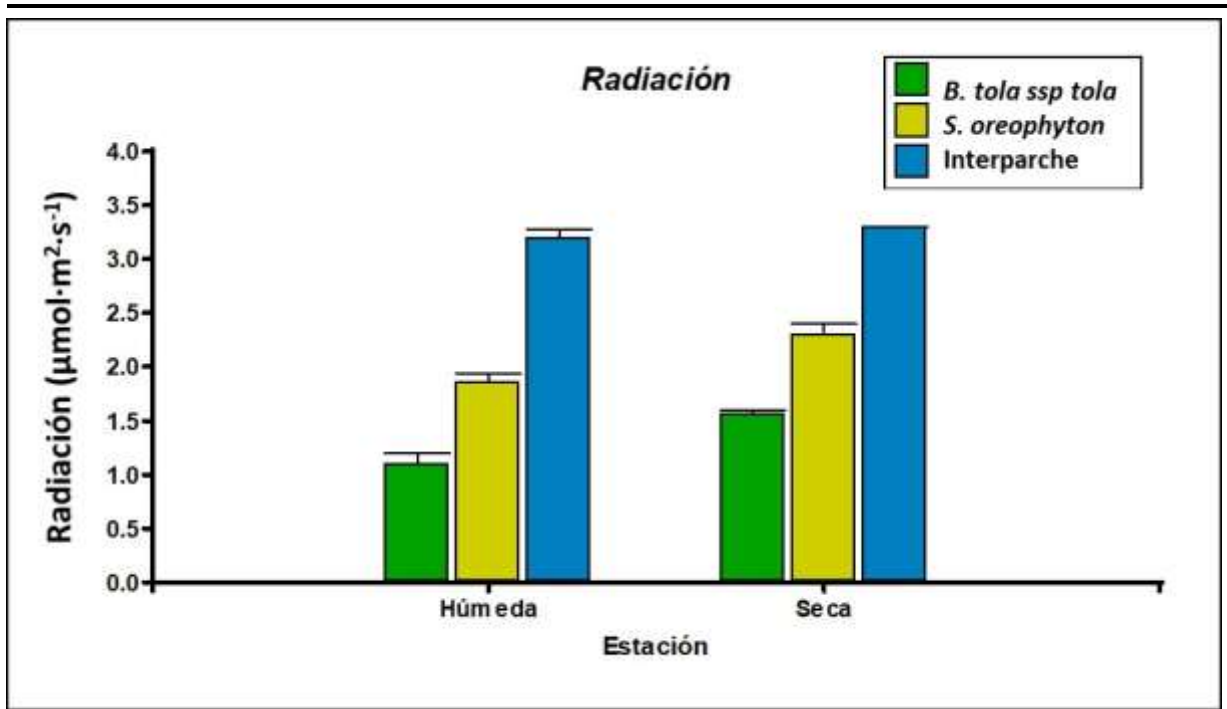


Figura 24. Valores radiación (medida como  $\mu\text{moles}$  por metro cuadrado por segundo) para *B. tola ssp tola* y *S. oreophyton*

Con respecto a la relación entre la radiación bajo la canopia y el volumen de planta, resultó ser positiva solo para *B. tola ssp tola* (Figura 25). A medida que aumentó el volumen de *B. tola ssp tola*, disminuyó la radiación bajo la canopia (Estación Húmeda,  $F = 5,39$ ,  $p = 0,0246$ ; Estación Seca,  $F = 4,19$ ,  $p = 0,047$ ).

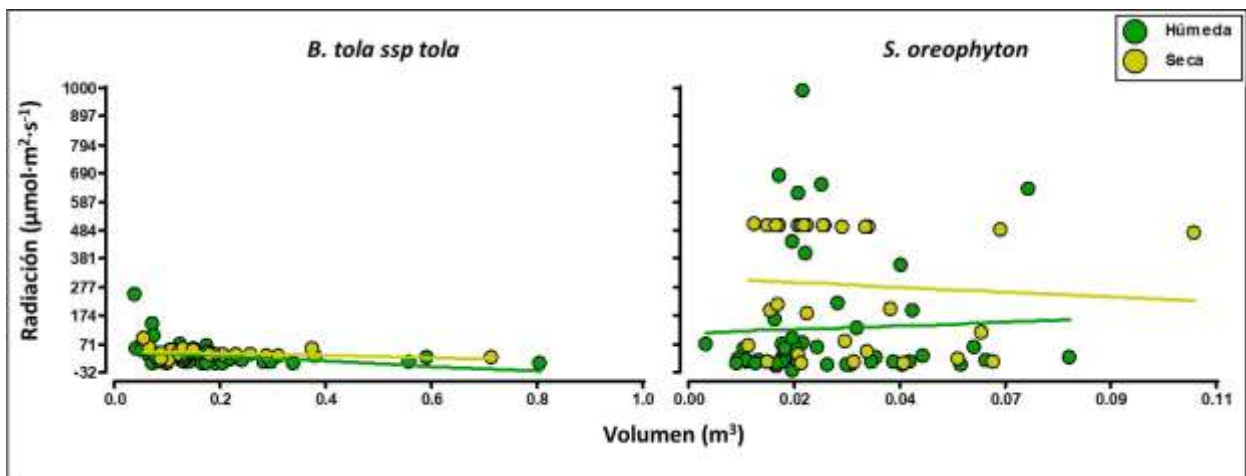


Figura 25. Regresión lineal entre el volumen de la planta y el valor de radiación bajo la canopia

### 3.3.3. Humedad

Durante la estación húmeda, la humedad relativa del aire en promedio dentro de *B. tola ssp tola* fue del 39 % con mínimos del 30 % a las 15 horas y máximos del 50 % a las 20 horas. En

*S. oreophyton* la humedad relativa del aire en promedio fue del 37 % con máximos del 44 % a las 21 horas y mínimos del 31,5 % a las 14 horas (Figura 26).

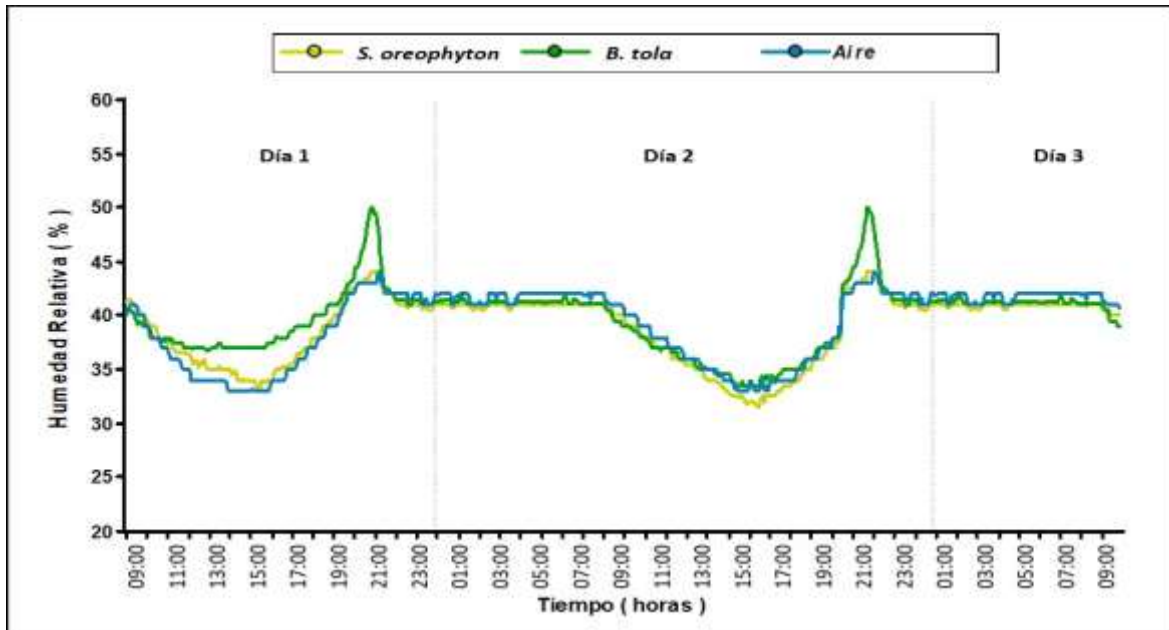


Figura 26. Humedad relativa del aire (% HR) a lo largo de 48 horas de medición durante la estación seca en el interior de la canopia de la vegetación

Los valores de humedad dentro de cada especie fueron significativamente diferentes entre sí ( $T^2 = 1056,16$ ,  $p < 0,0001$ ), pero solo los de *B. tola ssp tola* fueron significativamente diferente a los del aire ( $T^2 = 11879$ ,  $p < 0,0001$ ).

Durante la estación seca la humedad se mantuvo constante durante las 48 horas de medición encontrándose un valor del 30,8 % para *B. tola ssp tola*, del 21,3 % en *S. oreophyton*, y del 19,1 % en el aire (Figura 27).

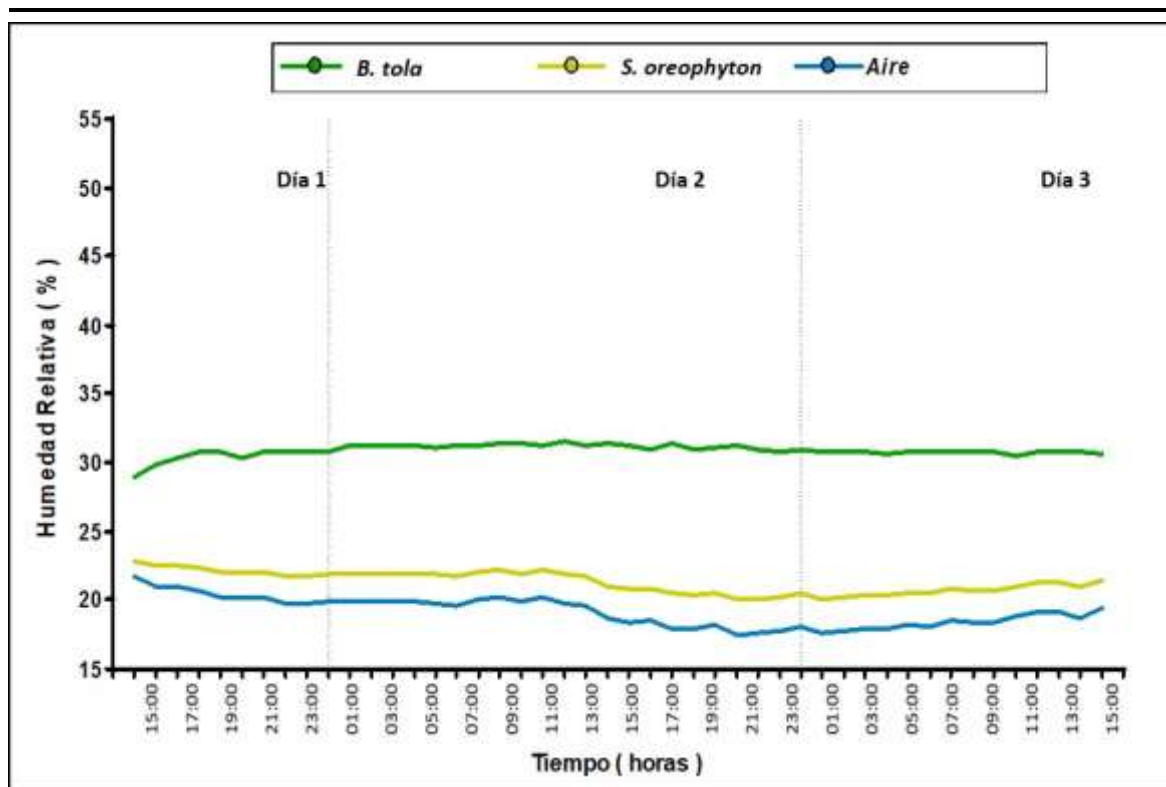


Figura 27. Humedad relativa del aire (% HR) a lo largo de 48 horas de medición durante la estación seca en el interior de la canopia de la vegetación

Se encontraron diferencias significativas entre los valores de humedad de ambas bioformas (Friedman,  $T^2 = 1 \cdot 10^{30}$ ,  $p < 0,0001$ ).

### 3.3.4. Viento

En la estación húmeda de marzo de 2017, durante el transcurso de la medición en campo, la velocidad promedio del viento en la zona de estudio fue de 10,82 m/s (máx = 20,9 m/s; min = 1,6 m/s) entre las 10:00 a. m. y las 16:00 p. m. La velocidad del viento se redujo en un 21 % una vez que atravesó *S. oreophyton*, mientras que un 68 % cuando atravesó *B. tola ssp tola*. En la estación seca de octubre de 2017, durante el transcurso de la medición en campo, la velocidad promedio del viento en la zona de estudio fue de 11,66 m/s (máx.= 14,5 m/s; min= 4,8 m/s) entre las 10:00 a. m. y las 16:00 p. m. La velocidad del viento se redujo en un 39 % una vez que atravesó *S. oreophyton*, mientras que un 77 % cuando atravesó *B. tola ssp tola* (Tabla 6, Figura 28).

## Fitomicroclima

Tabla 7. Velocidad del viento en campo de *B. tola ssp tola* y *S. oreophyton* ( $p=0,05$ ).

|           |         | <i>Baccharis tola ssp tola</i> |      |           | <i>Senecio oreophyton</i> |      |           | Test Friedman |          |
|-----------|---------|--------------------------------|------|-----------|---------------------------|------|-----------|---------------|----------|
|           |         | Vel.                           | sd   | (min-máx) | Vel.                      | sd   | (min-máx) | F             | p        |
| Temporada | Seca    | 0,70                           | 0,61 | 0,0 - 2,0 | 3,36                      | 1,07 | 1,9 - 5,8 | 27,19         | < 0,0001 |
|           | Húmeda  | 0,54                           | 0,54 | 0,0 - 1,4 | 2,09                      | 0,63 | 1,1 - 3,1 | 32,09         | < 0,0001 |
| Friedman  | F       | 0,89                           | -    | -         | 8,49                      | -    | -         | -             | -        |
|           | p-valor | 0,35                           | -    | -         | 0,01                      | -    | -         | -             | -        |

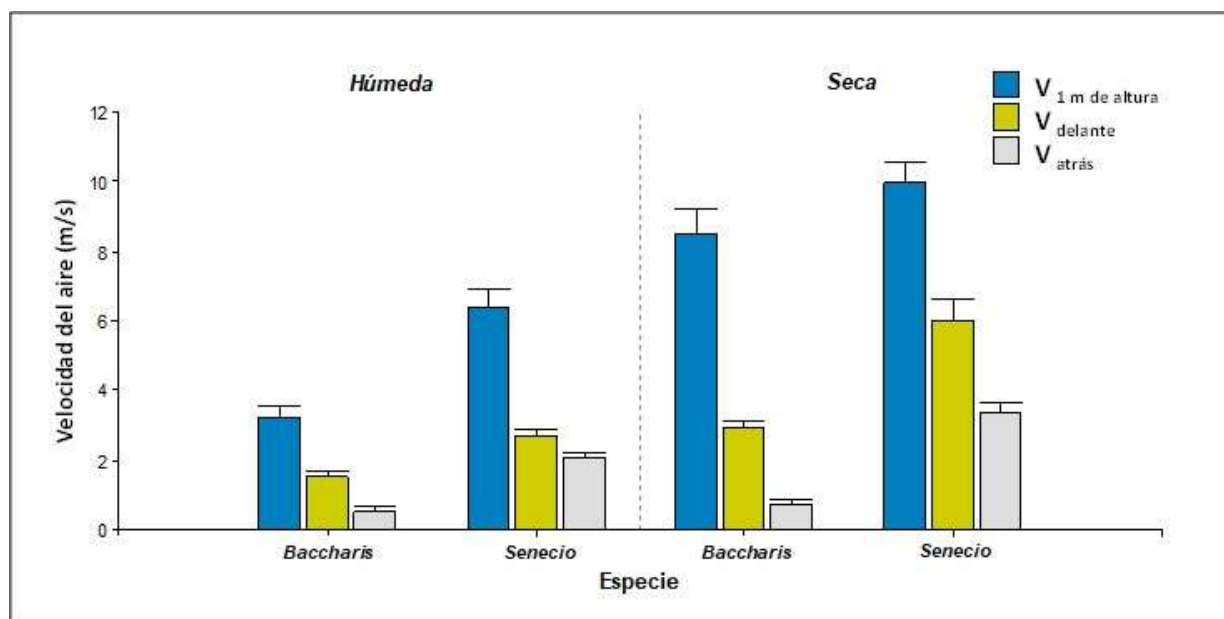


Figura 28. Valores medios de la velocidad del aire ( $m \cdot s^{-1}$ ). En color azul a 1 metro por encima de la canopia, en amarillo sotavento y en gris barlovento de la planta, para *B. tola ssp tola* y *S. oreophyton*

### 3.3.5. Relación entre las variables

Utilizando el análisis discriminante lineal de Fisher, la relación entre las variables permitió ordenar la clasificación a priori de cada sitio (Figura 29). El eje canónico 1, explica el 99,5 % del ordenamiento de cada observación de acuerdo a las variables analizadas. En este sentido, la variable más importante fue la radiación, seguida de la temperatura del aire, la temperatura del suelo y por el ultimo la velocidad del viento. Si se realiza una proyección de todos los puntos del gráfico y se los ubica sobre este eje canónico 1, aparece ubicado del lado derecho del gráfico el ambiente sin vegetación, mientras que a la izquierda los registros bajo las plantas. Un análisis más detallado permite visualizar que dentro de cada micrositio, a la izquierda se encuentra la medición durante la estación húmeda y la derecha durante la estación seca. Los ejemplares de *B. tola ssp tola* presentan menor incidencia de la radiación, menor

temperatura del suelo, pero mayor temperatura del aire en su interior, que en *S. oreophyton*. Sin embargo, realizando la misma proyección de los puntos, pero ahora sobre el eje canónico 2, la temperatura del aire, y en menor medida la velocidad del viento son las variables más importantes. Este eje permite diferenciar que las estaciones húmedas se caracterizan por mayor temperatura del aire y menor velocidad de viento que las estaciones secas.

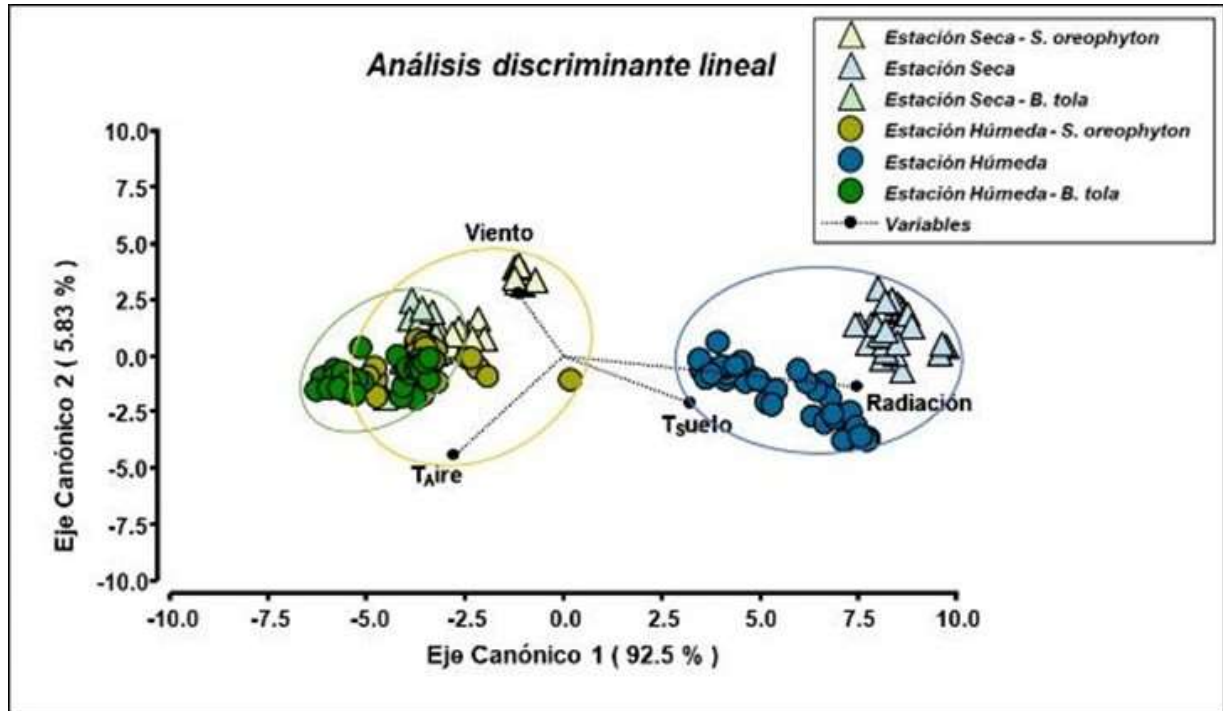


Figura 29. Relación entre las variables climáticas y la vegetación. Como clasificación a priori se consideró la estación y la zona (*B. tola ssp tola*, *S. oreophyton*, e Interparche). En colores claros se representa la estación seca y en colores oscuros la estación húmeda

### 3.4. Discusión

Ambas especies, en función de su morfología, resultaron adecuadas al concepto de ingenieros ecosistémicos, cumpliendo un rol clave en el amortiguamiento de la temperatura, radiación, viento y humedad.

El amortiguamiento en la temperatura cumple un papel fundamental en los procesos ecológicos, como la tasa de crecimiento y la tasa de descomposición (Körner, 1999). Durante la estación seca, la de mayor estrés ambiental, *B. tola ssp tola* llegó a alcanzar una diferencia positiva de hasta 3 °C con respecto al exterior y 5 °C mayor que las de *S. oreophyton*. Resultados similares fueron encontrados por Salisbury y Spomer (1964), quienes al estudiar plantas en cojín registraron diferencias de temperatura de hasta 22 °C con respecto al exterior. Así mismo,

Arroyo *et al.* (2003), en *Azorella monantha*, encontraron diferencias de 6-7 °C entre la temperatura del aire dentro de la planta y la temperatura del aire en el exterior.

El efecto en la temperatura demostró tener un comportamiento diferencial en el tiempo entre las especies. *B. tola ssp tola* respondió durante la estación seca ejerciendo un efecto amortiguador con temperaturas en su interior superiores a las del aire circundante durante la noche. Estos resultados se corresponden a los encontrados por Salisbury y Spomer (1964), donde la temperatura en el interior de las plantas se mantenía estable durante más de 3 horas respecto de las del ambiente a medida que se hacía de noche. Esta capacidad de desacople de la temperatura es explicado por Grace *et al.* (2002) como la capacidad de transformación de la radiación de longitud de onda corta a longitud de onda larga en el interior de la vegetación, en donde la energía acumulada en el suelo por irradiación calienta el aire dentro del dosel de la planta más que el del exterior (Billings y Mooney, 1968; Chabot y Mooney, 1985; Chabot y Billings, 1972).

En cuanto a la radiación, *B. tola ssp tola* no presentó diferencias a lo largo del año mientras que *S. oreophyton* sí. El efecto de la radiación puede ser explicado por la transferencia de calor que existe entre la vegetación y el ambiente (Aguiar y Collares-Pereira, 1992; Chabot y Billings, 1972; Grace *et al.*, 1989; Wilson y Agnew, 1992). Por lo tanto, se espera que a un aumento en la radiación lo acompañe un aumento en la temperatura en el interior de la planta. Sin embargo, el período de mayor radiación en el interior de *S. oreophyton* no se corresponde con el período de mayor temperatura en su interior por lo que la forma de la planta jugaría un rol fundamental.

En ambas especies se produce una reducción de la velocidad del viento en el interior, y detrás de la planta. El viento influye en la vegetación de altura ya que modifica la temperatura del aire, aumenta la pérdida de calor y agua (Franco y Nobel, 1988), produce una barrera física al crecimiento en altura de las plantas, y se encuentra asociado a eventos de erosión del suelo (de Langre, 2008; Ramdas y Raman, 1945; Wilson, 1959). La forma de vida de la planta cumple un rol fundamental en la disminución del efecto del viento en su interior, tanto en *B. tola ssp tola* como en *S. oreophyton*. Según Hager y Faggi (1990) *Mulinum spinosum* (arbusto bajo de copa cerrada) redujo la velocidad del viento en un 89 % y formó un refugio efectivo para otras especies que crecen en asociación. Raupach y Thom (1981) encontraron, en bosques de *Pinus ponderosa*, que la velocidad del viento es elevada en la parte superior del dosel y muy baja a

despreciable en la parte inferior, donde a menudo hay un tallo o tronco libre de hojas o ramas. Kreutz (1938) y Ramdas (1950) sobre campos abiertos de cultivos, encontraron reducciones de la velocidad del viento en el interior del dosel cercana al 40 %, comparado con un mismo sitio a campo abierto.

La suma de condiciones tan contrastantes entre el micrositio dado por *B. tola ssp tola* y *S. oreophyton* respecto al ambiente, se ven explícitas en las condiciones de humedad en el interior de las plantas. Esto se explica por la forma de crecimiento de las plantas. Los suelos de plantas que tienden a crecer cerca de la superficie poseen tasas de evaporación por lo general más baja que el ambiente (Ancibor, 1971; Bliss, 1962; Grace *et al.*, 2002; Mooney y Billings, 1961). Se ha demostrado que el suelo debajo de los cojines se mantiene con porcentajes de humedad más altos que los suelos circundantes (Cavieres *et al.*, 2006, 1998), y ciertas especies pueden almacenar hasta varias veces su propio peso en agua (Walter & Breckle 1989). Salisbury y Spomer (1964) encontraron para plantas en rosetas diferencias de hasta un 10 % de humedad en el interior, mientras que en plantas cojín de hasta un 20 %. En *B. tola ssp tola* las condiciones de humedad durante la estación húmeda son superiores a las de *S. oreophyton*, y las de éste son superiores a las del ambiente. Mientras que durante la estación seca las condiciones de humedad dependen de la dinámica diaria, siendo siempre mayores en *B. tola ssp tola*, y sin diferencias con el ambiente en *S. oreophyton*.

#### 3.5. Conclusiones

Se acepta la hipótesis de que las diferentes morfologías de las plantas generan diferentes fitomicroclimas bajo su canopia. La morfología compacta de *B. tola ssp tola* (arbusto perenne pulvinado) genera condiciones microambientales más favorables en su interior. Durante el día, a altas altitudes, se recibe más radiación de onda corta, y que aún con la escasa humedad del suelo se acumula como calor; luego, durante la noche, por irradiación se devuelve como calor en radiación de onda larga. Esa irradiación perdida en algunos casos, es mayor en el suelo desnudo y menor bajo las canopias que actúan como techos que junto a sus propias temperaturas generan un fitomicroclima más cálido en el interior de las plantas. Por lo tanto, a medida que más compacta es la morfología de una planta menor será el intercambio de energía con el ambiente, como es el caso de *B. tola ssp tola*. Por el contrario, a medida que más abierta es la morfología de una planta mayor será el intercambio con el ambiente, como es el



caso de *S. oreophyton*, arbusto caducifolio de copa cerrada. La generación de condiciones microambientales más favorables facilitan el establecimiento de otras especies bajo la canopia.

---

## CÁPITULO IV

# **Aerodinámica de la vegetación**



### 4.1. Introducción

Las zonas de altas montañas se caracterizan por las bajas temperaturas del aire y del suelo, los fuertes vientos, la inestabilidad del sustrato, la escasez de nutrientes y la corta duración del periodo favorable para el crecimiento (Billings, 1974; Bliss, 1971; Chabot y Billings, 1972). Muchas de estas características climáticas se incrementan con el aumento de la altitud, de modo que la riqueza de especies y la diversidad de formas de vida disminuyen con la altura (Billings, 1974; Billings y Mooney, 1968; MacArthur, 1972; Squeo *et al.*, 1993), por lo que el espectro de especies y las formas de vida adaptadas a tales condiciones de viento y temperatura es muy limitado (Squeo, 1991; Squeo *et al.*, 1996).

A mayores altitudes las plantas tienden a crecer cerca del suelo, evadiendo los efectos del viento y las bajas temperaturas del aire (Cavieres *et al.*, 1998). Por lo que, obtener un buen conocimiento del comportamiento del viento alrededor de las plantas es necesario para una mejor comprensión de una serie de agentes abióticos importantes (Belcher *et al.*, 2012). Hager y Faggi (1990) han registrado disminuciones de hasta un 89 % en la velocidad del viento en el interior de las plantas con crecimiento compacto y hemisférico en Patagonia. Este fenómeno permite disminuir la pérdida de calor por convección, logrando que la temperatura del aire en la superficie del cojín sea mayor que en el ambiente próximo que las rodea (Körner y Larcher, 1988; Schulze, 1982). Por otro lado, esta estructura permite evitar el efecto desecante del viento, disminuyendo la evapotranspiración, permitiendo así mantener una mayor humedad en el interior de la canopia (Hager y Faggi, 1990; Pysek y Liska, 1991). Las evaluaciones de la carga de viento estática (Blackburn *et al.*, 1988; Mayer, 1989), el acoplamiento dinámico entre el flujo de aire y los árboles (Gardiner, 1995; Peltola, 1996; Wood, 1995) y los daños derivados del efecto combinado de las cargas de nieve y viento (Mayer, 1989; Päätaalo, 2000; Peltola *et al.*, 1997) requieren información detallada sobre el perfil vertical del viento y sus características. El despegue y propagación de semillas, pólenes y esporas se ven afectados en gran medida por la naturaleza del movimiento del aire dentro e inmediatamente sobre las plantas (Aylor *et al.*, 1993; Di-Giovanni y Kevan, 1991; Greene y Johnson, 1989; Lee, 2000).

