



Universidad Austral de Chile

Facultad de Ciencias Forestales y Recursos Naturales

Distribución de la vegetación a lo largo de un gradiente altitudinal en el Parque Cuenca Andina, Los Queñes, Región del Maule

Patrocinante: Sr. Alejandro Villarroel

Co-Patrocinante: Sr. Carlos Le Quesne

Trabajo de Tesina presentado como parte de los requisitos para optar al título de **Ingeniero en Conservación de Recursos Naturales**

Carlos Daniel Caipillán Hidalgo

VALDIVIA

2026

Índice de materias

Página

i	Calificación del Comité de Titulación	i
ii	AGRADECIMIENTOS	ii
iii	DEDICATORIA	iii
iv	RESUMEN	iv
1	INTRODUCCIÓN	9
1.1	Riqueza de especies en gradientes elevados	10
1.2	Factores que influyen en la diversidad de plantas en gradientes elevados	11
1.2.1	Orientación	12
1.2.2	Pendiente	13
1.2.3	Área basal	13
1.2.4	Cobertura de copa	14
1.3	Especies exóticas en gradientes elevados	15
1.4	Objetivo general	15
1.5	Objetivos específicos	15
2	MÉTODOS	16
2.1	Área de estudio	16
2.2	Diseño muestral	17
2.3	Variables florísticas	20
2.4	Factores biofísicos	21
2.5	Análisis de los datos	22
2.5.1	Objetivo específico 1	22
2.5.2	Objetivo específico 2	23
2.5.3	Objetivo específico 3	24
3	RESULTADOS	25
3.1	Distribución de la flora vascular	25
3.1.1	Riqueza específica	25
3.1.2	Riqueza según hábito	26
3.1.3	Riqueza según origen geográfico	28
3.1.4	Riqueza según categoría de conservación	30
3.2	Relación entre la altitud, los factores biofísicos y la riqueza de especies	30

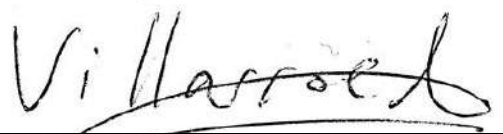
3.2.1	Orientación	30
3.2.2	Pendiente	32
3.2.3	Área basal	33
3.2.4	Cobertura de copa	34
3.2.5	Regresión múltiple	36
3.3	Priorización de una altitud	36
4	DISCUSIÓN	38
4.1	Distribución de la flora vascular	38
4.1.1	Riqueza específica	38
4.1.2	Riqueza según hábito	39
4.1.3	Riqueza según origen geográfico	40
4.1.4	Riqueza según categoría de conservación	41
4.2	Relación entre la altitud, los factores biofísicos y la riqueza de especies	42
4.2.1	Orientación	42
4.2.2	Pendiente	43
4.2.3	Área basal	43
4.2.4	Cobertura de copa	44
4.3	Priorización de una altitud	44
5	CONCLUSIONES	46
6	REFERENCIAS	47
Anexos	1. Riqueza de especies por altitud y comparaciones post hoc (prueba de Tukey).	63
	2. Tabla de comparaciones post hoc (prueba de Tukey) de la riqueza de especies entre altitudes.	63
	3. Gráfica entre altitud y orientación (en grados) en los sitios muestreados.	64
	4. Riqueza de especies (promedio y desviación estándar) por rangos de orientación y comparaciones post hoc (prueba de Tukey).	64
	5. Regresión lineal entre (a) altitud y pendiente, y (b) pendiente y riqueza de especies.	65
	6. Regresión lineal entre (a) altitud y área basal, y (b) área basal y riqueza de especies.	66

7. Regresión lineal entre (a) altitud y cobertura de copa, y (b) cobertura de copa y riqueza de especies.
8. Promedio y desviación estándar de riqueza de especies y factores biofísicos por altitud, y comparaciones post hoc (prueba de Tukey).

CALIFICACIÓN DEL COMITÉ DE TITULACIÓN

		Nota
Patrocinante:	Sr. Alejandro Villarroel Villarroel	6,4
Co-Patrocinante:	Sr. Carlos Le Quesne Geier	6,5
Informante:	Sra. Lucia Abello Abello	7,0
Informante:	Sra. Verónica Bittner Schmidt	6,8

El Patrocinante acredita que el presente Trabajo de Titulación cumple con los requisitos de contenido y de forma contemplados en el Reglamento de Titulación de la Escuela. Del mismo modo, acredita que en el presente documento han sido consideradas las sugerencias y modificaciones propuestas por los demás integrantes del Comité de Titulación.



Sr. Alejandro Villarroel Villarroel

AGRADECIMIENTOS

Atesoro cada momento vivido con las personas que me han acompañado. Agradezco a mis papá y mamá (Manuel y Claudia) por cada abrazo, beso, y contención en mi vida, son los mejores. A mi mami (Hermosina Mireya Troncoso), te amo tanto mi viejita hermosa, gracias por ser un soporte incondicional en mi proceso como persona. Mis pinches ratas (Balita, Anto, Pochy, perrichin Rena, Cata y Ferny), por tanto, momentos chistosos familiares que nos hemos mandado y estar cuando los necesito. A mi familia (Andrea, Jano, abuela Lucha, Pame, Clau, Eloy, Eli y Licha) por siempre recibirme con cariño, alentarme y preocuparse por mí. A mis panas (Caro, Yosi, Sole, Pepa, Lioba, Jarita y Droguett) por acompañarme al cerro a ver plantitas, disfrutar conmigo de lo que me apasiona y crecer conmigo. Mi hermoso gran Monyis (Juan Pablo Vicencio), sin duda, este proceso no se habría podido lograr sin tu inmenso amor, comprensión y apoyo. Cada planta, cada flor es más hermosa con tu compañía. A mis tíos Chavos (Víctor y Ella), gracias por ser la familia que nos recibió, acogió y ayudó cuando llegamos chiquitos. A tío Cohex, Miriam y Chabex, por estar siempre presentes. A esa hermosa familia de San Felipe que me abrió las puertas (Pachi, Toño, Vale, Benjita, Yaya, Nona, Luís). Mis bellos amigos de la carrera (Javi, Cami, Titi, Conychan, Juanpi, Cata, Nati y Cris) por vivir conmigo la carrera, alentarnos y crecer como profesionales. Al laboratorio de Palinología de la Universidad Austral de Chile: Profe Anita, Jani, Leito, Mayito, Barbi, Vane, Catita, Karlita, quienes me abrieron las puertas, me enseñaron el maravilloso mundo del polen y han estado siempre atentas en mi proceso dándome apoyo. Al Jardín Botánico Nacional (Daniela Gutiérrez y mi bella Ingrid), hermosas personas, gracias por su amor y cariño. A María Soledad y Waly, por preocuparse, quererme y apoyarme en este proceso. A Raimundo Araya y Diego Díaz, por su valioso y desinteresado apoyo logístico en Los Queñes, a Edu, Jaime, Dani, por el apoyo en terreno en la toma de datos y compartir la maravillosa experiencia de ver plantitas de la zona central conmigo. A Manuel Deer por abrírnos las puertas del hermoso Parque Cuenca Andina. Un enorme agradecimiento a mis profes quienes me han acompañado, aconsejado y logrado sacar adelante (Alejandro Villarroel, Lucia Abello, Carlos Le Quesne, Verónica Bittner), y que tras bambalinas me mostró su apoyo y cariño (Giselle Astorga). Este proceso no habría podido lograrse sin sus palabras de ánimo y que con su enorme conocimiento me guiaron en este proceso y el de mi formación profesional.

Finalmente agradecer a los proyectos de Fundación Mar Adentro 2023-2025 “Monitoreo de bosques a lo largo de un gradiente altitudinal en el área protegida Bosque Pehuén” y FONDECYT N°1221307 “Evolution of Late Frost Risk in Central Chile: 500 years of Variability and Changes” por su financiamiento.

