



Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación

Facultad de Ciencias Básicas

Departamento de Biología

Memoria

EVALUACIÓN DE LA HIPÓTESIS DEL GRADIENTE DE ESTRÉS EN *Eriosyce sp.* Y EL EFECTO DE *Colliguaja odorifera* COMO PLANTA FACILITADORA EN EL MATORRAL MEDITERRÁNEO DE CHILE CENTRAL.

MEMORIA PARA OPTAR AL TÍTULO DE LICENCIATURA EN EDUCACIÓN EN BIOLOGÍA Y PEDAGOGÍA EN BIOLOGÍA CON MENCIÓN.

AUTORES:

ESTRELLA ALMONACID CALDERÓN

MANUEL MARÍN QUIERO

PROFESOR GUÍA:

ANTONIO RIVERA HUTINEL

SANTIAGO DE CHILE, ABRIL de 2025



Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación

Facultad de Ciencias Básicas

Departamento de Biología

Memoria

EVALUACIÓN DE LA HIPÓTESIS DEL GRADIENTE DE ESTRÉS EN *Eriosyce sp.*
Y EL EFECTO DE *Colliguaja odorifera* COMO PLANTA FACILITADORA EN EL
MATORRAL MEDITERRÁNEO DE CHILE CENTRAL.

MEMORIA PARA OPTAR AL TÍTULO DE LICENCIATURA EN EDUCACIÓN EN
BIOLOGÍA Y PEDAGOGÍA EN BIOLOGÍA CON MENCIÓN.

AUTORES:

ESTRELLA ALMONACID CALDERÓN

MANUEL MARÍN QUIERO

PROFESOR GUÍA:

ANTONIO RIVERA HUTINEL

Autorizado para Sibumce Digital



Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación

Facultad de Ciencias Básicas

Departamento de Biología

Memoria

Autorización

EVALUACIÓN DE LA HIPÓTESIS DEL GRADIENTE DE ESTRÉS EN *Eriosyce sp.*
Y EL EFECTO DE *Colliguaja odorifera* COMO PLANTA FACILITADORA EN EL
MATORRAL MEDITERRÁNEO DE CHILE CENTRAL.

MEMORIA PARA OPTAR AL TÍTULO DE LICENCIATURA EN EDUCACIÓN EN
BIOLOGÍA Y PEDAGOGÍA EN BIOLOGÍA CON MENCIÓN.

AUTORES:

ESTRELLA ALMONACID CALDERÓN

MANUEL MARÍN QUIERO

2025, Estrella Almonacid y Manuel Marín. Se autoriza la reproducción total o parcial de este material, con fines académicos, por cualquier medio o procedimiento, siempre que se haga la referencia bibliográfica que acredite el presente trabajo y sus autores.

Aprobada:

Profesor/a guía : _____ **Fecha:** _____

Profesor/a evaluador : _____ **Fecha:** _____

Profesor/a evaluador : _____ **Fecha:** _____

Aprobada:

Director/a del
Departamento de Biología : _____ **Fecha:** _____



Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación

Facultad de Ciencias Básicas

Departamento de Biología

Memoria

Dedicatorias

A quienes creyeron en mí, porque sin su apoyo quizá habría dudado más de lo necesario. A quienes no creyeron en mí, porque sin su escepticismo quizá no habría tenido tantas ganas de demostrar que sí podía. A las madrugadas de café, a las pestañas quemadas por la pantalla, y a esos momentos en los que quise rendirme... pero no lo hice. A la curiosidad insaciable, a los errores que enseñan más que los aciertos y a cada pequeño paso que me trajo hasta aquí. A mis profesores, por ser faros en este camino, por desafiarme a pensar, cuestionar y aprender más allá de lo obvio.

Manuel Marín

*A mi madre Olivia y mi hermana Victoria (mis plantas nodrizas clave) <3, por siempre estar alentándome y acompañándome a ser mi mejor versión en cada travesía que he emprendido; así como cuidándome u-u, cuando el medio se me ha vuelto muy hostil :s. A mi Gaspi ♥ y a toooodas las buenas amistades, docentes y funcionarixs que conocí y me apoyaron en el Peda, no pensé que me volvería a sentir tan en casa de nuevo :0, como cuando estaba en el liceo <3 o que iba aprender y participar en temas tan significativos e inspiradores, muy buenos recuerdos *-*. Gracias a todas/os/es, no sé si todo seguirá igual de bien y creo que me falta muuuucho por aprender, pero indudablemente recordaré esta etapa con cariño y nostalgia c: .*

Estrella Almonacid



Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación

Facultad de Ciencias Básicas

Departamento de Biología

Memoria

Agradecimientos

Primeramente, agradecemos a la Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación por permitirnos crecer académicamente en sus espacios, brindándonos la experiencia de la docencia de calidad. A nuestro profesor guía el Dr. Antonio Rivera Hutinel, por su tiempo, su energía y su inquebrantable compromiso. Por estar presente en cada etapa de este proceso, por sus valiosas conversaciones en el camino y sobre todo, por la confianza que nos otorgó desde el primer momento.

Extendemos nuestro agradecimiento a CONAF del Parque Nacional Río Clarillo y a Don Carlos Peña Muñoz, por facilitarnos los permisos necesarios para llevar a cabo nuestro trabajo. A sus guardabosques, cuya generosidad, consejos y relatos, enriquecieron cada una de nuestras incursiones y convirtieron cada visita en un aprendizaje invaluable.



Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación

Facultad de Ciencias Básicas

Departamento de Biología

Memoria

TABLA DE CONTENIDOS

DEDICATORIAS.....	V
AGRADECIMIENTOS.....	VI
RESUMEN.....	IX
CAPÍTULO I. MARCO TEÓRICO.....	12
1.1. Introducción.....	12
1.2. Plantas Nodrizas.....	16
1.3. Clima mediterráneo en Chile: arbustos esclerófilos como nodrizas.....	18
1.4. Generalidades de las cactáceas.....	21
1.5. Arbustos nodrizas y cactáceas.....	21
1.6. Facilitación de Cactáceas en Chile mediterráneo por potenciales plantas nodrizas.....	23
1.7. El Colliguay como potencial planta nodriza de <i>Eriosyce</i> sp. en laderas de solana del Parque Nacional Río Clarillo.....	24
CAPÍTULO II. PROBLEMA DE INVESTIGACIÓN.....	28
2.1. Preguntas e hipótesis de investigación.....	28
2.2. Objetivos.....	30
2.2.1. Objetivo general.....	30
2.2.2. Objetivos específicos.....	30
CAPÍTULO III. METODOLOGÍA.....	31
3.1. Área de estudio.....	31
3.2. Etapa 1: Caracterización de la diversidad y microclima del suelo en parches de ambas laderas.....	31
3.3. Etapa 2: Análisis de la orientación y distribución de <i>Eriosyce</i> sp. según la disponibilidad de coberturas en cada ladera.....	34
CAPÍTULO IV. RESULTADOS Y ANÁLISIS.....	38



Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación

Facultad de Ciencias Básicas

Departamento de Biología

Memoria

4.1. Etapa 1.1: Evaluación de la Riqueza y Biodiversidad según el tipo de parche y la ladera de exposición.....	38
4.2. Etapa 1.2: Evaluación de la temperatura y humedad según el tipo de parche y la ladera de exposición.....	41
4.3. Etapa 2.1: Orientación de <i>Eriosyce</i> sp. entre laderas.....	43
4.4. Etapa 2.2: Frecuencia de <i>Eriosyce</i> sp. según la cobertura del sustrato entre laderas.....	44
CAPÍTULO V. DISCUSIONES.....	47
5.1. Riqueza y Biodiversidad.....	47
5.2. Humedad relativa y temperatura del suelo.....	51
5.3. Distribución de <i>Eriosyce</i> y orientación de coronas.....	55
CAPÍTULO VI. CONCLUSIONES.....	61
CAPÍTULO VII. BIBLIOGRAFÍA.....	64
CAPÍTULO VIII. ANEXO.....	77
8.1. Tabla 2. Total de especies encontradas bajo parches muestreados en laderas de exposición norte.....	77
8.2. Tabla 3. Total de especies encontradas bajo parches muestreados en laderas de exposición sur.....	78



Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación

Facultad de Ciencias Básicas

Departamento de Biología

Memoria

Resumen

La diversidad y distribución espacial de comunidades vegetales depende en parte de las interacciones ecológicas intra e interespecíficas, las cuales podrían modelarse bajo la Hipótesis del Gradiente de Estrés (HGE). En base a esta hipótesis, se espera que en ambientes estresantes predominen las interacciones interespecíficas positivas como la facilitación, presentando distribuciones agrupadas en torno a la planta facilitadora o nodriza. Al respecto, el bosque esclerófilo de Chile central, ubicado en el bioma mediterráneo, sería ideal para someter a prueba la HGE, ya que su flora está expuesta a estrés hídrico durante el período estival. Además, producto de su abrupta geografía, las laderas norte y sur presentan diferentes niveles de irradiación solar en áreas relativamente próximas entre sí, lo que permitiría evaluar y contrastar las predicciones de la HGE.

En este contexto, se evaluó si *Colliguaja odorifera* Molina (Colliguay) actúa como planta nodriza, facilitando el establecimiento de individuos de cactus globular *Eriosyce* sp. en las laderas de exposición norte (solana) y en menor medida en la ladera sur (umbría) dentro del Parque Nacional Río Clarillo. Para ello, en ambas laderas se definieron tres tipos de parches: “Bajo Colliguay (BC)”, “Otros arbustos (OA)” y “Suelo desnudo (SD)”. Se compararon las diferencias de riqueza (S) y biodiversidad (H) entre los parches y laderas y las condiciones microclimáticas como la humedad relativa (%RH) y temperatura (T°) a nivel de suelo. Además se analizó la orientación de la corona de los cactus y su frecuencia de uso de parches, según la cobertura de cada tipo.



Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación

Facultad de Ciencias Básicas

Departamento de Biología

Memoria

Se obtuvo que en la ladera de umbría hubo una mayor diversidad y riqueza de plantas no leñosas respecto a la solana. En ambas laderas, los parches sin vegetación presentaron el menor valor de diversidad y riqueza. En la solana, la riqueza de herbáceas fue mayor en parches de Colliguay, la humedad fue mayor en parches con vegetación y su temperatura fue menor que la registrada en suelo desnudo. Además, estas diferencias microclimáticas fueron mayores en la ladera de solana. Con relación a la orientación de *Eriogyne sp.*, estos orientaron su corona más hacia el norte en la ladera solana y más hacia el este en la umbría. En la ladera solana, *Eriogyne sp.* se asoció más frecuentemente a parches bajo Colliguay, a pesar de que la cobertura predominante fuera de suelo desnudo. En la ladera umbría, *Eriogyne sp.* se asoció más frecuentemente a parches con rocas, a pesar de que la cobertura predominante fuera la de vegetación, por lo que la distribución de los cactus lejos de ser aleatoria, respondería mayormente a suplir las necesidades particulares para su sobrevivencia, sopesando las condiciones adversas a las que se expone en cada ladera, más que a un uso de coberturas según la proporción disponible de estas. A pesar de que no todos los índices ni variables medidas se alinean con las predicciones, se podría interpretar de que subyacen interacciones positivas de facilitación asociadas a Colliguay en ladera de solana, que explicarían la mayor riqueza de especies agrupadas bajo o próximas a su dosel, respecto a los sitios de suelo desnudo. Faltaría desarrollar estudios experimentales para aseverar que Colliguay es una planta nodriza clave para *Eriogyne sp.*

Palabras clave

Facilitación, Vegetación Esclerófila, Hipótesis del Gradiente de Estrés (HGE).



Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación

Facultad de Ciencias Básicas

Departamento de Biología

Memoria

CAPÍTULO I. MARCO TEÓRICO

1.1. Introducción

En el estudio de patrones de distribución espacial y estructuras de comunidades vegetales, es posible observar que las distribuciones de las plantas no siempre son al azar (Schenk *et al.*, 2003). De esta forma, la distribución espacial de las plantas respondería a los efectos sinérgicos de procesos bióticos (i.e. dispersión, crecimiento, herbivoría, mortalidad y particularidades ecológicas de cada especie, entre otras) y abióticos del medio que habitan (i.e. perturbaciones naturales o antrópicas, sustratos, topografía, microclima, entre otros), que darían respuesta a cómo se conforman y funcionan las estructuras comunitarias vegetales (Schenk *et al.*, 2003; Flores, 2015).

Al analizar los factores bióticos y abióticos de un sistema determinado, se espera que las interacciones ecológicas (positivas o negativas, tanto intra como interespecíficas) constituyan uno de los mecanismos fundamentales que expliquen los patrones de distribución espacial, así como la estructura y variación de la comunidad vegetal (Badano *et al.*, 2005; Schenk *et al.*, 2003).

El análisis de cómo fluctúa el equilibrio entre la intensidad de las interacciones positivas y negativas, intra e inter específicamente (Holzapfel y Mahall, 1999), pueden justificarse desde variados ámbitos: 1) en función de la variaciones o gradientes de estrés abiótico del ambiente (Schenk *et al.*, 2003), 2)



Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación

Facultad de Ciencias Básicas

Departamento de Biología

Memoria

de las necesidades de la planta según su estadio de vida (Cares et al., 2013), 3) de la fisiología de las especies, o 4) de la densidad poblacional de las comunidades, entre otras (Callaway y Walker, 1997). Schenk et al. (2003) señalan que en plantas, el equilibrio entre interacciones positivas y negativas es dependiente de la variabilidad ambiental en el tiempo y el espacio; ello en base al análisis tanto de la variabilidad temporal de las interacciones ecológicas, como por los patrones espaciales de distribución que se van adoptando.

Al analizar la naturaleza positiva o negativa de las interacciones intra e interespecíficas, así como la intensidad neta de estas, se observa que dichas interacciones estarían influidas por la calidad del hábitat y el nivel de estrés abiótico del ambiente (Schenk et al., 2003). Esta relación permite predecir, que en ambientes de baja calidad (baja productividad vegetal) y alto estrés abiótico, el desempeño de las comunidades vegetales tiende a ser positivo (i.e. facilitación), con una intensidad proporcional al grado de estrés presente, debido al posible efecto amortiguador de las interacciones positivas frente a condiciones ambientales adversas (Schenk et al., 2003). Este fenómeno podría tener efectos significativos en el crecimiento y supervivencia de las comunidades vegetales en contextos de escasez de recursos, donde incluso pequeñas adiciones o reducciones en la disponibilidad de recursos podrían generar efectos desproporcionadamente determinantes en la supervivencia de las plantas (Schenk et al., 2003). Por esta razón, la facilitación se considera un mecanismo clave para incrementar la diversidad vegetal en ambientes extremos (Lasso-Rivas, 2015; Duarte et al., 2021). En cuanto a las distribuciones espaciales indicativas de interacciones positivas, la formación de ensamblajes agregados



Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación

Facultad de Ciencias Básicas

Departamento de Biología

Memoria

multi-específicos de especies leñosas, hierbas y pastos anuales distribuidas en conglomerados, podría evidenciar procesos de facilitación, modelando así los ensambles comunitarios (Duarte et al., 2021; Fuentes-Castillo et al., 2012; Gutiérrez y Squeo, 2004; Fuentes et al., 1984).

Aunque las interacciones intra e interespecíficas negativas, como la competencia, suelen observarse en diversos hábitats, se espera que en ambientes de alta calidad (mayor productividad vegetal) y bajo estrés abiótico, la intensidad de estas interacciones sea mayor (Schenk et al., 2003). Estas interacciones pueden identificarse mediante la observación de distribuciones o segregaciones espaciales regulares, así como por una relación positiva entre las distancias entre especies y sus tamaños (Schenk et al., 2003). El resultado neto entre las interacciones positivas y negativas, serían inversamente proporcionales entre sí, en función de la calidad del ambiente y de los gradientes de estrés ambiental (Badano et al., 2005, Schenk *et al.*, 2003). Este conjunto de predicciones es abordado bajo la Hipótesis del Gradiente de Estrés (HGE), la que plantea que en zonas con elevado estrés ambiental, predominarían interacciones ecológicas positivas, mientras que en zonas con bajo estrés ambiental, predominan interacciones ecológicas negativas (Lasso-Rivas, 2015).