#### 4.1.1. Hipótesis

La hipótesis postula que la respuesta aerodinámica de la vegetación varía según la morfología de la planta en la Puna Austral de la Argentina. Este se debe a que la forma compacta de arbustos pulvinados ofrecería una mayor respuesta aerodinámica a un régimen

de viento de características laminar con respecto a la forma de arbustos no pulvinados que ofrecen una respuesta que genera condiciones de flujo turbulento.

### 4.1.2. Objetivo

Estudiar la respuesta aerodinámica de *B. tola ssp tola* (pulvinada) y de *S. oreophyton* (no pulvinada) frente a un flujo de viento de régimen laminar, bajo condiciones controladas.

## 4.2. Materiales y métodos

### 4.2.1. Medición en laboratorio

Durante la estación de máxima expresión vegetativa (verano) se extrajeron 5 ejemplares de *S. oreophyton* y 5 de *B. tola ssp tola* en la Reserva de Usos Múltiples Don Carmelo. Todos los ejemplares, se eligieron de acuerdo a las proporciones del túnel de viento en laboratorio. A cada ejemplar se le registró la posición a campo de acuerdo a la dirección del viento predominante, en este caso sureste. Los ejemplares se sacaron completos (raíz, tallo, hojas) y se trasladaron al invernáculo del Grupo de Geobotánica y Fitogeografía del Instituto Argentino de Investigación en Zonas Áridas, donde se los trasplantó a envases y se los mantuvo bajo condiciones controladas de humedad y temperatura durante 2 meses. Luego de este proceso de adaptación, se trasladaron vivos al Instituto Balseiro para su estudio en el túnel de viento.

#### 4.2.1.1. Túnel de Viento

Para realizar las mediciones se utilizó un túnel de viento de circuito abierto. El túnel posee un filtro submicrónico a la entrada del soplador para evitar el ingreso de partículas a la sección de medición. La sección de medición, túnel propiamente dicho, posee una longitud de 1000 mm, una altura de 645 mm y un ancho de 245 mm. El túnel posee además un espacio por debajo del nivel inferior que se rellena con grava para poder ubicar la raíz de la planta y lograr así reproducir en forma aproximada la situación de la planta en el campo. Cada planta se ubicó en el túnel siguiendo su posición en el campo respecto la dirección predominante del viento.

La cara frontal de la sección de prueba es un vidrio transparente que permite la visualización del flujo y permite guiar visualmente el sensor de anemometría térmica para colocarlo en cada posición de medición. La cara posterior del túnel está pintada de negro mate para ayudar en la visualización y posee una matriz de perforaciones que permiten el acceso del sensor de anemometría térmica (Figura 30). La velocidad utilizada durante las mediciones es

de 10 m/s, que es la máxima velocidad a la que se pudo trabajar sin riesgo de descalzar la planta del sustrato de grava.

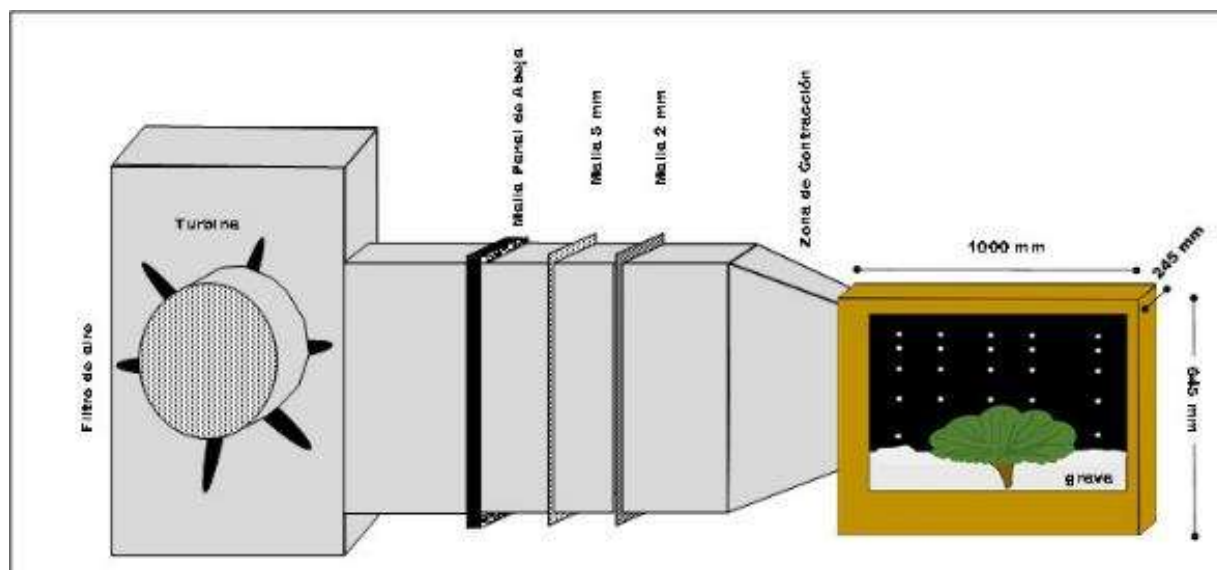


Figura 30. Diseño del túnel de viento utilizado en las mediciones en el laboratorio de física del Instituto Balseiro

### 4.2.1.2. Evaporación

Para determinar la evaporación potencial se trabajó con moldes libres de evaporación. Cada molde fue realizado con agua y el espesante agar-agar (5 g de agar cada 100 g de agua). Se realizaron en total 36 moldes de 5 cm de diámetro. Los moldes se ubicaron en los siguientes puntos: (a) 6 moldes en el centro de la planta, (b) 6 fuera de la planta, (c) 6 control externos al túnel. Los dos primeros puntos fueron ubicados dentro del túnel de viento, con una velocidad constante de 10 m/s, y el tercer punto, fuera del túnel de viento en situación de calma (0 m/s) (Figura 31). La evaporación potencial se midió por diferencia de peso sobre cada cuerpo cada 20 minutos en un período de 120 minutos de experiencia. El peso de los moldes se tomó con una balanza digital (marca Kern Acj – modelo acs 220/4) de 0,0001 g de precisión. El porcentaje de Peso Seco Residual (PSR) para cada tiempo y especie se obtuvo por diferencia de peso.



Figura 31. Disposición de los modelos de agar alrededor de las plantas

Se estimaron las tasas de evaporación como las pendientes de las funciones exponenciales negativas para el PSR al aumentar el tiempo de incubación (Swift *et al.*, 1979). Se evaluó si los PSR cumplían con los supuestos de una distribución normal. Las pendientes de las curvas de descomposición para los diferentes tratamientos se compararon por medio de una ANOVA de medias repetidas. Se utilizó el programa *Infostat* v2018 para realizar todos los análisis

#### 4.2.1.3. Visualización del flujo de viento

Para la visualización del flujo de viento, se insertó un banderín o tuff alrededor de cada planta. Durante la experiencia, en cada posición, se registró el comportamiento aerodinámico por medio de una cámara fotográfica reflex T5 (Canon) con velocidad de obturación de 1/2000 s. Una vez obtenido el registro completo, se compuso una imagen en la que se ven superpuestas las fotografías del banderín para cada bioforma. La superposición de imágenes se realizó utilizando el software Matlab 2018.

#### 4.2.1.4. Análisis cuantitativo de la velocidad del viento

##### 4.2.1.4.1. Descomposición espectral

Por espectro del viento se entiende a las variaciones de la velocidad del viento en función de las frecuencias, en micro-meteorología describe las propiedades que transmiten al flujo las rugosidades superficiales naturales, y artificiales, por lo tanto, las variaciones de alta frecuencia de origen térmico-mecánico (Van der Hoven, 1957).

Para determinar el comportamiento cuantitativo de la velocidad del viento alrededor de cada bioforma se trabajó con un sensor de hilo caliente de un solo alambre diseñado y construido específicamente para la presente investigación. El sensor es un alambre de 15  $\mu\text{m}$

de diámetro y una longitud de aproximadamente 3 mm. Este alambre está soldado a dos soportes afilados hacia la punta para reducir la interferencia aerodinámica a un mínimo (Figura 32). El alambre del sensor mide las componentes horizontales de velocidad y resulta prácticamente insensible a las componentes verticales. El sensor se utilizó alimentado por una electrónica de temperatura constante que posee una velocidad de respuesta que supera los 50 kHz (Osorio *et al.*, 2010). La adquisición se realizó mediante una placa de conversión análogo-digital de 12 bits a una frecuencia de muestreo de  $2 \times 10^3$  muestras por segundo.



Figura 32. Anemómetro de hilo caliente registrando la velocidad del viento en *B. tola ssp tola*. Nótese la disposición vertical del alambre

Cada medición consistió en determinar, por un período de 20 segundos, la frecuencia y el desvío estándar de la velocidad del viento para cada punto, siendo un total 270 mediciones por planta. Se trabajó en un sistema de tres ejes (x, y, z), estableciendo como punto 0 el centro del individuo (planta). El eje X comprendió 6 posiciones (300 mm, 200 mm, 100 mm, 0 mm, -100 mm, -200 mm), el eje Y comprendió 9 posiciones (0 mm, 30 mm, 60 mm, 90 mm, 120 mm, 150 mm, 180 mm, 270 mm, y 360 mm), y el eje Z comprendió 5 posiciones (30 mm, 50 mm, 80 mm, 110 mm, 140 mm).

Una vez obtenido el valor de frecuencia para cada punto, se determinó el valor de la velocidad del viento por medio de la ecuación obtenida durante la calibración. La calibración se realizó mediante una tobera de flujo laminar conectada a un medidor de presión diferencial, obteniendo una precisión de 0,1 m/s. La representación gráfica del comportamiento del viento alrededor de la vegetación se realizó por medio del programa Sigmaplot versión 2011.

### 4.2.1.4.2. Comparación velocidad del viento interior-exterior

Para determinar el comportamiento del viento en el interior y exterior de las plantas se midió la velocidad del viento en  $x= 0$  mm,  $y= 30$  mm,  $z= 100$  mm para *B. tola ssp tola*; y  $x= 0$ ,  $y=180$  mm,  $z=100$  mm para *S. oreophyton*. El punto exterior se midió en la posición  $x= 300$  mm,  $y= 270$  mm,  $z= 100$  mm. En cada punto se registró la velocidad media del viento y sus fluctuaciones de velocidad (desvío estándar). Para los datos de fluctuación de la velocidad del viento se analizó el espectro potencia en 4 puntos de medición: a 7 Hz (2,4 m/s), 12 Hz (5,0 m/s), 17 Hz (7,4 m/s), y 22 Hz (9,6 m/s).

Para comparar si existen diferencias significativas en la velocidad del viento entre el centro de la planta y fuera de la planta se realizó una prueba T-Student. Todos los análisis estadísticos y gráficos se realizaron utilizando el programa estadístico Infostat v2018.

## 4.3. Resultados

### 4.3.1. Evaporación

La pérdida del peso de los moldes de agar-agar bajo la influencia de *S. oreophyton* presentó un mayor valor que los moldes utilizados bajo la influencia de *B. tola ssp tola*. A los 20 minutos de experimentación el porcentaje de evaporación dentro de *S. oreophyton* era 1,5 veces mayor que dentro de *B. tola ssp tola*, y 4 veces mayor que en el control. A los 60 minutos la diferencia entre tratamientos fue de 1,6 veces y 5 veces respecto al control. Al finalizar el experimento, luego de 120 minutos, la pérdida de peso bajo *S. oreophyton* fue del  $44 \pm 7,77$  %, en *B. tola ssp tola* fue del  $28 \pm 1,38$  %, mientras que en el tratamiento control fue del  $8,5 \pm 1,67$  %. Cada bioforma afectó también la pérdida de peso de los moldes de agar fuera de la planta (dentro del túnel e inmediato a cada planta) siendo al final la diferencia del 6 % en *B. tola ssp tola*, y del 1 % en *S. oreophyton*.

La pérdida de peso se ajustó significativamente a funciones exponenciales negativas para la influencia de *B. tola ssp tola* y *S. oreophyton*; y sus pendientes fueron diferentes significativamente (Figura 33). Se encontró una mayor pérdida de peso bajo la influencia de *S. oreophyton* que en *B. tola ssp tola* ( $F = 7,04$ ;  $p < 0,001$ ).



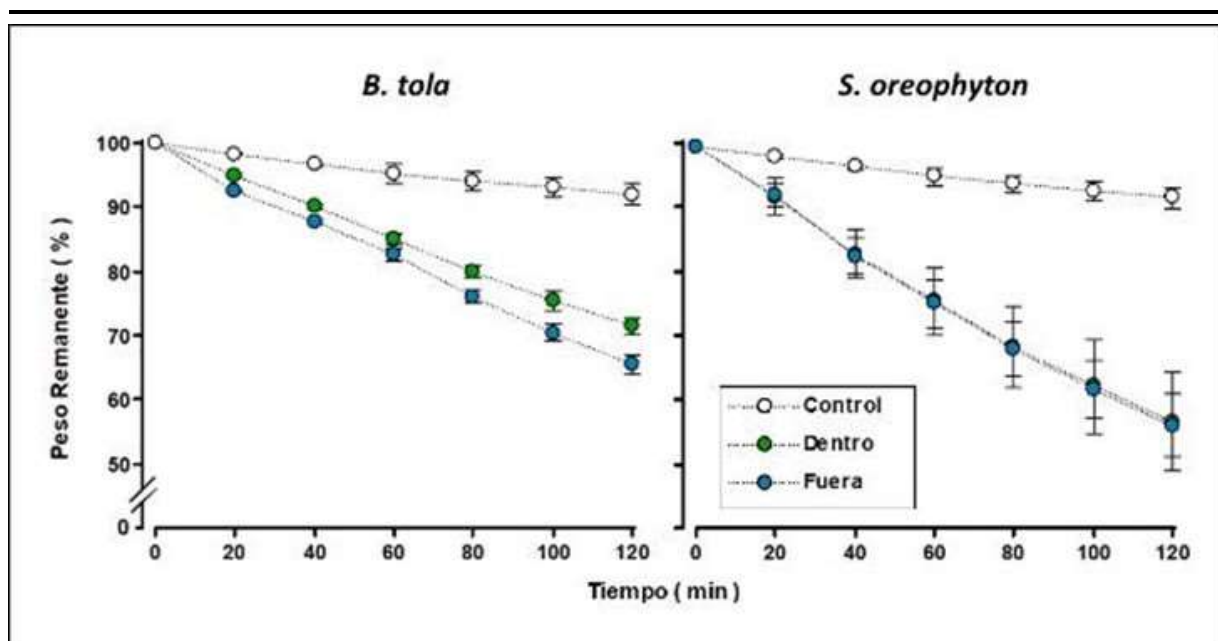


Figura 33. Pérdida de peso de los moldes de agar-agar (como porcentaje de peso remanente) bajo la influencia de *B. tola* ssp *tola* y *S. oreophyton* respectivamente, después de 20, 40, 60, 80, 100, y 120 minutos de experimentación (n = 6)

Las funciones negativas de decaimiento exponencial de la forma  $y = A^{(-k \cdot x)}$  resultaron: PR dentro-Bacc =  $100,38^{(-2,8 \cdot 10^{-3} \times \text{día})}$ ; PR fuera-Bacc =  $100,38^{(-3,5 \cdot 10^{-3} \times \text{día})}$ ; PR dentro-Sen =  $100,53^{(-4,8 \cdot 10^{-3} \times \text{día})}$ ; PR fuera-Sen =  $100,53^{(-2,8 \cdot 10^{-3} \times \text{día})}$ ; PR Control =  $100,05^{(-7 \cdot 10^{-4} \times \text{día})}$ .

#### 4.3.2. Visualización del flujo de viento

El análisis en el plano vertical mostró que la velocidad del viento, a 10 m/s, por encima de *B. tola* ssp *tola* presentó un comportamiento laminar y en el borde acompañó la forma de la planta. En tanto en el eje horizontal a medida que el viento se encontraba con la planta, la acompañaba a esta en su forma (Figura 34).



Figura 34. Visualización del flujo a través de la planta pulvinada

Con respecto a *S. oreophyton*, en el eje vertical por encima y por debajo de la planta el flujo fue laminar, mientras que en el centro de la planta fue turbulento. Con respecto al eje horizontal, una vez que el aire chocó con la planta, el viento disminuyó (caída del banderín), y se aceleró por encima y por debajo de la planta (Figura 35).



Figura 35. Velocidad del viento para diferentes posiciones alrededor de *S. oreophyton*

4.3.3. Análisis cuantitativo

4.3.3.1. Descomposición espectral

La velocidad del viento fue siempre mayor fuera de la planta respecto al interior de la misma. Sin embargo, esta reducción varío de acuerdo a la posición dentro de la canopia y la bioforma estudiada (Figura 36).

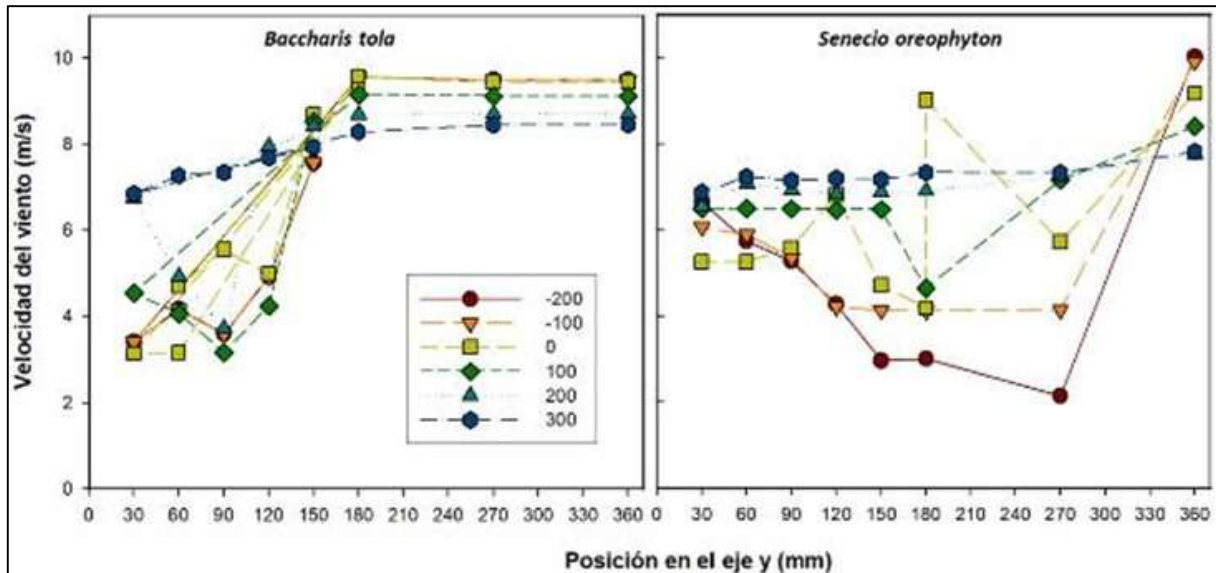


Figura 36. Velocidad promedio del viento alrededor de *B. tola ssp tola* y *S. oreophyton*. En el eje x se encuentra representado el eje vertical en mm (eje Y), mientras que en el eje y se encuentra representado la velocidad del aire en m/s. Cada línea en el gráfico hace referencia a la posición de medición sobre el eje X

Considerando los desvíos de los registros de velocidades, la velocidad del viento en *B. tola ssp tola* no presentó flujos de recirculación y disminuyó en el interior de la planta. La velocidad en el interior fue 80 % menor que en el exterior, con una reducción promedio del 60 %. Mientras que en *S. oreophyton* se encontró un flujo de recirculación en el interior de la planta, con reducciones máximas de 73 % en el interior y de 40 % en promedio (Figura 37).

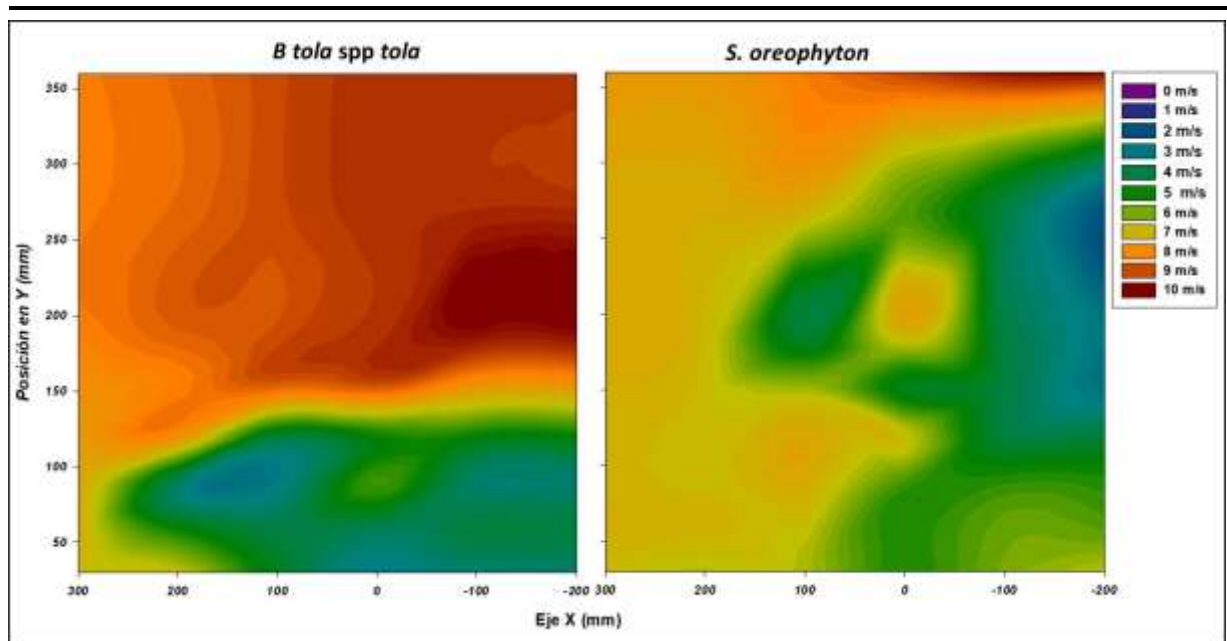


Figura 37. Diagrama de contornos de las velocidades del viento alrededor de *B. tola ssp tola* (A) y *S. oreophyton* (B). Cada color significa un rango de velocidades. Los ejes están en milímetros y la velocidad del viento en m/s

En cuanto a las fluctuaciones (asociado al comportamiento turbulento del viento), se encontró que ambas plantas tuvieron un comportamiento muy diferente. Mientras que en *B. tola ssp tola* el frente actúa como eje de corte y tuvo la mayor turbulencia, el resto de la planta presentó un comportamiento aerodinámicamente calmo y que se corresponde con la baja velocidad del viento. En tanto, *S. oreophyton* presentó varios puntos de turbulencia asociados principalmente a su estructura leñosa. Por ejemplo, la base de la planta actúa como vórtice acelerando hacia atrás la velocidad del viento, al no permitir el paso del aire a través suyo (Figura 38).

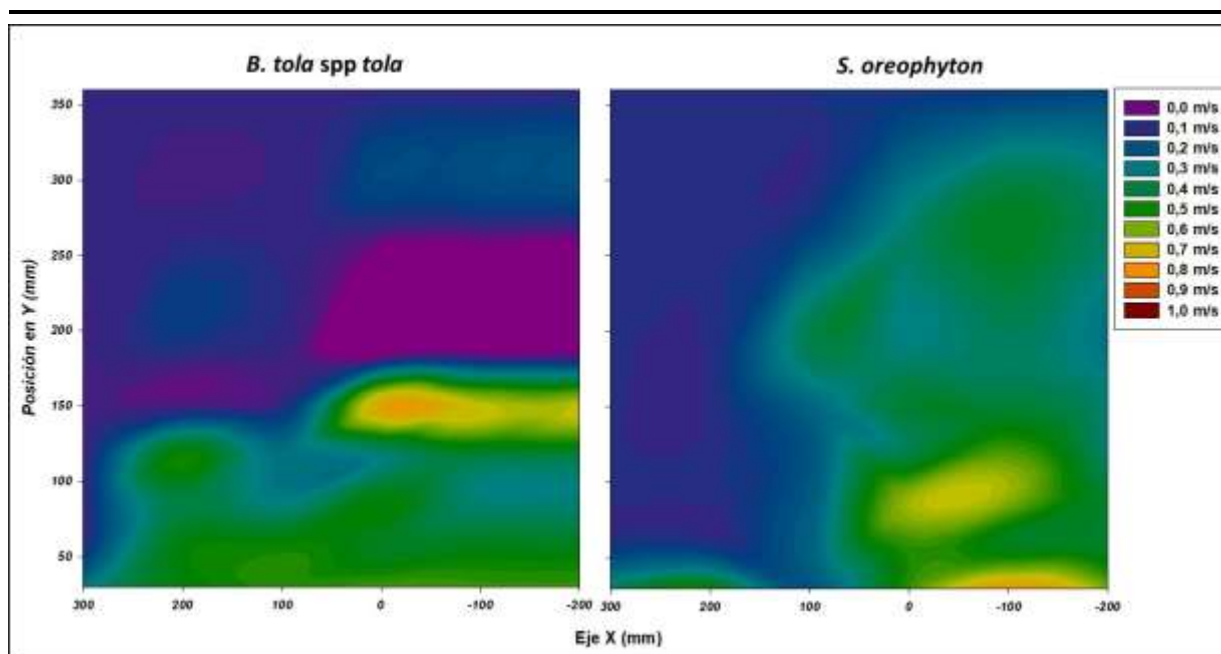


Figura 38. Diagrama de contornos de las fluctuaciones del viento alrededor de *B. tola spp tola* y *S. oreophyton*. Cada color significa un rango de turbulencia. Los ejes están en milímetros y la velocidad del viento en m/s

#### 4.3.3.2. Comparación velocidad del viento interior-exterior de la planta

La velocidad del viento en el centro de *B. tola spp tola* ( $x = 0$  mm;  $y = 30$  mm;  $z = 100$  mm) fue significativamente diferente a la velocidad del aire en el exterior ( $F = 7,34$ ,  $p = 0,0144$ ), con una velocidad promedio en el interior de  $1,45 \pm 0,22$  m/s; mientras que en *S. oreophyton* no existieron diferencias significativas entre el interior de la planta ( $x = 0$  mm,  $y = 180$  mm,  $z = 100$  mm) y el exterior de la misma ( $F = 1,27$ ,  $p = 0,2751$ ) con una velocidad promedio de  $2,62 \pm 0,57$  m/s en el interior (Figura 39).

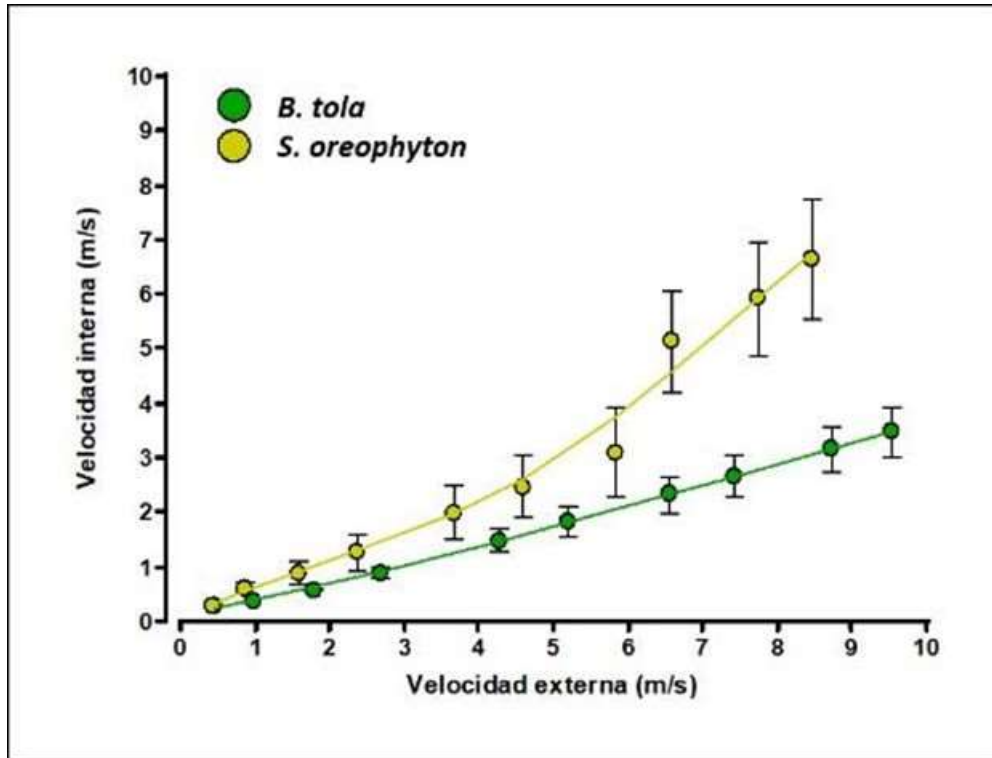


Figura 39. Relación entre la velocidad del viento fuera de la planta ( $y = 270$  mm;  $x = 300$  mm;  $z = 100$  mm) y la velocidad del viento en el centro de *B. tola ssp tola* ( $y = 30$  mm;  $x = 0$  mm;  $z = 100$  mm) y de *S. oreophyton* ( $y = 180$  mm;  $x = 0$  mm;  $z = 100$  mm)

En los espectros de potencia se observó que en *B. tola ssp tola* por arriba de los 5 m/s de velocidad del flujo externo hay un cambio de pendiente en el incremento de las fluctuaciones. Esto es una característica relevante ya que a medida que aumenta la velocidad del flujo aumenta el rango de frecuencias de las fluctuaciones, sin embargo, la intensidad de las fluctuaciones no sufre un aumento (Figura 40).