**Cariños que abrazan, colores que recuerdan.
A mi tata Anulfo y Mario, Patricia Araya y mi Michito y Mielazzy, siempre caminando conmigo.**

RESUMEN

La biodiversidad de plantas en gradientes altitudinales suele mostrar patrones de riqueza de especies decrecientes o unimodales, influenciados por condiciones ambientales, tanto locales como regionales. En los ambientes montañosos mediterráneos, caracterizados por variaciones microclimáticas y altos niveles de endemismo, comprender estos patrones resulta fundamental para orientar estrategias de conservación. Este estudio presentó los siguientes objetivos: 1) describir la distribución de la flora vascular en un gradiente altitudinal, 2) evaluar la relación entre riqueza, factores biofísicos y altitud, y 3) identificar una altitud “prioritaria” para la conservación. La investigación se desarrolló en el parque privado Cuenca Andina, ubicado en Los Queñes, precordillera del Maule. Se aplicó un muestreo sistemático basado en una modificación del protocolo MIREN, mediante transectos establecidos cada 100 m de altitud en dos orientaciones (norte y sur), entre los 730 y 1.430 m. En cada transecto se registraron las plantas vasculares y midieron 4 factores biofísicos. Los análisis incluyeron: regresión lineal, correlación de Spearman, ANOVA y regresión múltiple. Los resultados mostraron una disminución significativa de la riqueza total y según hábitos (arbóreo, herbáceo, trepador) con la altitud, y un aumento de arbustos, aunque no significativo. También, se observó una disminución significativa de especies endémicas, nativas, exóticas y en categoría de conservación con el aumento de la elevación. El análisis de regresión múltiple indicó que la altitud fue el principal factor explicativo, seguido por la pendiente. Finalmente, la altitud priorizada fue 730 m. En síntesis, la altitud actuó como el principal regulador de la riqueza, y su interacción con los factores biofísicos determinó la riqueza registrada. Estos hallazgos facilitan la priorización de áreas para conservación y aportan conocimiento para la comprensión de los ecosistemas montañosos mediterráneos.

Palabras claves: Altitud, Chile Central, Factores biofísicos, MIREN, Patrones, Priorización, Riqueza.

1. INTRODUCCIÓN

Los gradientes altitudinales en sistemas montañosos constituyen ambientes ideales para investigar y comprender cómo se comporta la biodiversidad al aumentar en elevación (López-Angulo *et al.* 2018). Algunos de los patrones más comunes corresponden a decreciente con el aumento de la altitud, o bien, que presenta forma de joroba (unimodal), con un peak en altitudes medias (Irungbam *et al.* 2025). Para explicar la distribución y riqueza de especies, especialmente de plantas vasculares, se han propuesto diversas hipótesis que integran factores (ej. climáticos, ecológicos, entre otros) para dar respuestas a los patrones observados (McCain y Grytnes 2010).

En ambientes montañosos, la altitud constituye un factor ambiental clave, que modifica las condiciones abióticas y bióticas, controlando las especies presentes (Zhang *et al.* 2016, Kumar *et al.* 2024). Factores abióticos como temperatura, humedad, radiación solar, pendiente y orientación, tienen una gran influencia en la distribución de las especies a escala local, ya que generan condiciones microclimáticas (Singh 2018). Así mismo, factores bióticos como el área basal y la cobertura de copa, modifican las condiciones ambientales e influyen en la vegetación (Mestre *et al.* 2017). La interacción de estos factores con la altitud es determinante en la distribución y la riqueza de especies vegetales (Naud *et al.* 2019).

En este contexto, existen amenazas que tienen el potencial de alterar las condiciones ambientales y afectar a las especies nativas (Rai y Singh 2020). Las invasiones biológicas, causadas por especies exóticas altamente competitivas, constituyen una grave amenaza, ya que generan una fuerte competencia por el uso del espacio y los recursos (Alexander *et al.* 2016). Generalmente, zonas de menor elevación presentan un mayor grado de perturbación debido a acciones antrópicas, lo que favorece el establecimiento de especies invasoras (Fuentes-Lillo *et al.* 2023). Esto constituye un peligro potencial para los ambientes de media y alta elevación, que pueden verse invadidos con el tiempo, así como para aquellas áreas con condiciones microclimáticas singulares, las cuales suelen albergar especies endémicas (Pauchard *et al.* 2009).

1.1 Riqueza de especies en gradientes elevados

Los gradientes altitudinales representan cambios graduales en las características ambientales (abióticas y bióticas) que ocurren a medida que aumenta la elevación (McCain y Grytnes 2010). En este sentido, los ambientes montañosos poseen condiciones físicas y biológicas -factores- que modifican el microclima en sus diferentes áreas (Wani *et al.* 2023). Por ello, se plantea que el aumento en la altitud provoca cambios en las condiciones ambientales (Odland 2009), y que, a su vez, estas variaciones ambientales determinan la distribución y la riqueza de especies (Acharya *et al.* 2011, Gong *et al.* 2019). En otras palabras, las condiciones ambientales (ej. clima, disponibilidad de recursos, perturbaciones), en conjunto con las interacciones entre plantas (ej. competencia, depredación, mutualismo), regularían la composición de las comunidades vegetales (Lavorel y Garnier 2002, Brooker 2006, Laiolo *et al.* 2018).

Se han descrito 4 patrones de riqueza de especies en gradientes elevados: 1) disminución con el aumento de la altitud, 2) meseta en zonas de baja altitud seguido de una disminución, 3) meseta en zonas de baja altitud seguido con un peak en elevación media y 4) unimodal -peak en elevación media- (McCain 2009); entre ellos, los más comunes son el decreciente y el unimodal (Rahbek 1995, Dani *et al.* 2023). La comprensión del patrón observado está condicionada por diferentes factores, por ejemplo, la escala espacial utilizada en el estudio (local o regional), esta influye en la detección y estimación de la diversidad (Whittaker *et al.* 2001). A escalas locales se puede subestimar la riqueza, al no incluir especies raras o rangos altitudinales fuera del área muestreada, mientras que a escalas regionales los patrones pueden verse afectados por el área considerada y el diseño del muestreo (Colwell y Coddington 1994, Grytnes y McCain 2007). De forma similar, la robustez del muestreo es un factor clave, ya que un mayor esfuerzo incrementa la confiabilidad de las estimaciones de riqueza (Gotelli y Chao 2013). Finalmente, muestrear únicamente una porción del gradiente altitudinal o bien hacerlo en ambientes perturbados, puede inducir a importantes sesgos, dificultando la interpretación de los patrones de diversidad observados (Eisenlohr *et al.* 2013, Guo *et al.* 2013).

Las variaciones en la riqueza de especies con la altitud pueden explicarse mediante diversas hipótesis, estas se relacionan con factores climáticos como la temperatura y la precipitación, con variables ecológicas como la productividad, el área disponible y la heterogeneidad, y con procesos como el efecto de dominio medio (EDM) y el efecto ecotono. Asimismo, influyen las interacciones bióticas y la historia evolutiva (McCain y Grytnes 2010).