A pesar de que la HGE está avalada por diferentes estudios (Espinosa et al., 2011; Saiz, 2014). Hay casos en los que no aplica, como el de Madrigal et al. (2016) efectuado en el Parque Nacional Bosque Fray Jorge. En el estudio se analizó el potencial efecto nodriza (facilitación) de 3 arbustos nativos: *Porlieria chilensis* Johnst., *Adesmia bedwellii* Skotts. y *Proustia cuneifolia* Don (las dos primeras fijadoras de N), considerando la producción de biomasa comunitaria, densidad de especies y



Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación

Facultad de Ciencias Básicas

Departamento de Biología

Memoria

composición de especies de herbáceas anuales. Se concluyó que hubo diferencias significativas en la composición de especies de plantas efímeras entre áreas abiertas y bajo el dosel de las tres especies de arbustos, pero no se logró evidenciar algún efecto significativo de facilitación específico de las especies de arbustos propuestos como plantas nodrizas.

Ante esta y otras ocasiones en las que la HGE no ha logrado predecir con fiabilidad las interacciones que subyacen en determinados casos, es que autores como Maestre (2009) han propuesto que para extender y refinar el marco de entendimiento de la hipótesis, se debería considerar el enfoque empírico, donde el patrón general predicho por la HGE se mantendría con mayor frecuencia, para ciertas combinaciones de ciclos de vida y factores de estrés, los cuales varían en cada caso estudiado. Para ello, se plantea el incluir explícitamente las particularidades de cada especie (como la tolerancia relativa al estrés vs. la capacidad competitiva) y la naturaleza de los gradientes de estrés estudiados (si corresponde a un recurso vs. no recurso), ampliando así el marco conceptual general a considerar en las predicciones e incentivando a realizar estudios específicos para cada especie, no recayendo sólo ante en generalizaciones.

Asimismo, otros autores han planteado la necesidad de incluir la historia evolutiva de las especies, donde se ha evidenciado que la intensidad de la facilitación aumentaría entre plantas con linajes lejanamente emparentados (Duarte et al., 2021) o que los beneficios de las interacciones positivas podrían ser recíprocos, tanto para las especies facilitadoras (nodrizas) como para las facilitadas (Montesinos et al., 2019). La inclusión de aspectos de historia de vida y el parentesco evolutivo entre especies facilitadoras y facilitadas, plantean la necesidad de realizar más estudios empíricos que



Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación

Facultad de Ciencias Básicas

Departamento de Biología

Memoria

permitan comprender bajo qué mecanismos específicos se desarrollan las interacciones facilitadoras.

1.2. Plantas Nodrizas

Dentro de las interacciones de facilitación, las plantas “nodrizas” son especies que tienen características ecomorfológicas que les permiten establecerse en ambientes con diversos grados de estrés y que logran influir en las variables bióticas y abióticas del microhábitat que ocupan, como en el incremento de la humedad del suelo circundante, la proporción de sombra y la fertilización del suelo por medio de su hojarasca, entre otras (Callaway, 2007; Molina-Montenegro et al., 2015). Estas características permitirían el establecimiento y crecimiento de plántulas de otras especies, a través de la protección física ante condiciones ambientales estresantes o a través del suministro de recursos (i.e. agua, refugio y/o nutrientes) (Callaway y Walker, 1997). De esta forma, las especies que logran desarrollarse bajo el amparo de una planta nodriza, son denominadas especies facilitadas. La distribución de las plantas facilitadas tendría un crecimiento restringido a una corta distancia respecto a la planta nodriza (Gutiérrez y Squeo, 2004), ya que cada nodriza y sus especies facilitadas, conformarían un parche de vegetación (Navarro-Cano et al. 2019a). Flores y Jurado (2003) proponen que la selección de una planta facilitada bajo una planta nodriza, podría estar influido por una o varias de las siguientes razones: mayor acumulación de semillas bajo las copas de los arbustos; zonas con mayor humedad, que faciliten la termorregulación y balance hídrico; áreas seguras contra herbívoros; lugares con alta disponibilidad de nutrientes y soporte físico. En todos los casos, se evidencia un incremento de la adecuación biológica de las plantas facilitadas bajo una nodriza, respecto al que



Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación

Facultad de Ciencias Básicas

Departamento de Biología

Memoria

tendrían fuera o lejanos a esta.

Las plantas nodrizas contribuirán a la supervivencia de especies de zonas áridas o semiáridas (Gutiérrez y Squeo, 2004) a través de varios mecanismos: aumento de la disponibilidad de agua, por efecto de mecanismos naturales como el levantamiento hídrico ejercido por las raíces, permitiendo una mayor retención de la humedad (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991) y con ello el desarrollo de una rizosfera beneficiosa para las plantas facilitadas (Navarro-Cano et al., 2019b), que permitiría una mejor asimilación de nutrientes, defensa ante patógenos, promoción de hormonas del crecimiento, entre otros beneficios (Gutiérrez y Squeo, 2004; Molina-Montenegro et al., 2016). Además de la termorregulación que puede darse bajo su dosel o estructuras vegetativas, ante las variaciones abruptas o extremas de temperatura del ambiente (Franco y Nobel 1989). En ciertos casos puede ocurrir que la acumulación de hojarasca bajo la nodriza, además de brindar materia orgánica al suelo (Navarro-Cano et al., 2014), promovería la infiltración de agua en el suelo y con ello, contribuiría a la retención de humedad. Igualmente, las nodrizas fijadoras de nitrógeno ayudarían a conformar “islas de fertilidad” (Carrillo García et al., 2000) en ambientes áridos y semiáridos caracterizados por tener predominantemente suelos pobres en nutrientes (asimilables), ya que su hojarasca cargada con nitrógeno y otros bioelementos, proveerían de nutrientes al suelo y a otras plantas aledañas (Rossi y Villagra, 2003). Esto último sería clave, ya que en suelos pobres en contenido orgánico, la disponibilidad de nutrientes se considera un factor limitante en el crecimiento vegetativo, después de la disponibilidad de agua (Gutiérrez y Squeo, 2004).



Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación

Facultad de Ciencias Básicas

Departamento de Biología

Memoria

Por lo tanto, las plantas nodrizas disminuirían el estrés hídrico, térmico, erosivo y/o nutricional, por patógenos y herbívoros (Gutiérrez y Squeo, 2004).

1.3. Clima mediterráneo en Chile: arbustos esclerófilos como nodrizas

La zona central de Chile se posiciona dentro de una, de las 5 regiones a nivel mundial con clima mediterráneo, el cual se caracteriza por inviernos fríos y lluviosos, que contrastan con los veranos cálidos y secos (Rundel et al., 2019). Bajo este clima, es distintiva la vegetación esclerófila, la que presenta un alto grado de endemismo, posicionando a este bioma como un *hotspot* de biodiversidad a nivel mundial, que se extiende desde la costa del Pacífico hasta las cumbres andinas, entre los 25 y 47°S (Arroyo et al., 2006). La vegetación esclerófila se caracteriza por presentar mecanismos morfo-fisiológicos que le permitan sobrevivir al estrés hídrico de los meses de verano, como tasas bajas de crecimiento vegetativo en verano, hojas coriáceas de cutícula gruesa que disminuyan la pérdida de agua por evapotranspiración, entre otras características (Becerra et al., 2018; Fuentes et al., 1984a; Luebert y Pliscoff, 2018). Asimismo, se evidencia que la distribución vegetacional estaría modulada principalmente por la disponibilidad de agua (Arancibia et al., 2022), donde cada conformación vegetacional es afín a cierto gradiente de aridez: las plantas suculentas (metabolismo CAM, especializado en reducirla pérdida de agua) ocupan los sitios más xéricos; los arbustos de hoja pequeña, deciduos y/o siempreverdes esclerófilos de pequeño tamaño son dominantes en los extremos xéricos a baja altitud y las especies de arbustos siempreverdes abundan en los sitios más húmedos a



Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación

Facultad de Ciencias Básicas

Departamento de Biología

Memoria

baja elevación (Cabrera, 2002).

En la misma línea, se ha registrado que en las comunidades vegetales la distribución y adaptaciones morfo-fisiológicas presentan una significativa dependencia de las propiedades edáficas de las laderas, las que son influenciadas según la exposición solar y tasas de humedad de estas (Poblete, 2004). Se tiene que la capacidad de retención de humedad difiere entre laderas de exposición norte y sur, siendo mayor en esta última. Esto determinaría que en la exposición norte predomine la vegetación arbustiva esclerófila bajo distribuciones agrupadas o en “parches”, cuyo tamaño va disminuyendo y aumentando su separación a medida que aumenta su altitud, llegando hasta la zona andina (Fuentes et al., 1984b). Por otro lado, en las laderas de exposición sur, es posible hallar diferentes agrupaciones boscosas continuas (hasta los 2.000 msnm), excepto en zonas muy erosionadas o abruptas (Teillier et al., 2005). Y a pesar de que es posible encontrar ejemplares de una misma especie en ambas laderas, estas tienden a responder a las diferencias de humedad y exposición solar de cada ladera, donde en las de mayor exposición solar norte (solana) los hábitos de los árboles y arbustos tienden a alcanzar menores alturas, su estructura de foliar de las hojas tiende a ser más xeromórficas: una cutícula más gruesa que las de ladera solana y de menor tamaño. Mientras que en la ladera sur (umbría), las mismas especies al estar bajo un adecuado balance hídrico, tienden a tener hojas más grandes y hábitos de mayor altura (Montenegro y de la Puente, 1977).

En diversos ambientes mediterráneos, la distribución de plantas consideradas como nodrizas se describirían bajo patrones en mosaico, con “parches” que tienen una biomasa relativamente alta, dispersos en una matriz de suelo pobre en vegetación (Gutierrez y Squeo, 2004). Estudios empíricos



Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación

Facultad de Ciencias Básicas

Departamento de Biología

Memoria

internacionales en sitios mediterráneos contaminados, dan cuenta de efectos facilitadores de algunas especies de arbustos que actuarían como “nodrizas” sobre plántulas de otras especies, permitiendo mayores probabilidades de sobrevivida, así como mejoras en sus tasas de crecimiento (Vicente et al., 2022; Domínguez et al., 2015; Dupponois et al., 2011; Schenk et al., 2003), siendo clave en su establecimiento y sobrevivida.

Badano et al. (2005) analizaron las estructuras espaciales de la vegetación que se dan en laderas méxicas y xéricas en el ecosistema altoandino mediterráneo. A partir del análisis de las estructuras espaciales, se dedujo que en ambas laderas había una predominancia de las interacciones negativas (competencia), pero que estas eran menores en las laderas xéricas, en las que también se evidenció un mayor índice de diversidad, lo que apunta a procesos de facilitación. Lo mismo concluyeron Madrigal et al. (2016).

Respecto a estudios de carácter más experimental, Molina-Montenegro et al. (2015), propusieron evaluar la facilitación vegetal a nivel del suelo, en función de la posible mitigación microclimática y los beneficios que supondrían los microorganismos asociados para las plantas facilitadas. Para ello, realizaron estudios de campo (trasplante bajo y fuera de *Porlieria chilensis*, en macetas con tierra de la zona) e invernadero (cultivo de plantas con tierra sacada fuera del arbusto, así como esterilizada o no), a modo de evaluar la influencia directa e indirecta del arbusto nodriza (*Porlieria chilensis*), sobre el establecimiento y crecimiento de tres especies de plantas nativas. Se obtuvo que había una mitigación significativa de las condiciones abióticas estresantes (promoviendo el rendimiento de las especies nativas) y se atribuyó un mayor establecimiento y rendimiento a la



Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación

Facultad de Ciencias Básicas

Departamento de Biología

Memoria

presencia de microorganismos beneficiosos en el suelo bajo la planta nodriza, a diferencia de los suelos esterilizados.

La mayoría de estos estudios se remiten mayoritariamente al análisis de facilitación entre árboles, arbustos y hierbas del centro-norte de Chile, pero pocos estudios han considerado en el análisis de facilitación a las Cactáceas (e.g. Cares et al., 2013). Estas, a parte ser relevantes por constituir un significativo número de especies nativas y endémicas, son relevantes en términos de los procesos ecológicos interespecíficos en los que participan, al constituirse como fuentes de alimento y refugio para insectos, mamíferos y aves (Cuartas-Domínguez et al., 2022; Humaña et al., 2021).

1.4. Generalidades de las cactáceas

Las Cactáceas comprenden más de 2.000 especies, todas de origen americano y abarcan un heterogéneo rango de distribución: desde los ambientes áridos y semiáridos, hasta zonas tropicales del continente (Guerrero et al. 2011). La resistencia a condiciones de estrés hídrico y altas temperaturas de las especies de esta familia estaría explicada por sus adaptaciones fisio-morfológicas, que les permiten un uso eficiente del agua: cutícula gruesa, apertura estomática nocturna y la consecuente captación neta de CO₂ nocturno, asociado con el Metabolismo Ácido de las Crasuláceas de estas plantas, conocido como CAM (Durán, 2020).

En cuanto a la abundancia de las poblaciones locales, esta dependería significativamente de la germinación de sus semillas y del éxito de establecimiento de plántulas. Se considera a la primera



Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación

Facultad de Ciencias Básicas

Departamento de Biología

Memoria

etapa (germinación) como la más crítica para la mantención de poblaciones viables, dado el alto grado de sensibilidad de esta fase ante la exposición a sequías, temperaturas cálidas del suelo y bajo contenido de humedad, los que constituyen atributos característicos de los biomas mediterráneos y/o xéricos (Valiente-Banuet et al., 1991, 2002; Franco y Nobel, 1989).

1.5. Arbustos nodrizas y cactáceas

Los procesos de germinación, establecimiento y crecimiento de plántulas de cactáceas se verían beneficiados al estar bajo o próximos a una nodriza, particularmente en ambientes xéricos (Larrea et al., 2005; Golubov et al., 2000). Aunque son insuficientes los estudios que indiquen experimentalmente cómo ocurre la facilitación (Muro Pérez, 2011), se presume que bajo el dosel de otras plantas se contrarrestan los efectos negativos de la desecación y las altas temperaturas del suelo (condiciones típicas de hábitats xéricos), a las que se ven expuestas las plántulas de cactáceas. Igualmente se presume la protección contra la radiación solar directa (Franco y Nobel, 1989), la reducción del rango oscilatorio de temperaturas mínimas y máximas que se pueden dar diariamente, la disminución de la erosión por el viento, la disminución de la escorrentía, la acumulación de materia orgánica en el suelo y la protección contra la herbivoría, entre otros (Valiente-Banuet et al., 1991; Vicente et al., 2022; Rossi y Villagra, 2003).

1.6. Facilitación de Cactáceas en Chile mediterráneo por potenciales plantas nodrizas

Sobre los mecanismos ecológicos que expliquen la distribución de cactáceas en el clima mediterráneo



Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación

Facultad de Ciencias Básicas

Departamento de Biología

Memoria

de Chile, Cares et al. (2013), realizaron un estudio relacional en la Reserva Nacional Las Chinchillas (zona central de Chile) y evaluaron a un grupo de 5 arbustos nativos como potenciales plantas nodrizas del establecimiento de los cactus columnares *Echinopsis chiloensis* (Colla) Friedrich y G.D. Rowley y *Eulychnia acida* Phil., ambos endémicos. Se estudiaron los patrones de reclutamiento de los cactus juveniles bajo los arbustos, a través de registros en microhábitats diferenciables por sus factores abióticos (temperatura mínima-máxima, humedad relativa media, contenido de humedad, condiciones físicas y características químicas del suelo). Se obtuvo que la mayoría de los cactus jóvenes se reclutaron bajo arbustos, donde hubo temperaturas medias y máxima más bajas y mayor humedad relativa, destacando los microhábitats bajo los arbustos *Flourensia thurifera* (Molina) DC. y *Bahia ambrosioides* Lag., donde hubo mayor frecuencia de reclutamiento. Se sugirió que estas dos especies de arbustos podrían ejercer relaciones ecológicas facilitadoras (nodrizas), pero se desconocen los mecanismos facilitadores específicos (experimentales) que los sustenten (Cares et al., 2013).