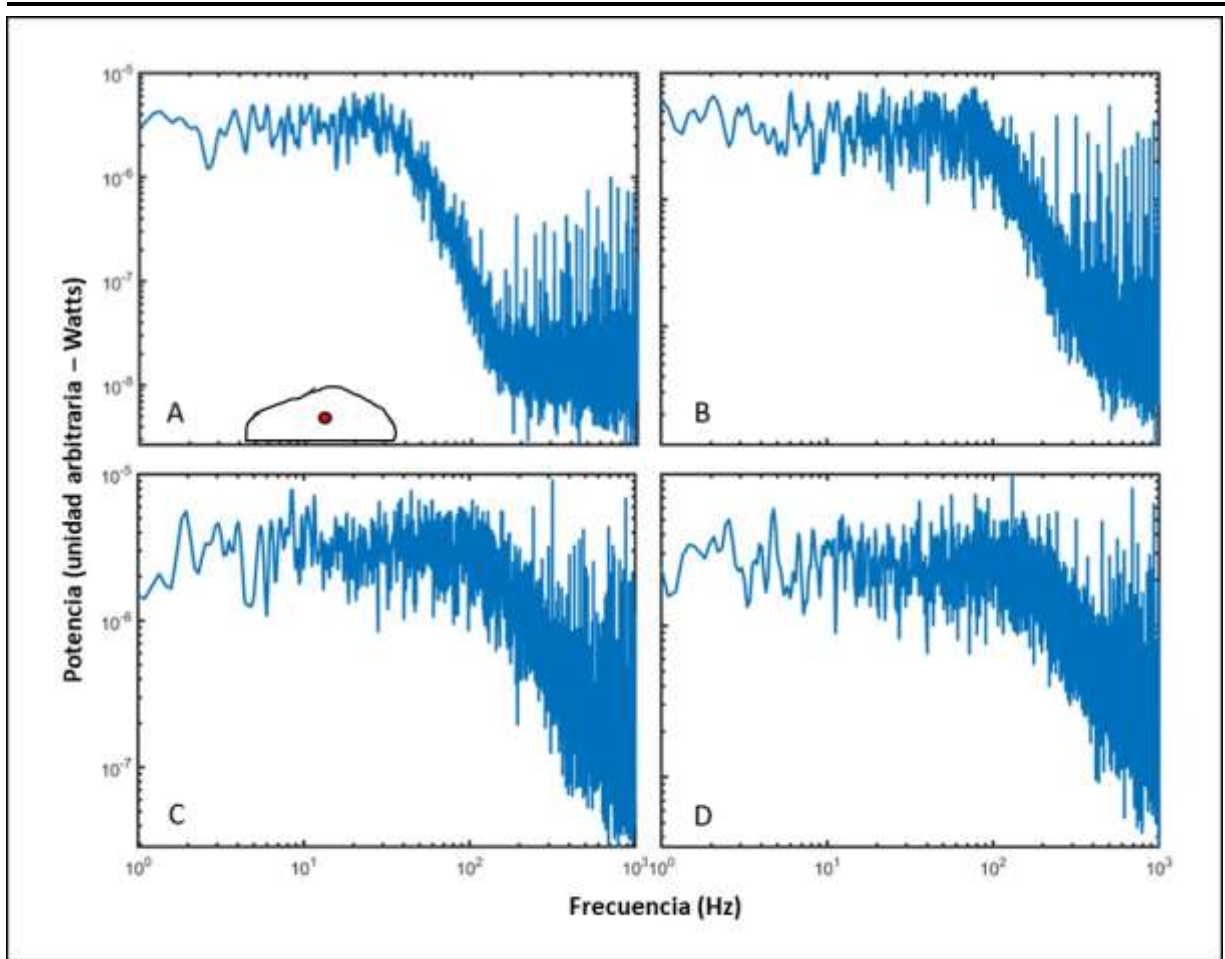


Figura 40. Espectro de potencia de las fluctuaciones para una velocidad de 2,4 m/s (A), 5,0 m/s (B), 7,4 m/s (C), y 9,6 m/s (D) para *B. tola ssp tola*. El punto rojo en la figura A, indica la posición del punto de registro dentro de la planta

En *S. oreophyton*, a medida que aumenta la velocidad del viento el espectro de fluctuaciones de velocidad se extiende a frecuencias mayores (Figura 41). En este caso el espectro dentro de la planta no presenta picos, aunque el espectro de fluctuaciones de velocidad en la base de la planta sí presenta un pico, posiblemente generado por la presencia del tronco de la planta (Figura 42).

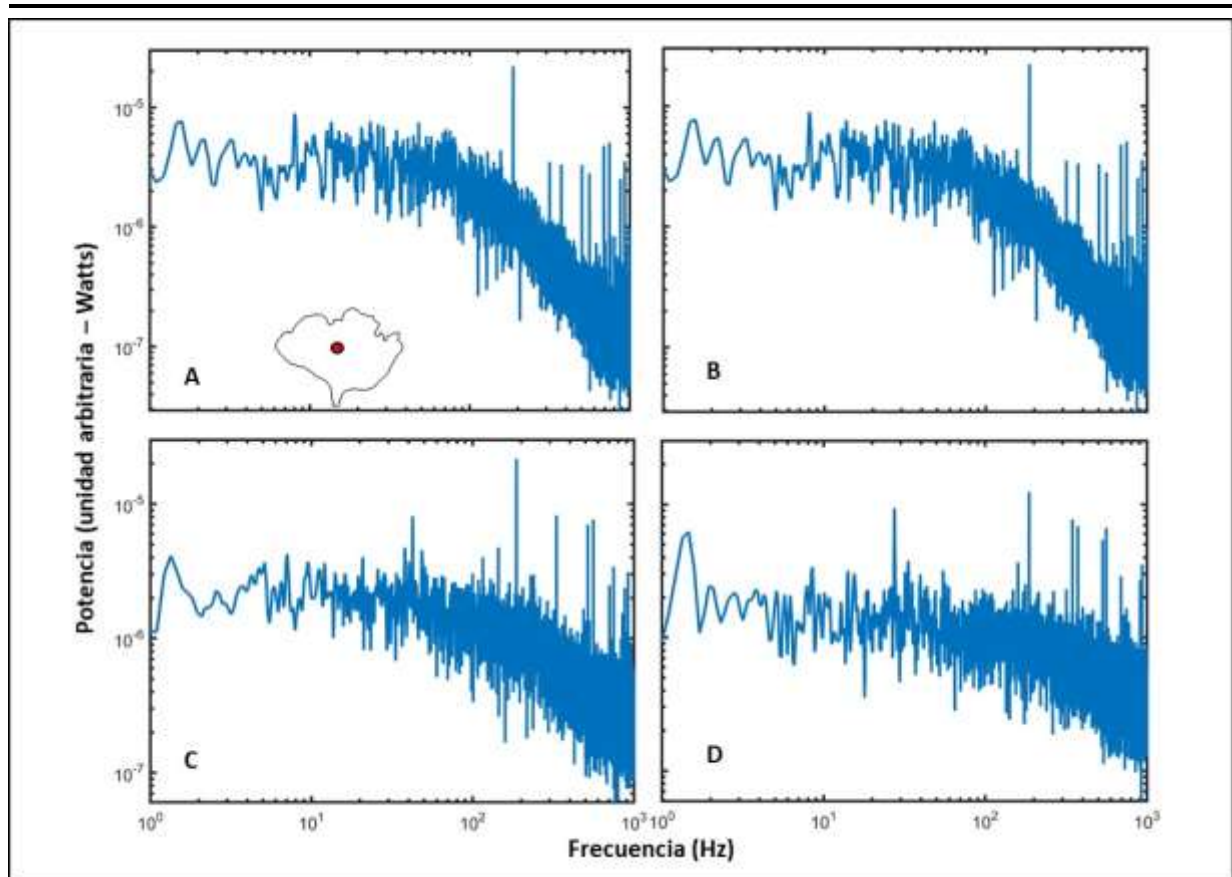


Figura 41. Espectro de potencia de las fluctuaciones para una velocidad de 2,4 m/s (A), 5,0 m/s (B), 7,4 m/s (C), 9,6 m/s (D) para *S. oreophyton*. El punto rojo en la figura A, indica la posición de registro dentro de la planta

Los registros al pie de esta especie (3 cm sobre el suelo) y detrás del tronco muestra para una velocidad de 10 m/s un moderado cambio de flujo entre  $10^0$  y  $10^2$  Hz que se incrementa a partir de los  $10^2$  Hz, indicando una intensificación del flujo (Figura 42).



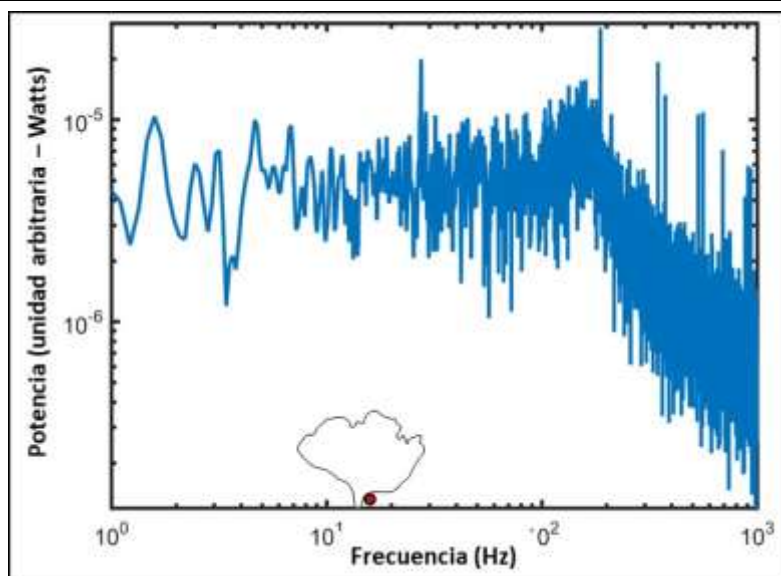


Figura 42. Espectro de potencia de las fluctuaciones en la base de *S. oreophyton* ( $x = 0$  mm,  $y = 30$  mm,  $z = 10$  mm). El punto rojo indica la posición de registro respecto de la planta

#### 4.4. Discusión

La tasa de pérdida de peso de los modelos de agar fue menor en *B. tola ssp tola* que en *S. oreophyton*, sin embargo, ambos valores son mayores a los encontrados en ausencia de viento. Los fuertes vientos conducen a mayores tasas de transpiración y, por lo tanto, a un mayor estrés hídrico (Daubemire, 1959; Sergey, 2012). Soriano (1953), estudió el efecto del viento a 14 km/h y 33,5 km/h sobre la tasa de transpiración de *Helianthus annuus*, *Bryophyllum calcinum*, *Datura sp*, *Nicotiana glauca*, *Poa pratensis*, *Larrea tridentata*, y *Atriplex hymenelytra* y encontró que el viento influye de manera sensible afectando la tasa de transpiración de las diferentes especies.

La incidencia de la planta en la disminución del viento fue significativa, aunque los regímenes de turbulencia fueron distintos para ambas bioformas. *B. tola ssp tola* presenta disminuciones en su interior cercanas al 60 % mientras que en *S. oreophyton* fueron del orden del 40 %. *B. tola ssp tola* actúa aerodinámicamente sin aumentar la turbulencia a su alrededor, es decir sin ofrecer un frente de choque (Figura 43), fenómeno relacionado con pequeños remolinos generados por las ramas y las hojas que actúan solo como perturbación en el espectro principal, con pequeñas turbulencias locales; a medida que aumenta la velocidad del viento la planta se comporta como un cuerpo homogéneo (Seginer *et al.*, 1976).

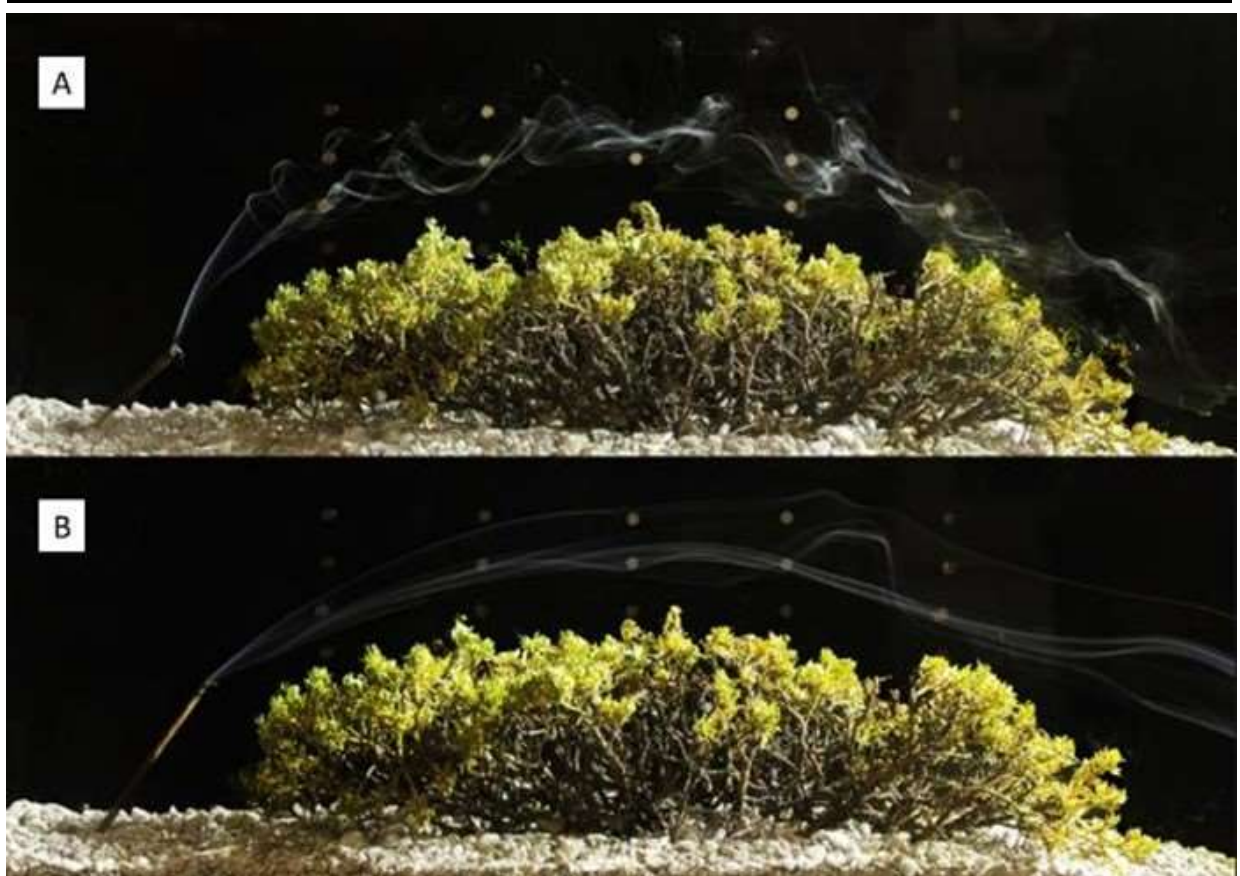


Figura 43. Aerodinámica de *B. tola ssp tola* con un aumento de la velocidad del viento. En la figura (A), se observa la turbulencia ocasionada por ramas y hojas a una velocidad de 3 m/s, mientras que en (B), se observa que con un aumento de la velocidad del aire (5 m/s) la planta actúa como un cuerpo homogéneo sobre el viento

*S. oreophyton* posee una morfología de choque, si bien disminuye la velocidad del viento en su interior, aumenta la recirculación y la turbulencia en su base (Figura 41). Allen (1968), en un dosel de alerce japonés de unos 10 m de altura, observó que encima de los árboles había un pico espectral pronunciado a frecuencia baja, que en su caso era de 0,04 Hz. La mayor parte de la variación de la velocidad del viento en la parte inferior del soporte parecía estar asociada a remolinos locales creados por árboles individuales. Meroney (1968), en un bosque modelo a escala en túnel de viento, presentó espectros con una joroba clara en el rango de frecuencias más altas, probablemente debido a los vórtices que desprenden los elementos del modelo. Roth (1971) demostró que la forma del espectro propuesto por Meroney puede, en efecto, explicarse por una fuente de energía turbulenta en la región donde la energía turbulenta producida a frecuencias más bajas se conecta en cascada. Isobe (1972), trabajando en túneles de viento con modelos de nylon imitando plantas de maíz, detectó picos de frecuencias que se

originaban en los tallos de las plantas. La resistencia de *S. oreophyton* al viento se explica por el desarrollo de esclerénquima que le confiere resistencia elástica frente al viento (Figura 44) (Herrera Moratta *et al*, en desarrollo).

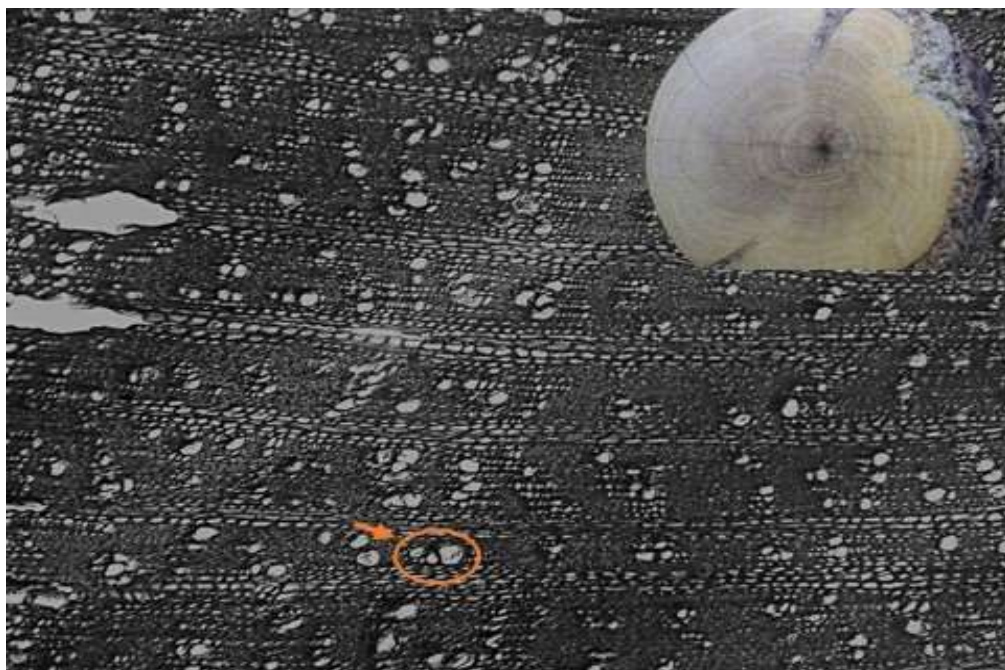


Figura 44.

Fotografía en microscopio de los vasos en corte transversal del tallo de *S. oreophyton*. Cada vaso presenta el desarrollo de esclerénquima que le confiere elasticidad frente al viento (círculo color naranja)

### 4.5. Conclusiones

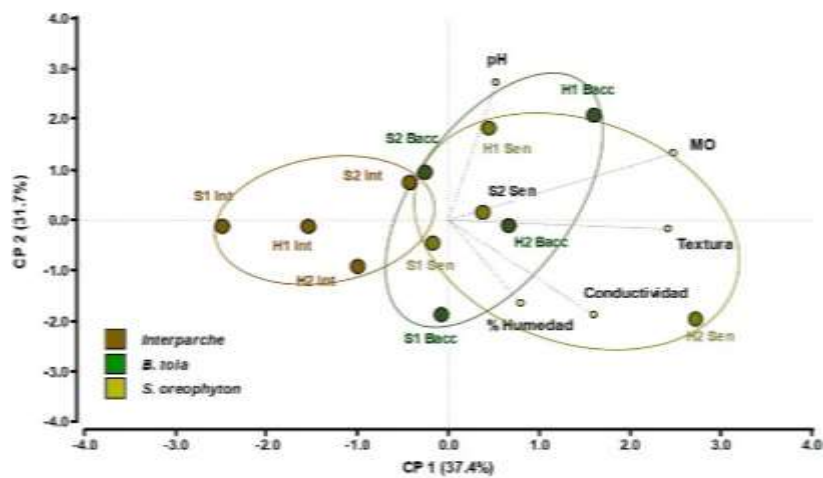
Aceptamos la hipótesis de que las diferentes morfologías de plantas influyen en el comportamiento del viento tanto dentro como fuera de las mismas. *B. tola ssp tola* presenta un flujo sin recirculaciones que resulta en una reducción de su fuerza de arrastre. Dentro de la canopia la velocidad del viento se reduce a menos de la mitad. Por otra parte, se observa la presencia de fluctuaciones dentro de la planta, pero estas no crecen linealmente con la velocidad del viento, sino que su crecimiento disminuye a medida que aumenta la velocidad externa. En *S. oreophyton*, a diferencia con *B. tola ssp tola*, se observó que la base de la planta posee una zona de recirculación de flujo ocasionado por un frente de choque de la planta a barlovento que desvía el flujo para pasar tanto por encima como por debajo de la zona más densa de la canopia. La presencia de una burbuja de recirculación en *S. oreophyton* es una característica sumamente interesante porque contribuye a aumentar la erosión a sotavento y el arrastre de la planta.

---

# CAPÍTULO V

## Propiedades

# Físico-químicas del suelo



### 5.1. Introducción

Las propiedades físico-químicas del suelo son fundamentales para explicar la distribución de las plantas, adquiriendo relevancia en los ambientes de altura (Fernald, 1907), ya que de ellos depende el estado de las principales funciones edáficas (Doran y Zeiss, 2000). En estos sistemas, el desarrollo de los horizontes edáficos se ve limitado principalmente por la baja acumulación de agua (interrumpida por procesos de congelamiento y descongelamiento) que reduce la descomposición de materia orgánica (Chapin y Körner, 1995).

La actividad biológica y bioquímica del suelo es vital en la regulación de la estructura del suelo, en el ciclo de nutrientes, la fijación de carbono, el crecimiento vegetal, y resulta ser indispensable para sostener la vida en esos ecosistemas (Ferrerías *et al.*, 2015). Douglas y Tedrow (1959) estudiaron el efecto de la temperatura y la humedad del suelo en la tasa de descomposición de la materia orgánica para sitios fríos de Alaska y concluyeron que las bajas temperaturas del suelo disminuyen la tasa de descomposición de la materia orgánica, afectando la tasa de crecimiento de la vegetación en estos ambientes.

#### 5.1.1. Hipótesis

La hipótesis postula que plantas con diferentes morfologías presentan diferente incidencia en las propiedades físico-químicas del suelo en la Puna Austral de la Argentina. Esto se debe a que arbustos con morfología pulvinada poseerían la capacidad de atrapar partículas y sedimentos eólicos e hídricos en su interior, mientras que arbustos con morfología no pulvinada serían sitios de erosión eólica e hídrica de partículas.

#### 5.1.2. Objetivo

El objetivo de este capítulo fue evaluar si la morfología de las plantas, en función de su respuesta aerodinámica, modifica las propiedades físico-químicas del suelo.

### 5.2. Metodología

#### 5.2.1. Propiedades físico-químicas del suelo

Para la determinación de las propiedades físico-químicas del suelo, se seleccionaron 15 ejemplares de *B. tola ssp tola* y *S. oreophyton* de tamaño y forma cercana a la media de la planta en el área de estudio. Bajo cada ejemplar se recolectó una muestra de 500 g de suelo entre los 0 - 10 cm de profundidad. Esta muestra estuvo compuesta de 3 submuestras abarcando así la heterogeneidad del micrositio. Como control se seleccionaron al azar 15 zonas de suelo

desnudo (Figura 45). Las muestras de suelo recolectadas fueron trasladadas a laboratorio en bolsas plásticas con cierre hermético para la posterior determinación de conductividad, pH, contenido de humedad, materia orgánica y textura. Este procedimiento se llevó a cabo durante 2 estaciones húmedas (H1 = 9/3/2017, H2 = 8/3/2018) y 2 estaciones secas (S1 = 13/10/2016, S2 = 20/10/2017).

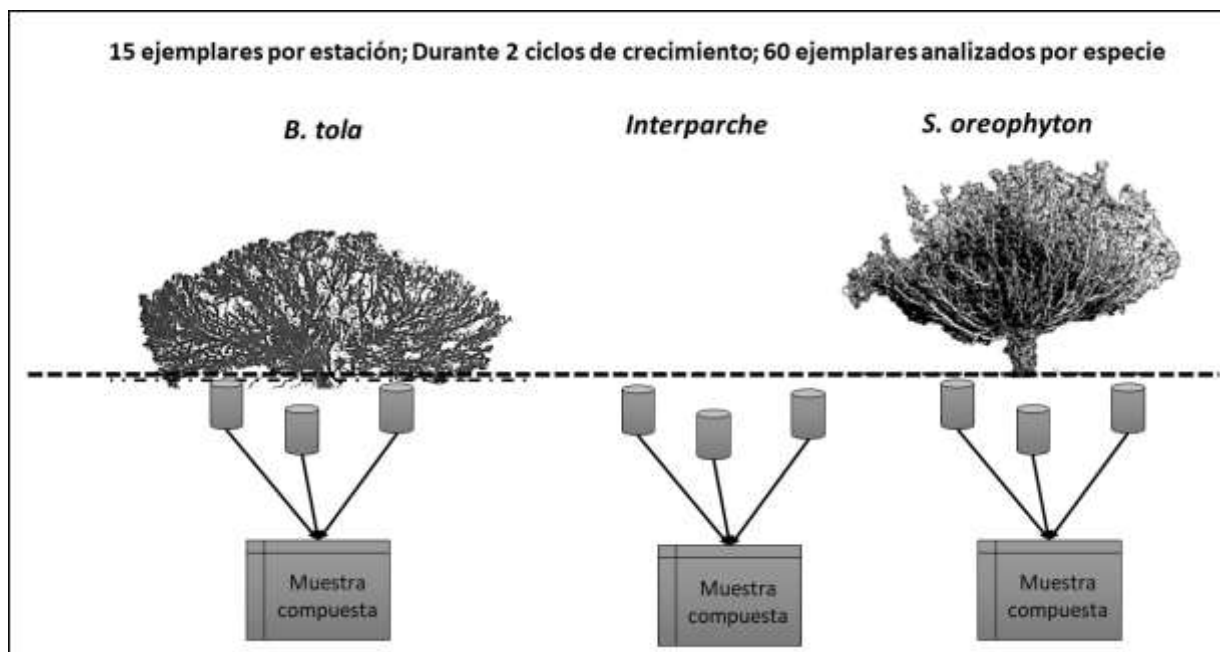


Figura 45. Esquema de trabajo de campo en *S. oreophyton* y *B. tola ssp tola* en la Reserva de Usos Múltiples Don Carmelo

#### 5.2.1.1. Determinación de pH y conductividad

Para la determinación de la conductividad y el pH, se empleó la técnica de extracto de saturación. Para la determinación del pH se utilizó un peachímetro digital (Orion research digital ionalyser /501). Para la lectura de la conductividad eléctrica se utilizó un conductivímetro digital (Hach sension 5).

#### 5.2.1.2. Contenido de Humedad y Materia Orgánica del Suelo

Para la determinación del contenido de humedad y la materia orgánica, se empleó la técnica de pérdida por calcinación. El contenido de humedad se determinó:

$$\text{Contenido de Humedad (\%)} = \frac{(\text{Peso Húmedo} - \text{Peso Seco})}{\text{Peso Húmedo}} \times 100$$

Posteriormente la muestra pesada se colocó en mufla a 400°C durante 2h, se enfriaron en desecador y se volvieron a pesar. La materia orgánica se determinó:

$$\text{Materia orgánica (\%)} = \frac{(\text{Peso estufa} - \text{Peso mufla})}{\text{Peso Inicial de la Muestra}} \times 100$$

Para la determinación de todos los pesos se utilizó una balanza analítica (Kern ACJ/ACS modelo ACS 220-4), con 4 decimales de precisión.