La hipótesis de temperatura propone que la riqueza de especies está positivamente relacionada con la temperatura, debido a que ambas disminuyen a medida que aumenta la altitud (McCain 2007). De manera similar, la hipótesis de precipitación postula una relación positiva entre la riqueza de especies y la precipitación; sin embargo, este patrón no siempre se observa en todas las montañas, debido a diferencias locales en las condiciones climáticas y topográficas (McCain y Grytnes 2010). La hipótesis de productividad sugiere que una mayor disponibilidad de energía y recursos favorece un mayor número de individuos y especies, según esta hipótesis se espera observar un máximo de riqueza en altitudes intermedias, donde las condiciones son más cálidas y húmedas (McCain y Grytnes 2010, Kumar *et al.* 2024). Por otro lado, la hipótesis del área disponible plantea que las superficies más extensas sostienen un mayor número de especies, y que tanto la riqueza de especies como el área disponible tienden a disminuir con la altitud (McCain 2007). La hipótesis de heterogeneidad ambiental sostiene que una mayor variedad de microhábitats aumenta el espacio de nichos disponibles, favoreciendo la coexistencia de especies e incrementando la riqueza (Stein *et al.* 2014).

El efecto de dominio medio (EDM) postula que las especies se superponen más en el centro de su rango de distribución, mientras que hacia los extremos del gradiente la riqueza de especies disminuye (McCain 2004). Por su parte, el efecto ecotono, plantea que las zonas transicionales entre hábitats albergan mayor diversidad debido a la superposición de límites de distribución o a la dinámica fuente-sumidero (McCain y Grytnes 2010). A su vez, la hipótesis de interacciones bióticas postula que áreas con más oportunidades para interacciones positivas y/o con menor presión competitiva tienden a albergar una mayor riqueza de especies (McCain 2010, McCain y Grytnes 2010). Finalmente, la hipótesis de historia evolutiva sostiene que las regiones con una larga estabilidad evolutiva tienden a presentar una mayor riqueza, ya que las especies han tenido mayor tiempo para originarse (especiación) y coexistir (McCain 2009).

1.2 Factores que influyen en la diversidad de plantas en gradientes elevados

La distribución y composición de especies a lo largo de un gradiente altitudinal está determinada principalmente por la elevación (McCain y Grytnes 2010). Los factores abióticos asociados al componente ambiental varían con la altitud, e incluyen variables como la temperatura, la precipitación, la orientación, la pendiente, entre otros (Körner 2007). Por su parte, los factores bióticos, como el área basal y la cobertura de copa, están relacionados con las interacciones entre especies, incluyendo

relaciones competitivas y de facilitación (Wang *et al.* 2019, Zhang *et al.* 2024). Estos factores actúan de forma individual o conjunta e influyen en la riqueza y formas de vida, por lo que resulta relevante comprender cómo la composición local de especies responde a la variación de las condiciones ambientales (Fischer *et al.* 2011, Klanderud *et al.* 2015). No obstante, existen pocos estudios que aborden la importancia de estos factores en la distribución y composición de la vegetación, lo que mantiene el interés ecológico por entender cómo los patrones de diversidad varían con el ambiente (Zhang *et al.* 2024, Wang *et al.* 2025).

1.2.1 Orientación

Dentro de los factores abióticos, la orientación corresponde a la dirección de inclinación de una superficie terrestre respecto a los puntos cardinales (Yang *et al.* 2020). Este factor se asocia a la topografía y genera variaciones en temperatura y en el ciclo del agua, creando condiciones microclimáticas que influyen en los procesos ecológicos locales (Singh 2018, Niu *et al.* 2019). En el hemisferio sur, particularmente en Chile Central, las orientaciones norte (ecuador) presentan condiciones cálidas y secas, donde predomina una vegetación abierta con especies xéricas, y una mayor diversidad de formas de crecimiento, dominada por arbustos espinosos, mientras que las laderas sur (polo), presentan condiciones más frías y húmedas, y mantienen árboles y arbustos esclerófilos tolerantes a la sombra, además de una mayor abundancia y riqueza de especies (Badano *et al.* 2005, Bennie *et al.* 2006, Wilkinson y Humphreys 2006, Pen-Mouratov *et al.* 2009, Bartholomeus *et al.* 2011, Albaba 2014). En zonas bajas, las laderas norte albergan especies xerofíticas con baja cobertura y mayor cantidad de formas de vida (Armesto y Martínez 1978, Hoffmann y Hoffmann 1982), mientras que las laderas sur presentan vegetación más densa y una mayor riqueza (Singh 2018, Pandita *et al.* 2019). La altitud intensifica estas diferencias entre orientaciones al modificar la radiación recibida en las laderas (Cheng *et al.* 2023). En laderas norte, la altitud favorece a las especies tolerantes a la sequía, aunque el exceso de calor puede limitar su crecimiento (Pandita *et al.* 2019), en ambientes de alta montaña, el crecimiento comienza antes en laderas norte debido a condiciones más cálidas que adelantan el deshielo (Ma *et al.* 2024). Por su parte, las laderas sur mantienen temperaturas más bajas y mayor disponibilidad hídrica, lo que favorece el crecimiento vegetal durante los meses cálidos (Gallardo-Cruz *et al.* 2009).

1.2.2 Pendiente

El factor pendiente corresponde al grado de inclinación de una superficie respecto a un plano horizontal (Pinder *et al.* 1997, Méndez-Toribio *et al.* 2016). Este factor se relaciona con la orientación, influyendo en la temperatura, los procesos hidrológicos y las características del sustrato (Yang *et al.* 2020). En consecuencia, la variación en la pendiente define la distribución y composición de las especies (Cheng *et al.* 2023). En elevaciones bajas, las pendientes suelen ser suaves, lo que favorece una mayor retención de humedad, mayor contenido de materia orgánica del suelo y nutrientes, así como una mejor disponibilidad de luz, promoviendo una mayor cobertura y riqueza de especies (Wang *et al.* 2023, Han *et al.* 2025, Kang *et al.* 2025). Con el aumento de la altitud, las pendientes se vuelven más inclinadas y los suelos más delgados, lo que incrementa la intensidad del viento, reduce la disponibilidad de humedad y nutrientes, aumenta la vulnerabilidad a la erosión, genera temperaturas más extremas (Pelletier *et al.* 2013, Cheng *et al.* 2023). Estas condiciones reducen la diversidad y favorecen ciertos grupos de plantas, como aquellas con raíces profundas (Pelletier *et al.* 2013, Zhang *et al.* 2018, Cheng *et al.* 2023). En elevaciones altas, las pendientes son muy pronunciadas, lo que provoca una mayor exposición a la radiación, baja retención hídrica y alta susceptibilidad a la erosión, favoreciendo el desarrollo de una vegetación con menor diversidad y adaptada a condiciones extremas (Wilkinson y Humphreys 2006, Gastauer *et al.* 2022, Urquiaga-Flores *et al.* 2024). En estos ambientes, las especies desarrollan adaptaciones, como rizomas y raíces especializadas, tolerancia a la sequía y absorción foliar del agua, las cuales les permiten enfrentar condiciones ambientales adversas (Zhang *et al.* 2018, Gastauer *et al.* 2022, Zhang *et al.* 2024).

1.2.3 Área basal

El área basal es un componente clave en la conformación de las comunidades vegetales (Wang *et al.* 2019). Este parámetro, definido como la suma del área transversal de los árboles a la altura del pecho (m^2/ha ; Balderas y Lovett 2013), permite estimar la edad y evaluar el estado del bosque (Morales-Salazar *et al.* 2012). Cambios en el área basal modifican la disponibilidad de luz, temperatura y humedad en el sotobosque (Comeau *et al.* 2006). En baja altitud, el área basal suele ser reducida, y se asocia a renovales con cobertura heterogénea, lo que incrementa la disponibilidad de recursos edáficos y modifica las condiciones microclimáticas, caracterizadas por una menor humedad y un aumento en temperatura y disponibilidad de luz, favoreciendo el establecimiento de especies heliófilas y una mayor riqueza de

especies (Jones *et al.* 2004, Moora *et al.* 2007, Sharma *et al.* 2009, Homeier *et al.* 2010, Dovčiak y Brown 2014). En elevaciones medias, el área basal es intermedia, y se asocia a menor disponibilidad de luz y temperatura, junto con mayor humedad en el sotobosque, lo que aumenta la cobertura del sotobosque y reduce la diversidad (Vázquez y Givnish 1998, Reich *et al.* 2012). A mayor elevación, el área basal es alta, y se asocia a especies longevas de gran tamaño, lo que reduce la disponibilidad de luz, y genera temperaturas bajas y mayor humedad, esto determina una menor riqueza y favorece a especies umbrófilas de lento crecimiento (Scheller y Mladenoff 2002, Carpenter 2005, Kutsch *et al.* 2009, Melo *et al.* 2017, Malizia *et al.* 2020, Torres-Torres *et al.* 2022).