Otro estudio relacional fue llevado a cabo en un bosque esclerófilo costero de la zona central de Chile, entre las regiones de Valparaíso y O'Higgins, donde se investigó las respuestas al estrés salino de cuatro especies de cactáceas entonces clasificadas dentro del género *Erioseya*: *E. chilensis* (Hildm. ex K. Schum.) Katt., *E. chilensis* var. *albidiflora* (F. Ritter) Katt., *E. curvispina* var. *mutabilis* (F. Ritter) Katt. y *E. subgibbosa* (Haw.) Katt. (Duran, 2020). Este estudio evaluó específicamente la respuesta funcional de estos cactus ante la exposición al spray marino, demostrando que su patrón de distribución local está asociado a un gradiente de estrés abiótico que se intensifica desde el interior



Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación

Facultad de Ciencias Básicas

Departamento de Biología

Memoria

hacia la costa. Los resultados sugieren que el spray marino afecta negativamente el establecimiento de plántulas, limitando así su nicho de regeneración. *Eriosyce curvispina var. mutabilis* presentó menor aclimatación al spray marino, lo cual explicaría su distribución restringida a quebradas en el interior, lejos de la costa. En las discusiones del estudio, se resaltó la falta de investigaciones empíricas experimentales sobre interacciones bióticas entre plantas nodrizas y cactáceas (Durán, 2020).

1.7. El Colliguay como potencial planta nodriza de *Eriosyce sp.* en laderas de solana del Parque Nacional Río Clarillo

El Parque Nacional (PN) Río Clarillo está ubicado entre los paralelos de 33° 41' - 33° 51' S en el piedemonte andino (Teillier et al., 2005), en la zona central de Chile bajo un clima mediterráneo semiárido. El régimen climático es de tipo templado frío, con marcada oscilación estacional: veranos secos y cálidos, e inviernos lluviosos y fríos. El PN está incluido bajo la delimitación de *hot-spot de biodiversidad* de la zona central de Chile, ya que alrededor del 50% del total de sus plantas nativas (mayor a 1500 especies se considera *hotspot*), son endémicas (Arroyo et al., 2006). En específico, sólo en el PN Río Clarillo se han registrado hasta 600 especies vegetales, donde un 80% son nativas y de estas, cerca del 40% (240 especies) serían endémicas de Chile y una centena de ellas, endémicas de Chile Central. (Teillier et al., 2005; Niemeyer et al, 2002).

En este hábitat, se ha documentado la presencia de cactáceas del género *Eriosyce* en la ladera sur del Parque, asociados a rocas (Solervicens y Cruzat 2019). También se encuentran ejemplares en la ladera



Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación

Facultad de Ciencias Básicas

Departamento de Biología

Memoria

norte, asociados a simple vista a parches vegetacionales dominados por *Colliguaja odorifera* Molina (Euphorbiaceae) (*Colliguay*).

Respecto al arbusto, se tiene que en las laderas de exposición solar norte del PN se puede observar una predominancia de este y otros arbustos. Debajo de su dosel o muy próximo a este, se han encontrado ejemplares de *Eriogyne* sp. y geófitas como el Azulillo (*Pasithea caerulea* (Ruiz & Pav.) D. Don) o el Huilmo (*Sisyrinchium striatum* Sm.) y otras especies perennes como helechos, entre otras (*obs. pers.*). El *Colliguay* habita en laderas de exposición norte y sur de cerros. Presenta un enraizamiento lateral superficial muy desarrollado y un sistema de raíces pivotantes moderadamente profundas (Montenegro y de la Puente, 1977). Esto último podría asociarse con un posible efecto de levantamiento hídrico, lo que aumentaría la humedad bajo su dosel y superficie alledaña (Gutiérrez y Squeo, 2004). Igualmente se ha descrito la capacidad regenerativa del *Colliguay* luego de episodios de incendios, lo cual posiblemente se debe a su raíz principal que le prevendría de un posible daño por sequía, ya que puede penetrar en las capas más profundas del suelo, donde usualmente se mantiene un contenido de agua óptimo a través del tiempo (Montenegro y de la Puente, 1977).

Respecto a *Eriogyne*, se tiene que la distribución del género es casi continua en áreas costeras occidentales, desde el sur del Perú hasta el centro-sur de Chile. Se posiciona como uno de los dos géneros de cactáceas chilenas con mayor riqueza de especies, dentro de la subfamilia Notocactaeae, albergando una variedad morfológica de tallos, flores y frutas (Walter y Guerrero, 2022). Respecto a su importancia en interacciones ecológicas interespecíficas en los Andes de Chile central, las flores



Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación

Facultad de Ciencias Básicas

Departamento de Biología

Memoria

de *Eriosyce* son visitadas por las abejas megaquílidas endémicas *Trichothurgus dubius* (Sichel, 1867) y *T. herbsti* (Friese, 1905) y el colibrí altoandino *Oreotrochilus leucopleurus* Gould, 1847 (Cuartas-Domínguez et al., 2022). Crece generalmente a baja densidad formando parches de entre 2-15 individuos (Hoffmann y Walter 2004).

Actualmente se ha documentado que las subespecies que se creían hasta antes de enero del 2024 pertenecientes a la especie *Eriosyce curvispina*, corresponden efectivamente a especies diferentes, las cuales en algunos casos son indiferenciables a simple vista, requiriendo para su identificación de análisis con marcadores moleculares para poder diferenciarlas unas de otras (Walter et al., 2024). Sin embargo, en base a caracteres morfológicos, como la presencia de espinas curvadas y hábito globoso o subgloboso (Guerrero et al. 2006) y las fotografías que se han documentado de la especie en el PN Río Clarillo (Solervicens y Cruzat, 2019), es que las especies halladas en el PN Río Clarillo deberían corresponder a alguna de las especies analizadas en el estudio de Walter et al. (2024), las que hasta ese entonces, se creían como pertenecientes a subespecies de *Eriosyce curvispina*, dado el carácter morfológico distintivo de presencia de espinas curvadas. Es por esta razón que en este estudio nos referiremos a esta especie como *Eriosyce sp.*

Antes del año 2024, los estudios respecto a los caracteres morfológicos distintivos de la especie llamada *Eriosyce curvispina*, la describen como una especie con un provenir subgloboso o globoso, ocasionalmente alargado de 8 a 20 cm de ancho, de color verde grisáceo, a menudo desnudo o con pocas espinas levemente curvadas en la parte superior; con raíces fibrosas o una raíz napiforme corta (Guerrero et al., 2006). Dentro del estudio de Guerrero et al. (2011), que evaluaba el efecto del



Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación

Facultad de Ciencias Básicas

Departamento de Biología

Memoria

porcentaje de germinación en luz (RGL) sobre especies de cactáceas incluyendo a *Eriosyce*, se registró el valor de $RGL=1$ para las especies catalogadas hasta ese entonces como *E. curvispina*, lo que indicaría que estas especies serían 100 % dependientes de la luz para germinar (Guerrero et al., 2011).

Dentro del estudio de Guerrero et al. (2011), que evaluaba el efecto del porcentaje de germinación en luz (RGL) sobre diversas especies de cactáceas, se registró que el valor de $RGL=1$ para las especies catalogadas hasta ese entonces como *E. curvispina*, lo que indicaría que estas especies serían 100 % dependientes de la luz para germinar (Guerrero et al., 2011).



Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación

Facultad de Ciencias Básicas

Departamento de Biología

Memoria

CAPÍTULO II. PROBLEMA DE INVESTIGACIÓN

2.1. Preguntas e hipótesis de investigación

En base a las referencias teóricas y observaciones en terreno descritas para la posible asociación de *Eriosyce sp.* y *C. odorifera*, es que se plantean las siguientes preguntas de investigación:

¿Existe una mayor diversidad de plantas y frecuencia de *Eriosyce sp.* bajo el dosel de *C. odorifera*, en comparación a otros parches aledaños?, ¿Existen diferencias en cuanto a la humedad y temperatura del suelo, en zonas bajo el dosel de *C. odorifera*, respecto a otros parches aledaños, entre laderas de exposición norte y sur?, ¿Dónde se establece *Eriosyce sp.* en cada ladera de exposición solar y qué orientación presenta su corona?

Al respecto, como hipótesis se propone que en la ladera norte se encontrará una mayor diversidad de plantas y mayor frecuencia de *Eriosyce sp.* creciendo bajo el dosel de *C. odorifera*, respecto a otro tipo de arbustos o sustratos. Este fenómeno podría explicarse por varios factores, incluyendo las características morfológicas y fisiológicas de sus raíces, que al ser profundas y penetrar en los estratos inferiores con mayor disponibilidad de humedad, pueden facilitar procesos de redistribución hídrica, beneficiando así a la vegetación circundante en zonas de aridez y escasez de agua en el hábitat. Además, la sombra generada bajo el dosel de *C. odorifera*, ayudaría a mantener temperaturas más bajas y a retener y conservar la humedad en el suelo. Por ello, se esperaría encontrar una mayor humedad y una menor temperatura del suelo en zonas bajo el dosel de *C. odorifera*, respecto a otros



Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación

Facultad de Ciencias Básicas

Departamento de Biología

Memoria

parches arbustivos o en el suelo desnudo.

En las laderas de exposición sur, caracterizadas por una mayor humedad ambiental relativa en el suelo y una menor exposición lumínica a lo largo del día (i.e. condición que favorece la presencia de comunidades boscosas en estas áreas), se esperaría que *Eriocyce* sp. se distribuya en zonas alejadas de especies arbustivas. Esta distribución se debería a que, en estas laderas, la especie no requeriría los beneficios hídricos que conlleva la proximidad a dichos arbustos, ya que el agua no sería un recurso limitante. En estas condiciones, sería posible observar interacciones opuestas a la facilitación, como la competencia (interacción negativa). Al estar compensadas las necesidades de recursos básicos, como el agua y la materia orgánica —a través de la hojarasca de la vegetación boscosa y matorral, y con un gradiente de estrés abiótico reducido en comparación con la ladera norte, las especies vegetales podrían comenzar a competir por recursos limitados, como la luz. Este factor sería particularmente limitante para especies de *Eriocyce*, ya que su germinación es dependiente de la cantidad de luz (fotoblastismo). Por esta razón sería esperable encontrar en la ladera sur a *Eriocyce* sp. en parches sin vegetación.



Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación

Facultad de Ciencias Básicas

Departamento de Biología

Memoria

2.2 Objetivos

2.2.1. Objetivo General.

Evaluar la distribución de *Eriosyce* sp. en relación con *C. odorifera*, como posible planta nodriza, considerando la influencia de las laderas de exposición solar Norte y Sur y la disponibilidad de otros tipos de parches.

2.2.2. Objetivos específicos.

- 1) Analizar la diversidad de la vegetación bajo *C. odorifera*, y otros tipos de parches, en laderas de exposición Norte y Sur del P.N. Río Clarillo.
- 2) Evaluar las diferencias de temperatura y humedad relativas del suelo, entre diferentes tipos de parches y laderas de exposición norte y sur.
- 3) Evaluar si la presencia de *Eriosyce* sp. en distintas coberturas del suelo, estarían asociadas con su disponibilidad en cada ladera.
- 3) Evaluar la orientación de la corona de *Eriosyce* sp. en función de la ladera de exposición solar.



Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación

Facultad de Ciencias Básicas

Departamento de Biología

Memoria

CAPÍTULO III. METODOLOGÍA

3.1. Área de estudio.

El estudio se realizó en el Parque Nacional Río Clarillo desde octubre de 2023 hasta noviembre de 2024, entre las laderas topográficamente opuestas, por las que pasa el cauce del río.

Se consideró como ladera de exposición solar norte (desde ahora llamada “ladera norte” o “solana”) a las áreas bajo una misma exposición solar, que estaban próximas a la ubicación del sendero Trikau y Jorquera, llegando a abarcar muestreos entre los entre los 903 hasta los 1095 m.s.n.m aproximadamente. Cabe destacar, que los muestreos fueron a mayor altura que las conformaciones boscosas predominantes de la ladera solana, que abarcan desde los 800 m.s.n.m. aprox. hasta los 950 m.s.n.m. aprox. Se consideró como ladera de exposición Sur (desde ahora llamada “ladera sur”o “umbría”) a las áreas bajo una misma exposición solar que estaban próximas a la ubicación del sendero Aliwén Mahuida, llegando a abarcar muestreos entre los 901 hasta los 1106 m.s.n.m. aproximadamente (alturas recíprocas a las alturas de muestreo de la ladera norte).

3.2. Etapa 1: Caracterización de la diversidad y microclima del suelo en parches de ambas laderas.

Se definieron tres tipos de micrositios, denominados "parches", para su análisis, basados en los siguientes criterios de caracterización:



Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación

Facultad de Ciencias Básicas

Departamento de Biología

Memoria

Parche "Bajo Colliguay" (BC). Superficie constituida exclusivamente por el arbusto *C.odorifera*, además de otras plantas no leñosas. La delimitación del área de este parche se realizó mediante los metros cuadrados abarcados por el dosel de *C. odorifera* sobre el suelo.

Parche "Otros arbustos" (OA). Superficie compuesta por especies arbustivas diferentes a *C. odorifera*. La delimitación del área de este parche se calcula de la misma manera que el caso anterior, basada en el dosel de los arbustos sobre el suelo.

Parche "Suelo desnudo" (SD). Superficie de 1 m² de área sin cobertura de dosel de arbustos o árboles, que puede incluir rocas u otro tipo de vegetación no arbustiva o arbórea, seleccionado al azar.

En esta etapa del estudio se realizaron muestreos aleatorios en las dos laderas descritas, con la identificación de al menos 30 zonas de muestreo al azar, separadas entre sí por una distancia mínima de 50 m. En cada zona de muestreo, se llevaron a cabo las siguientes mediciones:

1) Riqueza y abundancia de especies. Se determinó la riqueza, definida como el número de especies, y la abundancia, medida como la densidad (número de individuos por área del parche) de las especies de helechos, cactáceas, hierbas anuales o epífitas encontradas en los tres tipos de parches: "BC", "OA" y "SD".

1.2) Medición de temperatura y humedad relativa del suelo. Se registraron la temperatura (T°C) y la humedad relativa (RH%) del suelo en los tres tipos de parches. Para los parches



Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación

Facultad de Ciencias Básicas

Departamento de Biología

Memoria

“BC” y “OA”, las mediciones se tomaron a una distancia mínima de 15 cm desde el borde del dosel hacia el interior del parche, removiendo la hojarasca. Se midió la humedad y la temperatura a una profundidad de 4 cm del suelo mediante un termómetro de suelo. En el caso del suelo desnudo las mediciones se realizaron al centro del parche.

Para el análisis estadístico de los datos recopilados en el estudio, se llevaron a cabo diferentes pruebas según las variables y objetivos planteados en cada sub-etapa:

Índices de Shannon (H) y Riqueza de especies (S).

Se procesaron los datos de riqueza de especies y biodiversidad obtenidos en los parches muestreados mediante el programa PAST (Hammer et al., 2001). Se calcularon los índices de biodiversidad de Shannon (H) y la riqueza como el número de especies (S) correspondientes a cada parche y ladera.

Comparación de la biodiversidad entre parches y laderas mediante ANOVA de dos vías.

Se realizó un análisis estadístico utilizando ANOVA de dos vías en el programa PAST para evaluar las diferencias en diversidad (H) y riqueza (S) entre parches (factor “PARCHE”) y laderas (factor “LADERA”), además de explorar la interacción entre los parches y laderas (factor “INTERACCIÓN”).



Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación

Facultad de Ciencias Básicas

Departamento de Biología

Memoria

Análisis de humedad relativa (RH%) y temperatura (T°C) del suelo entre parches y laderas mediante ANOVA de dos vías.

También se usó ANOVA de dos vías para comparar la humedad relativa (RH%) y temperatura del suelo (T°C) de los parches (factor “PARCHE”), laderas (factor “LADERA”) y la interacción entre ambos (factor “INTERACCIÓN”).

Para estimar las variaciones en humedad relativa y temperatura de suelo descontando su variabilidad diaria, se procedió a calcular la diferencia entre el valor observado y el esperado para la hora del día que se tomó el registro. Para ello se modeló con una función polinomial de grado 2, la relación entre la hora del día (variable independiente) en escala decimal con la temperatura y humedad (variables dependientes) para estimar los valores esperados a cada hora. Este procedimiento se llevó a cabo por separado, según la ladera. De esta forma, valores positivos indicaron temperaturas o humedades relativas por sobre la media esperada para la hora del día que fue tomado el registro. Valores negativos indican lo contrario.

Para cumplir con los supuestos de normalidad y homocedasticidad, los datos fueron analizados con el programa SPSS (IBM Corp, 2023). Y transformados en caso de ser necesario.

3.3. Etapa 2: Análisis de la orientación y distribución de *Eriosyce sp.* según la disponibilidad de coberturas en cada ladera.

Primero se realizó un muestreo de los *Eriosyce sp.* presentes en ambas laderas, identificando estos



Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación

Facultad de Ciencias Básicas

Departamento de Biología

Memoria

lugares como parches "Eriosyce". En estos se registraron las orientaciones de las coronas de cada cactus y se clasificó el sitio donde estaban establecidos bajo alguno de los siguientes 3 tipos de coberturas:

1) *VEGETACIÓN*: se clasificó de esta forma si la cobertura incluyó hierbas y/o plantas leñosas (árboles y arbustos). Además se diferenciaron aquellos sitios que cumplieran o fueran similares a la descripción dada para los parches "BC" y "OA" descritos en la Etapa 1, pero bajo el nombre de "Colliguay" y "Otro arbusto", respectivamente, sin discriminar por aleatoriedad, ni distancia de separación entre sitios.

2) *ROCAS*: correspondiente a superficies de suelo donde se distingue la presencia de rocas (sitios "Roca").

3) *SUELO DESNUDO*: correspondiente a sitios donde no hubo plantas, ni rocas. Además se incluyeron sitios que cumplieran con la descripción dada para el parche de "SD", pero bajo el nombre de "Suelo desnudo", sin discriminar por aleatoriedad, ni distancia de separación entre parches).

El muestreo incluyó:

2.1 Delimitación del parche "Eriosyce": se definió como una superficie que incluyó ejemplares de *Eriosyce sp.* Su delimitación se realizó trazando un área circular con un radio de 1 metro, tomando como centro el cactus más alto del micrositio, denominado "cactus



Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación

Facultad de Ciencias Básicas

Departamento de Biología

Memoria

central".

2.1 Medición de orientación: La orientación de la corona de cada cactus se midió utilizando una brújula digital posicionada directamente sobre ella. Este procedimiento se llevó a cabo en cada uno de los ejemplares encontrados en las laderas con exposición norte y sur.

2.2 Clasificación del sitio de establecimiento del cactus: Se clasificó el sitio donde estuvo establecido cada cactus, bajo alguno de los 3 tipos de coberturas (“VEGETACIÓN”, “ROCAS” y “SUELO DESNUDO”). Como criterio de clasificación, se tomó en cuenta la cobertura que rodeó la base y bordes del tallo del cactus.

2.3) Transectas para descripción de coberturas: A partir de las zonas muestreadas en la etapa 1, se seleccionaron al azar 10 zonas contiguas o cercanas, separadas entre sí por al menos 50 m. En cada una de estas zonas se realizó una transecta con huincha de 50 m, en la cual se clasificó el tipo de cobertura del suelo bajo uno de los 3 tipos mencionados (“VEGETACIÓN”, “ROCAS” y “SUELO DESNUDO”)

Para el análisis estadístico de los datos recopilados en el estudio, se utilizaron diferentes pruebas según las variables y objetivos planteados en cada sub-etapa:

Análisis de orientación de la corona de *Eriosyce* sp

Se transformaron los datos de las orientaciones en grados azimut de los cactus de *Eriosyce* sp, para poder trabajarlos mediante estadística lineal utilizando el coseno del grado azimut en Excel. Una vez



Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación

Facultad de Ciencias Básicas

Departamento de Biología

Memoria

transformados los datos se trabajaron mediante ANOVA, utilizando el programa PAST para analizar las diferencias en la orientación que presentaron los cactus entre ambas laderas de exposición solar. Se calcularon los promedios obtenidos para la orientación de los datos con transformación lineal para realizar los gráficos pertinentes y se compararon los resultados de entre ambas laderas.

Test de Chi² para evaluar la asociación de Eriocyce sp. según la disponibilidad de cobertura por ladera.

Se realizó una tabla de contingencia (Tabla de X²) con la frecuencia de *Eriocyce sp.* observados en alguno de los 3 tipos de coberturas: “VEGETACIÓN”, “ROCAS” y “SUELO DESNUDO” y se calcularon las proporciones de cada cobertura (resultados de las transectas). Esto permitió calcular el X² de los valores observados y esperados de la frecuencia de *Eriocyce sp.* por cada tipo de cobertura en cada ladera. Igualmente, mediante un gráfico de barras, se diferenciaron las frecuencias de *Eriocyce sp.* observados en cada tipo de sitio o parche que conformaban a cada cobertura, distinguiendo la frecuencia de cactus encontrados en sitios tipo parches “Colliguay” y “Otro arbusto” que conforman a la cobertura de “VEGETACIÓN”, así como los sitios tipo parche “Suelo desnudo” que conformaban a la cobertura “SUELO DESNUDO”.



Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación

Facultad de Ciencias Básicas

Departamento de Biología

Memoria

CAPÍTULO IV. RESULTADOS Y ANÁLISIS

A modo de comprender y discutir posteriormente los resultados, es que se nombran a continuación las especies encontradas en los parches “OA” de ambas laderas, donde casualmente hubo una relativa reciprocidad de estas especies en cada ladera, a excepción de *Puya coerulea* Lindl. (Chagualillo) (correspondiente a una bromeliácea que para efectos del estudio, se incluyó dentro de la categoría de “OA”) especie que fue muestreada sólo en la ladera de solana, ya que en la de umbría a pesar de haber ejemplares, estos no se registraron dentro de los parches muestreados aleatoriamente. Las especies contenidas en “OA” fueron: *Escallonia pulverulenta* Ruiz y Pav. Pers (Corontillo), *Baccharis rhomboidalis* Rémy (Vautro), *Baccharis salicifolia* Ruiz y Pav. (Chamisa), *Podanthus mitiqui* Lindl. (Mitique), *Gochnatia foliolosa* (D. Don) D. Don ex Hook. y Arn. (Mira-mira), *Cestrum parqui* L'Herit (Palqui), *Haplopappus* sp., *Teucrium bicolor* Sm. (Oreganillo), *Satureja gilliesii* (Graham) Briq. (Menta de cerro), *Adesmia microphylla* Hook. y Arn. (Palhuén) y *Ephedra chilensis* C. Presl (Pingo-pingo)

4.1. Etapa 1.1: Evaluación de la Riqueza (S) y Biodiversidad (H) según el tipo de parche y la ladera de exposición.

En cuanto a la riqueza (S), los resultados del ANOVA de 2 vías mostraron que los parches de la ladera sur, tuvieron significativamente más riqueza que los de la ladera norte (“LADERA”: $F(1,167)=16.77$, $p=6.73 \times 10^{-5}$). Al analizar sólo la ladera norte, se obtuvo que el parche “BC” presentó una mayor riqueza respecto a los otros parches (“PARCHE”: $F(2,167)=20.46$, $p=1.10 \times 10^{-8}$). Mientras que en la



ladera sur, se encontró que los parches “BC” y “OA” tuvieron una mayor riqueza de especies, respecto al de “SD”.

Complementario a estas diferencias entre laderas, es que la “INTERACCIÓN” entre parches y laderas fue significativa ($F(2,167)= 2,605, p=0,00768$), lo que implica que las diferencias en riqueza de especies entre parches dependen de la ladera de exposición (Figura 1).

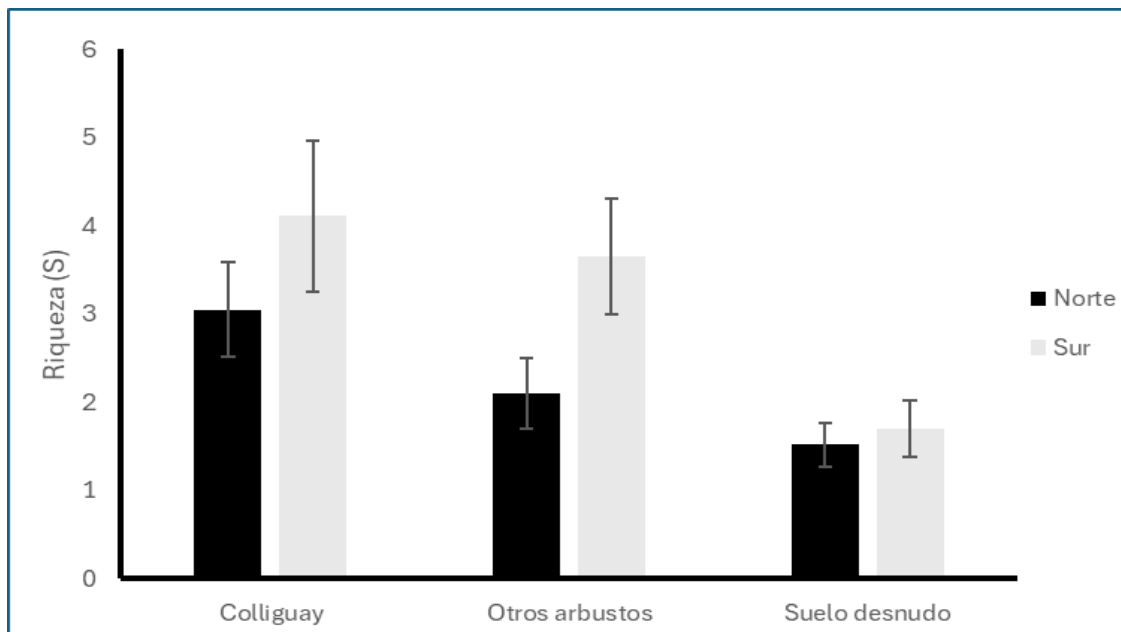


Figura 1. Comparación del promedio de riqueza (S) para cada parche entre laderas de exposición solar. Las barras de error corresponden a intervalos de confianza al 95%. Fuente: elaboración propia.

En relación a la biodiversidad de plantas (H), el análisis de ANOVA de 2 vías indicó que el efecto del factor “LADERA” fue estadísticamente significativo ($F(1,167)=12,22, p= 6,06 \times 10^{-10}$), ya que



fue mayor en la ladera sur, que en la norte. Respecto a el factor “PARCHE”, se detectó que en ambas laderas hubieron diferencias significativas ($F(2,167) = 23,66$ $p=8.96 \times 10^{-10}$), donde el parche “SD” fue el que presentó la menor biodiversidad en comparación a los parches “BC” y “OA”. Y a diferencia de la riqueza, no se detectaron efectos significativos del factor “INTERACCIÓN” entre laderas y parches. (Figura 2).

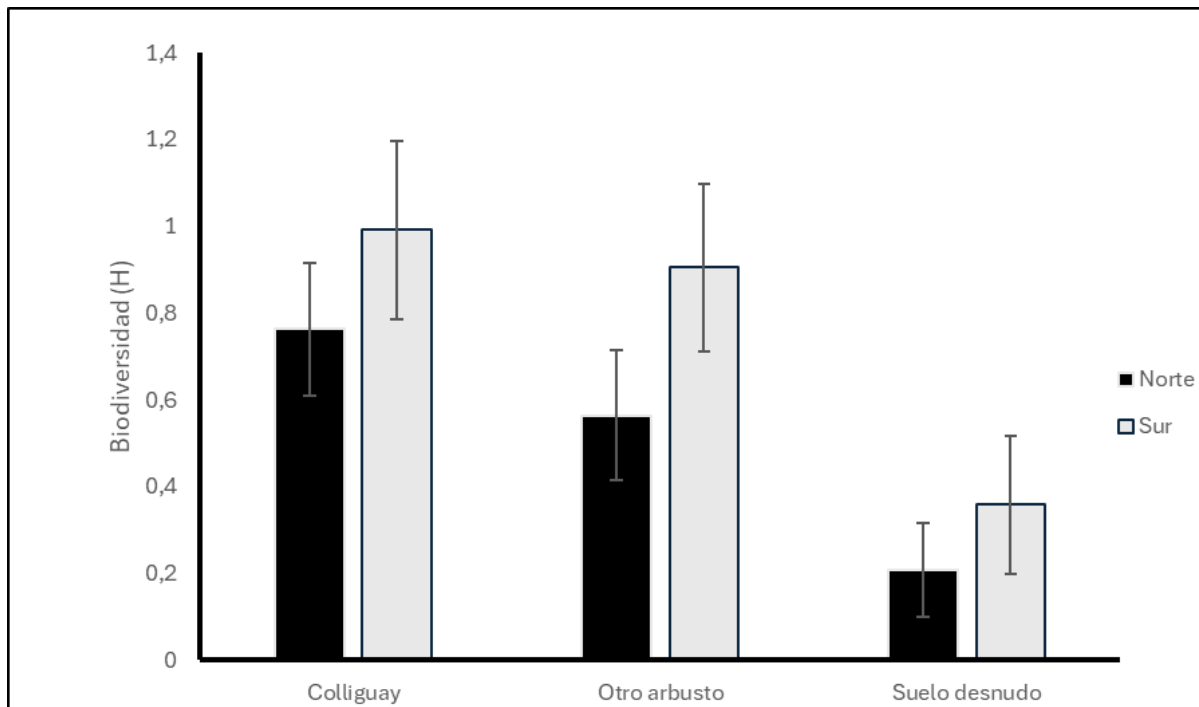


Figura 2. Comparación de biodiversidad (H) por parche entre laderas de exposición solar. Las barras de error corresponden a intervalos de confianza al 95%. Fuente: elaboración propia.



4.2. Etapa 1.2: Evaluación de la temperatura y humedad según el tipo de parche y la ladera de exposición.

Para la ladera norte, los registros de datos utilizados fueron tomados en noviembre del año 2023 y para la ladera sur, fueron tomados entre septiembre y noviembre del año 2024.

El análisis de los datos con ANOVA de 2 vías para la humedad relativa (Dif. RH%) indicaron que hubo efectos significativos asociados sólo para “PARCHE” ($F(2,115)=6.393$, $p=0.002$, g.l.=115), pero no para la “LADERA” ($F(2,115)=0$, $p=0,989$, g.l.=115) ni para la “INTERACCIÓN” ($F(2,115)=0,739$, $p=0,48$, g.l.=115). Por lo que en ambas laderas, los parches “BC” y “OA” fueron los que presentaron una mayor humedad relativa, respecto a los parches de “SD” (Figura 3).