#### 5.2.1.3. Textura

La textura se determinó mediante la técnica de volumen de sedimentación.

La textura se determinó según el criterio:

- Suelo arenoso ..... < 80 ml % g<sup>-1</sup>
- Suelo franco-arenoso..... 80-93 ml % g<sup>-1</sup>
- Suelo franco ..... 94-104 ml % g<sup>-1</sup>
- Suelo franco-limoso ..... 105-115 ml % g<sup>-1</sup>
- Suelo franco-arcilloso ..... 116-125 ml % g<sup>-1</sup>
- Suelo franco-arcilloso-limoso ..... 126-139 ml % g<sup>-1</sup>
- Suelo arcilloso ..... >140 ml % g<sup>-1</sup>

#### 5.2.1.4. Análisis estadísticos

Para detectar si existen diferencias significativas entre los valores medios de *B. tola ssp tola*, *S. oreophyton* y suelo desnudo entre estaciones húmeda y seca, para cada una de las variables medidas se realizaron análisis de la varianza de Kruskal-Wallis. Todos los análisis estadísticos fueron realizados mediante el software Insfostat versión 2018.

#### 5.2.1.5. Relación entre las variables

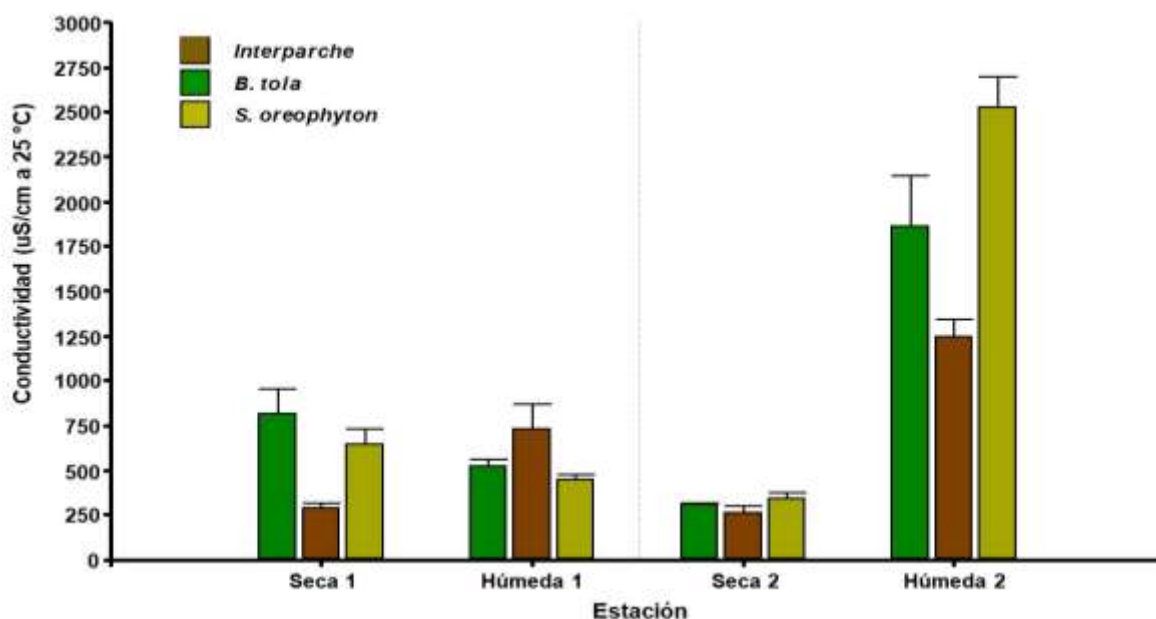
Para determinar si existe relación entre las variables se utilizó un Análisis de Componentes Principales. Todas las variables fueron estandarizadas. Todos los análisis estadísticos fueron realizados con el programa Insfostat versión 2018.

### 5.3. Resultados

#### 5.3.1. Conductividad eléctrica

El valor de conductividad media del suelo fue de 823,47 μS/cm a 25 °C, para los suelos de la reserva de Usos múltiples Don Carmelo, durante el presente estudio. En el suelo desnudo durante la estación seca, el valor de conductividad fue 3 veces menor que al registrado durante la estación húmeda. En *S. oreophyton*, al igual que en el interparche, la conductividad eléctrica durante la estación seca fue 3 veces menor a la encontrada durante la estación húmeda. En *B. tola ssp tola*, esta diferencia se redujo a 2 veces entre el valor encontrado durante la estación seca y la estación húmeda (Tabla 7, Figura 46). Se encontraron diferencias significativas en los

niveles de conductividad dentro de una misma especie entre estaciones (interparche,  $H = 24,16$ ,  $p < 0,0001$ ; *B. tola ssp tola*,  $H = 16,46$ ,  $p < 0,0001$ ; *S. oreophyton*,  $H = 11,85$ ,  $p = 0,0006$ ).



**Figura 46.** Valores medios de conductividad ( $\mu\text{S}/\text{cm}$  a  $25\text{ }^{\circ}\text{C}$ ) encontrados en el suelo de Interparche, bajo *B. tola ssp tola* y bajo *S. oreophyton*, durante la estación húmeda y seca de dos ciclos de crecimiento

**Tabla 8.** Estadística descriptiva de la conductividad eléctrica del suelo ( $\mu\text{S}/\text{cm}$ ) bajo *B. tola ssp tola*, *S. oreophyton* e Interparche para la Reserva de Usos Múltiples Don Carmelo

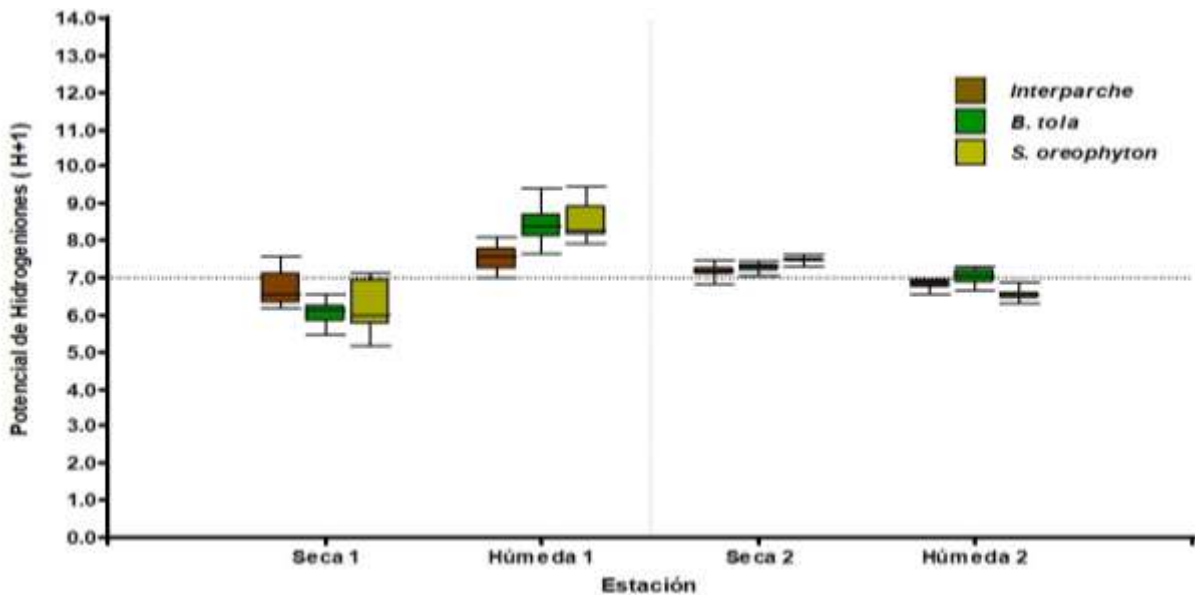
| Zona                    | Estación | n  | Media   | D.E.    | min.   | máx.    |
|-------------------------|----------|----|---------|---------|--------|---------|
| <i>B. tola ssp tola</i> | Húmeda   | 30 | 1115,06 | 989,75  | 296,00 | 4210,00 |
|                         | Seca     | 30 | 496,29  | 363,56  | 168,00 | 1718,00 |
| <i>S. oreophyton</i>    | Húmeda   | 30 | 1346,31 | 1121,75 | 269,00 | 3900,00 |
|                         | Seca     | 30 | 442,18  | 208,11  | 195,00 | 897,00  |
| Interparche             | Húmeda   | 30 | 949,51  | 589,11  | 198,00 | 2120,00 |
|                         | Seca     | 30 | 277,33  | 116,48  | 30,00  | 567,00  |

Durante la estación seca los valores de conductividad ( $\mu\text{S}/\text{cm}$ ) siguieron la escala: *B. tola ssp tola* ( $496,29 \pm 363,56$ ) > *S. oreophyton* ( $442,18 \pm 208,11$ ) > interparche ( $277,33 \pm 116,48$ ); encontrándose diferencias significativas entre el interparche y ambas bioformas ( $H = 11,98$ ;  $p = 0,0025$ ). Durante la estación húmeda los valores de conductividad siguieron la escala: *S. oreophyton* ( $1346,31 \pm 1121,75$ ) > *B. tola ssp tola* ( $1115,06 \pm 989,75$ ) > interparche ( $949,51 \pm 589,11$ ); no encontrándose diferencias significativas.



5.3.2. Potencial de hidrogeniones

El pH del suelo fue de  $7,30 \pm 0,86$  para la Reserva de Usos Múltiples Don Carmelo. Por lo general este pH fue estable en la zona de interparche y varió en el suelo bajo ambas bioformas de acuerdo a la estación. En *B. tola ssp tola* se encontraron diferencias significativas en el valor de pH entre estaciones, siendo durante la estación húmeda 1,16 veces mayor que el registrado durante la estación seca ( $H = 13,22$ ;  $p = 0,0003$ ). En *S. oreophyton* se encontraron diferencias significativas en el valor de pH entre estaciones, siendo la diferencia de 1,09 veces mayor durante la estación húmeda ( $H = 5,23$ ;  $p = 0,0222$ ). En el interparche no se encontraron diferencias significativas en el valor de pH entre estaciones, sin embargo, la diferencia fue de 1,02 veces (Tabla 8, Figura 47).



**Figura 47.** Valor de pH registrado durante dos ciclos para el suelo en Interparche, bajo *S. oreophyton* y bajo *B. tola ssp tola*. Las cajas representan el rango intercuartil, los valores medios se muestran como puntos, las medianas como línea. En línea de punto el eje de pH 7

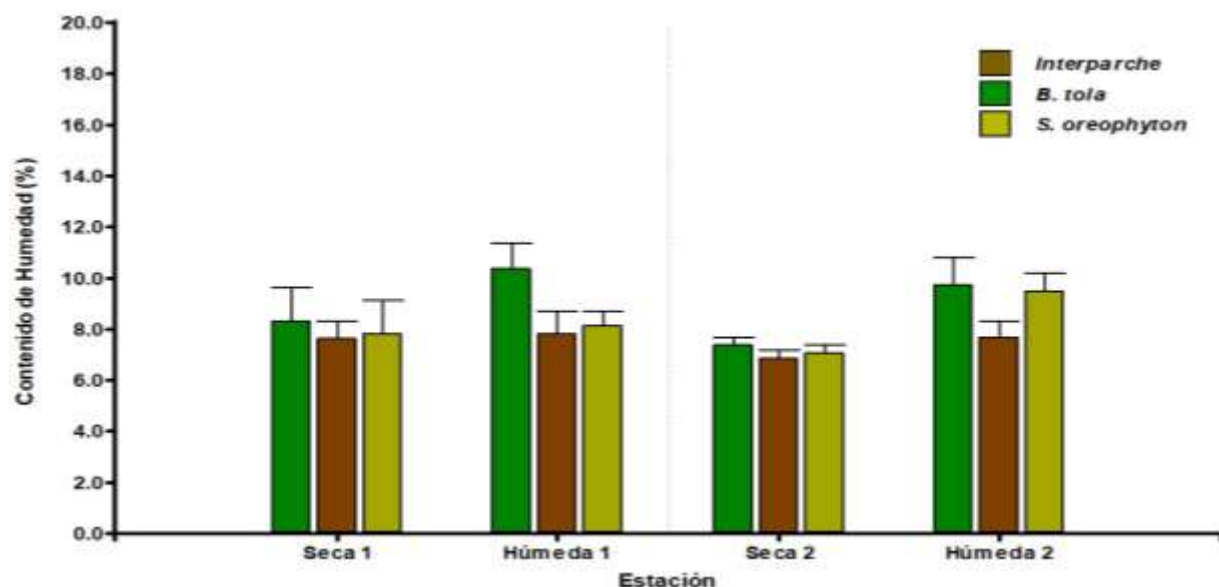
**Tabla 9.** Estadística descriptiva del potencial de cationes de hidrógenos en los suelos bajo *B. tola ssp tola*, *S. oreophyton* e Interparche para la Reserva de Usos Múltiples Don Carmelo

| Zona                    | Estación | n  | Media | D.E. | min. | máx. |
|-------------------------|----------|----|-------|------|------|------|
| <i>B. tola ssp tola</i> | Húmeda   | 30 | 7,93  | 0,91 | 6,67 | 9,91 |
|                         | Seca     | 30 | 6,81  | 0,64 | 5,55 | 7,48 |
| <i>S. oreophyton</i>    | Húmeda   | 30 | 7,67  | 1,05 | 6,31 | 9,46 |
|                         | Seca     | 30 | 7,03  | 0,76 | 5,18 | 7,88 |
| Interparche             | Húmeda   | 30 | 7,17  | 0,47 | 6,36 | 8,08 |
|                         | Seca     | 30 | 6,97  | 0,64 | 6,15 | 7,56 |

Con respecto al valor de pH entre las especies, durante la estación seca, no se encontraron diferencias significativas, siendo el orden de los valores: *S. oreophyton* > Interparche > *B. tola ssp tola*. Mientras que durante la estación húmeda el orden siguió la escala: *B. tola ssp tola* > *S. oreophyton* > Interparche; con diferencias significativas entre el suelo de Interparche y ambas especies ( $H = 10,55$ ;  $p = 0,0051$ ).

### 5.3.3. Contenido de Humedad

El contenido de humedad del suelo fue de  $8,22 \pm 2,73$  % para la Reserva de Usos Múltiples Don Carmelo. Durante el presente estudio no se encontraron diferencias significativas para cada zona entre estación. Por lo general, en el interparche, en *B. tola ssp tola*, y en *S. oreophyton*, el contenido de humedad del suelo fue el mismo durante ambas estaciones (Tabla 9, Figura 48).



**Figura 48.** Contenido de humedad del suelo (%) registrado para cada zona durante la estación seca y estación húmeda de dos ciclos de crecimiento. Las cajas representan las medias y las barras el desvío estándar

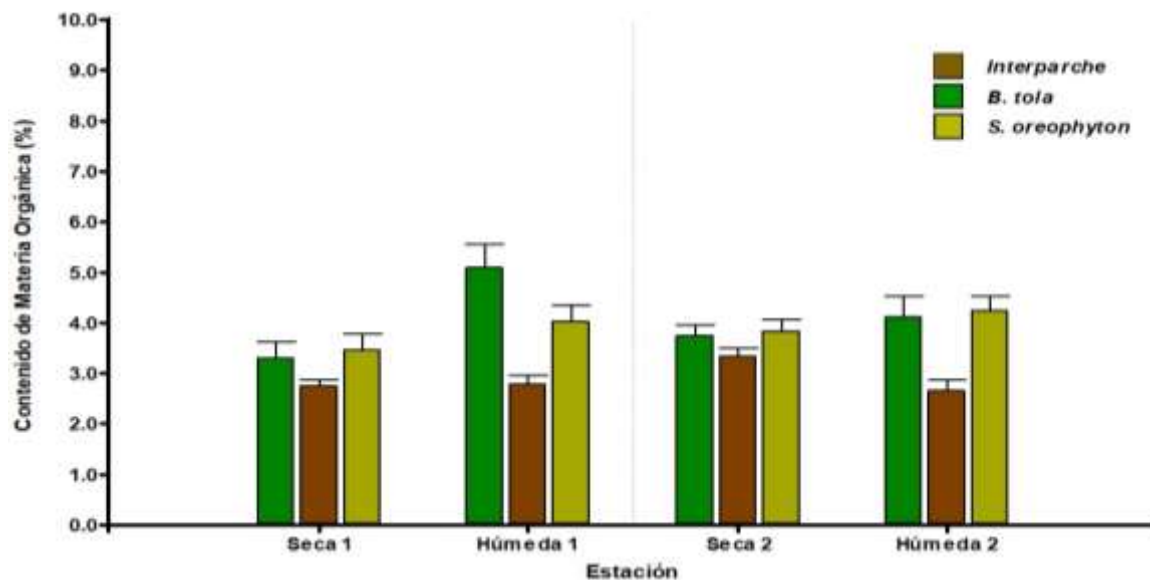
**Tabla 10.** Estadística descriptiva del contenido de humedad (%) del suelo bajo *B. tola ssp tola*, *S. oreophyton* e interparche para la Reserva de Usos Múltiples Don Carmelo

| Zona                    | Estación | n  | Media | D.E. | min. | máx.  |
|-------------------------|----------|----|-------|------|------|-------|
| <i>B. tola ssp tola</i> | Húmeda   | 30 | 10,06 | 3,55 | 3,09 | 16,66 |
|                         | Seca     | 30 | 7,83  | 3,08 | 4,10 | 19,80 |
| <i>S. oreophyton</i>    | Húmeda   | 30 | 8,93  | 2,39 | 4,32 | 12,7  |
|                         | Seca     | 30 | 7,43  | 2,69 | 3,02 | 13,80 |
| Interparche             | Húmeda   | 30 | 7,73  | 2,55 | 2,88 | 12,37 |
|                         | Seca     | 30 | 7,35  | 2,09 | 4,80 | 13,60 |

Durante la estación seca el contenido de humedad (%) siguió la escala: *B. tola ssp tola* ( $7,83 \pm 3,08$ ) > *S. oreophyton* ( $7,43 \pm 2,69$ ) > interparche ( $7,35 \pm 2,09$ ); no encontrándose diferencias significativas. Durante la estación húmeda el contenido de humedad siguió la escala: *B. tola ssp tola* ( $10,06 \pm 3,55$ ) > *S. oreophyton* ( $8,93 \pm 2,39$ ) > Interparche ( $7,73 \pm 2,55$ ); encontrándose diferencias significativas entre el suelo desnudo y los valores de humedad de ambas bioformas ( $H = 19,61$ ;  $p = 0,0001$ ).

#### 5.3.4. Materia orgánica del suelo

El contenido de materia orgánica del suelo fue de  $3,57 \pm 1,15$  %, para la Reserva de Usos Múltiples Don Carmelo, durante el presente estudio. Se encontraron diferencias significativas en los contenidos de materia orgánica dentro de una misma especie entre estaciones solo para el interparche ( $H = 4,18$ ,  $p < 0,0410$ ). En el interparche, el valor de materia orgánica fue 1,13 veces mayor durante la estación seca que al registrado durante la estación húmeda. En *S. oreophyton*, al igual que en el interparche, la materia orgánica durante la estación seca fue 1,12 veces menor a la encontrada durante la estación húmeda. En *B. tola ssp tola*, esta diferencia fue de 1,25 veces entre el valor encontrado durante la estación seca y estación húmeda (Tabla 10, Figura 49).



**Figura 49.** Contenido de materia orgánica (%) registrado para cada zona durante la estación seca y estación húmeda de dos ciclos de crecimiento

**Tabla 11.** Estadística descriptiva del contenido de materia orgánica (%) del suelo bajo *B. tola ssp tola*, *S. oreophyton* e Interparche para la Reserva de Usos Múltiples Don Carmelo

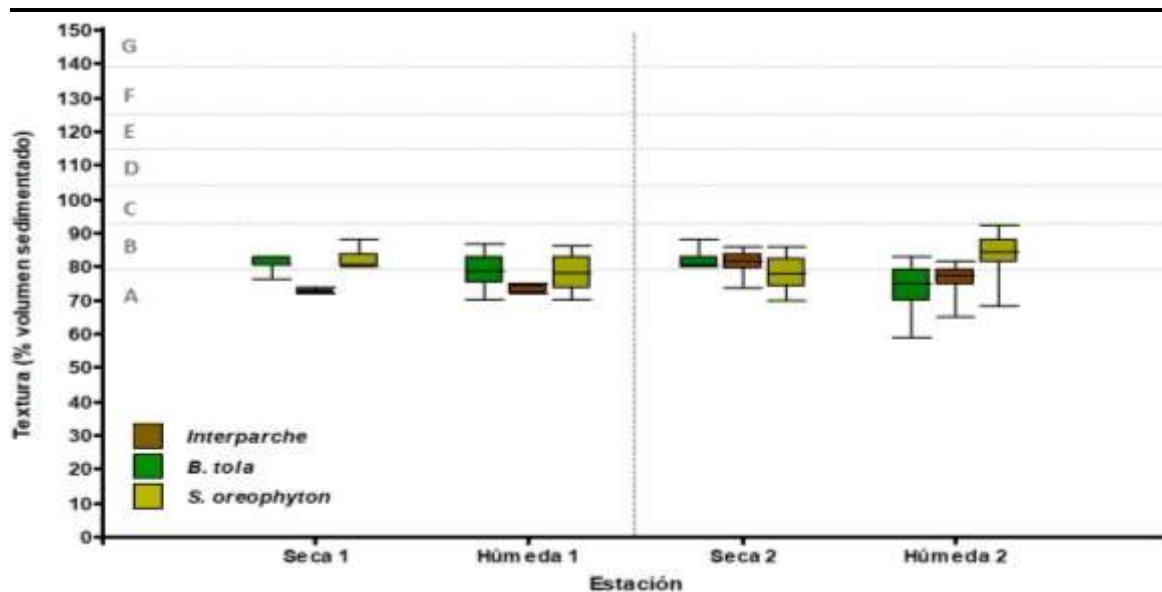
| Zona                    | Estación | n  | Media | D.E. | min. | máx. |
|-------------------------|----------|----|-------|------|------|------|
| <i>B. tola ssp tola</i> | Húmeda   | 30 | 4,52  | 1,52 | 2,36 | 8,26 |
|                         | Seca     | 30 | 3,62  | 0,73 | 2,43 | 5,16 |
| <i>S. oreophyton</i>    | Húmeda   | 30 | 4,17  | 1,01 | 2,37 | 5,93 |
|                         | Seca     | 30 | 3,72  | 0,72 | 2,73 | 5,01 |
| Interparche             | Húmeda   | 30 | 2,73  | 0,76 | 1,22 | 4,49 |
|                         | Seca     | 30 | 3,09  | 0,59 | 2,11 | 4,53 |

Durante la estación seca los valores de materia orgánica (%) siguieron la escala: *S. oreophyton* ( $3,72 \pm 0,72$ ) > *B. tola ssp tola* ( $3,62 \pm 0,73$ ) > Interparche ( $3,09 \pm 0,59$ ). Se encontraron diferencias significativas en los valores de materia orgánica del suelo entre el interparche y ambas bioformas ( $H = 8,54$ ;  $p = 0,0140$ ). Durante la estación húmeda los valores de materia orgánica siguieron la escala: *B. tola ssp tola* ( $4,52 \pm 1,52$ ) > *S. oreophyton* ( $4,17 \pm 1,01$ ) > Interparche ( $2,73 \pm 0,76$ ). Se encontraron diferencias significativas en los valores de materia orgánica del suelo entre el interparche y ambas bioformas ( $H = 35,49$ ;  $p < 0,0001$ ).

### 5.3.5. Textura

El volumen de sedimentación fue de  $81,04 \pm 6,24$  %, que se clasifica como textura franco-arenoso, para la Reserva de Usos Múltiples Don Carmelo, durante el presente estudio. Acá lo mismo, explicar ¡!! En el interparche, la textura fue arenosa durante ambas estaciones. En *B. tola ssp tola*, la textura fue arenosa durante la estación seca y franco-arenosa durante la estación húmeda, mientras que en *S. oreophyton*, la textura fue franco-arenosa durante todas las estaciones (Tabla 11, Figura 50).

## Propiedades físico-químicas del suelo



**Figura 50.** Valor de textura registrado durante dos ciclos para el suelo en Interparche, *S. oreophyton* y *B. tola ssp tola*. Las cajas representan el rango intercuartil, los valores medios se muestran como puntos, las medianas como líneas. A) suelo arenoso, B) suelo franco arenoso, C) suelo franco, D) suelo franco limoso, E) suelo franco arcilloso, F) suelo franco arcillo limoso, G) suelo arcilloso

**Tabla 12.** Estadística descriptiva de la textura del suelo bajo *B. tola ssp tola*, *S. oreophyton* e interparche para la Reserva de Usos Múltiples Don Carmelo

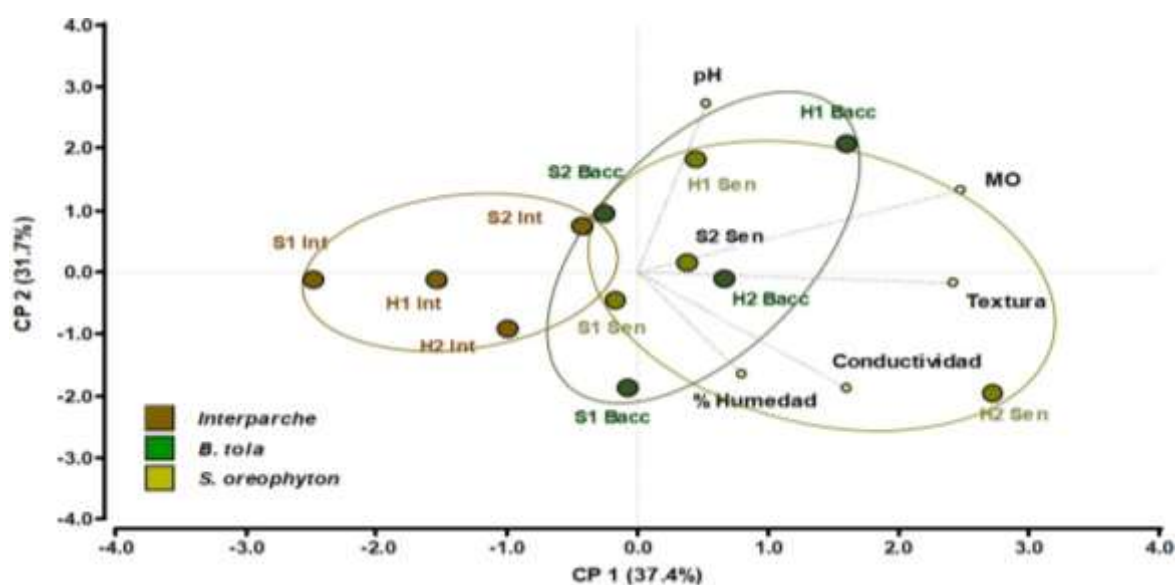
| Zona                    | Estación | n  | Media | D.E. | min.  | máx.   |
|-------------------------|----------|----|-------|------|-------|--------|
| <i>B. tola ssp tola</i> | Húmeda   | 30 | 80,94 | 6,46 | 64,00 | 96,00  |
|                         | Seca     | 30 | 81,33 | 3,05 | 80,00 | 88,00  |
| <i>S. oreophyton</i>    | Húmeda   | 30 | 84,47 | 7,15 | 72,00 | 104,00 |
|                         | Seca     | 30 | 82,33 | 4,99 | 72,00 | 88,00  |
| Interparche             | Húmeda   | 30 | 76,92 | 5,22 | 68,00 | 92,00  |
|                         | Seca     | 30 | 79,17 | 6,35 | 72,00 | 88,00  |

Durante la estación seca y húmeda, los valores de volumen de sedimentación siguieron la escala: *S. oreophyton* > *B. tola ssp tola* > Interparche; encontrándose solo para la estación húmeda, diferencias significativas entre el interparche y ambas especies ( $H = 16,56$ ;  $p = 0,0001$ ).

### 5.3.6. Relación entre variables

En el análisis de componentes principales, los CP1 y CP2 explican el 71 % de la variabilidad total de los datos. La primer CP (37,4 %), muestra que las zonas de interparche

poseen bajos valores de materia orgánica y textura del suelo arenosa, mientras que *B. tola* ssp *toila* y *S. oreophyton* poseen altos valores de materia orgánica y textura del suelo franco-arenosa. Variables como la conductividad, el contenido de humedad y el pH del suelo no tienen inercia sobre la CP1, ya que la proyección sobre el eje x es muy próxima a cero. Sin embargo, la segunda CP (31,7 %), separa pH y MO del resto de las variables. La conductividad, el contenido de humedad y el pH permiten diferenciar a las zonas bajo *B. tola* ssp *toila* caracterizadas con un valor de pH básico, baja conductividad y bajos niveles de contenido de humedad del suelo que las zonas bajo la canopia de *S. oreophyton*. (Figura 51).