1.2.4 Cobertura de copa

Otro factor biótico relevante es la cobertura de copa, definida como la densidad del dosel arbóreo, la cual determina características específicas del suelo y del ambiente (Vetaas 1997, Lemenih *et al.* 2004, Wagner *et al.* 2011). Estas condiciones influyen sobre el sotobosque, mediante variaciones en radiación solar, disponibilidad de luz, temperatura, humedad y características del sustrato (Majasalmi y Rautiainen 2020). Por ello, los cambios en la cobertura de copa pueden intensificar o suavizar las condiciones ambientales, modificando la distribución y la composición de las comunidades (Martens *et al.* 2000, von Arx *et al.* 2012, Caselli *et al.* 2021). En zonas de baja altitud, una menor cobertura de copa se asocia con mayor temperatura, mayor disponibilidad de luz y menor humedad, lo que favorece una mayor riqueza de especies adaptadas a condiciones ambientales variadas (Pohlman *et al.* 2007, Ewald 2008, Hrivnák *et al.* 2014, Pearl *et al.* 2015). En elevaciones medias, el aumento en la cobertura de copa provoca una disminución en la disponibilidad de luz y temperatura, además promueve una mayor humedad en el sotobosque y reduce la riqueza de especies (Barbier *et al.* 2008, Dormann *et al.* 2020, Valerio *et al.* 2021, Zangy *et al.* 2021). Finalmente, a mayor altitud, la cobertura de copa aumenta, lo que disminuye la temperatura y la disponibilidad de luz, y a su vez aumenta la humedad del suelo, favoreciendo la vegetación tolerante a la sombra, con una reducción de la riqueza y un aumento en la densidad del sotobosque (Lemenih *et al.* 2004, Wagner *et al.* 2011, Asner *et al.* 2014).

1.3 Especies exóticas en gradientes elevados

Las especies exóticas corresponden a organismos introducidos en un territorio por acción humana, de manera intencional o accidental (Figuroa *et al.* 2004). Estas especies poseen características y estrategias distintas a las especies nativas (Phillips *et al.* 2010). Una vez naturalizadas, pueden volverse invasoras y alterar la ecología y el funcionamiento de los ecosistemas (Quiroz *et al.* 2009). Estas suelen mostrar alta capacidad de propagación, relacionada con sus métodos de dispersión, producción de semillas y rápidas tasas de crecimiento (Van Kleunen *et al.* 2010, Speek *et al.* 2011). Además, compiten por recursos como luz, nutrientes y agua, afectando a otras especies (Khan *et al.* 2023); pueden desplazar comunidades, reducir su riqueza, modificar hábitats y alterar procesos evolutivos o genéticos (Mooney y Cleland 2001, Pyšek *et al.* 2012, Pyšek *et al.* 2020).

Las montañas actúan como un filtro ambiental, donde la altitud regula la distribución de especies invasoras (Steinbauer *et al.* 2017). En zonas bajas, donde la superficie es más extensa y las perturbaciones antropogénicas son mayores, se establece un número elevado de especies exóticas (McDougall *et al.* 2011). Actividades como la explotación forestal, la agricultura, la ganadería y el turismo facilitan el establecimiento (Alexander *et al.* 2016). A mayor altitud, la menor actividad humana limita la dispersión de propágulos, además, el éxito de las invasiones depende tanto del tiempo de residencia de las especies, como de su capacidad para tolerar condiciones ambientales extremas (Guo *et al.* 2018, Li *et al.* 2023).

1.4 Objetivo general

Describir y analizar la distribución de la vegetación a lo largo de un gradiente altitudinal en el Parque Cuenca Andina, Los Queñes, Región del Maule.

1.5 Objetivos específicos

1. Describir y analizar la distribución de la de flora vascular a lo largo de un gradiente altitudinal según riqueza de especies, forma de crecimiento, origen geográfico y estado de conservación.
2. Describir y analizar la relación entre los factores biofísicos (orientación, pendiente, área basal y cobertura de copa) y la riqueza de especies a lo largo de un gradiente altitudinal.
3. Priorizar altitudes para la conservación según riqueza de especies, origen geográfico, estado de conservación y potencial invasor de las especies exóticas.

2. MÉTODOS

2.1 Área de estudio

El Parque Cuenca Andina (34°59' S, 70°45' O) se ubica en la comuna de Romeral, provincia de Curicó, Región del Maule. Los límites del área son: el Santuario de la Naturaleza Alto Huemul por el norte (Región de O'Higgins), y por el sur el río Teno, en donde desemboca el estero Los Pejerreyes, que se origina en el parque (Dirección General de Aguas [DGA] 2014). Este territorio tiene una extensión de 12.461 hectáreas (Fundación Tierra Austral 2025), con elevaciones que comprenden desde la confluencia de los cursos de agua, en los 730 m, hasta los 2.700 m aprox., en las altas cumbres, destacando los cerros Zapallo y Alto de las Terneras Heladas, con 2.583 y 2.735 m, respectivamente (fig. 1). Históricamente, se limitó la explotación forestal en los terrenos del actual parque, evitando la tala de los bosques de Ciprés de la Cordillera (*Austrocedrus chilensis* (D. Don) Pic. Serm. & Bizzarri) en la parte alta de la cuenca, y permitiendo únicamente actividades recreativas y tradicionales (J.M. Deer, comunicación personal). Actualmente, el Parque Cuenca Andina se encuentra bajo la figura de protección de área privada, con un Derecho Real de Conservación, en la que la Fundación Tierra Austral participa como garante (Fundación Tierra Austral 2025). El poblado más cercano corresponde a Los Queñes, distante a 5 km del área y situado en la confluencia de los ríos Teno y Claro, lugar utilizado como balneario por las familias provenientes de Curicó.

El clima corresponde al macrobioclima mediterráneo húmedo (Luebert y Pliscoff 2023). La estación pluviométrica Los Queñes (663 m) indicó una precipitación media anual de 1.312 mm [1975-2015], mientras que la estación meteorológica General Freire Curicó (225 m) registró una temperatura media anual de 13,4° C [1975-2015] (Centro de Ciencia del Clima y la Resiliencia [CR2] 2025).

De acuerdo con la clasificación vegetal propuesta por Gajardo (1994) el parque se encuentra entre la Región del Matorral y Bosque Esclerófilo y la Región del Bosque Caducifolio, desarrollándose en las áreas bajas-medias el Bosque Esclerófilo Montano (Subregión del Bosque Esclerófilo), y en áreas medias-altas, el Bosque Caducifolio de La Montaña (Subregión del Bosque Caducifolio Montano). El Bosque Esclerófilo Montano es la continuación hacia el sur de la formación Bosque Esclerófilo de la Precordillera Andina, donde, por un mejoramiento de las condiciones ambientales, desciende hacia el llano central, ubicándose únicamente en las laderas bajas y en los piedemontes andinos (Gajardo 1994). Por su parte, el Bosque Caducifolio de La Montaña constituye una formación vegetal de gran riqueza, pues señala el límite norte de muchas especies leñosas y herbáceas de los bosques australes. En su

fisonomía de bosque caducifolio tiene un papel importante la participación de Ciprés de la Cordillera, especie arbórea que en esta formación muestra una alta frecuencia (Gajardo 1994).