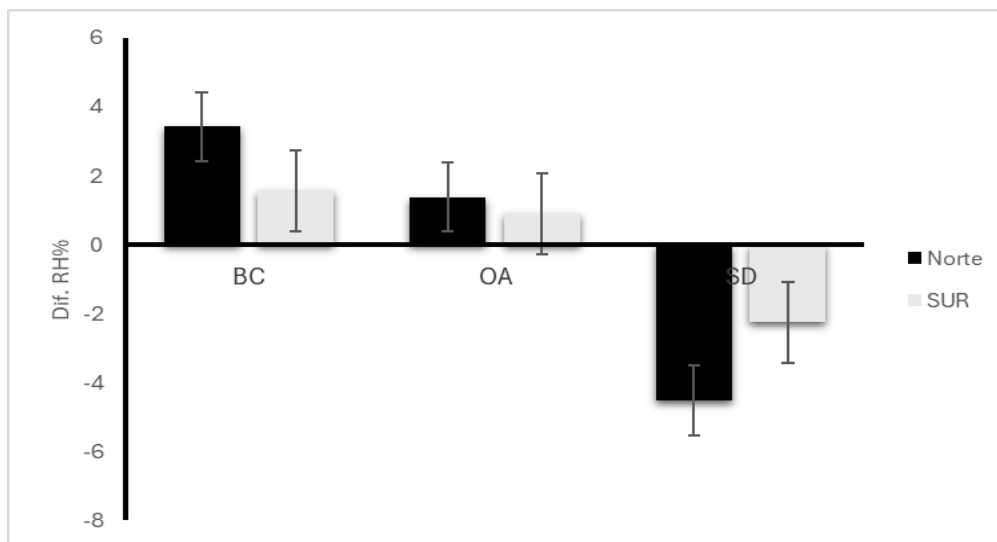


Figura 3. Resultados del ANOVA de dos vías al comparar las diferencias de humedad relativa (Dif.RH%) entre los parches “BC”, “OA” y “SD” en ambas laderas. Los intervalos de confianza corresponden a intervalos de confianza al 95%. Fuente: elaboración propia.



En relación al efecto de la temperatura (Dif. T°C) entre laderas y parches, el ANOVA de 2 vías indicó diferencias significativas asociados a “PARCHE” ($F=(2,115)=45.636$, $p<0.001$) y a la “INTERACCIÓN” ($F(2,115)=10.2$, $p<0.001$). Por lo que en ambas laderas, los parches “BC” y “OA” no difirieron significativamente entre sí, pero ambos parches difirieron significativamente de los parches “SD”. Y a su vez, las diferencias de temperatura de los parches “BC” y “OA” respecto a “SD” de la ladera norte, fueron significativamente mayores a las mismas diferencias observadas en la ladera sur. Por lo que en la ladera norte, las diferencias en la temperatura del suelo en parches con vegetación (“BC” y “OA”) respecto al “SD”, fueron más abruptas que las registradas en la ladera sur (Figura 4).

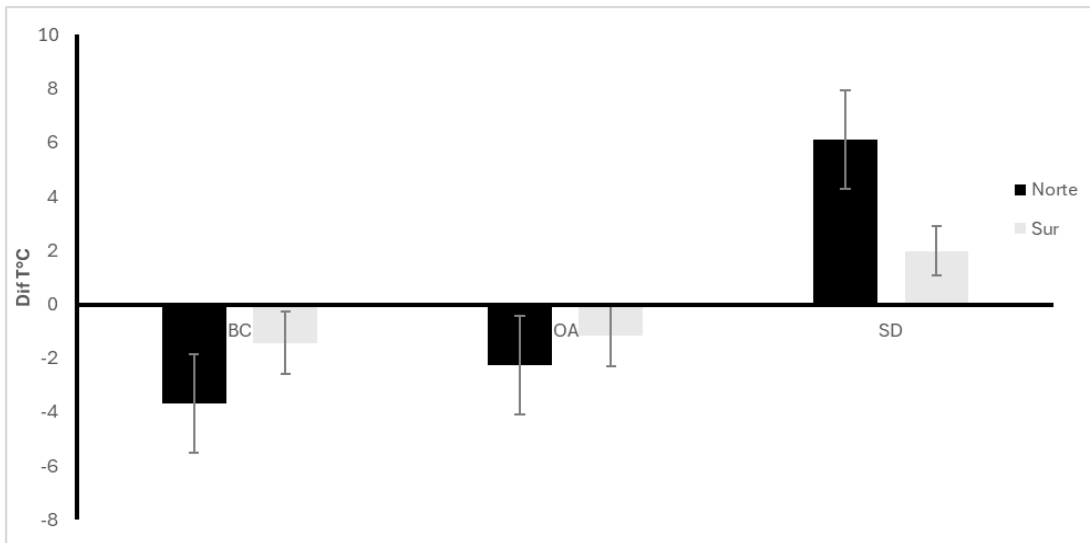


Figura 4. Resultados del ANOVA de dos vías al comparar las diferencias de temperatura (Dif. T°C) entre los parches “BC”, “OA” y “SD” en ambas laderas. Los intervalos de confianza corresponden a intervalos de confianza al 95%. Fuente: elaboración propia.



4.3. Etapa 2.1: Orientación de *Eriosyce sp.* entre laderas.

El análisis mediante ANOVA de una vía indicó diferencias significativas en la orientación que presentaron las coronas de *Eriosyce sp.* en ambas laderas (LADERA: $F(1,114)=10.72$, $p=0.0014$). En promedio la orientación en la ladera de exposición norte fue de 32° azimut (mediante la transformación arcoseno del promedio graficado) y en la ladera de exposición sur se orientaron en promedio a 51° azimut. Esto indicó que, en la ladera norte, los cactus se orientaron más hacia el norte, mientras que, en la ladera sur, se orientaron significativamente más hacia el este.

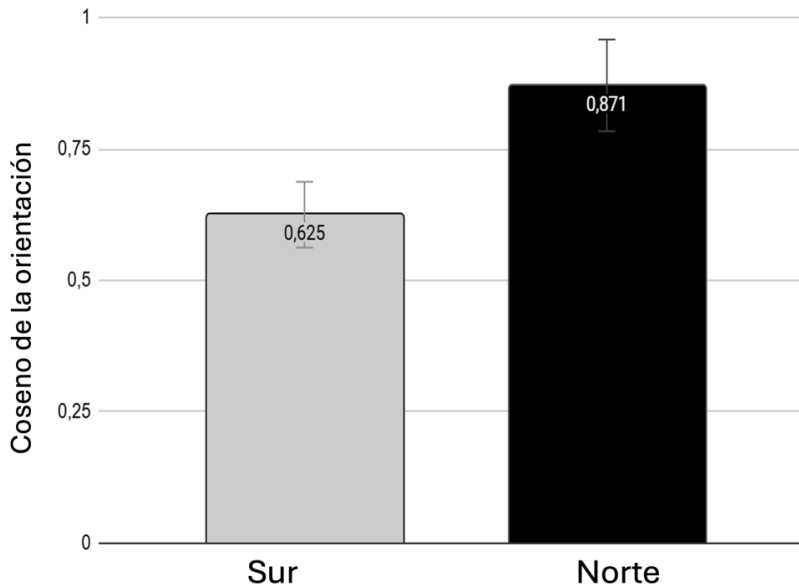


Figura 5. Promedios transformados en coseno de la orientación de la corona de *Eriosyce sp.* en laderas de exposición norte y sur. Las barras de error corresponden a intervalos de confianza al 95%. Fuente: elaboración propia.



4.4. Etapa 2.2: Frecuencia de *Eriosyce sp.* según la cobertura del sustrato entre laderas.

En la ladera de exposición norte se encontraron 33 cactus asociados bajo la cobertura de “VEGETACIÓN” específicamente: 22 cactus asociados a “Colliguay” y 11 asociados a “Otro arbusto” (que casualmente, correspondieron sólo a ejemplares de Chagualillo), 2 ejemplares creciendo sobre sitios tipo “Roca” (equivalente a cobertura “ROCAS”) y 17 asociados “Suelo desnudo” (equivalente a cobertura de “SUELO DESNUDO”). Respecto a la ladera sur, predominó la presencia de *Eriosyce sp* creciendo en “Roca” (equivalente a cobertura “ROCAS”) con 33 ejemplares encontrados en esta asociación, seguido por 7 encontrados en la cobertura “VEGETACIÓN” específicamente: 6 bajo “Colliguay” y 1 ejemplar asociado a “Otro arbusto” (correspondiente a una especie que no identificada, pero que su hábito era similar al de una gramínea leñosa) y 4 ejemplares en “Suelo desnudo” (equivalente a cobertura de “SUELO DESNUDO”) (Figura 6).

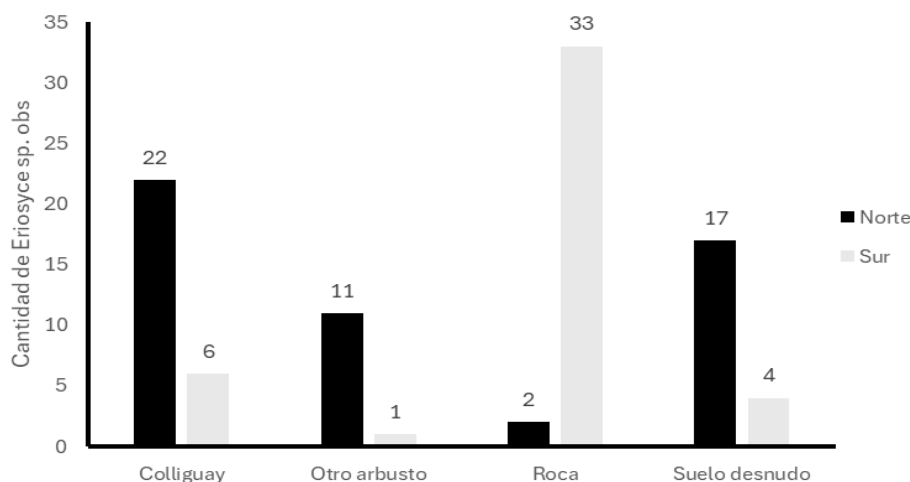


Figura 6. Sitios de establecimiento de *Eriosyce sp.* observados en laderas de exposición norte y sur. Fuente: elaboración propia.



Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación

Facultad de Ciencias Básicas

Departamento de Biología

Memoria

En la ladera norte, al evaluar con X^2 la frecuencia con que se encuentran *Eriosyce sp.* en cada tipo de parche y su respectiva cobertura, se encontró que su distribución no corresponde a lo esperado simple azar ($X^2=25.68$, $gl=2$, $p<0.001$). De esta forma, se interpreta que *Eriosyce sp.* no se distribuye según la disponibilidad de cobertura en la ladera norte, sino que aparece más frecuentemente asociado a coberturas de “VEGETACIÓN” y mucho menos frecuentemente de los esperado por su cobertura en “ROCAS” o “SUELO DESNUDO” (Tabla 1). Esto, ya que según los porcentajes de cada cobertura de la ladera norte, se tendría que, de forma decreciente, la mayor cobertura fue de “SUELO DESNUDO” (60%), seguida de la cobertura “VEGETACIÓN” (38,95 %) y en menor medida la cobertura “ROCAS” (0,55 %).

En la ladera sur, se observó nuevamente que *Eriosyce sp.* no se distribuyó de acuerdo a lo esperado en la cobertura “SUELO DESNUDO” ($X^2 = 409.11$, $gl = 2$, $p < 0.001$). Sin embargo, a diferencia de la ladera norte, en la ladera sur este cactus se encontró asociado más frecuentemente de lo esperado en la cobertura “ROCAS” respecto a las coberturas de “VEGETACIÓN” y de “SUELO DESNUDO”.

Respecto a la proporción de coberturas en la ladera sur, también se observaron diferencias con la ladera norte, ya que se encontró una mayor cobertura de “VEGETACIÓN”, seguida de “SUELO DESNUDO” y finalmente “ROCAS” (ver Tabla 1).



Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación

Facultad de Ciencias Básicas

Departamento de Biología

Memoria

Tabla 1. *Tabla de contingencia de la presencia de Eriosyce sp. según proporciones de coberturas de suelo, en las dos laderas de exposición.* Fuente: elaboración propia.

Ladera	Tipo de cobertura	Cobertura (metros)	Porcentaje de hábitat	Frecuencia de <i>Eriosyce</i> sp.	Porcentaje de <i>Eriosyce</i> sp.
Norte	VEGETACIÓN	268	38.95	33	64.15
	ROCAS	3,8	0.55	2	3.77
	SUELO DESNUDO	416,3	60.50	17	32.08
Sur	VEGETACIÓN	325.3	80.08	7	16.28
	ROCAS	22.9	5.64	33	76.74
	SUELO DESNUDO	58.0	14.28	4	9.30



Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación

Facultad de Ciencias Básicas

Departamento de Biología

Memoria

CAPÍTULO V. DISCUSIONES

A continuación, se presenta la discusión de los resultados en tres partes: 1) efectos de la ladera y tipos de parche sobre riqueza y diversidad, 2) efectos de la ladera y parches sobre la temperatura y humedad, y 3) efectos de la ladera sobre la orientación y distribución de *Eriosyce sp.*

5.1. Riqueza y Biodiversidad.

Los resultados sobre la riqueza taxonómica (S) muestran que los parches de la ladera de exposición sur presentaron una mayor riqueza respecto a la ladera de exposición norte (Figura 1), lo que se puede deber a la disponibilidad de recursos como la humedad, permitiendo un mayor establecimiento de especies de herbáceas y helechos en los parches arbustivos de la ladera sur, las que probablemente no presentan las adaptaciones necesarias para sobrevivir en la ladera norte. Los organismos que viven en laderas con orientaciones opuestas pueden exhibir variaciones morfológicas y fisiológicas que les facilitan adaptarse a las condiciones microclimáticas específicas de cada ladera (Nevo, 2001). Lo anterior posibilita como explicación a este fenómeno, de que no todas las especies presentes en la ladera de exposición sur tengan las características necesarias para estar presentes en la ladera de exposición contraria.

Armesto et al. (1978) indicaron que la disponibilidad hídrica en las laderas en Chile central se asoció a cambios significativos en la estructura y la composición florística de la vegetación arbustiva en el matorral mediterráneo. La menor riqueza taxonómica de plantas herbáceas en los parches arbustivos en la ladera de exposición norte respecto a la sur encontradas en este estudio, puede ser explicada por



Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación

Facultad de Ciencias Básicas

Departamento de Biología

Memoria

el efecto del déficit hídrico, ya que la orientación de la ladera tendría un efecto en las condiciones abióticas. Este factor sería determinante en el desarrollo y la estructura de las comunidades vegetales (López et al. 2012), lo que explicaría las diferencias florísticas y de cobertura vegetal observadas entre ambas laderas. Por otro lado, Badano et al. (2005) encontraron una mayor riqueza de especies de plantas en laderas de exposición norte respecto a la sur, lo cual es opuesto a lo observado en este estudio. Estas discrepancias pueden explicarse en que a nivel local (parches de vegetación), la riqueza de plantas por parche sea menor en la ladera xérica, pero a nivel de la ladera, el conjunto de interacciones entre diferentes especies de plantas en cada parche genere un incremento de la riqueza en la ladera xérica (solana) respecto a la mélica (umbría) (Badano et al. 2005).