**Figura 51.** Distribución de las variables analizadas: materia orgánica, textura, humedad, conductividad, y pH. El círculo alrededor corresponde al contorno del intervalo de predicción de cada zona con un nivel del 95 % de confianza

### 5.5. Discusión

La conductividad eléctrica fue mayor bajo las bioformas estudiadas que en el suelo desnudo. Un aumento de la conductividad tiene un profundo impacto a nivel ecosistémico, reduciendo el crecimiento de las plantas al afectar la disponibilidad, el transporte y la distribución de nutrientes, debido a la competencia de  $\text{Na}^+$  y  $\text{Cl}^-$  con nutrientes como  $\text{K}^+$ ,  $\text{Ca}^{+2}$  y  $\text{NO}^{-3}$  (Viets, 1972; Hu *et al.*, 2006; Pessaraki y Szaboles, 2010). Una mayor demanda hídrica, asociada en estos ambientes al viento con muy baja humedad relativa y elevado poder desecante, implica mayor nivel de succión de agua del suelo, ocasionando un desbalance en el contenido de sales alrededor de las raíces (Denmead y Shaw, 1962; Pennings y Callaway, 1992). Los suelos bajo *S. oreophyton* y *B. tola* ssp *toila* presentaron mayores valores de conductividad

eléctrica durante la estación húmeda, que podría deberse al aumento en el lavado y arrastre de sales aguas arriba de estas plantas y su acumulación en los sedimentos retenidos por las plantas.

El pH varió de acuerdo a la bioforma, siendo *B. tola ssp tola*, pulvinada, la de mayor pH en el suelo. Las diferencias locales del pH pueden estar relacionadas con la distribución heterogénea del calcio en estos ambientes ( $\text{Ca}^{+2}$  entre 730-5500 ppm) (Squeo *et al.*, 1993). Sin embargo, cuando se analizan los suelos bajo plantas e interparche de acuerdo a las estaciones, no hay una clara correlación en los valores de pH. Según Baptist *et al.* (2010) y Hobbie y Gough (2004), la falta de correlación entre los valores de pH y los suelos a escala temporal podría estar relacionada con el espesor de la capa de nieve invernal, por lo general ácida, o por las características de los loess que podrían haber sido depositado por el viento, de pH más básico. Por otra parte, la importancia del pH en ambientes de montaña, se debe a que explica la mayor variación en la riqueza de especies (Grime, 1979; Grubb y Gee, 1987). Gough *et al.* (2000) para las zonas frías montañosas de Alaska encontraron que el 82 % de la variación en la riqueza de especies vasculares podría explicarse por el pH del suelo, y que al igual que para otros zonas frías suelos más calcáreos poseen mayor diversidad que zonas con suelos acidificados (van Raamsdonk, 1988; Timoney *et al.*, 1993; Walker *et al.*, 1994; Heikkinen, 1996; Heikkinen y Neuvonen, 1997).

El contenido de humedad del suelo siempre fue mayor bajo la canopia de las plantas que en el suelo del interparche, y bajo la forma pulvinada versus no pulvinada. Cavieres *et al.* (1998), en *Laretia acaulis*, en los Andes centrales de Chile, encontró que el contenido de agua en el suelo bajo la vegetación era mayor al del suelo en sitios abiertos. Gold y Bliss (1995) mostraron que la humedad del suelo permanece relativamente constante bajos plantas en cojín, aun cuando existen fuertes variaciones interanuales en las especies. De acuerdo a los resultados obtenidos, altas temperaturas y bajas precipitaciones generarían un incremento en las sales solubles del suelo, especialmente hacia fines del verano donde la disponibilidad de agua en suelo es mínima (Körner y Larcher, 1988).

El contenido de materia orgánica del suelo fue mayor bajo *B. tola ssp tola*. Los niveles de materia orgánica podrían estar relacionados con las lentas tasas de descomposición, las bajas temperaturas y la escasez de  $\text{O}_2$  predominante en estos sistemas (Martínez Carretero y Méndez, 1992). Diversos autores han encontrado que las plantas en cojín son consideradas

como especies facilitadoras ya que permiten la acumulación de materia orgánica en su interior y una mayor disponibilidad de agua ( Franco y Nobel, 1988; Aguiar *et al.*, 1992). La materia orgánica del suelo se compone principalmente por restos vegetales muertos, raíces, y microorganismos los cuales a su vez juegan un rol fundamental en el reciclaje de algunos nutrientes (Ruthsatz, 1978; Walker *et al.*, 1999). Un suelo con mayor aporte de materia orgánica implica una mayor actividad microbiana; sin embargo, Douglas y Tedrow (1959) estudiando la tasa de descomposición de materia orgánica en la zona montañosa de Alaska, encontraron que la actividad microbiana del suelo estaba controlada por la temperatura del suelo.

La textura del suelo no presentó variaciones entre estaciones y según la condición de parche o interparche. El Interparche se caracterizó por ser de textura arenosa, bajo *S. oreophyton* franco-arenoso, mientras que bajo *B. tola ssp tola* presentó textura franco-arenosa. La formación y la textura del suelo en estos ambientes resulta de la alteración de la roca madre, que al meteorizarse proporciona la fracción mineral, que está constituida por fragmentos de diferentes tamaños (Tristán-González *et al.*, 2009; Rubio-Cisneros *et al.*, 2011; Zinck *et al.*, 2016; Pal, 2018). La variación en la estructura y textura de suelo en *B. tola ssp tola* podría estar relacionada con los procesos de acumulación y translocación de partículas desde zonas elevadas, que se producen sobre todo como producto de la escorrentía superficial dominante en la estación húmeda, y transporte eólico durante la estación seca. La vegetación pulvinada actúa como un sumidero que atrapa el material en movimiento, generando pequeñas modificaciones en las propiedades físico-químicas del suelo durante las diferentes temporadas.

### 5.6. Conclusiones

Se acepta la hipótesis de que las diferentes morfologías de las plantas afectan en diferente grado las propiedades físico-químicas del suelo. Si bien ambas morfologías estudiadas permiten la acumulación de materia orgánica bajo sus canopias y la retención de humedad, en *S. oreophyton* su altura por encima del suelo deja su base expuesta a procesos de erosión eólica e hídrica característico de estos ambientes de altura. Por su parte, *B. tola ssp tola* debido a su morfología aerodinámica actúa como un sumidero de partículas que varían de acuerdo al agente de transporte: viento o agua. Esta capacidad de retención de partículas del exterior, podría explicarse en la existencia de un mayor contenido de materia orgánica del



### **Propiedades físico-químicas del suelo**

---

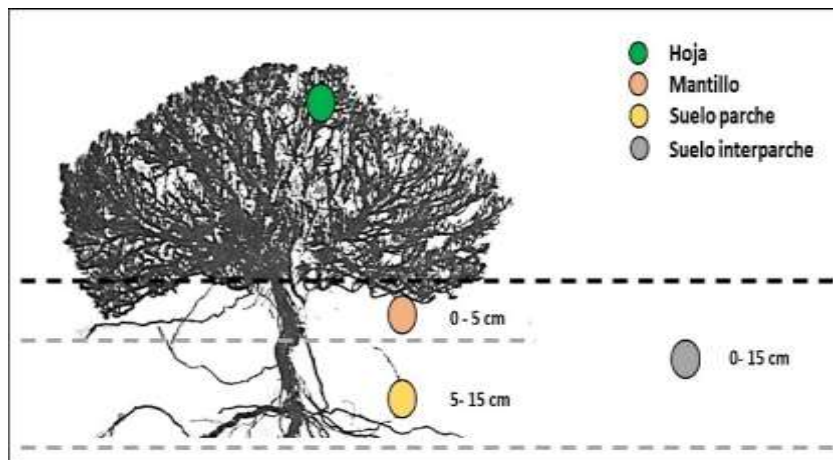
suelo, un mayor porcentaje de humedad, y estabilidad de las temperaturas bajo la canopia, que podrían favorecer la actividad microbiana y ser sitios de fuentes de recursos en estos sistemas.

---

# CAPÍTULO VI

## Ciclos

### Biogeoquímicos



### 6.1. Introducción

Por ciclo biogeoquímico se refiere al movimiento de los elementos, como el nitrógeno, fósforo, carbono, entre los seres vivos y el ambiente (Chapin *et al.*, 2002). En las zonas frías la materia orgánica es limitada, de manera que su reciclaje es un punto clave pues, de otro modo, los nutrientes se agotarían (Galloway *et al.*, 1995; Vitousek y Farrington, 1997). La vegetación de ambientes de altura se caracteriza por un lento crecimiento atribuido principalmente a los bajos niveles de nutrientes existentes (Haag, 1974; Chapin, 1979; Čapek *et al.*, 2018).

Los ambientes de altura se caracterizan por estar dominados por especies perennes con tasas de crecimiento lentas y tasas bajas de recambios de nutrientes. Por lo general, estas especies tienen una baja producción anual y altas concentraciones de taninos, ligninas, y ceras con una elevada composición de metabolitos secundarios (Chapin, 1980; Chapin *et al.*, 1987; Körner *et al.*, 1989). Por lo tanto, la hojarasca de zonas secas presenta una lenta descomposición debido a la lignina, la que retroalimenta la baja disponibilidad de nutrientes en el sistema (Chapin y Moilanen, 1991; Hobbie, 1995).

Los suelos de ambientes de altura y fríos son deficientes en nutrientes, especialmente en nitrógeno y fósforo. Russell *et al.* (1940) , sugieren que esta deficiencia de nitrógeno en suelos se debe a una baja tasa de actividad microbiana por las bajas temperaturas y el bajo suministro de nutrientes. Dadykin (1954) encontró que las bajas temperaturas del suelo reducen la asimilación de nitrógeno en compuestos orgánicos. Por su parte, Bliss (1956) encontró que en los suelos con baja disponibilidad de nitrógeno se limita la cantidad de aminoácidos presentes en raíces. Además, a menores temperaturas del suelo el fósforo se vuelve un recurso más limitante (Sheppard y Racz, 1985; Grant *et al.*, 2001). Sin embargo, el nitrógeno es el principal factor que limita el crecimiento de plantas (Bliss, 1971; Shaver y Chapin, 1980; Körner y Larcher, 1988; Gough *et al.*, 2000).

#### 6.1.1. Hipótesis

La hipótesis postula que la morfología de la planta incide en la dinámica del N, P y C del sistema planta-suelo en la Puna Austral de la Argentina. Esto se debe a que arbustos con morfología pulvinada poseerían una baja participación en la dinámica del C, N, P debido a su baja tasa de crecimientos, mientras que arbustos de morfología no pulvinada tendrían una mayor participación debido a la pérdida y ganancia de sus hojas.

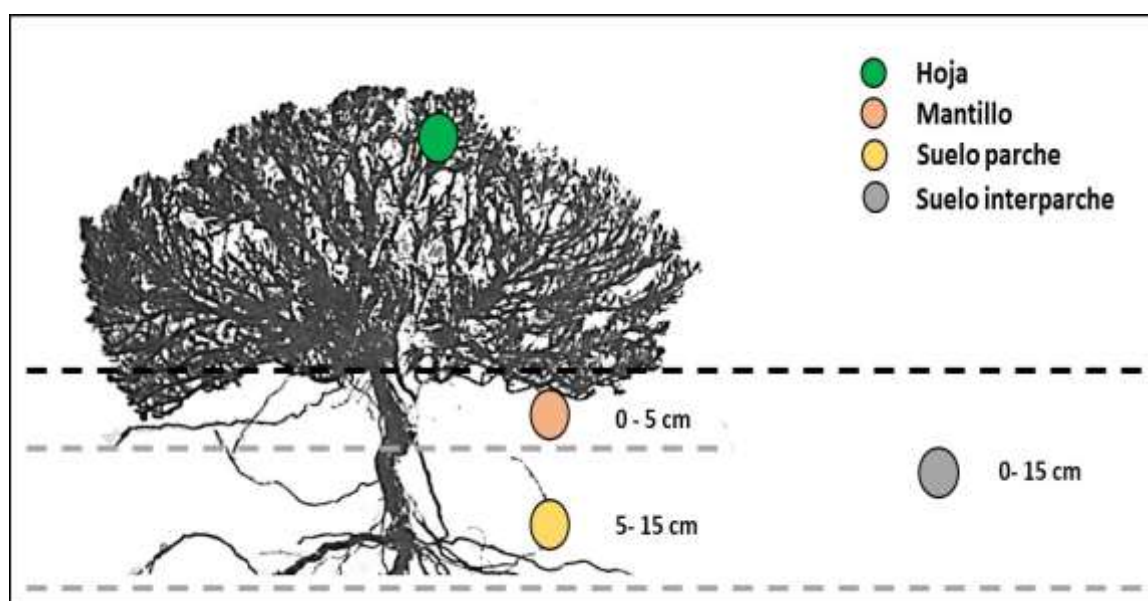
### 6.1.2. Objetivo

El objetivo fue estudiar la participación de *B. tola ssp tola* (pulvinada) y de *S. oreophyton* (no pulvinado) en la dinámica del N, P y C en el sistema planta-suelo, en la Puna Austral.

## 6.2. Materiales y Métodos

### 6.2.1. Conservación y Ciclado de Nutrientes

Para la determinación de los patrones de conservación y ciclado de nutrientes, se seleccionaron 15 ejemplares de *B. tola ssp tola* y de *S. oreophyton* de tamaño y forma similar a la media de las plantas del área de estudio. Se trabajó en 2 ciclos de crecimiento cubriendo un total de 2 estaciones secas y 2 húmedas. En cada fecha de muestreo se cosecharon muestras vegetales y de suelo. Las muestras de hojas fueron colectadas siguiendo la metodología empleada por Carrera *et al.* (2009), se utilizó sólo ramas que presentaron ramificaciones de primer, segundo y tercer orden. Después de cada cosecha, se descartó el tejido deteriorado o seco siguiendo a Defosse *et al.* (1990). Las muestras se secaron en estufa a 60 °C hasta peso constante. Las muestras de suelo consistieron en 3 zonas de recolección: a) mantillo bajo la canopia (entre los primeros 5 cm de suelo), b) suelo bajo la canopia (entre los 5 - 15 cm de profundidad), c) suelo desnudo adyacente (a 30 cm de distancia del borde de la canopia, y a una profundidad entre los 5 - 15 cm de suelo). En cada punto se tomaron 3 submuestras de 500 g cada una aproximadamente (Figura 52). Las muestras se colocaron en bolsas plásticas con cierre hermético con el propósito de evitar la pérdida de agua.



**Figura 52.** Esquema de la metodología de colecta de muestras en campo de *B. tola ssp tola* y *S. oreophyton* durante dos ciclos de crecimiento en la Reserva de Usos Múltiples Don Carmelo

6.2.1.1. *Contenido de carbono*

Para la determinación del contenido de carbono en laboratorio, se empleó la técnica de pérdida por calcinación. Se obtuvo el valor de materia orgánica a partir de la ecuación:

$$\text{Materia orgánica (\%)} = \frac{(\text{Peso estufa} - \text{Peso mufla})}{\text{Peso Inicial de la Muestra}} \times 100$$

La estimación del porcentaje del contenido de carbono en hojas se realizó multiplicando el porcentaje de materia seca por 0,5 de acuerdo a la relación materia seca-carbono propuesta por Isayev *et al* (1993). Para la estimación indirecta del porcentaje de carbono en suelos se siguió la propuesta de la Soil Survey Laboratory de los Estados Unidos, que consiste en dividir el porcentaje de materia seca por 1,724, factor fue propuesto por Van Bemmelen (Tabatabai, 1996).

6.2.1.2. *Contenido de nitrógeno*

Para la determinación del contenido de nitrógeno en hojas y suelo, se empleó la técnica de Kjeldahl en laboratorio. Para calcular el contenido de nitrógeno se aplica la siguiente ecuación:

$$\text{mg nitrógeno} = N \times V \times 14$$

Dónde: N es igual a la normalidad del ácido de valoración; V es igual al volumen de ácido consumido; y 14 es el peso atómico del nitrógeno.

6.2.1.3. *Contenido de fósforo*

Para la determinación del contenido de fósforo en suelos, se utilizó el método de azul de molibdeno (Murphy y Riley, 1962). El método se basa en la producción de un complejo de fosfomolibdato en una solución ácida el cual es reducido por ácido ascórbico para formar un color azul.

6.2.1.4. *Análisis estadísticos*

Para detectar si existen diferencias significativas en los valores de C, N, P dentro de una misma especie (hoja, mantillo, suelo parche, suelo interparche); y entre estaciones (húmeda y

seca) se realizaron análisis de Kruskal-Wallis. Todos los análisis estadísticos fueron realizados mediante el software Insfostat versión 2018.

### 6.3. Resultados

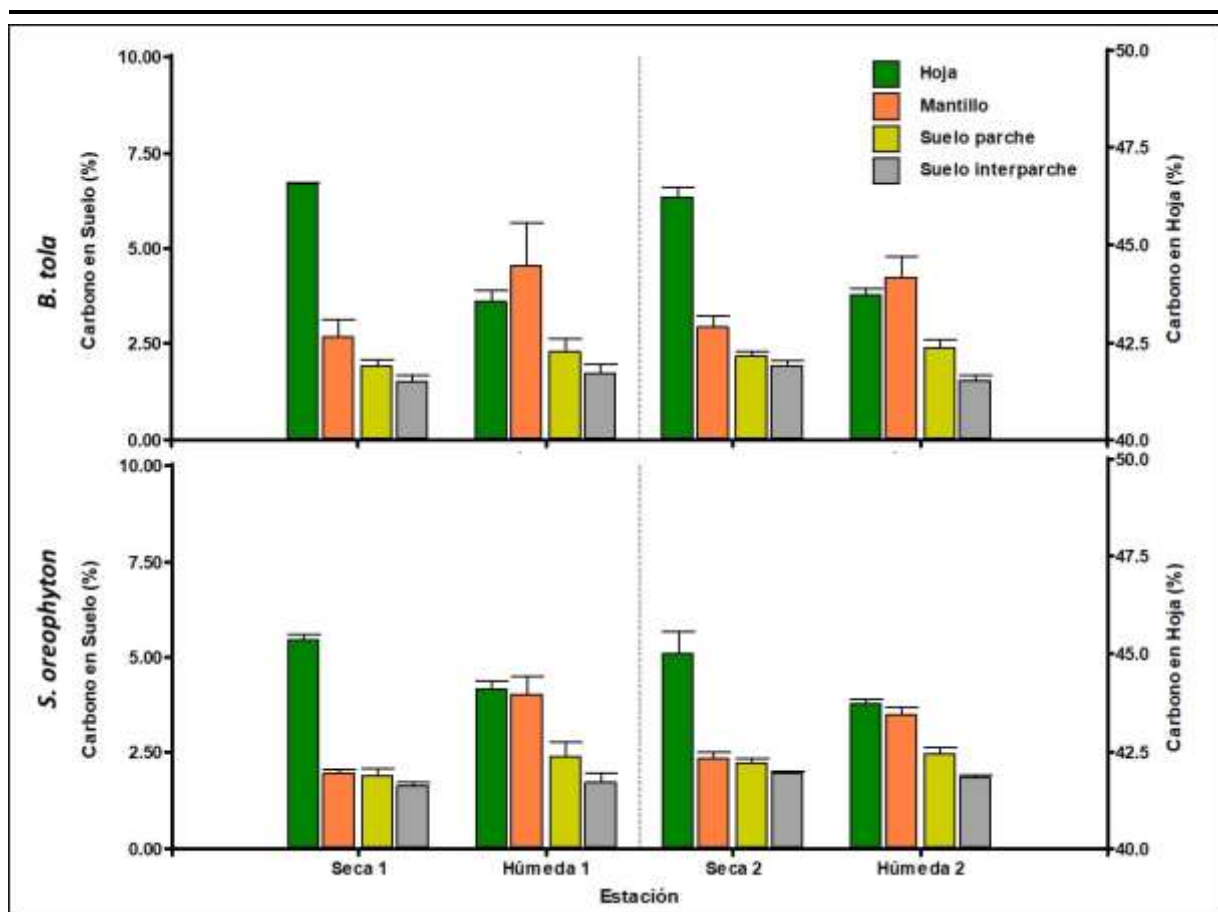
#### 6.3.1. Contenido de carbono

En la Reserva de Usos Múltiples Don Carmelo el contenido de carbono en promedio fue del 45 % en hojas y del 2,6 % en suelos. Por lo general, en *B. tola ssp tola* durante la estación seca, el valor de carbono en hojas fue 1,06 veces menor a la de estación húmeda, mientras que en *S. oreophyton* fue 1,03 veces menor. Con respecto al suelo, en *B. tola ssp tola*, el carbono en mantillo fue 0,70, en suelo 0,92 veces menor y en el Interparche 1,04 veces mayor durante la estación húmeda. En *S. oreophyton* el contenido de carbono en mantillo fue 0,59, en suelo 0,79 veces menor y en Interparche 1,05 veces mayor durante la estación húmeda con respecto a la estación seca (Tabla 12, Figura 53). Se encontraron diferencias significativas para los valores de carbono dentro de una misma bioforma entre estaciones (*B. tola ssp tola*; hoja,  $H = 30,31$ ;  $p < 0,0001$ ; mantillo,  $H = 9,77$ ;  $p = 0,0015$ ; *S. oreophyton*; hoja,  $H = 24,74$ ;  $p = 0,0001$ ; mantillo,  $H = 27,43$ ;  $p = 0,0001$ ; suelo,  $H = 7,85$ ;  $p = 0,0050$ ).

**Ciclos biogeoquímicos**

**Tabla 13.** Análisis descriptivo de los valores de contenido de carbono (%) para hojas, mantillo, suelo, e interparche bajo la incidencia de *B. tola ssp tola* y *S. oreophyton* en la Reserva de Usos Múltiples Don Carmelo

| Bioforma                | Zona        | Estación | n  | Media | e.e. | min. | máx. |
|-------------------------|-------------|----------|----|-------|------|------|------|
| <i>B. tola ssp tola</i> | Hoja        | Húmeda   | 30 | 43,50 | 0,11 | 42,7 | 44,4 |
|                         |             | Seca     | 30 | 46,40 | 0,15 | 44,8 | 46,9 |
|                         | Mantillo    | Húmeda   | 30 | 4,06  | 0,28 | 2,51 | 9,01 |
|                         |             | Seca     | 30 | 2,86  | 0,23 | 1,45 | 4,79 |
|                         | Suelo       | Húmeda   | 30 | 2,26  | 0,11 | 1,36 | 4,32 |
|                         |             | Seca     | 30 | 2,08  | 0,10 | 1,40 | 2,95 |
|                         | Interparche | Húmeda   | 30 | 1,72  | 0,09 | 0,93 | 2,60 |
|                         |             | Seca     | 30 | 1,80  | 0,10 | 1,22 | 2,61 |
| <i>S. oreophyton</i>    | Hoja        | Húmeda   | 30 | 43,8  | 0,06 | 43,4 | 44,6 |
|                         |             | Seca     | 30 | 45,2  | 0,36 | 39,8 | 46,2 |
|                         | Mantillo    | Húmeda   | 30 | 3,70  | 0,11 | 2,97 | 5,87 |
|                         |             | Seca     | 30 | 2,19  | 0,12 | 1,53 | 3,28 |
|                         | Suelo       | Húmeda   | 30 | 2,65  | 0,11 | 1,37 | 3,80 |
|                         |             | Seca     | 30 | 2,10  | 0,11 | 1,21 | 2,90 |
|                         | Interparche | Húmeda   | 30 | 1,74  | 0,06 | 1,01 | 2,43 |
|                         |             | Seca     | 30 | 1,84  | 0,06 | 1,43 | 2,20 |



**Figura 53.** Valores de carbono encontrados en hojas y en el suelo bajo *B. tola ssp tola* y *S. oreophyton*, durante la estación húmeda y seca de dos ciclos de crecimiento. El eje del lado izquierdo corresponde a los a los valores de carbono detectados en suelos (mantillo, suelo parche, suelo interparche), mientras que el del lado derecho corresponde a los valores de carbono encontrados en hojas

Durante la estación seca los valores de carbono en hoja y en mantillo siguieron la escala: *B. tola ssp tola* > *S. oreophyton*; existiendo diferencias significativas (hojas,  $H = 13,81$ ;  $p = 0,0002$ ; mantillo,  $H = 5,26$ ;  $p = 0,0219$ ); mientras que en suelo e interparche siguió la escala *S. oreophyton* > *B. tola ssp tola*. Durante la estación húmeda los valores de carbono en hoja, suelo e interparche siguieron la escala: *S. oreophyton* > *B. tola ssp tola* existiendo diferencias significativas (hojas,  $H = 4,28$ ;  $p = 0,0364$ ; suelo,  $H = 9,26$ ;  $p = 0,0023$ ); mientras que solamente el mantillo siguió la escala *B. tola ssp tola* > *S. oreophyton*.

### 6.3.2. Contenido de Nitrógeno

En la Reserva de Usos Múltiples Don Carmelo el contenido de carbono fue del 0,82 % en hojas y del 0,15 % en suelos. Por lo general, en *B. tola ssp tola* durante la estación seca, el

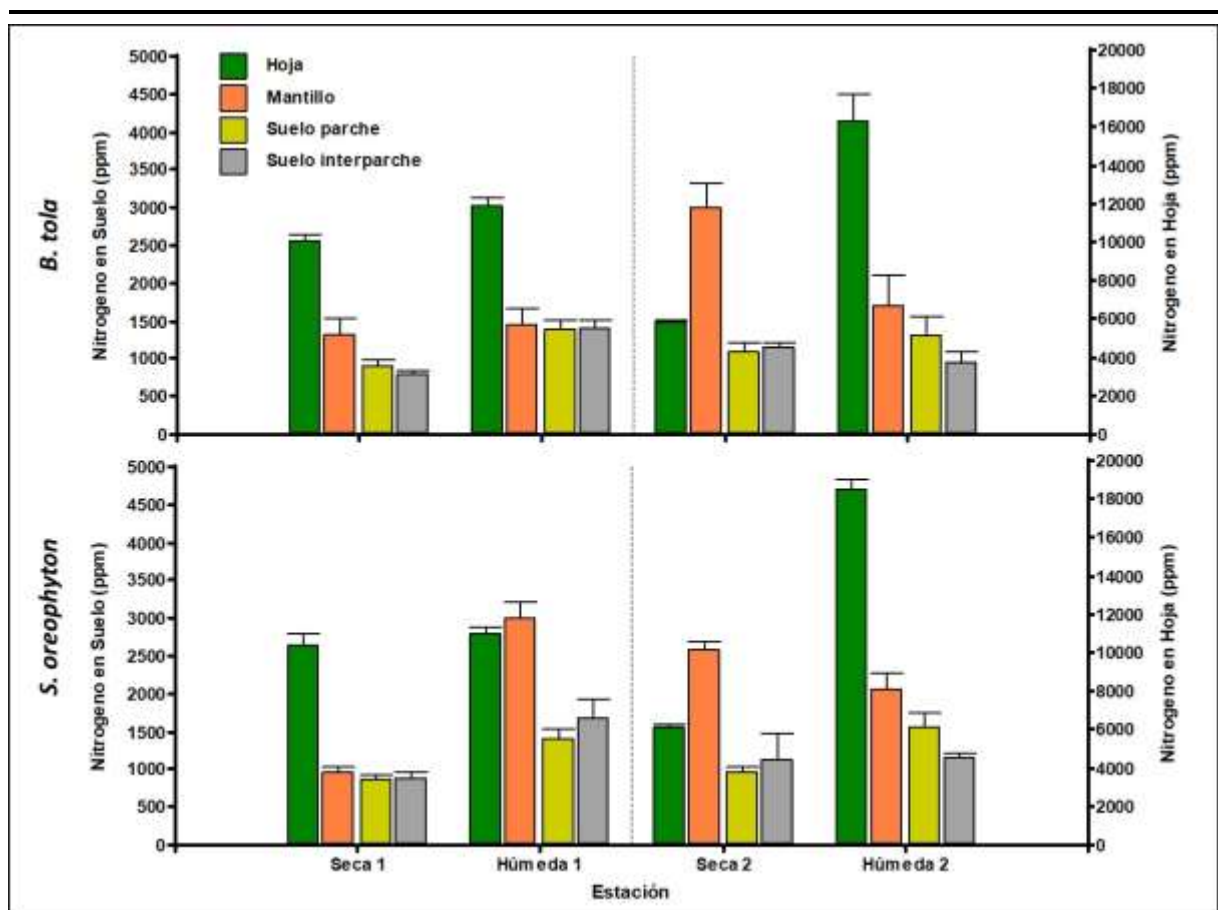


**Ciclos biogeoquímicos**

valor de nitrógeno en hojas fue 1,12 veces menor a la de estación húmeda, mientras que en *S. oreophyton* fue 1,20 veces menor. Con respecto al suelo, en *B. tola ssp tola*, el nitrógeno en mantillo fue 0,84 veces menor y en el suelo 1,31 veces, e Interparche 1,21 veces mayor durante la estación húmeda. En *S. oreophyton* el contenido de nitrógeno en mantillo fue 1,04, en suelo 1,58, y en interparche 1,40 veces mayor durante la estación húmeda con respecto a la estación seca (Tabla 13, Figura 54). Se encontraron diferencias en el suelo bajo ambas bioformas entre estaciones (*B. tola ssp tola*; suelo,  $H = 3,62$ ,  $p < 0,0469$ ; *S. oreophyton*; suelo,  $H = 13,43$ ;  $p = 0,0002$ ).