Por otro lado, la clasificación vegetacional de Luebert y Pliscoff (2023), señala que en la mayor parte de la cuenca se desarrolla la formación vegetal de Bosque Caducifolio, dominado por el piso vegetacional “Bosque Caducifolio Mediterráneo Andino de *Nothofagus obliqua* - *Austrocedrus chilensis*”, mientras que, por sobre el límite altitudinal arbóreo, se presenta la formación de Matorrales bajos de altitud, con la participación de los pisos “Matorral Bajo Mediterráneo Andino de *Chuquiraga oppositifolia* - *Discaria articulata*” y “Matorral Bajo Mediterráneo Andino de *Laretia acaulis* - *Berberis empetrifolia*” (Luebert y Pliscoff 2023).

2.2 Diseño muestral

El diseño de muestreo siguió una forma modificada del protocolo MIREN (Mountain Invasion Research Network, Haider *et al.* 2022). Este fue creado para el monitoreo estandarizado de la distribución de especies vegetales a lo largo de gradientes de elevación en áreas montañosas. MIREN plantea realizar 3 transectos de muestreo de 2×50 m en forma de T, donde el primer transecto (parte superior de la T) se ubica paralelo a una carretera, mientras que, los otros 2 se extienden de forma perpendicular hacia el interior, partiendo del centro del primer transecto (Haider *et al.* 2022). En este estudio, debido a la inexistencia de caminos viales, se optó por utilizar el sendero existente como ruta de muestreo, modificando, además, la longitud y cantidad de los transectos. En cada sitio, se realizaron dos transectos de 60 metros de longitud, uno ubicado en el sendero y el otro orientado hacia el interior. Cada transecto fue subdividido en 3 segmentos de 20 metros, resultando en un total de 6 segmentos por sitio (fig. 1 y 2). En cada segmento se listó la totalidad de las plantas vasculares dentro de una franja aproximada de 2 metros a cada lado, colectando las especies cuya determinación en terreno no fue posible.

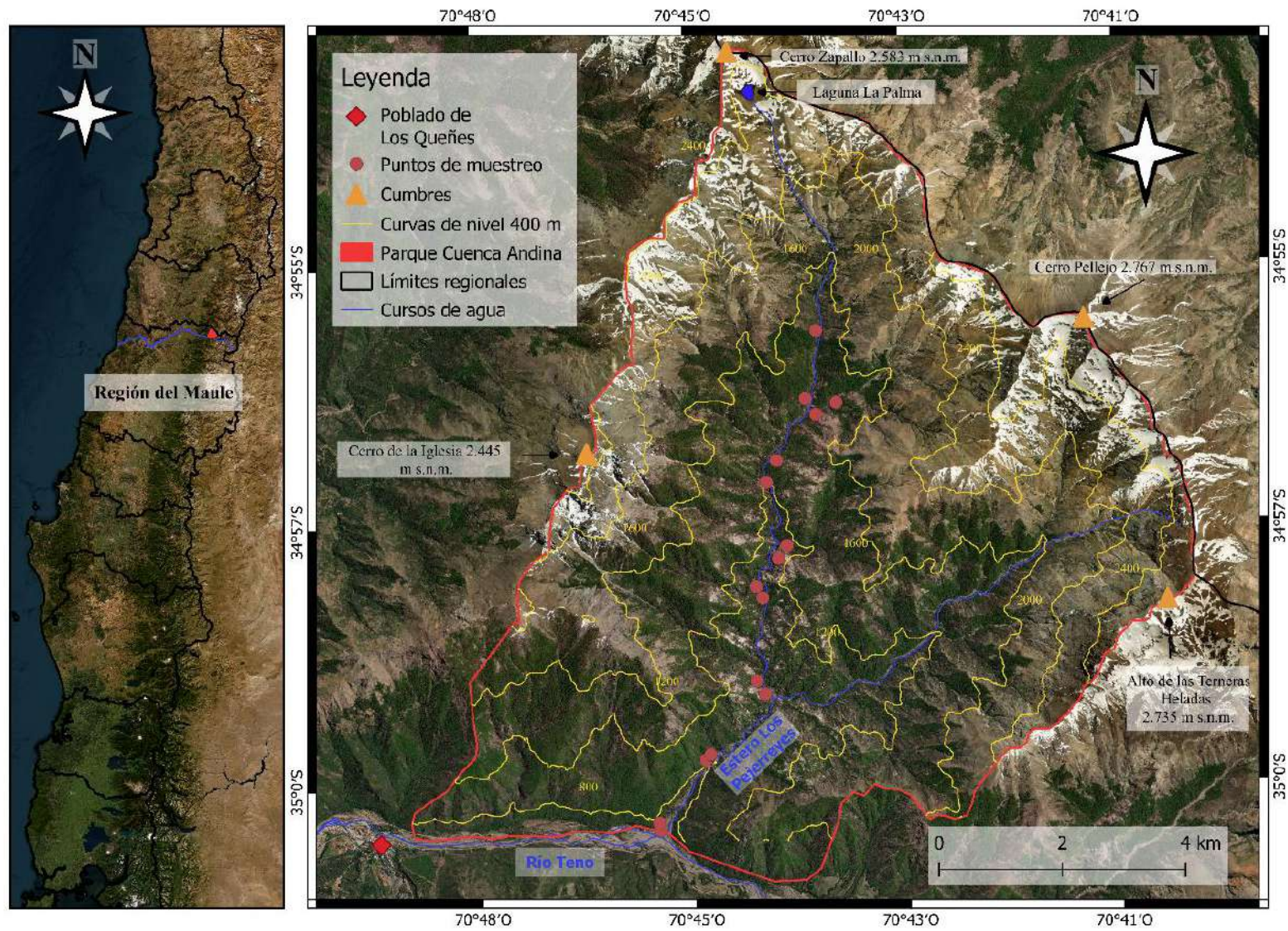


Figura 1. Mapa de ubicación del Parque Cuenca Andina, Región del Maule, Chile (izquierda). Altitudes muestreadas cada 100 metros de elevación, desde 730 m hasta 1.430 m (puntos rojos), curvas de nivel cada 400 m de elevación (líneas amarillas) (derecha).

Este esquema metodológico se implementó en 2 de 3 campañas en terreno, las que suman 15 días de trabajo (fig. 1 y 2). La primera se llevó a cabo en enero de 2024, donde se recorrió y prospectó la zona, se determinaron posibles puntos de muestreo, limitantes geográficas, y se realizó un listado preliminar de las especies observadas en el recorrido. Las campañas siguientes se realizaron en octubre de 2024 y enero de 2025, cada una de 5 días. Se muestreó cada 100 metros de elevación, donde la primera campaña abarcó desde los 730 m hasta los 1.030 m, mientras que la segunda cubrió desde 1.130 m hasta los 1.430 m, completando un gradiente altitudinal de 800 m (fig. 1). En cada altitud se realizaron dos puntos de muestreo, procurando abarcar ambientes contrastantes según la orientación (norte/sur), con el fin de registrar la mayor variabilidad de la riqueza específica (fig. 2). Así, en total se realizaron 16 puntos de muestreo, contabilizando 96 segmentos.