Respecto a los parches en la ladera norte, se ha señalado que la facilitación produce un incremento de la riqueza taxonómica (Castro, 2019, Badano et al. 2005), siendo esto coherente con lo observado para los parches “BC”, donde se encontró que estos parches presentaron significativamente la mayor riqueza de plantas (e.g. hierbas y pastos, tanto anuales y perennes e.g. helechos) bajo o próximas al dosel del Colliguay, de forma similar a una distribución y asociación espacial de ensamblajes agregados multiespecíficos, lo cual se alinearía con lo descrito por Gutiérrez y Squeo (2004) sobre el efecto nodriza ejercido por ciertos arbustos, dando pie a plantear que el Colliguay actuaría como una potencial planta nodriza, que facilita a otras especies (multiespecífico) en conglomerados de comunidades vegetales, inmersos en medios bajo estrés hídrico, como ocurriría en la ladera de solana (Valiente-Banuet y Verdú, 2007). Lo cual a su vez, sería coherente con lo planteado por la HGE, respecto a que la intensidad de interacción (en este caso facilitación), sería proporcional a un mayor grado de estrés (en este caso el acentuado estrés hídrico de la ladera solana). Y como se menciona



Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación

Facultad de Ciencias Básicas

Departamento de Biología

Memoria

más adelante, puede que las particularidades morfo-fisiológicas del Colliguay, como su enraizamiento lateral superficial y raíces pivotantes moderadamente profundas (Montenegro y de la Puente, 1977), favorezcan a las plantas de enraizamiento poco profundo como: hierbas anuales, geófitas o helechos, en temporadas de verano (donde aumenta escasez hídrica) ya que sus raíces pivotantes accederían a la humedad de capas más profundas, pudiendo redistribuirla en las capas más superficiales, por medio de sus raíces laterales). Al mismo tiempo, su abundante dosel arbustivo a ras del suelo, permitiría acumular hojarasca, permitiendo por un lado mantener una mayor humedad y disponibilidad de nutrientes, proteger contra la erosión y escorrentía del suelo, propiciar una mayor sombra y estabilizar la temperatura ante cambios abruptos o extremos, entre otras características exclusivas o de mayor envergadura, que generarían condiciones óptimas y clave para las plantas facilitadas, que expliquen su establecimiento significativo bajo este arbusto (Colliguay), en vez de las otras especies arbustivas muestreadas bajo la categoría de “OA”, como el Chagualillo, Corontillo, Vautro, Chamiza, Mitique, Mira-mira, Palqui, Oreganillo, Menta de cerro, Palhuén, Pingo-pingo y una especie de Haplopappus. En cambio, este patrón no se evidenció de manera significativa en la ladera de umbría, donde indistintamente los parches “BC” y “OA” en conjunto, tuvieron una mayor riqueza de especies, respecto al de “SD. En este caso, el Colliguay no ejercería un rol exclusivo de facilitación respecto a otras especies arbustivas (parches “OA”), lo cual podría deberse a las condiciones de menor estrés hídrico de la ladera, desencadenando que la intensidad de la facilitación por parte de este arbusto sea menor o se invierta hacia interacciones negativas, como la competencia, entre algunas especies de plantas.



Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación

Facultad de Ciencias Básicas

Departamento de Biología

Memoria

Respecto a la biodiversidad, el índice de Shannon H (Figura 2), mostró que los parches “BC” y “OA” presentaron una biodiversidad significativamente mayor respecto a lo encontrado en el “SD” (ver Tabla 2 de Anexo). Respecto a la diferencia en la biodiversidad entre los parches de ambas laderas, se encontraron diferencias significativas, siendo mayor en la ladera de exposición sur, lo cual se puede explicar nuevamente por sus condiciones abióticas más favorables para las herbáceas respecto a lo que se encuentra en la ladera de exposición norte. Castillo (2000) sugiere que las condiciones más frías y húmedas favorecen una mayor diversidad que las cálidas y secas en ambientes semiáridos, subtropicales o templados, algo que se puede extrapolar a los resultados obtenidos en los parches y laderas analizados. Si bien los resultados estadísticos indicaron que en una misma ladera, los parches de “BC” no presentaron mayor biodiversidad respecto a “OA”, no se puede descartar el potencial efecto nodriza del Colliguay, pues el índice de Shannon es afectado igualmente por factores abióticos (Zhang et al., 2021). De los factores abióticos podemos considerar la menor temperatura presente en estos parches en la ladera norte, lo cual puede favorecer que exista una mayor dominancia de especies con las adaptaciones necesarias para establecerse bajo Colliguay. Castillo (2000) contrastó sitios de solana y umbría, encontrando especies dominantes presentes en los sitios de solana, pero ausentes en los de umbría. En base a esto, es posible que una mayor dominancia por parte de algunas especies de plantas explique las diferencias entre biodiversidad y riqueza obtenidas en los parches de “BC”, ya que cada nodriza genera microhábitats únicos que son aprovechados de forma diferente por las especies de plantas facilitadas, lo cual es coherente con lo observado por Morong (2024) en ambientes altoandinos.



Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación

Facultad de Ciencias Básicas

Departamento de Biología

Memoria

5.2. Humedad relativa y temperatura del suelo.

En relación a los resultados asociados a la humedad relativa, estos fueron parcialmente coherentes con lo esperado. Se observó en ambas laderas, que la humedad fue significativamente menor en los parches de “SD” respecto a los parches “BC” y “OA”. Esto fue coherente con la idea de que los parches con presencia de vegetación, en especial con árboles y arbustos (parches “BC” y “OA”), podrían generar condiciones microclimáticas favorables bajo su dosel, lo que mantuvo o aumentó la humedad del suelo, respecto a zonas sin cobertura vegetal (parches “SD”). La mayor humedad en parches “BC” y “OA” se explicaría por varias razones, entre las cuales se han descrito: 1) levantamiento hídrico, que se acentúa bajo condiciones de mayor escasez hídrica, generando que algunas plantas sean capaces de mantener o aumentar los niveles de levantamiento hídrico, beneficiando a otras especies, 2) la acumulación de hojarasca, la cual al retener humedad, proveería de una barrera física contra la desecación, erosión y radiación, factores que en conjunto promueven la disminución de la humedad del suelo, y 3) por la sombra que genera el dosel arbustivo sobre el suelo, lo que disminuiría los niveles de radiación solar directa y la evaporación de agua del suelo (Gutiérrez y Squeo, 2004). Por estas razones, podría considerarse que ambas laderas, al encontrarse bajo un clima mediterráneo donde existe un patrón estacional de inviernos lluviosos que contrastan con veranos secos, de altas temperaturas y mayor radiación solar (Rundel et al, 2019; Niemeyer et al., 2002; Arancibia et al., 2020; Robledo Valenzuela, 2021), haría posible que los parches de vegetación que se encuentran establecidos hace años (como árboles y arbustos), tengan interacciones de facilitación estables y perdurables, que les permitan mantener una mayor humedad a nivel de suelo.



Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación

Facultad de Ciencias Básicas

Departamento de Biología

Memoria

Todo lo expuesto, podría justificar que los parches “BC” y “OA” difirieron significativamente del de “SD”, pero se necesitaría un refinamiento de los métodos de medición, que permitieran dilucidar con mayor precisión si efectivamente la humedad del suelo bajo Colliguay (“BC”) es equivalente o similar a la de otros arbustos (“OA”), ya que se esperaba que fueran diferentes, dada la correlación entre las características morfo-fisiológicas de cada especie y la capacidad de captación y redistribución de agua que tiene cada una, las podrían variar entre diferentes especies.

Igualmente, el no haber obtenido diferencias significativas entre laderas, no se ajustó a lo esperado, ya que en la ladera xérica se esperaba encontrar una menor humedad y mayor temperatura que en la ladera de umbría (de tendencias más méxicas), debido a una mayor incidencia de radiación solar en la ladera de exposición norte respecto a la ladera sur (Hufty et al., 1985; Arancibia et al., 2020; González et al., 1997). La mayor incidencia de radiación solar en la ladera de solana respecto a la de umbría, generaría un mayor potencial de demanda atmosférica (E), de lo cual depende el paso de humedad del suelo a la atmósfera (González et al., 1997). Por lo tanto, en la ladera de solana debería haber una mayor evaporación de agua a nivel de suelo que en la ladera sur, lo cual convertiría a la ladera sur en una zona más húmeda, lo cual discrepa de nuestros resultados. Esto puede deberse al método utilizado para medir la temperatura y humedad, ya que, al no disponer de un sistema de registro automatizado por cada parche o de mayor profundidad, la sensibilidad del método puede no haber sido suficiente para detectar las diferencias de humedad entre laderas. Pese a todo, sí fue posible detectar en ambas laderas, las diferencias microclimáticas entre parches.



Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación

Facultad de Ciencias Básicas

Departamento de Biología

Memoria

Así mismo, se ha documentado la tendencia de que en Chile central, en las zonas áridas y semiáridas (zonas de menor humedad y mayor temperatura), la vegetación se distribuye bajo parches vegetacionales inmersos en matrices de suelo desnudo (Gutierrez y Squeo, 2004), lo cual concuerda con las proporciones de vegetación registradas a través de las transectas de la ladera norte (ver Tabla 1), donde predomina la cobertura de “SUELO DESNUDO” por sobre las cobertura de “VEGETACIÓN” (árboles, arbustos y hierbas). Lo contrario ocurrió en la ladera sur, en donde predominó la cobertura “VEGETACIÓN”. Con esto fue posible concluir que la distribución vegetacional de la ladera norte es en parches y por conglomerados, asociado a un ambiente xérico, mientras en la ladera sur predominaría un ambiente méxico, con una cobertura vegetal mayormente continua.

En relación a los resultados asociados a la temperatura del suelo, estos si se ajustaron a lo esperado. Debido a que el agua es un buen conductor térmico, un sustrato con agua necesita más calor que uno sin agua para elevar al mismo nivel su temperatura, por lo que, en una misma área, la zona con mayor humedad se asociaría a una menor temperatura. A su vez, la mantención de humedad a nivel de suelo en este escenario, sería causada probablemente por efectos de levantamiento hídrico, la hojarasca o la sombra del dosel de las plantas leñosas, factores que aumentarían la humedad del suelo y con ello, reducirían la temperatura respecto al exterior. Es por esto que los resultados fueron coherentes con lo esperado, ya que se encontró una menor temperatura del suelo en parches ”BC” y “OA” respecto a los parches de “SD”.

Junto con esto, el hecho de que entre ambas laderas haya habido diferencias dependiendo del tipo de parche (por la interacción PARCHE x LADERA significativa), concordaría con las diferencias que



Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación

Facultad de Ciencias Básicas

Departamento de Biología

Memoria

deberían registrarse entre laderas, debido a su orientación o exposición solar. En este caso sería esperable de que la ladera de umbría, al contener una mayor vegetación (Arancibia et al., 2020) y estar bajo condiciones de semisombra (i.e. en vez de luz solar directa), presenten una menor diferencia de temperatura del suelo entre parches con y sin vegetación ($\sim 3^{\circ}\text{C}$), respecto a lo observado en la ladera de solana, donde las diferencias de temperatura entre parches con y sin vegetación fueron mayores que en la ladera sur ($\sim 8^{\circ}\text{C}$).

5.3. Distribución de *Eriosyce* y orientación de coronas.

A partir de los resultados sobre la distribución de los cactus en cada ladera, se evidenció que la cobertura de “SUELO DESNUDO” fue la más abundante en la ladera norte, seguida de la cobertura “VEGETACIÓN”, lo cual coincide con las observaciones hechas en terreno (*obs.per.*) y con la observación de que la ladera norte corresponde a un ambiente más árido, como lo descrito por Gutiérrez y Squeo (2004) y Badano et al. (2005), ya que la vegetación tiende a distribuirse a través de parches vegetales inmersos en una matriz de suelo desnudo. También coincide con Fuentes (1984b), quien menciona que en las laderas de exposición norte, las agrupaciones boscosas aisladas van disminuyendo en superficie a mayor altitud y quedando más aisladas en una matriz de suelo desnudo.

Por otro lado, a pesar de que la proporción de la cobertura “VEGETACIÓN” fue menor que la de “SUELO DESNUDO”, se encontró una mayor frecuencia (33 ejemplares) de *Eriosyce sp.* en la



Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación

Facultad de Ciencias Básicas

Departamento de Biología

Memoria

cobertura “VEGETACIÓN” específicamente 22 ejemplares bajo Colliguay y 11 bajo “Otros arbustos”, donde cabe destacar que azarosamente, esos “Otros arbustos” correspondieron sólo a ejemplares de Chagualillo y no otros arbustos leñosos, ni árboles (estos últimos, sí fueron considerados en la cobertura de “VEGETACIÓN”, pero bajo su dosel no se encontraron *Eriosyce sp.*). Esto sería coherente con la idea de que los *Eriosyce sp.*, al estar bajo condiciones de mayor estrés hídrico en la ladera norte, estos cactus tenderían a establecerse bajo la cobertura de especies que les brinden protección contra las condiciones del medio, pero que no interfieran con sus necesidades lumínicas, como el Colliguay (Figura 6) que les provee de condiciones menos hostiles en cuanto a una mayor humedad, regulación de temperaturas, protección física ante la erosión o semisombra (no excesivamente como la de un árbol) o una mayor biodisponibilidad nutrientes, entre otros beneficios, o bajo el alero de alguna especie como el Chagualillo, que igualmente al presentar hojas lanceoladas dispuestas en roseta que colindan a ras de suelo, pueden ofrecer protección física contra la desecación y erosión causada por el viento, beneficios que en ambos casos, resultarían determinantes en los primeros estadios de vida o en períodos de sequía (Valiente-Banuet et al., 1991; Vicente et al., 2022; Rossi y Villagra, 2003). En la misma línea, se ha documentado que algunas cactáceas de sistemas áridos y semiáridos, tienden a desarrollarse bajo el dosel de algunos arbustos, ya que éstos atenúan la radiación solar, disminuyendo la temperatura del suelo, entre otros beneficios (Almirón y Martínez, 2010). Sin embargo, este es el primer estudio que muestra una mayor frecuencia de *Eriosyce sp.* creciendo en sitios próximos o bajo el dosel de *C. odorifera* en laderas de solana.

Sobre los 17 ejemplares encontrados en sitios de “Suelo desnudo”, se tiene que esto podría deberse a



Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación

Facultad de Ciencias Básicas

Departamento de Biología

Memoria

las variaciones microclimáticas que podrían darse hacia el interior de las laderas, donde a pesar de haber muestreado sólo laderas de solana, hubieron algunas zonas que estaban colindantes a quebradas, donde se encontró la mayor cantidad de *Eriosyces sp.* en sitios de “Suelo desnudo” (*obs.per*). Por lo que faltaría refinar los métodos de medición, así como los puntos de muestreo que pudieran arrojar diferencias entre estas zonas y que probablemente expliquen estos resultados.

Respecto a la ladera sur (ver Tabla 1) las proporciones de cobertura obtenidas son coherentes con lo que se esperaba encontrar, ya que en la ladera umbría se darían condiciones abióticas más adecuadas para el desarrollo de especies leñosas y vegetales en general, determinando que haya una mayor proporción de cobertura “VEGETACIÓN” respecto a “SUELO DESNUDO” (Teillier et al., 2005; Arancibia et al., 2020). Al mismo tiempo, se observó en la ladera sur una distribución de *Eriosyce sp.* inversa a la ladera norte, ya que a pesar de que la proporción de cobertura “VEGETACIÓN” fue mayor que la de “SUELO DESNUDO” y “ROCAS”, respectivamente, se tuvo que la mayor frecuencia de *Eriosyce sp.* fueron encontrados en “ROCAS” el cual corresponde al sustrato con menor cobertura. El patrón de distribución de *Eriosyce sp.* asociados a sitios con rocas en la ladera sur ya había sido señalado previamente por Solervicens y Cruzat (2019), pero este es el primer estudio que concluye que *Eriosyce sp.* se distribuye de forma distinta, según la ladera de exposición. Interesantemente, se ha señalado en la literatura que las rocas pueden actuar protegiendo algunas suculentas de la desecación, al generar microhábitats con condiciones de humedad y temperatura más estables que sitios con suelo desnudo, además de protegerlas del viento y la herbivoría (Nobel et al., 1992). La mayor frecuencia de *Eriosyce sp.* asociados a coberturas de “ROCAS” y no a



Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación

Facultad de Ciencias Básicas

Departamento de Biología

Memoria

“VEGETACIÓN” en la ladera de exposición sur (Tabla 1 y Figura 6), podría deberse a que en las laderas de umbría, el factor limitante no es el agua, sino el acceso a luz, lo que para un cactus globular como *Eriosyce sp.*, se traduce en que al ubicarse bajo el dosel de una planta leñosa le haría recibir menos luz de lo necesario para satisfacer sus necesidades fotosintéticas. Por otro lado, al crecer junto a rocas o plantas de menor envergadura que un arbusto o árbol, evitaría la competencia por luz con otras plantas. Esto a su vez, es coherente con la HGE que plantea que en ambientes de menor estrés, las especies tenderían a competir entre ellas por los recursos limitantes (i.e. en este caso por acceso a luz), disminuyendo el papel de las plantas nodrizas bajo este contexto (con lo cual la interacción de facilitación sería menos intensa, lo cual podría extrapolarse a una distribución no próxima a la nodriza, ni tendiente a formar agregados multiespecíficos de especies), ya que probablemente el recurso limitante corresponda a los sitios que les permitan acceder a mayores tasas de radiación solar directa (i.e. en vez de sitios que los protejan de las condiciones áridas), lo cual ocurriría en sitios junto a rocas y no bajo el dosel de arbustos o árboles que les generen una excesiva sombra (Reyes-Olivas et al., 2002). Esto último tiene sentido, por lo ya comentado de las condiciones de semisombra de la ladera sur, donde si se suma la mayor abundancia de especies arbóreas y arbustivas, darían por resultado un ambiente en el que son escasos los espacios donde la luz incide directamente a nivel del suelo (por la mayor vegetación) y por la menor ventana temporal de luz que incide sobre la ladera umbría durante un día. A esto se sumaría que *Eriosyce sp.*, por tener un hábito globular y a su lento crecimiento (Guerrero et al., 2011), sería una especie poco competitiva respecto a otras especies de plantas leñosas, por la baja captación de luz solar, ya que no podrían alcanzar alturas superiores al dosel de árboles y arbustos.



Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación

Facultad de Ciencias Básicas

Departamento de Biología

Memoria

La orientación de las coronas de los cactus *Eriosyce sp.* presentaron diferencias significativas entre laderas de exposición, orientándose en promedio con dirección Noreste. En la ladera de exposición norte se observó que el promedio de la orientación de las coronas de los cactus fue de 32° azimut, teniendo una orientación hacia el norte geográfico mayor que los 51° azimut en promedio que presentaron las coronas de los *Eriosyce sp.* en la ladera de exposición sur, con un mayor componente hacia el Este geográfico. Este patrón se puede deber a la tendencia que presentan las plantas de orientar sus estructuras fotosintéticas hacia el este para aprovechar la mayor radiación solar y la temperatura más favorable del día (Nobel, 1981; Barker y Adams, 1997). También se podría correlacionar, que su establecimiento en sitios donde incide una mayor radiación solar, pueda deberse a la dependencia de luz que presenta este género en procesos germinativos (Guerrero et al., 2011), lo cual se sumaría a la justificación, del por qué su establecimiento y crecimiento estaría orientado preferentemente hacia sitios donde incide una mayor tasa de radiación lumínica. En base a esto se puede hipotetizar, que en la ladera de solana *Eriosyce sp.* aprovecharía mayormente la radiación del medio día, mientras que los cactus que se encuentran en la ladera de umbría se orientarían más hacia el este, buscando aprovechar por mayor tiempo la radiación de la mañana. Respecto a estos resultados, se podría asociar que el crecimiento de *Eriosyce sp.* será orientado respecto a la mayor incidencia lumínica disponible. Incluso si se encuentra bajo Colliguay, crecerá y alargará su tallo en la orientación donde maximice el acceso a luz mediado por los fitocromos (Martínez-García et al., 2002). La orientación de la corona en *Eriosyce sp.* no solo es un comportamiento adaptativo que maximiza la captación de luz, sino también una herramienta valiosa para comprender los ajustes fisiológicos y ecológicos que permiten a las plantas sobrevivir en condiciones extremas, ya sea bajo



Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación

Facultad de Ciencias Básicas

Departamento de Biología

Memoria

los efectos del Colliguay o junto a rocas, siendo la luz un modulador de su presencia y establecimiento.

CAPÍTULO VI. CONCLUSIONES

Generalizando los resultados, se infiere que *Eriosyce* sp. tiende a establecerse preferentemente en coberturas que no son al azar ni las más predominantes en cada ladera. En la ladera de exposición sur, se encuentra principalmente asociado a rocas, mientras que en la ladera de exposición norte, se encuentra mayormente bajo una cobertura de tipo vegetal, especialmente bajo el dosel de *C. odorifera*. Esto sugiere que su establecimiento es facultativo, dependiendo de las condiciones del entorno. Las condiciones de humedad y temperatura del suelo desnudo en ambas laderas serían menos favorables para el crecimiento de las plantas en comparación con otros parches como el de Colliguay u otros arbustos.

El suelo desnudo mostró diferencias significativas en humedad y temperatura entre laderas, presentando condiciones climáticas más extremas en la ladera de exposición norte, esto podría explicar la asociación facultativa de *Eriosyce* sp. con los arbustos en la ladera norte y su crecimiento bajo rocas en la ladera sur, donde las condiciones abióticas del suelo desnudo no son excesivamente adversas, pero la radiación solar es menos directa. Además, la orientación promedio de la corona del cactus parece responder a la búsqueda de radiación solar. En la ladera de exposición sur, las coronas se orientan más hacia el este, optimizando la captación de luz matutina. En cambio, en la ladera de



Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación

Facultad de Ciencias Básicas

Departamento de Biología

Memoria

exposición norte, donde la radiación solar es más constante durante el día, las coronas se orientan más hacia el norte.

La hipótesis del gradiente de estrés (HGE) se evidenciaría principalmente en las condiciones extremas del suelo desnudo de la solana y en el establecimiento de *Eriosyce* sp. bajo coberturas protectoras. En la ladera norte, *Colliguaja odorifera* podría actuar como nodriza, ofreciendo mejores condiciones para la germinación y el crecimiento del cactus, además de permitir una mayor riqueza de especies bajo su dosel, en comparación con otros arbustos y el suelo desnudo. Este patrón no se repite en la ladera sur, donde la riqueza de especies de plantas herbáceas es mayor, pero las diferencias entre parches de diferentes especies arbustivas son menos marcadas, por lo cual, se requieren estudios experimentales para determinar si en la ladera sur *C. odorifera* actúa como nodriza de plantas herbáceas.

En términos de biodiversidad, se encontraron diferencias significativas entre laderas: el índice de biodiversidad fue mayor en la ladera sur, en comparación con la norte. Además, el suelo desnudo presentó consistentemente una menor biodiversidad en relación con los parches de *Colliguaja* y otros arbustos, los cuales no difirieron significativamente entre sí. Esto sugiere que, conforme a la HGE, en la ladera norte (la de mayor estrés hídrico) se observan los patrones esperados de asociación de *Eriosyce* sp. con plantas facilitadoras como arbustos (*Colliguaja* y *Chagualillo*), mientras que, en la ladera sur, las condiciones abióticas permiten una mayor riqueza y biodiversidad en general, también condiciones para que *Eriosyce* sp. sea independiente de una planta nodriza para su desarrollo. Finalmente, se concluye que para dilucidar si *C. odorifera* actúa como una planta nodriza, hace falta realizar otros estudios, como refinar los métodos y áreas de medición de humedad- temperatura, así



Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación

Facultad de Ciencias Básicas

Departamento de Biología

Memoria

como el evaluar el contenido orgánico bajo su dosel (por la retención de hojarasca), el cual debería presentar concentraciones diferenciales de nitrógeno del suelo y/o una microbiota mutualista, además de modificar las tasas de crecimiento y germinación de las plantas facilitadas, aumentando su probabilidad de sobrevivida (Goldínez-Alvarez & Valiente-Banuet, 1998).



Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación

Facultad de Ciencias Básicas

Departamento de Biología

Memoria

CAPÍTULO VII. BIBLIOGRAFÍA

- Almirón, M., y Martínez Carretero, E. (2010). *Echinopsis leucantha* (Gillies ex Salm-Dyck) Walp.(Cactoideae): Interacciones con plantas nodrizas en el desierto central argentino. *Multequina*, 19(2), 77-87.
- Arancibia Fortes, J., Araya Silva, J.L. y Zunino Mardones, D. (2020). Análisis vegetacional del bosque nativo en la región mediterránea de la zona central de Chile: zona de estudio valle de Colliguay. *Investigaciones Geográficas*, 59, 105-119. <https://doi.org/10.5354/0719-5370.2020.55371>
- Arancibia, R., Flores, M. E., Cabrera, T., Beiza, J. S., y Obando, J. (2022). Evaluación de hongos micorrízicos arbusculares (HMA) en la rehabilitación ecológica de ecosistemas con actividad minera. *Ecosistemas*, 31(2), 2304-2304.
- Armesto, J., Gutiérrez, J. y Martínez, J. (1979). Las comunidades vegetales de la región mediterránea de Chile: distribución de especies y formas de vida en un gradiente de aridez. *Medio Ambiente*, 4 (1), 62-70.
- Arroyo, M.T.K., Marquet, P.A., Marticorena, C., Simonetti, J., Cavieres, L., Squeo, F., Rossi, R. y Massardo, F. (2006). El hotspot chileno, prioridad mundial para la conservación. Diversidad de ecosistemas, ecosistemas terrestres. En: Comisión Nacional del Medio Ambiente (Chile). *Diversidad de Chile: patrimonios y desafíos*. (pp. 94-97). Universidad



Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación

Facultad de Ciencias Básicas

Departamento de Biología

Memoria

de Chile.

Badano, E.I., Cavieres, L.A., Molina-Montenegro, M.A. y Quiroz, C.L. (2005). Slope aspect influences plant association patterns in the Mediterranean matorral of central Chile. *Journal of Arid Environments.*, 62(1), 93-108.

Barker, D. H., y Adams, W. (1997). The xanthophyll cycle and energy dissipation in differently oriented faces of the cactus *Opuntia macrorhiza*. *Oecologia*, 109, 353-361.

Becerra, P., Smith-Ramírez, C. y Arellano, E. (2018). *Evaluación de técnicas pasivas y activas para la recuperación del bosque esclerófilo de Chile central*. Corporación Nacional Forestal.

Cabrera, H. (2002). Respuestas ecofisiológicas de plantas en ecosistemas de zonas con clima mediterráneo y ambientes de altamontaña. *Revista chilena de Historia natural*, 75(3), 625-637.

Callaway, R.M. y Walker, L.R. (1997) Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology*, 78, 1958–1965.

Callaway, R. M. (2007). *Positive interactions and interdependence in plant communities (Vol. 415)*. Springer.

Castro, M. (2019). *Influencia de Azorella aretioides (Kunth) Willd. ex DC. (Apiaceae) y Xenophyllum rigidum (Kunth) V.A. Funk (Asteraceae) en el ensamblaje comunitario de plantas alto*



Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación

Facultad de Ciencias Básicas

Departamento de Biología

Memoria

andinas, a lo largo de un gradiente altitudinal en la cara noroccidental del Volcán Antisana. Tesis de licenciatura, Pontificia Universidad Católica del Ecuador. Repositorio Institucional PUCE. <https://repositorio.puce.edu.ec/s>

Cares, R. A., Munoz, P. A., Medel, R., y Botto-Mahan, C. (2013). Factors affecting cactus recruitment in semiarid Chile: A role for nurse effects?. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 208(5-6), 330-335.

Carrillo García A., Bashan Y., Díaz-Rivera E. y Bethlenfalvay G.J. (2000). Effects of resource island soils, competition competition, and inoculation with Azospirillum on survival and growth of *Pachycereus pringlei*, the giant cactus of the Sonoran Desert. *Restoration Ecology*, 8, 65-73.

Castillo R.F. (2000). Composición y estructura de una nopalera bajo situaciones contrastantes de exposición de ladera y herbivoría. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 65, 5-22.

Cuartas-Domínguez, M., Robles, V., y Arroyo, M. T. (2022). Large flowers can be short-lived: Insights from a high Andean cactus. *Ecology and Evolution*, 12(8), e9231.

Domínguez, M.T., Pérez-Ramos, I.M., Murillo, J.M., y Marañón, T. (2015). Facilitar la forestación de suelos contaminados del Mediterráneo mediante arbustos nodriza. *Revista de Gestión Ambiental*, 161, 276–286. doi:10.1016/j.jenvman.2015.07.009



Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación

Facultad de Ciencias Básicas

Departamento de Biología

Memoria

Duarte, M., Verdú, M., Cavieres, L. A., y Bustamante, R. O. (2021). Plant–plant facilitation increases with reduced phylogenetic relatedness along an elevation gradient. *Oikos*, 130(2), 248-259

Duponnois, R., Ouahmane, L., Kane, A., Thioulouse, J., Hafidi, M., Boumezzough, A., ... y Dreyfus, B. (2011). Nurse shrubs increased the early growth of *Cupressus* seedlings by enhancing belowground mutualism and soil microbial activity. *Soil Biology and Biochemistry* 43(10), 2160-2168.

Durán, D.I. (2020). *Respuestas al estrés salino en cuatro taxa de Eriosyce Phil.(Cactaceae): Base funcional para entender su nicho de regeneración*. [Tesis para optar al título profesional de Biólogo, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas] Universidad de Concepción.

Espinosa, C. I., Cabrera, O., Luzuriaga, A. L., y Escudero, A. (2011). What factors affect diversity and species composition of endangered Tumbesian dry forests in Southern Ecuador?. *Biotropica*, 43(1), 15-22.

Flores, J. y Jurado, E. (2003). Are nurse-protégé interactions more common among plants from arid environments?. *Journal of Vegetation Science*, 14, 911-916.

Franco, A., y Nobel, P. (1989). Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *J. Ecology*, 77, 870-886



Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación

Facultad de Ciencias Básicas

Departamento de Biología

Memoria

Fuentes, E. R., Otaiza, R. D., Alliende, M. C., Hoffmann, A., y Poiani, A. (1984a). Shrub clumps of the Chilean matorral vegetation: structure and possible maintenance mechanisms. *Oecologia*, 62, 405-411.

Fuentes, E.R., Espinosa, G., y Fuenzalida, I. (1984b). Cambios vegetacionales recientes y percepción ambiental: El caso de Santiago de Chile. *Revista de Geografía Norte Grande*, 11, 45-53.

Fuentes-Castillo, T., Miranda, A., Rivera-Hutinel, A., Smith-Ramírez, C. y Holmgren, M. (2012). Nucleated regeneration of semiarid sclerophyllous forests close to remnant vegetation. *Forest Ecology and Management*, 274, 38-47.

Flores, M. E. (2015). *Patrones espaciales de una palmera endémica del mediterráneo y sus efectos sobre la polinización y dispersión de semillas*. Doctoral dissertation, Universidad Pablo de Olavide.

Godínez-Alvarez, H., y Valiente-Banuet, A. (1998). Germination and early seedling growth of Tehuacan Valley cacti species: the role of soils and seed ingestion by dispersers on seedling growth. *Journal of Arid Environments*, 39(1), 21-31.

Golubov, J. Mandujano, M. y Montaña, C. (2000). Cactáceas asociadas a pastizales de *Hilaria mutica* (Bucal) Benth., en la Reserva de la Biosfera de Mapimí, México. *Cactáceas y suculentas Mexicanas*, 45, 84-86.

González-Hidalgo, J. C., Sanchez-Montahud, J. R., y Bellot, J. (1997). Efectos de la vegetación y



Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación
Facultad de Ciencias Básicas
Departamento de Biología
Memoria

orientación de ladera en perfiles de humedad en el suelo de un ambiente semiárido del interior de España. *Cuadernos de Investigación Geográfica*. 1996-1997, 22-23, 81-96.
<https://doi.org/10.18172/cig.1044>

Guerrero, P., León-Lobos, P., y Squeo, F. (2006). *Ficha de antecedentes de especies MMA. Eriosyce curvispina*. Ministerio del Medio Ambiente.

Guerrero, P. C., Alves-Burgos, L., Peña-Gómez, F. T., y Bustamante, R. O. (2011). Positive photoblastic response of seed germination in *Eriosyce* subgen. *Neoporteria* (Britton & Rose) Helmut Walter (Cactaceae). *Gayana Botánica*, 68(1), 110-113.

Gutiérrez, J. R., y Squeo, F. A. (2004). Importancia de los arbustos en los ecosistemas semiáridos de Chile. *Ecosistemas*, 13(1), 36-45.

Hammer, Ø., Harper, D. A. T., y Ryan, P. D. (2001). PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4(1), 1-9.
Recuperado de http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm

Hoffmann, A.E. y Walter, H.E. (2004). *Cactáceas en la flora silvestre de Chile. Segunda Edición*. Fundación Claudio Gay.