**Tabla 14.** Análisis descriptivo de los valores de nitrógeno (ppm) para hojas, mantillo, suelo, interparche bajo la incidencia de *B. tola ssp tola* y *S. oreophyton* en la Reserva de Usos Múltiples Don Carmelo

| Bioforma                | Estación | Variable      | n  | Media   | E.E.    | Mínimo | Máximo |
|-------------------------|----------|---------------|----|---------|---------|--------|--------|
| <i>B. tola ssp tola</i> | Húmeda   | Hoja          | 30 | 8310,59 | 1364,69 | 2016   | 23010  |
|                         | Seca     |               | 30 | 7384,00 | 564,39  | 5320   | 11500  |
|                         | Húmeda   | Mantillo      | 30 | 2082,67 | 204,13  | 812    | 5152   |
|                         | Seca     |               | 30 | 2450,24 | 297,61  | 756    | 4872   |
|                         | Húmeda   | Suelo         | 30 | 1362,67 | 112,70  | 630    | 3052   |
|                         | Seca     |               | 30 | 1036,33 | 84,22   | 616    | 1960   |
|                         | Húmeda   | suelo Desnudo | 30 | 1249,77 | 101,60  | 588    | 2128   |
|                         | Seca     |               | 30 | 1031,20 | 61,61   | 700    | 1358   |
| <i>S. oreophyton</i>    | Húmeda   | Hoja          | 30 | 9468,08 | 1521,48 | 1680   | 21618  |
|                         | Seca     |               | 30 | 7875,63 | 586,86  | 5460   | 12200  |
|                         | Húmeda   | Mantillo      | 30 | 2060,19 | 119,96  | 1148   | 3528   |
|                         | Seca     |               | 30 | 1969,63 | 214,56  | 756    | 3304   |
|                         | Húmeda   | Suelo         | 30 | 1463,00 | 106,04  | 700    | 2744   |
|                         | Seca     |               | 30 | 0925,63 | 45,20   | 672    | 1260   |
|                         | Húmeda   | suelo Desnudo | 30 | 1474,65 | 169,16  | 700    | 4060   |
|                         | Seca     |               | 30 | 1047,44 | 204,00  | 644    | 4060   |



**Figura 54.** Valores de nitrógeno encontrados en hojas y en el suelo bajo *B. tola* ssp *tola* y *S. oreophyton*, durante la estación húmeda y seca de dos ciclos de crecimiento. El eje del lado izquierdo corresponde a los valores de nitrógeno detectados en suelos (mantillo, suelo parche, suelo interparche), mientras que el eje del lado derecho corresponde a los valores de nitrógeno encontrados en hojas

Durante la estación seca los valores de nitrógeno en hoja, mantillo, y interparche siguieron la escala: *S. oreophyton* > *B. tola* ssp *tola*; no existiendo diferencias significativas; mientras que solamente en suelo siguió la escala *B. tola* ssp *tola* > *S. oreophyton*. Durante la estación húmeda los valores de carbono en hoja, e interparche siguieron la escala: *S. oreophyton* > *B. tola* ssp *tola* no existiendo diferencias significativas; mientras que en mantillo y suelo siguió la escala *B. tola* ssp *tola* > *S. oreophyton*.

### 6.3.3. Contenido de Fósforo

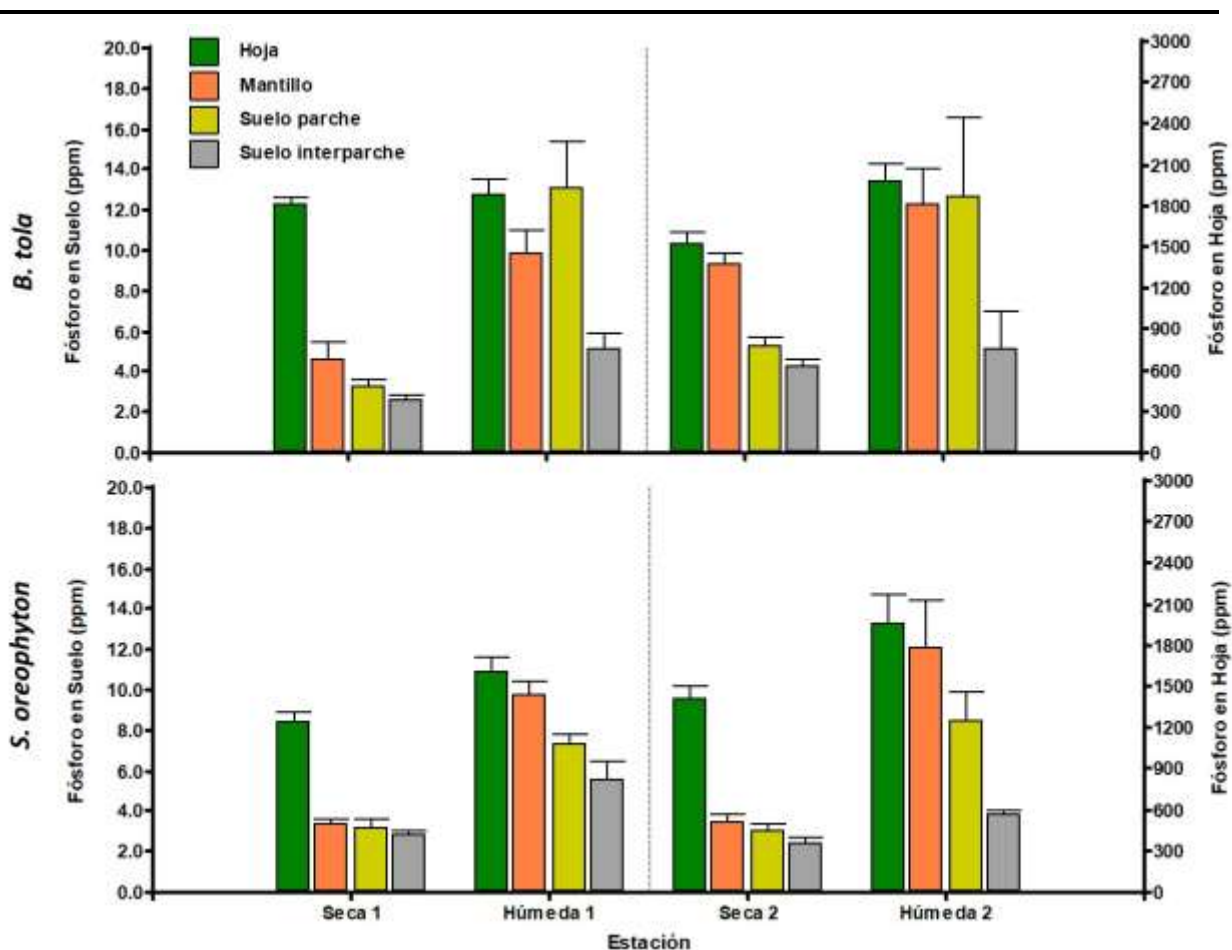
En la Reserva de Usos Múltiples Don Carmelo el contenido de fósforo fue del 0,16 % en hojas y del 0,0006 % en suelos. Por lo general, en *B. tola* ssp *tola* durante la estación seca, el valor de fósforo en hojas fue 0,84 veces menor a la de estación húmeda, mientras que en *S.*

## Ciclos biogeoquímicos

*oreophyton* fue 0,77 veces menor. Con respecto al suelo, en *B. tola ssp tola*, el fósforo en mantillo fue 0,72, en el suelo 0,35, e Interparche 0,73 veces mayor durante la estación húmeda. En *S. oreophyton* el contenido de fósforo en mantillo fue 0,32, en suelo 0,39, y en interparche 0,52 veces mayor durante la estación húmeda con respecto a la estación seca (Tabla 14, Figura 55). Se encontraron diferencias significativas en los niveles de fósforo en hoja y suelo en *B. tola ssp tola* y en hoja, mantillo, suelo e interparche en *S. oreophyton* entre estaciones (*B. tola ssp tola*; hoja,  $H = 4,91$ ;  $p = 0,0263$ ; suelo,  $H = 18,00$ ;  $p = 0,0001$ ; *S. oreophyton*; hoja,  $H = 7,26$ ;  $p = 0,0068$ ; mantillo,  $H = 27,64$ ;  $p = 0,0001$ ; suelo,  $H = 27,92$ ;  $p = 0,0001$ ; interparche,  $H = 22,34$ ;  $p = 0,0001$ ).

**Tabla 15.** Análisis descriptivo de los valores de fósforo (ppm) para hojas, mantillo, suelo, interparche bajo la incidencia de *B. tola ssp tola* y *S. oreophyton* en la Reserva de Usos Múltiples Don Carmelo

| Bioforma                | Estación | Variable      | n  | Media   | e.e.   | mínimo  | máximo  |
|-------------------------|----------|---------------|----|---------|--------|---------|---------|
| <i>B. tola ssp tola</i> | Húmeda   | Hoja          | 30 | 1957,14 | 81,72  | 1300,00 | 2600,00 |
|                         | Seca     |               | 30 | 1652,23 | 69,35  | 1167,32 | 2072,83 |
|                         | Húmeda   | Mantillo      | 30 | 10,72   | 0,99   | 4,16    | 19,12   |
|                         | Seca     |               | 30 | 7,76    | 0,73   | 2,51    | 12,38   |
|                         | Húmeda   | Suelo         | 30 | 12,96   | 1,95   | 3,56    | 39,60   |
|                         | Seca     |               | 30 | 4,65    | 0,39   | 2,43    | 8,40    |
|                         | Húmeda   | Suelo Desnudo | 30 | 5,10    | 0,82   | 2,00    | 21,40   |
|                         | Seca     |               | 30 | 3,75    | 0,29   | 2,11    | 5,64    |
| <i>S. oreophyton</i>    | Húmeda   | Hoja          | 30 | 1773,08 | 104,15 | 200,00  | 2500,00 |
|                         | Seca     |               | 30 | 1369,71 | 65,84  | 911,42  | 1925,20 |
|                         | Húmeda   | Mantillo      | 30 | 10,66   | 0,99   | 4,12    | 30,60   |
|                         | Seca     |               | 30 | 3,44    | 0,23   | 1,69    | 4,79    |
|                         | Húmeda   | Suelo         | 30 | 7,77    | 0,61   | 4,04    | 16,72   |
|                         | Seca     |               | 30 | 3,08    | 0,25   | 1,68    | 4,64    |
|                         | Húmeda   | Suelo Desnudo | 30 | 4,90    | 0,59   | 2,68    | 13,05   |
|                         | Seca     |               | 30 | 2,57    | 0,17   | 1,52    | 3,96    |



**Figura 55.** Valores de fósforo encontrados en hojas y en el suelo bajo *B. tola ssp tola* y *S. oreophyton*, durante la estación húmeda y seca de dos ciclos de crecimiento. El eje del lado izquierdo corresponde a los valores de fósforo detectados en suelos (mantillo, suelo parche, suelo interparche), mientras que el eje del lado derecho corresponde a los valores de fósforo encontrados en hojas

Durante la estación seca los valores de nitrógeno en hoja, mantillo, suelo e interparche siguieron la escala: *B. tola ssp tola* > *S. oreophyton*; encontrándose diferencias significativas (hojas,  $H = 6,6$ ;  $p = 0,01$ ; mantillo,  $H = 14,1$ ;  $p = 0,0002$ ; suelo,  $H = 9,26$ ;  $p = 0,0023$ ; interparche,  $H = 7,7$ ;  $p = 0,0053$ ). Durante la estación húmeda los valores de nitrógeno en hoja, mantillo, suelo e interparche siguieron la misma escala: *B. tola ssp tola* > *S. oreophyton*, existiendo diferencias significativas solamente en suelo e interparche (suelo,  $H = 4,53$ ;  $p = 0,0332$ ; interparche,  $H = 4,91$ ;  $p = 0,0265$ ).

#### 6.4. Discusión

La concentración de nutrientes tanto en *Baccharis tola ssp tola* como en *S. oreophyton*, siguió el mismo patrón estacional siendo mayor durante la estación húmeda y menor durante

la estación seca. Con la disminución de las precipitaciones y la temperatura, los procesos biológicos implicados en los flujos de C y N pueden verse afectados debido a la limitación de humedad, lo que ocasiona un menor contenido de C y N en los suelos. En contraste con el C y N, el aumento en los valores de P en el suelo se ve menos afectado por los procesos biológicos, pero sí por la meteorización de las rocas (Chapin *et al.*, 2002).

Las hojas de *B. tola* ssp *tola* se caracterizan por poseer mayores valores de C y P que las hojas de *S. oreophyton*, las cuales poseían valores más altos de N. Por lo general la relación de C:N en hojas refleja los gastos estructurales de la planta para producir fotoasimilados (Körner y Renhardt, 1987). Estas relaciones en las plantas dependen principalmente de la fotosíntesis y de la síntesis de compuestos para el crecimiento (Tan y Wang, 2016). Los arbustos perennes no tienen que renovar todos los años la superficie fotosintéticas (Hadley y Bliss, 1964). Cada hoja, que por lo general perdura de 2 a 4 años (Bliss, 1971), y posee mayores relaciones C:N debido a que luego de la estación de mayor actividad fotosintética (donde las hojas poseen mayores concentraciones de nitrógeno) actúan como sumideros de los fotoasimilados (mayores concentraciones de hidratos de carbono) (Billings, 1974). Estas mayores concentraciones de carbono permanecen en la hoja madura, y sirven como centros de reserva para el suministro durante el próximo periodo de crecimiento (Dickmann y Kozlowski, 1970). Mientras que en arbustos caducifolios, existe un gran costo en el remplazo anual de sus sistemas fotosintéticos (Monsi, 1968). Si la temporada es corta, las condiciones climáticas pueden reducir significativamente las reservas de carbohidratos disponibles (Fonda y Bliss, 1966; Kimura, 1969; Mooney, 1972). El N en planta varía significativamente entre grupos funcionales (Adler *et al.*, 2014; Güsewell, 2004; Yang *et al.*, 2015). En ambas bioformas estudiadas se encontró, en base a las relaciones estequiométricas N:P a nivel foliar (6 para *B. tola* ssp *tola* y 8 para *S. oreophyton*) que el factor limitante es el nitrógeno (relaciones menores a 16) (Aerts y Chapin, 2000; Koerselman y Meuleman, 1996). Estos resultados contrastan con otros trabajos en donde se establece que las plantas árticas y alpinas se caracterizan por poseer altas concentraciones de nitrógeno (Chapin *et al.*, 1987; Körner *et al.*, 1989). Las alteraciones en la estequiometría foliar C:N:P son específicas de cada especie, es decir, algunas especies muestran concentraciones de nutrientes proporcionales a la fuente de recurso (plasticidad), mientras que otras se caracterizan por nutrientes regulados de manera independiente de la disponibilidad cambiante de los nutrientes en el suelo (homeostasis) (Sterner y Elser, 2002; Zhang *et al.*, 2015;

Zhu *et al.*, 2012). *B. tola ssp tola* posee niveles más estables de nutrientes en sus hojas a lo largo de las dos estaciones de crecimiento, sin embargo, en *B. tola ssp tola* como en *S. oreophyton* las concentraciones de N, P están directamente relacionadas con los niveles de N, P en el suelo, mientras que los niveles de C foliar están inversamente relacionados con el C en el suelo.

El contenido de nutrientes en suelo en los parches bajo *B. tola ssp tola* y *S. oreophyton* presentó mayores valores que los encontrados en suelo desnudo. La disminución de nitrógeno en el suelo se relaciona con la abundancia natural de isotopos de N con el aumento de las precipitaciones (Jiao *et al.*, 2016). Durante la estación seca, los valores más altos de N se encontraron en *B. tola ssp tola*, mientras que los valores más altos durante la estación húmeda se encontraron en *S. oreophyton*. Por su parte el C fue mayor en *S. oreophyton*, y el P fue siempre mayor en *B. tola ssp tola*.

El contenido de nitrógeno es el factor limitante en el crecimiento de plantas (Feustel *et al.*, 1959; Bliss, 1962; Everett y Brown, 1982; Kent *et al.*, 2018). Sin embargo, en los ambientes fríos de montaña, las bajas temperaturas del suelo repercuten en la disponibilidad de N (MacDonald *et al.*, 2008). Ruthsatz (1978) estableció que las plantas en cojín poseían la capacidad de aumentar el reciclaje de algunos nutrientes, y se efecto se daba principalmente durante la estación seca. *B. tola ssp tola* posee la capacidad de disminuir las condiciones adversas del ambiente. El aumento de la temperatura del suelo, posibilita la mayor actividad microbiana, con una mayor descomposición de la materia orgánica, dando lugar a un aumento en la mineralización de N ( Ross *et al.*, 1997; Hartley *et al.*, 1999; Schimel *et al.*, 2004; Jefferies *et al.*, 2010; Morgner *et al.*, 2010; Li *et al.*, 2016). Este efecto también fue demostrado durante periodos de gran cobertura de nieve, donde a mayor capa de nieve, mayor actividad microbiana, mayor escape de CO<sub>2</sub> (Walker *et al.*, 1999) y mayor temperatura del suelo respecto al ambiente. Williams *et al* (1998) encontró que el aumento en la capa de nieve resulta en una mayor mineralización de N, un aumento en el flujo de N<sub>2</sub>O y en un aumento de la nitrificación neta. Si a este efecto se le suma que la Cordillera de los Andes se caracteriza por ser una zona con baja concentración de nitrógeno total (0,015-0,038 %) (Squeo *et al.*, 1993), en suelos con alto pH se esperaría un desarrollo de nódulos de bacterias en las raíces de plantas, lo que le permitiría fijar el N<sub>2</sub> atmosférico (Salisbury y Ross, 1978; Kuiper y Lapré, 2004).

Por su parte, el alto contenido de carbono en el suelo se debe principalmente a que la Cordillera de los Andes es un ambiente con tendencia reductora, con tasas de descomposición

---

de la materia orgánica muy lenta conservando los restos vegetales su estructura, aun en profundidad (Martínez Carretero y Méndez, 1992). Esta hipótesis puede ser explicada en base a los altos valores de la relación C:N en suelos, donde valores mayores a 12 indican un proceso de lenta descomposición (*B. tola ssp tola* 18 vs. *S. oreophyton* 20 vs. suelo desnudo 15). Los altos valores encontrados se pueden deber principalmente a la combinación de dos factores, el primero debido una elevada concentración de C en los suelos bajo las plantas, la cual eleva los valores de la relación; y la segunda a la mayor presencia de especies anuales durante la temporada favorable en el interparche.

Con respecto al fósforo, su utilización es fundamental en los procesos de fotosíntesis, transferencia de energía, y la síntesis y degradación de hidratos de carbono. En esta tesis solo se consideró el fósforo total presente en los suelos, por lo que no se puede indagar sobre su utilización por plantas. Sin embargo, independientemente de la bioforma en estudio, la concentración de P aumentó durante la temporada húmeda y disminuyó durante la temporada seca. Las principales fuentes de variación del P son la temperatura media anual y el tipo de vegetación presente (Tan y Wang, 2016). En condiciones de altura, una menor temperatura y una mayor precipitación aceleran la erosión de rocas a través de un fuerte ciclo de congelamiento y descongelamiento. Sin embargo, bajos niveles de P en zonas de interparche pueden ser asociados a un proceso de lixiviación en suelos con pendiente. Por lo tanto, el P disponible podría disminuir al aumentar las precipitaciones. La influencia combinada de este proceso junto con la pendiente del sistema podría explicar las bajas concentraciones de P en estos sistemas (Aerts y Chapin III, 2000; Tan y Wang, 2016).

### 4.3. Conclusiones

Se acepta la hipótesis de que la morfología de la planta impacta en el ciclo del C, N, y P. Tanto en *B. tola ssp tola* como en *S. oreophyton* la demanda de nutrientes resultó acorde a la temporada de crecimiento y la persistencia de sus hojas. En *S. oreophyton*, arbusto caducifolio, posee una marcada estacionalidad en las concentraciones, mientras que en *B. tola ssp tola*, arbusto perenne, posee valores estables de C, N, y P que podrían ser explicados por su baja tasa de crecimiento. Por otra parte, una alta relación C:N en los parches de *B. tola ssp tola* arroja dos hipótesis contrastantes, la primera es la existencia de una baja tasa de descomposición en estos ambientes, y la segunda referida a la capacidad de atrapar grandes cantidades de materia orgánica en su interior. La combinación de ambas hipótesis para este sistema podría ser la principal causa de la relación C:N. Sin embargo, la existencia de menores relaciones C:N en *S. oreophyton* y mayores relaciones en suelo desnudo con respecto a *B. tola ssp tola*,

## Capítulo VI

---

necesitarían de la comprensión de como la calidad de los restos vegetales, así como los procesos que influyen en la tasa de descomposición, determinan el ciclado C, N, P en estos ambientes.



---

## CAPÍTULO VII

# Conclusiones generales



### 7.1. Conclusiones generales

La tesis doctoral realizada tuvo como hipótesis general que existe una estrecha relación entre la morfología de la planta y las condiciones ambientales a nivel de micrositio, ejerciendo esta relación un control sobre las propiedades físico-químicas del suelo, y de la dinámica del C, N y P en el sistema planta-suelo. Para responder estas hipótesis se trabajó con *Baccharis tola* ssp *tol*, arbusto perenne pulvinado, y con *Senecio oreophyton*, arbusto caducifolio de copa cerrada, no pulvinado, que representaron: morfologías vegetales distintas y de fácil reconocimiento; y la mayor biomasa vegetal en el sistema estudiado.

Ambas morfologías presentan valores similares en la asignación de recursos entre la parte aérea y la subterránea, pero difieren en cuanto a la asignación entre hojas y tallo. La forma pulvinada, de hoja persistente, muestra estrategia de *tolerancia* al estrés, mantenimiento un alto valor de materia seca en hojas durante todo el año. La planta no pulvinada, de hoja caduca, muestra una estrategia de *resistencia* al estrés con un remplazo anual de sus sistemas fotosintéticos durante la estación húmeda, acompañado de un volumen foliar que responde al nivel de las precipitaciones.

Por otra parte, la morfología pulvinada, genera condiciones reduciendo la velocidad del viento en la canopia de la planta, lo cual favorece mayores condiciones de humedad, un amortiguamiento de las temperaturas, y una baja radiación en su interior; siendo su canopia sitios con *condiciones microambientales diferentes* a las condiciones del ambiente exterior. Por otro lado, los arbustos no pulvinados, realizan solo una *disminución de las condiciones ambientales* en la canopia en relación con el exterior.

En este sentido, el viento surge como factor ambiental relevante de este sistema. Cada morfología posee una respuesta aerodinámica diferente. En la forma pulvinada, a bajas velocidades del viento ocurren microturbulencias principalmente a nivel de hojas, mientras que a altas velocidades (10 m/s) las microturbulencias se aproximan generando una capa más uniforme que permite que el viento por sobre ella se comporte como de flujo laminar y sin burbujas de recirculación. En el arbusto de copa cerrada, forma no pulvinada, se genera un frente de choque al viento y las microturbulencias a nivel de hoja aumentan con el incremento de la velocidad del viento, generando burbujas de recirculación en la canopia; además, en la base del tallo, y en la parte posterior, se genera un vórtice con incremento de la velocidad del viento y mayor fuerza de arrastre.

## Conclusiones Generales

---

A nivel de suelo, en la forma no pulvinada las propiedades físico-químicas se relacionan a la estación, siendo los valores de materia orgánica, humedad y pH mayores durante la estación húmeda y menores durante la estación seca. En la morfología pulvinada, su forma compacta permite la retención de partículas de suelo, y este proceso es sensible a las precipitaciones. En ciclos húmedos, en donde el agente modulador es el agua (movimiento de arena), la canopia tiende a tener una textura preferentemente arenosa, lo cual disminuye el porcentaje de materia orgánica, la humedad y el pH en la canopia con un consiguiente aumento de la conductividad eléctrica. Mientras que, en ciclos secos donde el agente modulador es el viento, el suelo de la canopia tiende a tener una textura preferentemente franco-arenosa, un aumento de la materia orgánica, la humedad y el pH, con una disminución de la conductividad eléctrica del suelo.

La Puna Austral se caracteriza por poseer una muy lenta recirculación de nutrientes, dado por una baja tasa de crecimiento de las plantas y una baja tasa de descomposición de la materia orgánica del suelo. La forma pulvinada presenta mayores valores de C, N, y P en los suelos bajo la canopia en relación al suelo bajo arbustos no pulvinados. Mientras que en hojas los contenidos de estos nutrientes muestran una marcada estacionalidad en plantas no pulvinadas, en plantas pulvinadas no se encontraron variaciones a lo largo de las estaciones siendo los valores de nutrientes estables.

Para finalizar, se acepta la hipótesis general de la importancia de la morfología de la planta como moduladora de la interacción con el ambiente. En arbustos no pulvinados, en este caso de copa cerrada, su morfología le permite generar microclimas en su interior, que resultan en disminuciones de las condiciones ambientales del exterior de la canopia. En arbustos pulvinados, su estructura compacta permite generar microclimas con condiciones diferentes al exterior. A su vez, su morfología compacta permite la acumulación de partículas del sistema, una mayor materia orgánica del suelo y por consiguiente una mayor retención de humedad. La suma de estas características microambientales, una mayor humedad y materia orgánica del suelo, incrementan la fertilidad del suelo que se refleja en los niveles de C, N, P. Estas condiciones descriptas bajo la canopia de arbustos permiten establecer la importancia de la vegetación pulvinada como ingeniera del ecosistema.

### 7.2. Propuestas de investigación

Los objetivos generales y específicos planteados en este trabajo de investigación han sido desarrollados en su totalidad, a partir de ello se han generado nuevos temas a desarrollar en futuras investigaciones, tales como:

- Evaluar de la capacidad de las diferentes bioformas vegetales en contribuir al desarrollo del banco de semillas.
- Evaluar la incidencia de la vegetación pulvinada en la actividad microbiana y en la tasa de descomposición de la materia orgánica del suelo.
- Estudiar las interacciones planta-planta en las diferentes bioformas vegetales, examinando el papel de las plantas pulvinadas como nodrizas para otras especies.
- Estudiar el uso potencial de las diferentes bioformas vegetales en la restauración de ambientes de montaña.
- Evaluar la contribución de cada morfología al banco de semillas.
- Evaluar la tasa de descomposición del mantillo en cada morfología.
- Evaluar la tasa de infiltración bajo la canopia de cada morfología respecto al suelo desnudo.
- Estudiar la tasa de transferencia térmica entre las hojas y la raíz.
- Determinar la firma espectral a nivel específico de ambas morfologías.
- Estudiar la microfauna asociada a cada morfología.

---

# **Bibliografía**

---

### Bibliografía

- Acosta-Mireles, M., Vargas-Hernández, J., Velázquez-Martínez, A., Etchevers-Barra, J.D., 2002. Estimación de la Biomasa Aérea Mediante el uso de Relaciones Alométricas en Seis Especies de Arbóreas en Oaxaca, México. *Agrociencia* 36, 725–736.
- Adler, P.B., Salguero-Gomez, R., Compagnoni, A., Hsu, J.S., Ray-Mukherjee, J., Mbeau-Ache, C., Franco, M., 2014. Functional Traits Explain Variation in Plant Life History Strategies. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 111, 740–745.
- Aerts, R., Chapin III, F.S., 2000. The Mineral Nutrition of Wild Plants Revisited: A Re-Evaluation of Processes and Patterns. *Adv. Ecol. Res.* 30, 1–67.
- Aguiar, M.R., Sala, O.E., Aguiar, M.R., 1994. Competition, Facilitation, Seed Distribution and the Origin of Patches in a Patagonian Steppe. *Oikos* 70, 26.
- Aguiar, M.R., Soriano, A., Sala, O.E., 1992. Competition and Facilitation in the Recruitment of Seedlings in Patagonian Steppe. *Funct. Ecol.* 6, 66–70.
- Aguiar, R., Collares-Pereira, M., 1992. Statistical Properties of Hourly Global Radiation. *Sol. Energy* 48, 157–167.
- Allen, L.H., 1968. Turbulence and Wind Speed Spectra within a Japanese Larch Plantation. *J. Appl. Meteorol.* 7, 73–78.
- Alliende, M., Hoffmann, A., 1985. Plants Intruding *Laretia acaulis* (Umbelliferae), a High Andean Cushion Plant. *Vegetatio* 60, 151–156.
- Ancibor, E., 1971. Estudio Anatómico y Morfológico de una Crucífera Andina en Cojín: *Lithodroma mendocinensis*. *Darwiniana* 3/4, 519–561.
- Archibald, S., Bond, W.J., 2003. Growing Tall Vs Growing Wide: Tree Architecture and Allometry of *Acacia karroo* in Forest, Savanna, and Arid Environments. *Oikos* 102, 3–14.
- Armesto, J.J., Arroyo, M.K., Villagran, C., 1980. Altitudinal Distribution, Cover and Size Structure of Unmelliferous Cushion Plants in the High Andes of Central Chile. *Acta Ecol.*
- Arnone, J.A., Bohlen, P.J., 1998. Stimulated N<sub>2</sub>O Flux from Intact Grassland Monoliths After Two Growing Seasons Under Elevated Atmospheric CO<sub>2</sub>. *Oecologia* 116, 331–335.
- Aylor, D.E., Wang, Y., Miller, D.R., 1993. Intermittent Wind Close to the Ground Within a Grass Canopy. *Boundary-Layer Meteorol.* 66, 427–448.
- Baptist, F., Yoccoz, N.G., Choler, P., 2010. Direct and Indirect Control by Snow Cover Over Decomposition in Alpine Tundra Along a Snowmelt Gradient. *Plant Soil* 328, 397–410.