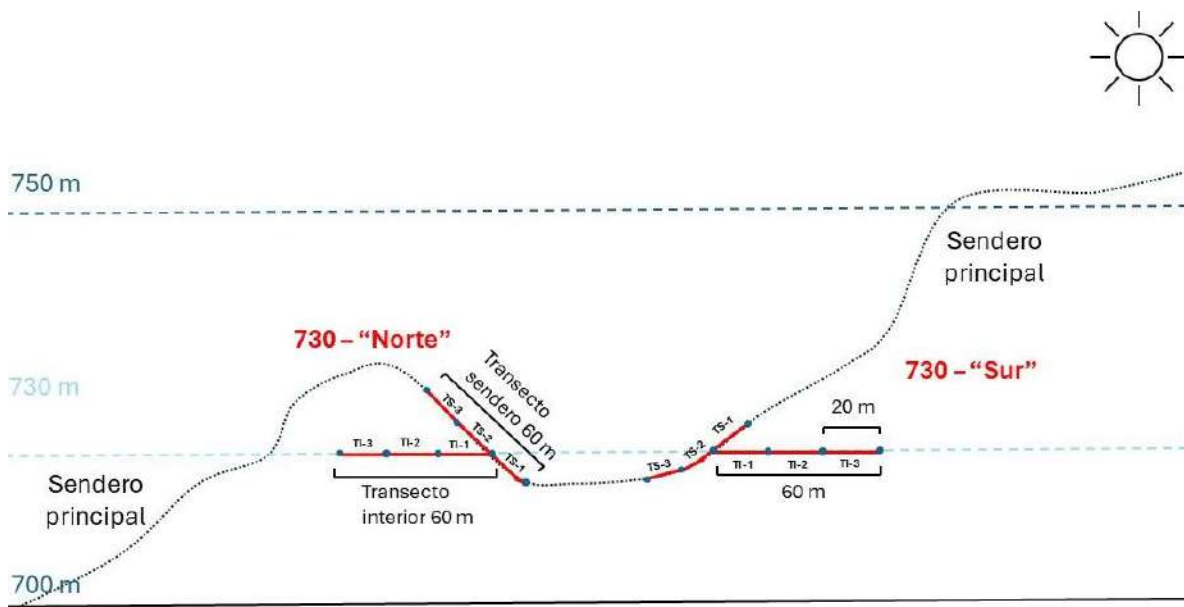


Figura 2. Esquema de distribución de los transectos en forma de “T”. Los transectos (líneas rojas) fueron subdivididos cada 20 m (puntos azules sobre líneas rojas), contabilizando 3 segmentos por transecto, 6 por orientación y 12 por altitud. No siempre fue posible muestrear laderas contrastantes en todas las altitudes, pero se procuró capturar la mayor variación posible en las orientaciones.

2.3 Variables florísticas

La nomenclatura botánica de familias, géneros y especies, así como origen geográfico siguió principalmente al Catálogo de la Flora Vascular de Chile (Rodríguez *et al.* 2018). Respecto al hábito de

crecimiento, también se siguió el criterio de Rodríguez *et al.* (2018), pero se simplificaron las categorías en las siguientes: Arbórea, Arbustiva, Herbácea, Parásita y Trepadora. El estado de conservación de las especies nativas y endémicas se obtuvo de la clasificación realizada por el Ministerio del Medio Ambiente (MMA), actualizado a la fecha del año 2025. En el caso de las especies exóticas y su potencial invasor, se utilizó la clasificación propuesta en el libro “Plantas Invasoras del Centro-Sur de Chile: Una Guía de Campo” (Fuentes *et al.* 2014).

2.4 Factores biofísicos

Para dar cumplimiento al objetivo 2, se midieron 4 factores biofísicos: 2 abióticos (orientación y pendiente) y 2 bióticos (área basal y cobertura de copa), estas mediciones se realizaron en el punto medio de cada segmento. La orientación de la ladera se registró utilizando una brújula. Primero se realizó una inspección visual de la forma de la ladera para luego registrar su orientación en grados. En algunos casos (principalmente en los transectos del interior) la medición se efectuó en la dirección del segmento, mientras que, en otros, se realizó en dirección perpendicular al mismo (mayormente en los transectos del sendero). La pendiente de ladera se midió en grados, utilizando un clinómetro. Para ello, se alineó el instrumento en posición horizontal a la altura de los ojos (0°), y luego orientó en dirección descendiente, siguiendo la pendiente. Con el fin de evitar la sobreestimación, una persona de estatura similar se ubicó en la dirección de la medición, lo que facilitó el procedimiento. Finalmente, se ajustó el clinómetro hasta coincidir con la altura de los ojos de esta persona, determinando con precisión el ángulo de inclinación.

Para estimar el área basal se utilizó el dendrómetro de Kramer, que consiste en una placa metálica con una apertura central en la que se encuentran 3 anchos de banda (1, 2 y 4; fig. 3), en la que cada banda corresponde a un factor de área basal. El dendrómetro se sostuvo en posición vertical, a la altura de los ojos, con una distancia fija de 50 cm, apuntando alrededor en un ángulo de 360° . Los árboles se contabilizaron si el ancho del tronco, visto a través de la banda correspondiente, cubrió o excedió algún ancho de la banda (Obon *et al.* 2009). Finalmente, se estimó la cobertura de copa con la aplicación CanopyCapture (Patel 2018), que calcula el porcentaje de cobertura de dosel arbóreo, a partir de una fotografía en dirección al cielo, a la altura del pecho.

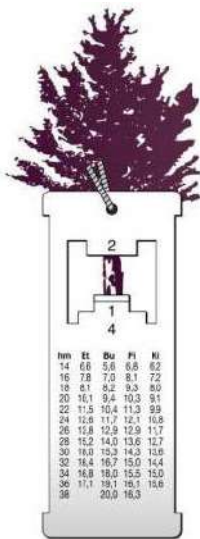


Figura 3. Dendrómetro de Kramer utilizado para la estimación de área basal (Obon *et al.* 2009).

2.5 Análisis de los datos

La información obtenida fue ingresada a una base de datos de Microsoft Excel 2016. Para cada segmento y altitud, se integraron los registros de especies, junto con su hábito de crecimiento. En esta categoría no se consideraron a las especies con hábito parásito, debido a su baja presencia en el gradiente (4 especies). Además, fueron incluidas las variables de origen geográfico, estado de conservación y, cuando correspondía, su potencial invasor. Asimismo, se incorporaron los valores obtenidos para los factores biofísicos (orientación, pendiente, área basal y cobertura de copa).

En primer lugar, se cuantificó la riqueza de especies por segmento, así como por hábito de crecimiento, origen geográfico y estado de conservación, mediante el uso de tablas dinámicas. En el caso del factor área basal, el número de registros se multiplicó por el valor correspondiente al ancho de banda y, posteriormente, se sumaron estos valores para obtener el total por segmento.

2.5.1 Objetivo específico 1

Para evaluar la distribución de la flora y sus variables a lo largo del gradiente altitudinal, se aplicó un análisis de regresión lineal, esto con el objetivo de determinar la relación entre la altitud y la riqueza de especies, su hábito de crecimiento, origen geográfico y estado de conservación. Este análisis se realizó utilizando el software R (versión 4.3.2.; R Core Team 2023), y para la representación gráfica se utilizaron

los paquetes “ggplot2” (versión 3.5.2.; Wickham 2016) y “ggpubr” (versión 0.6.1.; Kassambara 2025). De forma complementaria, se aplicó la correlación de Spearman para analizar la relación entre la altitud y las variables, utilizando el software estadístico JASP (versión 0.19.3.; Love *et al.* 2019; JASP Team 2023). Los análisis estadísticos consideran una significancia del 5%.

2.5.2 Objetivo específico 2

Con el objetivo de determinar qué altitudes presentaban diferencias estadísticas significativas en la variable riqueza específica, pendiente, área basal y cobertura de copa se realizó un análisis de varianza de un factor (ANOVA) en el software R, seguido de una prueba post hoc de Tukey. Luego, para la variable riqueza específica se construyó una tabla con los resultados, que incluyó las comparaciones entre altitudes e indicó las diferencias estadísticas significativas mediante símbolos (= para igualdad, ≠ para diferencia). Adicionalmente, para una visualización efectiva de este resultado, se elaboró un gráfico de cajas que comparó la riqueza de especies entre las distintas altitudes, en el que se usaron letras de agrupación para señalar diferencias significativas. Los análisis estadísticos consideran un nivel de significancia del 5%.