Holzappel, C. y Mahall, B.E. (1999) Bidirectional facilitation and interference between shrubs and annuals in the Mojave Desert. *Ecology*, 80, 1747–1761.



Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación

Facultad de Ciencias Básicas

Departamento de Biología

Memoria

Hufty, A., Theriault, M., y Sheriff, F. (1985). El efecto de las variaciones latitudinales estacionales de la radiación solar recibida sobre superficies inclinadas en la definición de las pendientes de solana y umbría. *Paralelo 37*, 8, 621-638

Humaña, A. M., Valdivia, C. E., Jiménez, A., y Barahona-Segovia, R. M. (2021). *Browningia candelaris* (Meyen) Britton & Rose, un cactus autoincompatible polinizado por colibríes e insectos en el Desierto de Atacama. *Gayana Botánica*, 78(2), 131-140.

IBM Corp. (2023). *IBM SPSS Statistics for Windows, Version 29.0* [Software]. IBM Corp.

Lasso-Rivas, N. L. (2015). La facilitación como un mecanismo que incrementa la diversidad vegetal en ambientes extremos. *Revista Intropica*, 10, 93-99.

Larrea A. D, López P. y Barrientos D. (2005). The nurse-plant effect of *Prosopis flexuosa* D.C. (Leg-Mim) in adry valley of the Bolivian Andes. *Ecotropicos*, 18(2), 89-95.

López-Gómez, V., Zedillo-Avelleyra, P., Anaya-Hong, S., González-Lozada, E., y Cano-Santana, Z. (2012). Efecto de la orientación de la ladera sobre la estructura poblacional y ecomorfología de *Neobuxbaumia tetetzo* (Cactaceae). *Botanical Sciences*, 90(4), 453-457.

Luebert, F. y Pliscoff, P. (2018). *Sinopsis bioclimática y vegetacional de Chile. 2da Edición* (pp. 384). Editorial Universitaria.



Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación

Facultad de Ciencias Básicas

Departamento de Biología

Memoria

Madrigal-González, J., Kelt, D. A., Meserve, P. L., Squeo, F. A. y Gutiérrez, J. R. (2016). Shrub–ephemeral plants interactions in semiarid north-central Chile: Is the nurse plant syndrome manifested at the community level?. *Journal of Arid Environments*, 126, 47-53.

Maestre, F. T., Callaway, R. M., Valladares, F. y Lortie, C. J. (2009). Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *Journal of Ecology*, 97(2), 199-205.

Martínez-García, J. F., Monte, E. y Cantón, F. J. R. (2002). Fitocromos y desarrollo vegetal. *Investigación y Ciencia*, 305, 20-29.

Molina-Montenegro, M. A., Oses, R., Atala, C., Torres-Díaz, C., Bolados, G., y León-Lobos, P. (2016). Nurse effect and soil microorganisms are key to improve the establishment of native plants in a semiarid community. *Journal of Arid Environments*, 126, 54-61.

Montenegro, G., y De la Puente, F. R. (1977). Comparison of differential environmental responses of *Colliguaja odorifera*. *Flora*, 166(2), 125-135.

Montesinos-Navarro, A., Storer, I., y Perez-Barrales, R. (2019). Benefits for nurse and facilitated plants emerge when interactions are considered along the entire life-span. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 41, 125483.

Morong-Alegría, B. I. (2024). *Facilitación especie-específica de plantas en cojín y sus consecuencias en la diversidad funcional en una comunidad de plantas altoandinas de los Andes de*



Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación
Facultad de Ciencias Básicas
Departamento de Biología
Memoria

Chile central. [Doctoral dissertation]. Universidad de Concepción.

- Muro-Pérez, G. (2011). Asociaciones nodriza-protégida y germinación de cactáceas en Durango y Tamaulipas. [Doctoral dissertation]. Universidad Autónoma de Nuevo León.
- Navarro-Cano, J.A., Goberna, M., Valiente-Banuet, A., Montesinos-Navarro, A., García y C., Verdú, M. (2014). Plant phylodiversity enhances soil microbial productivity in facilitation-driven communities. *Oecologia*, 174, 909-920
- Navarro-Cano, J. A., Goberna, M. y Verdú, M. (2019a). La facilitación entre plantas como herramienta de restauración de diversidad y funciones ecosistémicas. *Ecosistemas*, 28(2), 20-31.
- Navarro-Cano, J. A., Horner, B., Goberna, M. y Verdú, M. (2019b). Additive effects of nurse and facilitated plants on ecosystem functions. *Journal of Ecology*, 107(6), 2587-2597.
- Nevo, E. (2001). Evolution of genome–phenome diversity under environmental stress. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98, 6233-6240
- Niemeyer, H. M., Bustamante, R. O., Simonetti, J. A., Teillier, S., Fuentes-Contreras, E., y Mella, J. E. (2002). *Historia natural de la Reserva Nacional Río Clarillo: un espacio para aprender ecología*. (pp.1-12). Impresos Socías.
- Nobel, P. S. (1981). Influences of photosynthetically active radiation on cladode orientation, stem



Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación

Facultad de Ciencias Básicas

Departamento de Biología

Memoria

tilting, and height of cacti. *Ecology*, 62(4), 982-990.

Nobel, P. S., Miller, P. M., y Graham, E. A. (1992). Influence of rocks on soil temperature, soil water potential, and rooting patterns for desert succulents. *Oecologia*, 92, 90-96.

Poblete, F. H. L. (2004). *Efecto de la exposición y de la pendiente en algunas propiedades del suelo, flora y vegetación de la Quebrada de la Plata, Región Metropolitana*. [Memoria Ingeniero Agrónomo, Mención Manejo de Suelos y Aguas, Chile: Facultad de Ciencias Agronómicas]. Universidad de Chile.

Reyes-Olivas, A., García-Moya, E., y López-Mata, L. (2002). Cacti–shrub interactions in the coastal desert of northern Sinaloa, Mexico. *Journal of Arid Environments*, 52(4), 431-445.

Robledo-Valenzuela, A. (2021). Análisis del fenómeno de pardeamiento foliar y su relación con el proceso de evapotranspiración durante los eventos extremos de calor del periodo estival 2019-2020 en el Parque Nacional Río Clarillo. [Tesis de Pregrado]. Universidad de Chile. <https://repositorio.uchile.cl/handle/2250/186618>

Rossi, B. y Villagra, P. (2003). Effects of *Prosopis flexuosa* on soil properties and the spatial pattern of understory species in arid Argentina. *Journal of Vegetation Science*, 14(4), 543- 550.

Rundel, P.W. Sharifi, M. R., Vu, M. K., Montenegro, G. y Mooney, H. A. (2019). Seasonal patterns of growth phenology and nutrient dynamics in four matorral shrubs in Central Chile. *Gayana Botánica*, 76(2), 208-219.



Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación

Facultad de Ciencias Básicas

Departamento de Biología

Memoria

Saiz, H. (2014). *Redes de asociación planta-planta organización de las especies y la comunidad vegetal y adaptación del sistema a factores de estrés en ecosistemas semiáridos*. Doctoral dissertation, Universidad de Zaragoza.

Schenk, H. J., Holzapfel, C., Hamilton, J. G., y Mahall, B. E. (2003). *Spatial ecology of a small desert shrub on adjacent geological substrates*. *Journal of Ecology*, 91(3), 383-395.

Solervicens, J. y Cruzat, M. E. (2019). *Parque Nacional Río Clarillo. Guía de reconocimiento de plantas Sendero Aliwen Mahuida*. UMCE: CONAF.

Teillier-Arredondo, S., Aldunate, G., Niemeyer, H., y Riedemann, P. (2005). *Flora de la Reserva Nacional Río Clarillo. Guía de identificación de especies*. Universidad de Chile: CONAF.

Valiente-Banuet, A., y Ezcurra, E. (1991). Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacan Valley, Mexico. *Journal of Ecology*, 79, 961-971.

Valiente-Banuet, A., Bolongaro-Crevenna, A., Briones, O., Ezcurra, E., Rosas, M., Nuñez, H., Barnard, G. y Vazquez, E., (1991). Spatial relationships between cacti and nurse shrubs in a semi-arid environments in central Mexico. *Journal of Vegetation Science*, 2, 15–20.

Valiente-Banuet, A., Arizmendi, M., Rojas-Martínez, A., Casas, A., Godínez-Álvarez, H., Silva, C. y Dávila-Aranda, P. (2002). Biotic interactions and population dynamics of columnar



Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación

Facultad de Ciencias Básicas

Departamento de Biología

Memoria

cacti. In: Fleming, T.H., Valiente-Banuet, A. (Eds.), *Columnar Cacti and their Mutualists: Evolution, Ecology, and Conservation*. (pp. 225–240). University of Arizona Press.

Valiente-Banuet, A., y Verdú, M. (2007). Facilitation can increase the phylogenetic diversity of plant communities. *Ecology Letters*, *10*, 1029-1036.

Vicente, E., Moreno-de las Heras, M., Merino-Martin, L., Nicolau, J. M. y Espigares, T. (2022). Assessing the effects of nurse shrubs, sink patches and plant water-use strategies for the establishment of late-successional tree seedlings in Mediterranean reclaimed mining hillslopes. *Ecological Engineering*, *176*, 106538.

Walter, H.E. y Guerrero, P. (2022). Towards a unified taxonomic catalogue for the Chilean cacti: assembling molecular systematics and classical taxonomy. *Phytotaxa*, *550*(2), 79-98.

Walter, H. E., Cádiz-Véliz, A., Meriño, B. M., Villalobos-Barrantes, H. M., y Guerrero, P. C. (2024). Taxonomic dissection based on molecular evidence of the *Eriosyce curvispina* complex (Cactaceae): identifying nine endemic species from Central Chile. *PhytoKeys*, *237*, 117.

Zhang, Q. P., Wang, J., y Wang, Q. (2021). Effects of abiotic factors on plant diversity and species distribution of alpine meadow plants. *Ecological Informatics*, *61*, 101210.



Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación

Facultad de Ciencias Básicas

Departamento de Biología

Memoria

CAPÍTULO VIII. ANEXOS

8.1. Tabla 2. Total de especies encontradas bajo parches muestreados en laderas de exposición norte.

LADERA NORTE		
Bajo Colliguay (BC)	Otro arbusto (OA)	Suelo desnudo (SD)
<i>Loasa sp.</i>	<i>Moscharia pinnatifida</i>	<i>Moscharia pinnatifida</i>
<i>Moscharia pinnatifida</i>	<i>Loasa sp.</i>	<i>Hierba sp. 6</i>
<i>Hierba sp. 6</i>	<i>Hierba sp. 6</i>	<i>Pasithea caerulea</i>
<i>Geranium sp.</i>	<i>Geranium sp.</i>	<i>Hierba sp. 18</i>
<i>Dioscorea sp.</i>	<i>Dioscorea sp.</i>	<i>Chloraea sp.</i>
<i>Eriogyne sp.</i>	<i>Eriogyne sp.</i>	<i>Hierba sp. 4</i>
<i>Pasithea caerulea</i>	<i>Pasithea caerulea</i>	<i>Hierba sp. 11.</i>
<i>Adiantum sp.</i>	<i>Adiantum sp.</i>	<i>Echinopsis chiloensis.</i>
<i>Cuscuta sp.</i>	<i>Hierba sp. 13</i>	<i>Hierba sp. 2</i>
<i>Hierba sp. 13</i>	<i>Schizanthus sp.</i>	<i>Hierba sp. 7</i>
<i>Schizanthus sp.</i>	<i>Verbena sp.</i>	
<i>Zephyranthes phycelloides.</i>	<i>Hierba sp. 16</i>	
<i>Hierba sp. 14</i>	<i>Chloraea sp.</i>	
<i>Hierba sp. 16</i>	<i>Hierba sp. 4</i>	
<i>Hierba sp. 17</i>	<i>Stellaria sp.</i>	
<i>Hierba sp. 19</i>	<i>Hierba sp. 2</i>	
<i>Hierba sp. 10</i>	<i>Hierba sp. 7</i>	
<i>Chloraea sp.</i>	<i>Hierba sp. 12</i>	
<i>Echinopsis chiloensis.</i>	<i>Hierba sp. 9</i>	
<i>Alstroemeria sp</i>	<i>Teucrium bicolor.</i>	
<i>Hierba sp. 2</i>	<i>Blechnum sp.</i>	
<i>Hierba sp. 7</i>	<i>Parietaria sp.</i>	



Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación

Facultad de Ciencias Básicas

Departamento de Biología

Memoria

<i>Madia sp.</i>	<i>Hierba sp. 15</i>	
<i>Carex sp.</i>		
<i>Teucrium bicolor.</i>		
<i>Blechnum sp.</i>		
<i>Festuca sp.</i>		

Nota. Las especies no identificadas se enumeraron como Hierbas sp. Fuente: elaboración propia.

8.2. Tabla 3. Total de especies encontradas bajo parches muestreados en laderas de exposición sur.

LADERA SUR		
Bajo Colliguay(BC)	Otro arbusto (OA)	Suelo desnudo (SD)
<i>Geranium sp.</i>	<i>Geranium sp.</i>	<i>Tecophilaea cyanocrocus.</i>
<i>Dioscorea sp.</i>	<i>Tecophilaea cyanocrocus.</i>	<i>Adiantum chilense.</i>
<i>Tecophilaea cyanocrocus.</i>	<i>Adiantum sp.</i>	<i>Hierba sp. 13</i>
<i>Adiantum sp.</i>	<i>Cuscuta sp.</i>	<i>Verbena sp.</i>
<i>Gramineas sp.</i>	<i>Gramineas sp.</i>	<i>Hierba sp. 18</i>
<i>Zephyranthes phycelloides</i>	<i>Zephyranthes phycelloides.</i>	<i>Alstroemeria sp.</i>
<i>Verbena sp.</i>	<i>Verbena sp.</i>	<i>Hierba sp. 2</i>
<i>Chloraea sp.</i>	<i>Chloraea sp.</i>	<i>Hierba sp. 7</i>
<i>Hierba sp. 4</i>	<i>Hierba sp. 5</i>	<i>Olsynium sp.</i>
<i>Hierba sp. 1</i>	<i>Alstroemeria sp.</i>	<i>Astragalus sp.</i>
<i>Alstroemeria sp.</i>	<i>Stellaria sp.</i>	
<i>Stellaria sp.</i>	<i>Gamochaeta stachydifolia.</i>	
<i>Gamochaeta stachydifolia.</i>	<i>Oxalis sp.</i>	
<i>Oxalis sp.</i>	<i>Solenomelus pedunculatus.</i>	



Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación

Facultad de Ciencias Básicas

Departamento de Biología

Memoria

<i>Solenomelus pedunculatus.</i>	<i>Hierba sp. 2</i>	
<i>Hierba sp. 2</i>	<i>Hierba sp. 3</i>	
<i>Hierba sp. 3</i>	<i>Mutisia sp.</i>	
<i>Mutisia sp.</i>	<i>Hierba sp. 7</i>	
<i>Hierba sp. 7</i>	<i>Carex sp.</i>	
<i>Hierba sp. 8</i>	<i>Hierba sp. 12</i>	
<i>Madia sp.</i>	<i>Teucrium bicolor.</i>	
<i>Carex sp.</i>	<i>Blechnum sp.</i>	
<i>Hierba sp. 12</i>	<i>Olsynium sp.</i>	
<i>Solenomelus sp.</i>	<i>Gnaphalium sp.</i>	
<i>Gardoquia gilliesii.</i>	<i>Astragalus sp.</i>	
<i>Hierba sp. 9</i>	<i>Sanicula crassicaulis.</i>	
<i>Teucrium bicolor.</i>	<i>Sisyrinchium junceum.</i>	
<i>Blechnum sp.</i>	<i>Satureja gilliesii.</i>	
<i>Olsynium sp.</i>		
<i>Gnaphalium sp.</i>		
<i>Senecio yegua.</i>		

Nota. Las especies no identificadas se enumeraron como Hierbas sp. Fuente: elaboración propia.