## Bibliografía

---

- Belcher, S.E., Harman, I.N., Finnigan, J.J., 2012. The Wind in the Willows: Flows in Forest Canopies in Complex Terrain. *Annu. Rev. Fluid Mech.* 44, 479–504.
- Beniston, M., 1994. *Mountain Environment in Changing Climates*. 397 pag. London, UK. Press Routledge
- Bertness, M.D., Callaway, R.M., 1994. Positive Interactions in Communities: A Post-Cold War Perspective. *Trends Ecol. Evol.* 9, 191–193.
- Billings, W.D., 1973. Arctic and Alpine Vegetation: Similarities, Differences, and Susceptibility to Disturbance. *Bioscience* 23, 697–704.
- Billings, W.D., 1974. Adaptations and Origins of Alpine Plants. *Arct. Alp. Res.* 6, 129.
- Billings, W.D., Bliss, L.C., 1959. An Alpine Snowbank Environment and Its Effects on Vegetation, Plant Development, and Productivity. *Ecology* 40, 388–397.
- Billings, W.D., Mooney, H.A., 1968. The Ecology of Arctic and Alpine Plants. *Biol. Rev.* 43, 481–529.
- Blackburn, P., Petty, J.A., Miller, K.F., 1988. An Assessment of the Static and Dynamic Factors Involved in Windthrow. *Forestry* 61, 29–43.
- Bliss, L., 1962. Adaptations of Arctic and Alpine Plants to Environmental Conditions. *Arctic* 15, 117–144.
- Bliss, L.C., 1956. A Comparison of Plant Development in Microenvironments of Arctic and Alpine Tundra. *Ecol. Monogr.* 26, 303–337.
- Bliss, L.C., 1971. Arctic and Alpine Plant Life Cycles. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 2, 405–438.
- Bliss, L.C., Peterson, K.M., 1992. Plant Succession, Competition, and the Physiological Constraints of Species in the Arctic, in: Chapin, S. (Ed.), *Arctic Ecosystems in a Changing Climate*. Elsevier, pp. 111–136.
- Bloom, A.J., Chapin, F.S., Mooney, H.A., 1985. Resource Limitation in Plants-An Economic Analogy. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 16, 363–392.
- Brown, S., Gillespie, A., Lugo, A., 1989. Biomass Estimation Methods for Tropical Forests with Applications to Forest Inventory Data. *For. Sci.* 35, 881–902.
- Cabrera, A.L., Willink, A., 1973. *Biogeografía de América Latina*. . Monogr. 13, Serie Bioógica OEA.
- Callaghan, T. V., 1987. Plant Population Processes in Arctic and Boreal Regions. *Ecol. Bull. Research* i, 58–68.

## Bibliografía

---

- Callaghan, T., Emanuelsson, U., 1985. Population Structure and Processes of Tundra Plants and Vegetation, in: White, J. (Ed.), Handbook of Vegetation Science. The Population Structure of Vegetation. Springer, Dordrecht, pp. 399–439.
- Callaway, R., Walker, L., 1997. Competition and Facilitation: A Synthetic Approach to Interactions in Plant Communities. *Ecology* 78, 1958–1965.
- Callaway, R.M., 1998. Are Positive Interactions Species-Specific? *Oikos* 82, 202.
- Čapek, P., Manzoni, S., Kaštovská, E., Wild, B., Diáková, K., Bárta, J., Schneckner, J., Biasi, C., Martikainen, P.J., Alves, R.J.E., Guggenberger, G., Gentsch, N., Hugelius, G., Palmtag, J., Mikutta, R., Shibistova, O., Urich, T., Schleper, C., Richter, A., Šantrůčková, H., 2018. A Plant–Microbe Interaction Framework Explaining Nutrient Effects on Primary Production. *Nat. Ecol. Evol.* 2, 1588–1596.
- Carrera, A.L., Mazzarino, M.J., Bertiller, M.B., del Valle, H.F., Carretero, E.M., 2009. Plant Impacts on Nitrogen and Carbon Cycling in the Monte Phytogeographical Province, Argentina. *J. Arid Environ.* 73, 192–201.
- Castellanos, J., Jaramillo, V.J., Sanford, R.L., Kauffman, J.B., 2001. Slash-And-Burn Effects on Fine Root Biomass and Productivity in a Tropical Dry Forest Ecosystem in México. *For. Ecol. Manage.* 148, 41–50.
- Cavieres, L., Arroyo, M.T.K., Peñaloza, A., Molina-Montenegro, M., Torres, C., 2002. Nurse Effect of *Bolax gummifera* Cushion Plants in the Alpine Vegetation of the Chilean Patagonian Andes. *J. Veg. Sci.* 13, 547–554.
- Cavieres, L., Badano, E., Sierra-Almeida, A., Gómez-González, S., Molina-Montenegro, M., 2006. Positive Interactions Between Alpine Plant Species and the Nurse Cushion Plant *Laretia acaulis* do Not Increase with Elevation in the Andes of Central Chile. *New Phytol.* 169, 59–69.
- Cavieres, L., Peñaloza, A., Papic, C., Tambutti, M., 1998. Efecto Nodriza de *Laretia acaulis* (Umbelliferae) en Plantas de la Zona Alto-Andina de Chile Central. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 71, 337–347.
- Cavieres, L., Quiroz, C.L., Molina-Montenegro, M.A., Muñoz, A.A., Pauchard, A., 2005. Nurse Effect of the Native Cushion Plant *Azorella monantha* on the Invasive Non-Native *Taraxacum officinale* in the High-Andes of Central Chile. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 7, 217–226.



## Bibliografía

---

- Chabot, B., Mooney, H.A., 1985. *Physiological Ecology of North American Plant Communities*. Springer Netherlands, Dordrecht.
- Chabot, B.F., Billings, W.D., 1972. *Origins and Ecology of the Sierran Alpine Flora and Vegetation*. *Ecol. Monogr.* 42, 163–199.
- Chambers, J.C., MacMahon, J.A., Brown, R.W., 1990. *Alpine Seedling Establishment: The Influence of Disturbance Type*. *Ecology* 71, 1323–1341.
- Chapin, F., Körner, C., 1995. *Arctic and Alpine Biodiversity: Patterns, Causes and Ecosystem Consequences*, Vol. 113. ed, *Arctic and Alpine Biodiversity*, Ecological Studies. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg.
- Chapin, F.S., 1979. *Nutrient Uptake and Utilization by Tundra Plants*, in: *Comparative Mechanisms of Cold Adaptation*. Elsevier, pp. 215–234.
- Chapin, F.S., 1980. *The Mineral Nutrition of Wild Plants*. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 11, 233–260.
- Chapin, F.S., Bloom, A.J., Field, C.B., Waring, R.H., 1987. *Plant Responses to Multiple Environmental Factors*. *Bioscience* 37, 49–57.
- Chapin, F.S., Körner, C., 1996. *Arctic and Alpine Biodiversity: Its Patterns, Causes and Ecosystem Consequences*. *Funct. Roles Biodivers. A Glob. Perspect.* 7–32.
- Chapin, F.S., Matson, P.A., Vitousek, P., 2002. *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*, Springer-Verlag New York.
- Chapin, F.S., Moilanen, L., 1991. *Nutritional Controls Over Nitrogen and Phosphorus Resorption from Alaskan Birch Leaves*. *Ecology* 72, 709–715.
- Chapin, S.F., Körner, C., 1994. *Arctic and Alpine Biodiversity: Patterns, Causes and Ecosystem Consequences*. *Trends Ecol. Evol.* 9, 45–47.
- Chapman, J.W., Gower, S.T., 1991. *Aboveground production and Canopy Dynamics in Sugar Maple and Red Oak Trees in southwestern Wisconsin*. *Can. J. For. Res.* 21, 1533–1543.
- Clark, J., 1988. *Effect of Climate Change on Fire Regimes in Northwestern Minnesota*. *Nature* 334, 233–235.
- Covarrubias, R., Contreras, C., 1980. *Fenología de Microartrópodos Asociados a *Laretia acaulis**. *Arch. Biol. Med. Exp* 13, 58.
- Dadykin, V., 1954. *Peculiarities of Plant Behavior in Cold Soils*. *Vopr. Bot.* 2, 455–472.

## Bibliografía

---

- Darwin, C., 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection*, D. Appleton and Company.
- Daubenmire, R.F., 1959. *Plants and Environment*. John Wiley & Sons, Inc., New York.
- de Langre, E., 2008. Effects of Wind on Plants. *Annu. Rev. Fluid Mech.* 40, 141–168.
- Defosse, G.E., Bertiller, M.B., Ares, J.O., 1990. Above-Ground Phytomass Dynamics in a Grassland Steppe of Patagonia, Argentina. *J. Range Manag.* 43, 157.
- Denmead, O.T., Shaw, R.H., 1962. Availability of Soil Water to Plants as Affected by Soil Moisture Content and Meteorological Conditions<sup>1</sup>. *Agron. J.* 54, 385.
- Dickmann, D.I., Kozlowski, T.T., 1970. Mobilization and Incorporation of Photoassimilated C<sup>14</sup> by Growing Vegetative and Reproductive Tissues of Adult *Pinus resinosa* Ait. Trees. *Plant Physiol.* 45, 284–288.
- Di-Giovanni, F., Kevan, P.G., 1991. Factors affecting pollen dynamics and its importance to pollen contamination: a review. *Can. J. For. Res.* 21, 1155–1170.
- Donald, C.M., 1963. Competition Among Crop and Pasture Plants. *Adv. Agron.* 15, 1–118.
- Doran, J.W., Zeiss, M.R., 2000. Soil health and sustainability: managing the biotic component of soil quality. *Appl. Soil Ecol.* 15, 3–11.
- Douglas, L.A., Tedrow, J.C.F., 1959. Organic matter decomposition rates in arctic soils. *Soil Sci.* 88, 305–312.
- Everett, K.R., Brown, J., 1982. Some recent trends in the physical and chemical characterization and mapping of tundra soils, arctic slope of Alaska. *Soil Sci.*
- Farnsworth, K.D., Niklas, K.J., 1995. Theories of Optimization, Form and Function in Branching Architecture in Plants. *Funct. Ecol.* 9, 355.
- Fernald, M.L., 1907. Contributions from the gray herbarium of Harvard university. — new series, no. Xxxv. The soil preferences of certain alpine and subalpine plants. *Rhodora* 9, 149–193.
- Ferreras, L.A., Toresani, S.M.I., Faggioli, V.S., Galarza, C.M., 2015. Sensibilidad de indicadores biológicos edáficos en un argiudol de la Región Pampeana Argentina. *Spanish J. Soil Sci.* 5, 227–242.
- Feustel, I., Dutilly, A., Anderson, M.S., 1959. Properties of Soils from North American Arctic Regions. *Soil Sci.* 48, 183–200.

## Bibliografía

---

- Fonda, R.W., Bliss, L.C., 1966. Annual Carbohydrate Cycle of Alpine Plants on Mt. Washington, New Hampshire. Bull. Torrey Bot. Club 93, 268.
- Ford, N.J., Lumb, P.M., Ekaka-A, E., 2010. Mathematical modelling of plant species interactions in a harsh climate. J. Comput. Appl. Math. 234, 2732–2744.
- Franco, A.C., Nobel, P.S., 1988. Interactions Between Seedlings of *Agave deserti* and the Nurse Plant *Hilaria rigida*. Ecology 69, 1731–1740.
- Galloway, J.N., Schlesinger, W.H., Levy, H., Michaels, A., Schnoor, J.L., 1995. Nitrogen fixation: Anthropogenic enhancement-environmental response. Global Biogeochem. Cycles 9, 235–252.
- Gardiner, B.A., 1995. The interactions of wind and tree movement in forest canopies, in: Coutts, M., Grace, J. (Eds.), Wind and Trees. Press Syndicate of the University of Cambridge, pp. 41–59.
- Gautam, M.K., Mead, D.J., Clinton, P.W., Chang, S.X., 2003. Biomass and morphology of *Pinus radiata* coarse root components in a sub-humid temperate silvopastoral system. For. Ecol. Manage. 177, 387–397.
- Geron, C.D., Ruark, G.A., 1988. Comparison of constant and variable allometric ratios for predicting foliar biomass of various tree genera. Can. J. For. Res. 18, 1298–1304.
- Gibson, N., Kirkpatrick, J.B., 1985. A comparison of the cushion plant communities of new zealand and tasmania. New Zeal. J. Bot. 23, 549–566.
- Gold, W.G., Bliss, L.C., 1995. Water Limitations and Plant Community Development in a Polar Desert. Ecology 76, 1558–1568.
- Gough, L., Shaver, G.R., Carroll, J., Royer, D.L., Laundre, J.A., 2000. Vascular plant species richness in Alaskan arctic tundra: The importance of soil pH. J. Ecol. 88, 54–66.
- Grace, J., Allen, S.J., Wilson, C., 1989. Climate and the meristem temperatures of plant communities near the tree-line. Oecologia 79, 198–204.
- Grace, J., Berninger, F., Nagy, L., 2002. Impacts of Climate Change on the Tree Line. Ann. Bot. 90, 537–544.
- Grant, C.A., Flaten, D.N., Tomasiewicz, D.J., Sheppard, S.C., 2001. The importance of early season phosphorus nutrition. Can. J. Plant Sci. 81, 211–224.
- Greene, D.F., Johnson, E.A., 1989. A Model of Wind Dispersal of Winged or Plumed Seeds. Ecology 70, 339–347.

## Bibliografía

---

- Greenlee, J.T., Callaway, R.M., 1996. Abiotic stress and the relative importance of interference and facilitation in montane bunchgrass communities in western Montana. *Am. Nat.* 148, 386–396.
- Grier, C.C., Waring, R.H., 1974. Notes: Conifer Foliage Mass Related to Sapwood Area. *For. Sci.* 20, 205–206.
- Grime, J., 1979. *Plant Strategies and Vegetation Processes*. John Wiley & Sons, Ltd, Chichester-New York-Brisbane-Toronto.
- Grime, J.P., 1977. Evidence for the Existence of Three Primary Strategies in Plants and Its Relevance to Ecological and Evolutionary Theory. *Am. Nat.* 111, 1169–1194.
- Grime, J.P., Hodgson, J.G., Hunt, R., 1988. *Comparative Plant Ecology*. Springer Netherlands, Dordrecht.
- Grubb, P.J., Gee, J.H.R., 1987. Global Trends in Species-Richness in Terrestrial Vegetation: A View from the Northern Hemisphere, in: *Organization of Communities. Past and Present*. pp. 99–118.
- Güsewell, S., 2004. N:P Ratios in Terrestrial Plants: Variation and Functional Significance. *New Phytol.* 164, 243–266.
- Haag, R.W., 1974. Nutrient Limitations to Plant Production in Two Tundra Communities. *Can. J. Bot.* 52, 103–116.
- Hadley, E.B., Bliss, L.C., 1964. Energy Relationships of Alpine Plants of Mt. Washington, New Hampshire. *Ecol. Monogr.* 34, 331–357.
- Hager, J., Faggi, A.M., 1990. Observaciones sobre Distribución y Microclima de Cojines Enanos de la Isla de Creta y del Noroeste de la Patagonia. *Parodiana* 6, 109–127.
- Hartley, A.E., Neill, C., Melillo, J.M., Crabtree, R., Bowles, F.P., 1999. Plant Performance and Soil Nitrogen Mineralization in Response to Simulated Climate Change in Subarctic Dwarf Shrub Heath. *Oikos* 86, 331.
- Heikkinen, R.K., 1996. Predicting Patterns of Vascular Plant Species Richness with Composite Variables: A Meso-Scale Study in Finnish Lapland. *Vegetatio* 126, 151–165.
- Heikkinen, R.K., Neuvonen, S., 1997. Species Richness of Vascular Plants in the Subarctic Landscape of Northern Finland: Modelling Relationships to the Environment. *Biodivers. Conserv.* 6, 1181–1201.

## Bibliografía

---

- Herzog, S.K., Martínez, R., Jørgensen, P.M., Tiessen, H., 2012. Climate Change and Biodiversity in the Tropical Andes. *Mt. Res. Dev.* 32, 348.
- Hirose, T., 2005. Development of the Monsi-Saeki Theory on Canopy Structure and Function. *Ann. Bot.* 95, 483–494.
- Ho, M.D., McCannon, B.C., Lynch, J.P., 2004. Optimization Modeling of Plant Root Architecture for Water and Phosphorus Acquisition. *J. Theor. Biol.* 226, 331–340.
- Hobbie, S.E., 1995. Direct and Indirect Effects of Plant Species on Biogeochemical Processes in Arctic Ecosystems, in: *Ecological Studies; Arctic and Alpine Biodiversity: Patterns, Causes and Ecosystem Consequences.* pp. 213–224.
- Hobbie, S.E., Gough, L., 2004. Litter Decomposition in Moist Acidic and Non-Acidic Tundra with Different Glacial Histories. *Oecologia* 140, 113–124.
- Hu, Y., Burucs, Z., Schmidhalter, U., 2006. Short-term Effect of Drought and Salinity on Growth and Mineral Elements in Wheat Seedlings. *J. Plant Nutr.* 29, 2227–2243.
- Huxley, J., 1932. *Problems of Relative Growth*, 1st ed, Methuen London. Methuen & Company Limited, London, UK.
- Inouye, D.W., Morales, M.A., Dodge, G.J., 2002. Variation in Timing and Abundance of Flowering by *Delphinium barbeyi* Huth (Ranunculaceae): The Roles of Snowpack, Frost, and La Niña, in the Context of Climate Change. *Oecologia* 130, 543–550.
- Isayev, A.S., Korovin, G.N., Utkin, A.I., Pryazhnikov, A.A., Zamolotchikov, D.G., 1993. Deposition in Assessment of Stores and Annual Sequestration of Carbon in Phytomass of Forest Ecosystems of Russia. *Lesovedenie* 5, 3–10.
- Isobe, S., 1972. A Spectral Analysis of Turbulence in a Corn Canopy. *J. Agric. Meteorol.* 27, 129–135.
- Iwasa, Y., Cohen, D., Leon, J.A., 1985. Tree Height and Crown Shape, as Results of Competitive Games. *J. Theor. Biol.* 112, 279–297.
- Jefferies, R.L., Walker, N.A., Edwards, K.A., Dainty, J., 2010. Is the Decline of Soil Microbial Biomass in Late Winter Coupled to Changes in the Physical State of Cold Soils? *Soil Biol. Biochem.* 42, 129–135.
- Jiao, F., Shi, X.R., Han, F.P., Yuan, Z.Y., 2016. Increasing Aridity, Temperature and Soil pH Induce Soil C-N-P Imbalance in Grasslands. *Sci. Rep.* 6, 1–9.

## Bibliografía

---

- Jones, C.G., Lawton, J.H., Shachak, M., 1994. Organisms as Ecosystem Organisms Engineers. *Oikos* 69, 373–386.
- Jones, C.G., Lawton, J.H., Shachak, M., 1997. Positive and Negative Effects of Organisms as Physical Ecosystem Engineers. *Ecology* 78, 1946–1957.
- Kent, A., Drezner, T.D., Bello, R., 2018. Climate Warming and the Arrival of Potentially Invasive Species into Boreal Forest and Tundra in the Hudson Bay Lowlands, Canada. *Polar Biol.* 41, 2007–2022.
- Kienast, F., Wildi, O., Brzeziecki, B., 1998. Potential Impacts of Climate Change on Species Richness in Mountain Forests—An Ecological Risk Assessment. *Biol. Conserv.* 83, 291–305.
- Kimura, M., 1969. Ecological and Physiological Studies on the Vegetation of Mt. Shimagare VII. Analysis of Production Processes of Young “Abies” Stand Based on the Carbohydrate Economy. *Bot. Mag. Tokyo* 19, 6–19.
- King, D.A., 1990. Allometry of Saplings and Understorey Trees of a Panamanian Forest. *Funct. Ecol.* 4, 27.
- Klich, M.G., 2000. Leaf Variations in *Elaeagnus angustifolia* Related to Environmental Heterogeneity. *Environ. Exp. Bot.* 44, 171–183.
- Koerselman, W., Meuleman, A.F.M., 1996. The Vegetation N:P Ratio: a New Tool to Detect the Nature of Nutrient Limitation. *J. Appl. Ecol.* 33, 1441.
- Kohyama, T., 1987. Significance of Architecture and Allometry in Saplings. *Funct. Ecol.* 1, 399.
- Kohyama, T., Hotta, M., 1990. Significance of Allometry in Tropical Saplings. *Funct. Ecol.* 4, 515.
- Körner, C., 1999. *Alpine Plant Life*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg.
- Körner, C., De Moraes, J.A.P. V, 1979. Water Potential and Diffusion Resistance in Alpine Cushion Plants on Clear Summer Days. *Oecologia Plant.* 14, 109–120.
- Körner, C., Larcher, W., 1988. Plant Life in Cold Climates, in: *Plants and Temperature*. pp. 25–57.
- Körner, C., Neumayer, M., Menendez-Riedl, S.P., Smeets-Scheel, A., 1989. Functional Morphology of Mountain Plants. *Flora* 182, 353–383.

## Bibliografía

---

- Körner, C., Renhardt, U., 1987. Dry Matter Partitioning and Root Length/Leaf Area Ratios in Herbaceous Perennial Plants with Diverse Altitudinal Distribution. *Oecologia* 74, 411–418.
- Kreutz, W., 1938. Das Windschutzproblem. *Bioklim*.
- Kuiper, P.J., Lapré, C.M., 2004. The photosynthesis-transpiration compromise and Other Aspects of Leaf Morphology and Leaf Functioning Within an Evolutionary and Ecological Context of Changes in CO<sub>2</sub> and H<sub>2</sub>O Availability, in: Hemsley, A.R., Poole, I. (Eds.), *The Evolution of Plant Physiology*. Academic Press, pp. 243–258.
- LaMarche, V.C., Mooney, H.A., 1972. Recent Climatic Change and Development of the Bristlecone Pine (*P. longaeva* Bailey) Krummholz Zone, Mt. Washington, Nevada. *Arct. Alp. Res.* 4, 61.
- Lara, N., Sassi, P., Borghi, C.E., 2007. Effect of Herbivory and Disturbances by Tuco-Tucos (*Ctenomys mendocinus*) on a Plant Community in the Southern Puna Desert. *Arctic, Antarct. Alp. Res.* 39, 110–116.
- Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J., Forbes, T.D.A., 1997. Plant Functional Classifications: from General Groups to Specific Groups Based on Response to Disturbance. *Trends Ecol. Evol.* 12, 474–478.
- Lee, X., 2000. Air Motion Within and Above Forest Vegetation in Non-Ideal Conditions. *For. Ecol. Manage.* 135, 3–18.
- Leishman, M.R., Westoby, M., 1992. Classifying Plants into Groups on the Basis of Associations of Individual Traits--Evidence from Australian Semi-Arid Woodlands. *J. Ecol.* 80, 417.
- Li, W., Wu, J., Bai, E., Jin, C., Wang, A., Yuan, F., Guan, D., 2016. Response of Terrestrial Carbon Dynamics to Snow Cover Change: A Meta-Analysis of Experimental Manipulation (II). *Soil Biol. Biochem.* 103, 388–393.
- MacArthur, R.H., 1972. *Geographical Ecology. Patterns in the Distribution of Species*. Princeton University Press, New Jersey.
- MacDonald, G.M., Kremenetski, K. V, Beilman, D.W., 2008. Climate Change and the Northern Russian Treeline Zone. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 363, 2285–2299.
- Maestre, F.T., Callaway, R.M., Valladares, F., Lortie, C.J., 2009. Refining the Stress-Gradient Hypothesis for Competition and Facilitation in Plant Communities. *J. Ecol.* 97, 199–205.

## Bibliografía

---

- Marquez, J., 1998. Las Áreas Protegidas de la Provincia de San Juan. *Multequina* 8, 1–10.
- Martínez Carretero, E., 1995. La Puna Argentina: Delimitación General y División en Distritos Florísticos. *Boletín la Soc. Argentina Botánica* 31, 27–40.
- Martínez Carretero, E., Méndez, E., 1992. La Vegetación de la Vertiente Oriental de la Cordillera Real, Mendoza-Argentina. *Multequina* 1, 99–106.
- Mayer, H., 1989. Windthrow. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 324, 267–281.
- McIntyre, S., Lavorel, S., Tremont, R.M., 1995. Plant Life-History Attributes: their Relationship to Disturbance Response in Herbaceous Vegetation. *J. Ecol.* 83, 31.
- Mengel, K., Kirkby, A., 1978. *Principles of Plant Nutrition*. Worblaufen-Bern, Switzerland.
- Monserud, R.A., Onuchin, A.A., Tchebakova, N.M., 1996. Needle, Crown, Stem, and Root Phytomass of *Pinus sylvestris* Stands in Russia. *For. Ecol. Manage.* 82, 59–67.
- Monsi, M., 1968. *Mathematical Models of Plant Communities*, UNESCO Rech. Res. Nat.
- Mooney, H.A., 1972. The Carbon Balance of Plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 3, 315–346.
- Mooney, H.A., Billings, W.D., 1961. Comparative Physiological Ecology of Arctic and Alpine Populations of *Oxyria digyna*. *Ecol. Monogr.* 31, 1–29.
- Morgner, E., Elberling, B., Strebel, D., Cooper, E.J., 2010. The Importance of Winter in Annual Ecosystem Respiration in the High Arctic: Effects of Snow Depth in Two Vegetation Types. *Polar Res.* 29, 58–74.
- Murphy, J., Riley, J.P., 1962. A Modified Single Solution Method for the Determination of Phosphate in Natural Waters. *Anal. Chim. Acta* 27, 31–36.
- Osorio, O.D., Silin, N., Converti, J., 2010. Fabrication of Hot-Wire Probes and Electronics for Constant Temperature Anemometers. *Lat. Am. Appl. Res.* 40, 233–239.
- Päätaalo, M.L., 2000. Risk of Snow Damage in Unmanaged and Managed Stands of Scots Pine, Norway Spruce and Birch. *Scand. J. For. Res.* 15, 530–541.
- Pal, D.K., 2018. *Simple Methods to Study Pedology and Edaphology of Indian Tropical Soils*. 102 pag. Springer. Nagpur, Maharashtra, India.
- Peltola, H., 1996. Model Computations on Wind Flow and Turning Moment by Wind for Scots Pines Along the Margins of Clear-Cut Areas. *For. Ecol. Manage.* 83, 203–215.



## Bibliografía

---

- Peltola, H., Nykänen, M.L., Kellomäki, S., 1997. Model Computations on the Critical Combination of Snow Loading and Windspeed for Snow Damage of Scots Pine, Norway Spruce and Birch sp. at Stand Edge. *For. Ecol. Manage.* 95, 229–241.
- Pennings, S.C., Callaway, R.M., 1992. Salt Marsh Plant Zonation: The Relative Importance of Competition and Physical Factors. *Ecology* 73, 681–690.
- Pessarakli, M., Szaboles, I., 2010. Soil Salinity and Sodidity as Particular Plant/Crop Stress Factors, in: Pessarakli, M. (Ed.), *Handbook of Plant and Crop Stress*. CRC Press - Taylor & Francis Group, Boca Raton, pp. 3–22.
- Pickett, S.T., White, P.S., 1985. *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*, Journal of Environment Quality. Academic Press, Inc., Orlando, Florida.
- Pysek, P., Liska, J., 1991. Colonization of Sibbaldia-Tetrandra Cushions on Alpine Scree in the Pamiro-Alai Mountains, Central-Asia. *Arct. Alp. Res.* 23, 263–272.
- R.N.Meroney, 1968. Characteristics of Wind and Turbulence in and Above Model Forests.pdf. *J. Appl. Meteorol.*
- Ramdas, L., 1950. The Micro-Climates of Plant Communities. *Indian Ecol.* 1.
- Ramdas, L., Raman, P., 1945. A Method of Estimation of the Thickness of the “Laminar” Layer Above an Evaporating Water Surface 127–133.
- Raunkiaer, C., 1937. *Plants Life Forms* 23, 105.
- Raupach, M.R., Thom, A.S., 1981. Turbulence in and above Plant Canopies. *Annu. Rev. Fluid Mech.* 13, 97–129.
- Ross, D.J., Speir, T.W., Tate, K.R., Feltham, C.W., 1997. Burning in a New Zealand Snow-Tussock Grassland: Effects on Soil Microbial Biomass and Nitrogen and Phosphorus Availability. *N. Z. J. Ecol.* 21, 63–71.
- Roth, R., 1971. Turbulence Spectra with Two Separated Regions of Production. *J. Appl. Meteorol.* 10, 430–432.
- Rubio-Cisneros, I.I., Ramírez-Fernández, J.A., García Obregón, R., 2011. Análisis Preliminar de Procedencia de Rocas Clásticas Jurásicas del Valle de Huizachal, Sierra Madre Oriental: Influencia del Vulcanismo Sinsedimentario y el Basamento Cristalino. *Bol. la Soc. Geol. Mex.* 63, 137–156.