Se trabajó de forma independiente el factor orientación. En primer lugar, se realizó un análisis ANOVA en el software JASP, en donde se analizó el factor orientación y la riqueza de especies de 2 formas: 1) agrupando los valores de orientación en 4 rangos: NE 0°–90°, SE 90°–180°, SO 180°–270°, NO 270°–360°, como también, 2) segregado en 2 categorías (norte y sur). Luego, se aplicaron pruebas post hoc de Tukey. Además, se elaboraron tablas para integrar los resultados según rango y categoría, y se incorporaron letras de agrupación. Finalmente, en el software R, utilizando los paquetes previamente descritos, se elaboró un gráfico de caja, con el fin de visualizar la distribución de la riqueza de especies en los 4 rangos de orientación. También, se elaboró una gráfica entre la altitud y la orientación (en grados).

Posteriormente, se analizaron las relaciones entre la altitud y los factores (pendiente, área basal y cobertura) mediante regresión lineal, utilizando los paquetes de R previamente mencionados. Como complemento, se aplicó la correlación de Spearman para contrastar y validar los resultados. De forma similar, se evaluó la relación entre los factores biofísicos y la riqueza de especies mediante regresión lineal, incorporando nuevamente la correlación de Spearman.

Por último, para mejorar la visualización de los resultados, se elaboraron 4 gráficas tridimensionales utilizando el software R y el paquete “plotly” (versión 4.11.0; Sievert 2025), estas gráficas muestran la relación entre la altitud, los factores biofísicos y la riqueza de especies. Complementariamente, para identificar qué factores, en conjunto, se relacionan significativamente con la riqueza de especies, se realizó un análisis de regresión múltiple en el programa JASP.

2.5.3 Objetivo específico 3

Con el propósito de identificar altitudes prioritarias para la conservación, se elaboró una tabla que incluyó las diferentes elevaciones muestreadas. Para cada altitud, se calculó el porcentaje respecto al total de especies, de las siguientes categorías: endémicas, nativas, endémicas + nativas, exóticas, exóticas con potencial invasor, clasificadas en categoría de conservación, y especies amenazadas (VU-EN-CR). Esta información permitió establecer un ranking, en el que se priorizaron las altitudes que requieren intervención para mejorar su estado (ranking 1, 2 y 3). Por el contrario, las altitudes con condiciones “más naturales” o con menor grado de intervención, donde no se requieren acciones correctivas, fueron asignadas a los valores más altos del ranking (6, 7 y 8). Se utilizaron porcentajes en lugar de conteos absolutos con el fin de evitar que el patrón de disminución de la riqueza de especies con la altitud influyera en la creación del ranking.

3. RESULTADOS

3.1 Distribución de la flora vascular

3.1.1 Riqueza específica

La riqueza de especies mostró diferencias significativas entre las altitudes muestreadas ($p < 0,001$; Anexo 1, 2 y 8). En general, se observó una disminución en el número de especies a medida que aumentó la altitud (fig. 4; $Rho = -0,655$, $p < 0,001$). La mayor riqueza se registró a los 730 m, con un máximo de 53 especies (registrado en 1 segmento) y un promedio de 38,1. En contraste, los valores más bajos se observaron a los 1.230 y 1.330 m, con un mínimo de 10 (en ambos) y promedios de 19,1 y 17,9 especies, respectivamente. A los 1.030 m se alcanzó un máximo levemente superior que a los 930 m (42 vs. 41 especies), aunque con un promedio menor (29,1 vs. 30,5, respectivamente). Por otro lado, a los 1.430 m, tanto el máximo (31 especies), como el promedio (21,3), fueron superiores a los de las altitudes anteriores.

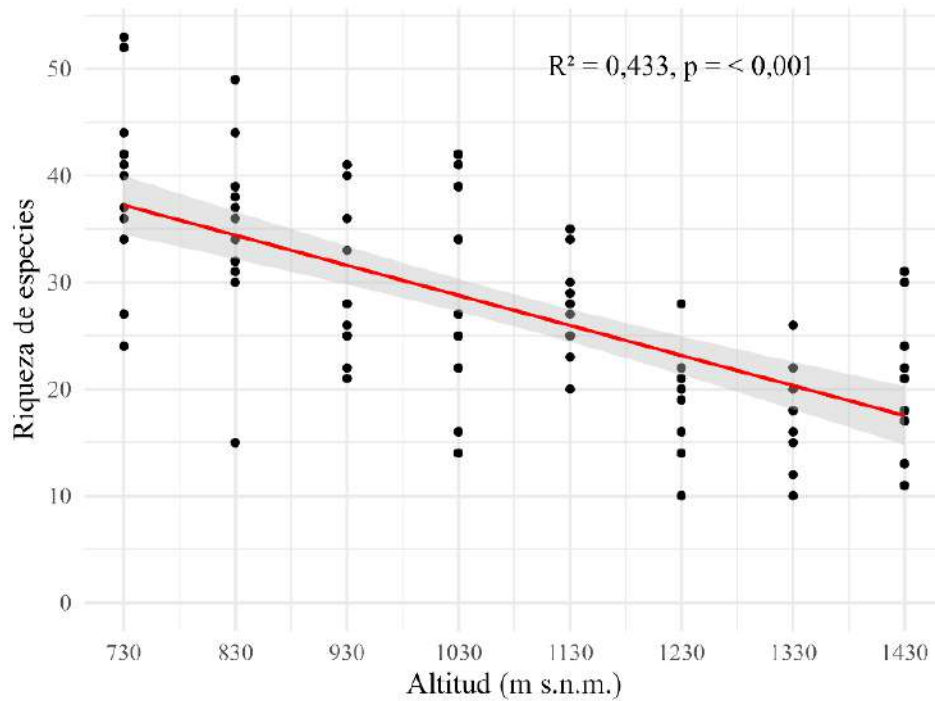


Figura 4. Regresión lineal entre la altitud y la riqueza de especies, en el Parque Cuenca Andina.

3.1.2 Riqueza según hábito

El número de árboles disminuyó con el aumento de la altitud (fig. 5a; $Rho = -0,635$, $p < 0,001$). La mayor riqueza arbórea se registró a los 730 y 830 m, con un máximo de 9 (en ambas), y promedios de 5 y 5,3 especies, respectivamente. En contraste, a los 1.330 m se observó la menor riqueza, con un mínimo de 0 árboles (en 5 segmentos) y un promedio de 0,9. A los 930 y 1.030 m se registró un máximo de 7 (en ambas), y promedios de 3,4 y 4,3 especies, respectivamente. Finalmente, a los 1.430 m se registró un incremento moderado, con un máximo de 3 especies y un promedio de 1,9; en esta altitud todos los segmentos presentaron al menos 1 especie, superando los valores observados en la elevación anterior.

Por su parte, la relación entre la altitud y la riqueza de arbustos mostró una tendencia al aumento, aunque no fue estadísticamente significativa (fig. 5b; $Rho = 0,160$, $p = 0,121$). Se observó una distribución no uniforme en el número de arbustos a lo largo del gradiente altitudinal. Las altitudes de 930 y 1.330 m presentaron los valores más bajos, con rangos de 2–9 y 3–9, y promedios de 5,3 y 5,7 especies, respectivamente. En contraste, las mayores riquezas se registraron a los 1.130 y 1.430 m, con máximos de 11 y 14, y promedios de 8,1 y 8,3 especies, respectivamente.