## Bibliografía

---

- Russell, R.S., Cutler, D.W., Jacobs, S.E., King, A., Pollard, A.G., 1940. Physiological and Ecological Studies on an Arctic Vegetation: II. The Development of Vegetation in Relation to Nitrogen Supply and Soil Micro- Organisms on Jan Mayen Island. *J. Ecol.* 28, 269.
- Ruthsatz, B., 1978. Las Plantas en Cojín de los Semi-Desiertos Andinos del Noroeste Argentino: Su Distribución Local como Adaptación a los Factores Climáticos, Edáficos y Antropogénicos de sus Ambientes. *Inst. Botánica Darwinion* 21, 491–539.
- Sala, O.E., Parton, W.J., Joyce, L.A., Lauenroth, W.K., 1988. Primary Production of the Central Grassland Region of the United States. *Ecology* 69, 40–45.
- Salisbury, F., Ross, C., 1978. The Photosynthesis-Transpiration Compromise. *Plant Physiol.* 4, 66–92.
- Salisbury, F.B., Spomer, G.G., 1964. Leaf Temperatures of Alpine Plants in the Field. *Planta* 60, 497–505.
- Savile, D.B.O., 1960. Limitations of the Competitive Exclusion Principle, *Science*.
- Schimel, J.P., Bilbrough, C., Welker, J.M., 2004. Increased Snow Depth Affects Microbial Activity and Nitrogen Mineralization in Two Arctic Tundra Communities. *Soil Biol. Biochem.* 36, 217–227.
- Schulze, E., 1982. Plant Life Forms and Their Carbon, Water and Nutrient Relations, in: Lange, O.L., Nobel, P.S., Osmond, C.B., Ziegler, H. (Eds.), *Physiological Plant Ecology II. Water Relations and Carbon Assimilation*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, New York, NY, pp. 181–230.
- Seginer, I., Mulhearn, P.J., Bradley, E.F., Finnigan, J.J., 1976. Turbulent Flow in a Model Plant Canopy. *Boundary-Layer Meteorol.* 10, 423–453.
- Sergey, S., 2012. *Plant Stress Physiology*. CABI Publishing, Hobart, Australia.
- Shaver, G.R., Chapin, F.S., 1980. Response to Fertilization by Various Plant Growth Forms in an Alaskan Tundra: Nutrient Accumulation and Growth. *Ecology* 61, 662–675.
- Sheppard S., Racz G., 1985. Shoot and Root Response of Wheat to Band Broadcast Phosphorus at Varying Soil Temperatures. *Can. J. Soil Sci.* 65., 79–88.
- Soriano, A., 1953. Observaciones Experimentales Sobre el Efecto del Viento en las Plantas, *Revista de Investigaciones Agrícolas*. Buenos Aires.
- Squeo, F., 1991. Freezing Tolerance and Avoidance in High Tropical Andean Plants- is it Equally Represented in Specie. *Oecologia* 86, 378–382.

## Bibliografía

---

- Squeo, F., Cepeda, J., Olivares, N.C., Arroyo, M.T., 2006. Interacciones Ecológicas en la Alta Montaña del Valle del Elqui Inter. *Interacciones Ecol.* 1, 69–103.
- Squeo, F., Veit, H., Arancio, G., Gutierrez, J., Arroyo, M.T.K., Olivares, N., 1993. Spatial Heterogeneity of High Mountain Vegetation in the Andean Desert Zone of Chile. *Mt. Res. Dev.* 13, 203–209.
- 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.
- Sterner, R.W., Elser, J.J., 2002. *Ecological Stoichiometry the Biology of Elements from Molecules to the Biosphere*, Princeton University Press.
- Sultan, S.E., 2004. Promising Directions in Plant Phenotypic Plasticity. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 6, 227–233.
- Swift, M.J., Heal, O.W., Anderson, J.M., 1979. *Decomposition in Terrestrial Ecosystems, Review Literature and Arts of the Americas*. University of California press.
- Tabatabai, M., 1996. *Soil Organic Matter: Analysis and Interpretation*, Soil Science Society of America.
- Tan, Q., Wang, G., 2016. Decoupling of Nutrient Element Cycles in Soil and Plants Across an Altitude Gradient. *Sci. Rep.* 6, 1–9.
- Theurillat, J., Guisan, A., 2001. Potential Impact of Climate Change on Vegetation in the European Alps: A Review. *Clim. Change* 50, 77–109.
- Timoney, K.P., Roi, G.H., Zoltai, S.C., Robinson, A.L., 1993. Vegetation Communities and Plant Distributions and their Relationships with Parent Materials in the Forest-Tundra of Northwestern Canada. *Ecography (Cop.)*. 16, 174–188.
- Toky, O.P., Bisht, R.P., 1992. Observations on the Rooting Patterns of Some Agroforestry Trees in an Arid Region of North-Western India. *Agrofor. Syst.* 18, 245–263.
- Tomlinson, P.B., 1987. Architecture of Tropical Plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 18, 1–21.
- Tristán-González, M., Aguillón-Robles, A., Barboza-Gudiño, J.R., Torres-Hernández, J.R., Bellon, H., López-Donce, R., Rodríguez-Ríos, R., Labarthe-Hernández, G., 2009. Geocronología y Distribución Espacial del Vulcanismo en el Campo Volcánico de San Luis Potosí. *Bol. la Soc. Geol. Mex.* 61, 287–303.
- Troll, C., 1968. The Cordilleras of the Tropical Americas: Aspects of Climatic, Phytogeographical and Agrarian Ecology. *Geo-ecology Mt. Reg. Trop. Am.* 15–56.

## Bibliografía

---

- Van der Hoven, I., 1957. Power Spectrum of Horizontal Wind Speed in the Frequency Range from 0.0007 to 900 Cycles Per Hour. *Journal of Meteorology*, 14(2), 160-164.
- van Raamsdonk, L.W.D., 1988. Principal Component Analysis of Ecological Indicator Values of Swiss Alpine Flora. *Bot. Helv.* 98, 195–205.
- Viets, J.F., 1972. Water Deficits and Nutrient Availability, in: Kozlowski, T.T. (Ed.), *Water Deficits and Plant Growth*. Academic Press, New York, NY, pp. 217–240.
- Vitousek, P.M., Farrington, H., 1997. Nutrient Limitation and Soil Development: Experimental Test of a Biogeochemical Theory. *Biogeochemistry* 37, 63–75.
- Walker, M.D., Walker, D.A., Auerbach, N.A., 1994. Plant Communities of a Tussock Tundra Landscape in the Brooks Range Foothills, Alaska. *J. Veg. Sci.* 5, 843–866.
- Walker, M.D., Walker, D.A., Welker, J.M., Arft, A.M., Bardsley, T., Brooks, P.D., Fahnestock, J.T., Jones, M.H., Losleben, M., Parsons, A.N., Seastedt, T.R., Turner, P.L., 1999. Long-term Experimental Manipulation of Winter Snow Regime and Summer Temperature in Arctic and Alpine Tundra, *Hydrol. Proc.* 13, 2315–2330.
- Walter, H., Breckle, S., 1989. Temperate and Polar Zonobiomes of Northern Eurasia, *Ecological Systems of the Geobiosphere*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- West-Eberhard, M.J., 2003. *Developmental Plasticity and Evolution*. Oxford University Press
- White, J.F., Gould, S.J., 1965. Interpretation of the Coefficient in the Allometric Equation. *Am. Nat.* 99, 5–18.
- Williams, M.W., Brooks, P.D., Seastedt, T., 1998. Nitrogen and Carbon Soil Dynamics in Response to Climate Change in a High-Elevation. *Arct. Alp. Res.* 30, 26–30.
- Wilson, J.B., Agnew, A.D.Q., 1992. Positive-feedback Switches in Plant Communities. *Adv. Ecol. Res.* 23, 263–336.
- Wilson, J.W., 1959. Notes on Wind and its Effects in Arctic-Alpine Vegetation. *J. Ecol.* 47, 415–427.
- Wood, C.J., 1995. Understanding Wind Forces on Trees, in: Coutts, M., Grace, J. (Eds.), *Wind and Trees*. Press Syndicate of the University of Cambridge, pp. 133–163.
- Woodward, F.I., 1986. Ecophysiological Studies on the Shrub *Vaccinium myrtillus* L. Taken from a Wide Altitudinal Range. *Oecologia* 70, 580–586.

## Bibliografía

---

- Wu, R., Hinckley, T.M., 2001. Phenotypic Plasticity of Syllleptic Branching: Genetic Design of Tree Architecture. *CRC. Crit. Rev. Plant Sci.* 20, 467–485.
- Yang, J., Gao, W., Ren, S., 2015. Long-term Effects of Combined Application of Chemical Nitrogen with Organic Materials on Crop Yields, Soil Organic Carbon and Total Nitrogen in Fluvo-Aquic Soil. *Soil Tillage Res.* 151, 67–74.
- Zhang, W., Zhao, J., Pan, F., Li, D., Chen, H., Wang, K., 2015. Changes in Nitrogen and Phosphorus Limitation During Secondary Succession in a Karst Region in Southwest China. *Plant Soil* 391, 77–91.
- Zhu, H., He, X., Wang, K., Su, Y., Wu, J., 2012. Interactions of Vegetation Succession, Soil Bio-Chemical Properties and Microbial Communities in a Karst Ecosystem. *Eur. J. Soil Biol.* 51, 1–7.
- Zinck, J.A., Metternicht, G., Bocco, G., Del Valle, H.F., 2016. *Geopedology: An Integration of Geomorphology and Pedology for Soil and Landscape Studies.*

---

# Anexo 1

---

**Anexo**

Tabla 1. Exsicata de la distribución de *Baccharis tola* ssp *tolá* en base a los registros de Herbario y propios.

| <u>Provincia</u> | <u>Departamento</u> | <u>Altitud</u><br><u>m.s.n.m.</u> | <u>Colector</u>  | <u>N° Colección</u> | <u>Año</u> | <u>Herbario</u> |
|------------------|---------------------|-----------------------------------|------------------|---------------------|------------|-----------------|
| Jujuy            | Cochinoca           | 3441                              | Berti,           | 677                 | 1990       | CORD            |
|                  |                     | 3643                              | Cabrera, A. L.   | 15429               | 1963       | LP              |
|                  | Humahuaca           | 3789                              | Fabris, H. A.    | 1783                |            | LP              |
|                  |                     | 3700                              | Charpin, A.      | 20660               | 1988       | SI              |
|                  |                     | 3980                              | Meyer, T.        | 21111               |            | LIL-LP          |
|                  |                     | 3989                              | Seijo, J. G.     | 4196                | 2011       | LP              |
|                  |                     | 3900                              | Cabrera, A. L.   | 9244                |            | LP              |
|                  |                     | 3946                              | Fabris, H. A.    | 1849                |            | LP              |
|                  |                     | 3968                              | Hunziker, J. H.  | 6150                |            | LP-BAB          |
|                  |                     | 3977                              | Frangi, J. L.    | 43                  |            | LP-SI           |
|                  |                     | 3900                              | Cabrera, A. L.   | 21444               |            | LP              |
|                  |                     | 4389                              | Cabrera, A. L.   | 18965               | 1968       | LP-SI           |
|                  |                     | 3474                              | Meyer, T.        | 21077               |            | LP-LIL          |
|                  |                     | 3301                              | Cabrera, A. L.   | 18971               | 1968       | LP-SI           |
|                  |                     | 3600                              | Krapovickas, A.  | 47275               | 1998       | CTES            |
|                  |                     | 4500                              | Budin, E.        | 1538                | 1931       | SI              |
|                  |                     | 4133                              | Zuloaga, F. O.   | 9164                | 2007       | SI              |
|                  |                     | 3980                              | Fabris, H. A.    | 6874                |            | LP              |
|                  | 3550                | Fabris, H. A.                     | 6852             |                     | LP         |                 |
|                  | Rinconada           | 3941                              | Vignale, N. D.   | 103                 | 1980       | SI              |
|                  |                     | 4209                              | Cabrera, A. L.   | 9381                | -          | LP              |
|                  |                     | 4146                              | Fabris, H. A.    | 7715                | 1970       | LP              |
|                  |                     | 4183                              | Schwabe, H.      | 713                 | -          | LP              |
|                  |                     | 4201                              | Schwabe, H.      | 846                 | -          | LP              |
|                  |                     | 4220                              | Fabris, H. A.    | 7700                | 1970       | LP              |
|                  |                     | 4707                              | Las Peñas, M. L. | 437                 | 2000       | CORD            |
|                  |                     | 4500                              | Claren,          | 11337               | -          | CORD            |
|                  |                     | 4627                              | Schwabe, H.      | 960                 |            | LP              |
|                  |                     | 4500                              | Schwabe, H.      | 944                 |            | LP              |
|                  | Santa Catalina      | 3887                              | Cabrera, A. L.   | 17683               |            | LP              |
|                  |                     | 3879                              | Claren,          | 11496               |            | CORD            |
|                  |                     | 3853                              | Cabrera, A. L.   | 17681               |            | LP              |
|                  |                     | 3851                              | Las Peñas, M. L. | 420                 | 2004       | CORD            |
|                  |                     | 3844                              | Las Peñas, M. L. | 419                 | 2004       | CORD            |
|                  |                     | 3679                              | Sin Colector     | 1768                | 1980       | SI              |
|                  |                     | 3684                              | Las Peñas, M. L. | 418                 | 2000       | CORD            |
|                  |                     | 3742                              | Arenas, P.       | 1768 (s.n.)         | 1980       | SI              |
|                  | Dr. Manuel Belgrano | 3684                              | Zanotti, C. A.   | 246                 | 2012       | SI-MU           |
|                  | Susques             | 4121                              | Castello, L. V.  | 297                 | 2013       | CORD            |

## Anexo

|           |                          |      |                   |       |      |      |
|-----------|--------------------------|------|-------------------|-------|------|------|
|           |                          | 4255 | Werner, D.        | 251   |      | LP   |
|           |                          | 4167 | Werner, D.        | 175   |      | LP   |
|           |                          | 4280 | Werner, D.        | 141   |      | LP   |
|           |                          | 3900 | Zuloaga, F. O.    | 11136 | 2009 | SI   |
|           | Tumbaya                  | 3900 | Cerana, M. M.     | 1405  | 1997 | CORD |
|           |                          | 3834 | Cabrera, A. L.    | 15129 |      | LP   |
|           |                          | 4370 | Zanotti, C. A.    | 311   | 2012 | SI   |
|           |                          | 4500 | Cabrera, A. L.    | 22513 |      | LP   |
|           |                          | 4175 | Zuloaga, F. O.    | 10209 | 2008 | SI   |
|           |                          | 4000 | Cabrera, A. L.    | 30526 | 1979 | SI   |
|           | Tilcara                  | 3061 | Werner, D.        | 890   |      | LP   |
|           |                          | 3012 | Werner, D.        | 884   |      | LP   |
|           | Yavi                     | 4048 | Cabrera, A. L.    | 7817  |      | LP   |
|           |                          | 4015 | Cabrera, A. L.    | 17534 |      | LP   |
|           |                          | 4046 | Cabrera, A. L.    | 7818  | 1946 | LP   |
|           |                          | 4429 | de la Sota, E. R. | 4101  | 1943 | LP   |
| Salta     | Cachi                    | 4000 | Núñez, V.         | 620   | 1989 | CORD |
|           | La Poma                  | 3980 | Cabrera, A. L.    | 8985  | 1946 | LP   |
|           |                          | 4844 | Cabrera, A. L.    | 8268  |      | LP   |
|           | Los Andes                | 4048 | Cabrera, A. L.    | 8693  |      | LP   |
|           |                          | 4464 | Cabrera, A. L.    | 8226  |      | LP   |
|           |                          | 4570 | Cabrera, A. L.    | 7912  |      | LP   |
|           |                          | 4241 | Cabrera, A. L.    | 7916  |      | LP   |
|           |                          | 3836 | Cabrera, A. L.    | 8227  |      | LP   |
|           |                          | 4150 | Cabrera, A. L.    | 572   |      | LP   |
|           |                          | 4338 | Cabrera, A. L.    | 8975  |      | LP   |
|           |                          | 3911 | Cabrera, A. L.    | 8935  |      | LP   |
|           |                          | 4263 | Charpin, A.       | 20768 | 1986 | SI   |
|           |                          | 4634 | Charpin, A.       | 20794 | 1986 | SI   |
|           |                          | 3851 | Cabrera, A. L.    | 262   |      | LP   |
|           |                          | 4733 | Charpin, A.       | 23108 | 1991 | SI   |
|           |                          | 4594 | Barboza, G. E.    | 182   |      | CORD |
|           |                          | 4098 | Rodríguez, D.     | 1933  | 1914 | SI   |
|           |                          | 4670 | Cabrera, A. L.    | 8268  |      | LP   |
| Tucumán   | Tafí                     | 3800 | Lillo, M.         | 7418  | 1908 | CORD |
|           |                          | 3000 | Burkart, A.       | 5202  | 1933 | SI   |
|           |                          | 3200 | Rodríguez, D.     | 343   | 1912 | SI   |
| Catamarca | Andalgalá                | 4015 | Zuloaga, F. O.    | 11962 | 2010 | SI   |
|           | Tinogasta                | 4220 | Zuloaga, F. O.    | 12890 | 2011 | SI   |
|           | Belén                    | 4200 | Reca, A. R.       | 127   | 1989 | SI   |
|           | Antofagasta de la Sierra | 4152 | Ulibarri, E. A.   | 685   | 1974 | SI   |
|           |                          | 3627 | Dávalos, J.       | 786   | 1974 | SI   |
|           |                          | 3800 | Rodríguez, M. F.  | 18    | 1998 | SI   |



## Anexo

|          |                  |                |                     |       |      |            |
|----------|------------------|----------------|---------------------|-------|------|------------|
| La Rioja | General Lamadrid | 2960           | Biurrun, F.         | 5504  | 1999 | SI         |
|          | Chilecito        | 3851           | Stuckert, T. J. V.  | 15123 | 1905 | CORD       |
|          |                  | 3452           | Stuckert, T. J. V.  | 15121 | 1905 | CORD       |
|          | Famatina         | 4353           | Hunziker, J. H.     | 1926  | 1947 | SI         |
|          |                  | 4188           | Barboza, G. E.      | 2562  | 2011 | CORD       |
|          |                  | 4159           | Barboza, G. E.      | 3183  | 2011 | CORD       |
|          |                  | 4267           | Barboza, G. E.      | 3919  | 2013 | CORD       |
|          |                  | 3729           | Salomón, L.         | 174   | 2013 | SI         |
|          |                  | 4183           | Krapovickas, A.     | 5376  | 1949 | CORD - BAB |
|          |                  | 3500           | Kurtz, F.           | 13820 | 1906 | CORD       |
| 3751     |                  | Cabrera, A. L. | 27175               | 1976  | SI   |            |
| San Juan | Angaco           | 3100           | Kiesling, R.        | 4141  | 1982 | SI         |
|          |                  | 3100           | Hunziker, A. T.     | 23928 | 1980 | CORD       |
|          | Sarmiento        | 2700           | Kiesling, R.        | 10378 | 2010 | HRL        |
|          | Calingasta       | 3500           | Biurrun, F.         | 5740  | 1999 | SI         |
|          | Caucete          |                | Barboza, G. E.      | 340   | 2002 | CORD       |
|          |                  | 3160           | Cei, E.             | 31195 | 1980 | HRL        |
|          |                  |                | Haene, E.           | 1626  | 2002 | LP-SI      |
|          |                  | 2974           | Barboza, G. E.      | 1931  | 2007 | CORD       |
|          | Iglesia          | 4200           | Cajal, J. L.        | 96    | 1981 | SI         |
|          |                  | 3600           | Cajal, J. L.        | 19    | 1980 | SI         |
|          |                  | 4251           | Pujalte, J. C.      | 17    | 1981 | SI         |
|          |                  | 3600           | Kiesling, R.        | 8810  | 1997 | SI         |
|          |                  | 3459           | Nicora, E. G.       | 8278  | 1981 | SI         |
|          |                  | 3300           | Kiesling, R.        | 8792  | 1997 | SI         |
|          |                  | 3500           | Beorchia, A.        | 64    | 1994 | SI         |
|          |                  | 3312           | Múlgura, M. E.      | 160   | 1980 | SI         |
|          |                  | 2900           | Bustos, D.          | 31    | 1993 | CORD       |
|          |                  | 3275           | Meglioli, C.        | 16    | 1998 | SI         |
|          |                  | 3000           | Meglioli, C.        | 179   | 2004 | SI         |
|          | Ullum            | 3500           | Herrera Moratta, M. | 21    | 2014 | HGF        |
| Jáchal   | 3900             | Hosseus, C. C. | 158                 | 1915  | CORD |            |
| Mendoza  | Las Heras        | 3200           | Ruiz Leal, A.       | 10552 | 1945 | MERL       |
|          |                  | 2550           | Miehe, G.           | 302   | 1980 | SI         |
|          |                  | 2900           | Boelcke, O.         | 9948  | 1963 | SI         |
|          |                  | 2850           | Hunziker, A. T.     | 13018 | 1956 | CORD       |
|          |                  | 2548           | Kurtz, F.           | 9436  | 1897 | CORD       |
|          |                  | 2200           | Ruiz Leal, A.       | 3517  | 1937 | MERL       |
|          |                  | 3300           | Ruiz Leal, A.       | 10313 | 1937 | MERL       |
|          |                  | 2900           | Roig, F.            | 12491 | 1986 | MERL       |
|          |                  | 2750           | Roig, F.            | 10956 | 1982 | MERL       |
|          |                  | 2680           | Roig, F.            | 38267 | 1964 | MERL       |
|          |                  | 2980           | Ruiz Leal, A.       | 10490 | 1945 | MERL       |
|          |                  | 3100           | Herrera Moratta, M. | 29    | 2014 | HGF        |

## Anexo

|  |  |      |               |       |      |      |
|--|--|------|---------------|-------|------|------|
|  |  | 2967 | Ruiz Leal, A. | 10491 | 1945 | MERL |
|  |  | 2855 | Ruiz Leal, A. | 8578  | 1944 | MERL |
|  |  | 2800 | Ruiz Leal, A. | 6727  | 1940 | MERL |
|  |  | 2600 | Lillo, M.     | 239   | 1950 | MERL |
|  |  | 1869 | Ruiz Leal, A. | 38284 | 1964 | MERL |
|  |  | 3006 | Ruiz Leal, A. | 5336  | 1938 | MERL |
|  |  | 2954 | Roig, F.      | 11022 | 1982 | MERL |
|  |  | 2250 | Ruiz Leal, A. | 31869 | 1979 | MERL |
|  |  | 2995 | Ruiz Leal, A. | 1543  | 1915 | MERL |

Tabla 1. Exsicata de la distribución de *Senecio oreophyton* en base a los registros de Herbario y propios.

| <u>Provincia</u> | <u>Departamento</u>      | <u>Altitud</u><br><u>m.s.n.m.</u> | <u>Colector</u>        | <u>N° Colección</u> | <u>Año</u> | <u>Herbario</u>     |
|------------------|--------------------------|-----------------------------------|------------------------|---------------------|------------|---------------------|
| Salta            | Los Andes                | 4200                              | Vattuone, I. C.        | 195                 | 1923       | SI                  |
|                  |                          | 4000                              | Catalano, L.           | 24                  | 1927       | SI                  |
| Catamarca        | Antofagasta de la Sierra | 4153                              | Kiesling, R.           | 10501               | 2015       | MERL                |
|                  | Tinogasta                | 3233                              | Ratto, F.              | 26959               | 2012       | BAA                 |
| La Rioja         | Vinchina                 | 3600                              | Hunziker, J. H.        | 2205                | 1947       | LP - SI             |
|                  |                          | 3500                              | Barboza, G. E.         | 236                 | 2001       | CORD                |
|                  | Chilecito                | 1668                              | Salomón, L.            | 6                   | 2013       | SI                  |
| San Juan         | Iglesias                 | 3358                              | Martinez Carretero, E. | 4                   | 2007       | HGF                 |
|                  |                          | 3750                              | Kiesling, R.           | 9501                | 2001       | SI                  |
|                  |                          | 3500                              | Meglioli, S.           | 10                  | 1984       | SI                  |
|                  |                          | 3335                              | Martinez Carretero, E. | 46                  | 2007       | HGF                 |
|                  |                          | 3335                              | Martinez Carretero, E. | 17                  | 2007       | HGF                 |
|                  |                          | 3150                              | Luján, M. C.           | 6                   | 1998       | CTES - SI -<br>CORD |
|                  |                          | 3400                              | López, N.              | 3                   | 1978       | SI                  |
|                  |                          | 3520                              | Rotman, A. D.          | 364                 | 1980       | SI                  |
|                  |                          | 3573                              | Urtubey, E.            | 1242                | 2017       | SI                  |
|                  |                          | 3681                              | Nicora, E. G.          | 9164                | 1980       | SI                  |
|                  |                          | 1680                              | Rivero                 | 32                  | 1981       | SI                  |
|                  |                          | 3270                              | Cajal, J. L.           | 62                  | 1981       | SI                  |
|                  |                          | 3420                              | Martinez Carretero, E. | 54                  | 2007       | HGF                 |
|                  |                          | 3354                              | Martinez Carretero, E. | 8                   | 2007       | HGF                 |
|                  |                          | 3200                              | Kiesling, R.           | 8754                | 1997       | SI                  |
|                  |                          | 3480                              | Pujalte, J. C.         | 307                 | 1984       | SI                  |
|                  |                          | 4536                              | Kurtz, F.              | 5317                | 1887       | CORD                |
|                  |                          | 3706                              | Nicora, E. G.          | 8566                | 1983       | SI                  |
|                  |                          | 3140                              | Ruiz Leal, A.          | 22188               | 1962       | MERL                |
|                  |                          | 3150                              | Ruiz Leal, A.          | 22147               | 1962       | MERL                |
| 3000             | Beorchia, A.             | 19638                             | 1973                   | CORD                |            |                     |
| 3240             | Chiapella                | 60296                             | 2009                   | MERL                |            |                     |
| 2500             | Kiesling, R.             | 3273                              | 1981                   | SI                  |            |                     |

## Anexo

|         |            |      |                        |       |      |           |
|---------|------------|------|------------------------|-------|------|-----------|
|         |            | 3200 | Kiesling, R.           | 3285  | 1981 | SI        |
|         |            | 3400 | Roig Juñent, F. A.     | 9371  | 1978 | SI        |
|         |            | 3400 | Ruiz Leal, A.          | 39112 | 1978 | MERL      |
|         |            | 3458 | Salomón, L.            | 65    | 2013 | SI        |
|         |            | 3000 | Tapia, A.              | 9748  | 2011 | SI - CORD |
|         |            | 2800 | Cabrera, A. L.         | 24380 | 1974 | SI        |
|         |            | 4500 | Pedersen, T. M.        | 15265 | 1989 | SI        |
|         |            | 3150 | Zuloaga, F. O.         | 12755 | 2011 | SI        |
|         |            | 3100 | Fabris, H. A.          | 8385  | 1972 | SI        |
|         |            | 3100 | Volponi, C. R.         | 77    | 1971 | SI        |
|         |            | 3000 | Meglioli, C.           | 182   | 2004 | SI        |
|         |            | 3100 | Cabrera, A. L.         | 30058 | 1979 | SI        |
|         |            | 3300 | Cabrera, A. L.         | 30085 | 1979 | SI        |
|         |            | 4200 | Meglioli, C.           | 19359 | 2004 | SI        |
|         |            | 3300 | Beorchia, A.           | 75    | 1986 | SI        |
|         | Ullum      | 3425 | Herrera Moratta, M. A. | 31    | 2014 | HGF       |
|         | Calingasta | 2900 | Kiesling, R.           | 7447  | 1990 | SI        |
|         |            | 2400 | Beorchia, A.           | 67    | 1986 | SI        |
|         |            | 3200 | Cabrera, A. L.         | 12267 | 1957 | SI        |
|         |            | 3200 | Kurtz, F.              | 9768  | 1897 | CORD      |
|         |            | 2490 | Luján, M. C.           | 66    | 2000 | CORD      |
|         |            | 2950 | Kiesling, R.           | 9254  | 1999 | SI        |
|         | Sarmiento  | 2700 | Kiesling, R.           | 10380 | 2010 | MERL      |
|         | Angaco     | 2800 | Kiesling, R.           | 3339  | 1981 | SI        |
|         |            | 3000 | Kiesling, R.           | 4146  | 1982 | SI        |
|         | Caucete    | 3200 | Cei                    | 31192 | 1980 | MERL      |
| Mendoza | Las Heras  | 2930 | Herrera Moratta, M. A. | 22    | 2014 | HGF       |
|         |            | 2900 | Boelcke, O.            | 9942  | 1963 | BAA - SI  |
|         |            | 2950 | Roig Juñent, F. A.     | 26104 | 1979 | MERL      |