También, se observó una disminución en la riqueza de herbáceas con el aumento de la altitud (fig. 5c; $Rho = -0,616$, $p < 0,001$). Este es el hábito con mayor riqueza de especies, registrando en los 730 m un máximo de 37 especies (en 1 segmento) y un promedio de 25,3. En contraste, los menores valores se observaron en la altitud 1.230 m, registrando 1–14 especies, y un promedio de 7,8. A los 930 m se presentó un leve repunte en comparación con los 830 m, mientras que, a los 930 m el máximo y promedio fueron de 29 y 19,8 especies, respectivamente, en los 830 m el máximo fue de 27 y el promedio de 17,9. A los 1.330 m se registró un incremento moderado, con un máximo de 17 y un promedio de 10,1 especies, siendo superior a la altitud anterior.

Finalmente, se observó que la riqueza de trepadoras disminuyó con el aumento de la altitud, sin embargo, esta relación no fue apoyada por el análisis de correlación (fig. 3d; $Rho = -0,159$, $p = 0,122$). Aunque este patrón general indicó una relación negativa entre la altitud y la riqueza, la distribución de especies varió considerablemente entre las diferentes elevaciones. Las altitudes de 1.230 y 1.330 m presentaron las menores riquezas, con rangos de 0–3, y promedios de 1,8 y 1,1 especies, respectivamente. En contraste, la mayor riqueza se registró a los 830 m, con un máximo de 7 especies, y un promedio de 4,6.

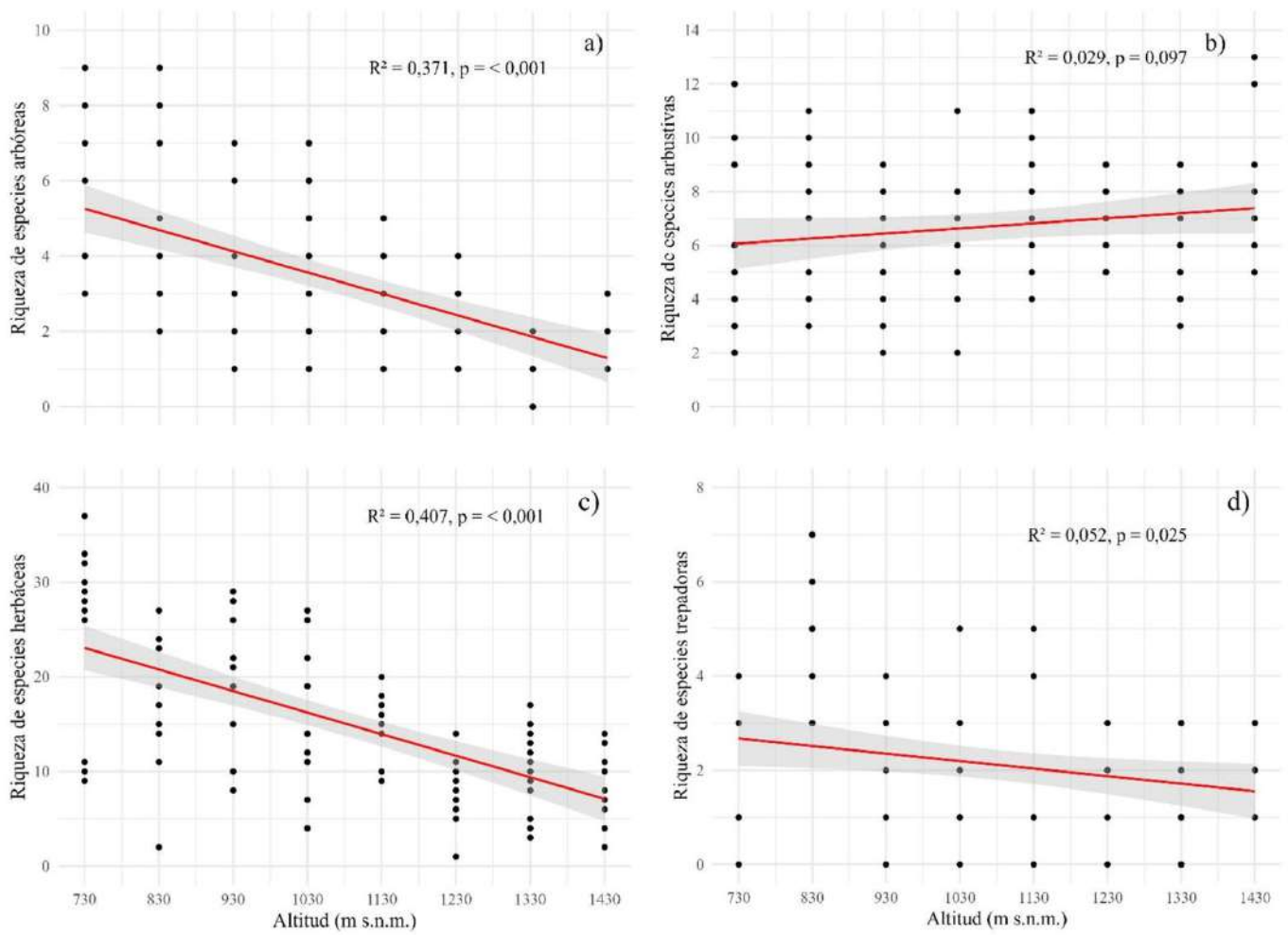


Figura 5. Regresión lineal entre la altitud y la riqueza de especies (a) arbóreas, (b) arbustivas, (c) herbáceas y (d) trepadoras, en el Parque Cuenca Andina.

3.1.3 Riqueza según origen geográfico

Se observó una disminución en la riqueza de especies endémicas a medida que aumentó la altitud (fig. 6a; $Rho = -0,558$, $p < 0,001$). La mayor riqueza de especies endémicas se registró a los 830 m, con un máximo de 23 especies y un promedio de 14,4. En contraste, a los 1.230 m se registraron los valores más bajos, con rangos de 4–12 especies, y un promedio de 7,3. Además, a los 1.030 m se alcanzó un máximo ligeramente superior al de 930 m (20 vs. 17), y promedios de 13,1 y 9,8 especies, respectivamente. Cabe destacar que, a los 1.330 m, tanto el máximo (13 especies) como el promedio (7,8) fueron superiores a los de la altitud anterior.

De forma similar, se observó una disminución en el número de especies nativas a medida que aumentó la altitud (fig. 6b; $Rho = -0,409$, $p < 0,001$). La clasificación “nativo” fue el origen geográfico con mayor riqueza, registrando en los 730 m un máximo de 27 especies (en 1 segmento) y un promedio de 17,4. En contraste, los menores valores de riqueza se encontraron en la altitud 1.330 m, registrando desde 6–13 especies, y un promedio de 9,2. A los 930 m se alcanzó un máximo ligeramente superior al de 830 m (23 vs. 22), y promedios de 15,3 y 15,2 especies, respectivamente. Por último, a los 1.430 m, tanto el máximo (20 especies) como el promedio (12,4) fueron superiores a los de la altitud anterior.

Respecto a las especies exóticas, su número disminuyó con el aumento de la altitud (fig. 6c; $Rho = -0,647$, $p < 0,001$). La mayor riqueza se registró a los 730 m, con un máximo de 10 especies y un promedio de 6,5. En contraste, a los 1.230 m se observó la menor riqueza, con un mínimo de 0 especies (en 10 segmentos) y un promedio de 0,2. A los 930 m se evidenció un leve repunte en comparación con 830 m, mientras que, a los 930 m el máximo y promedio fueron de 8 y 4,3 especies, respectivamente, en los 830 m el máximo fue de 7 especie y el promedio de 3,9. Finalmente, a los 1.330 m se registró un incremento moderado, con un máximo de 3 especies y un promedio de 1,1.

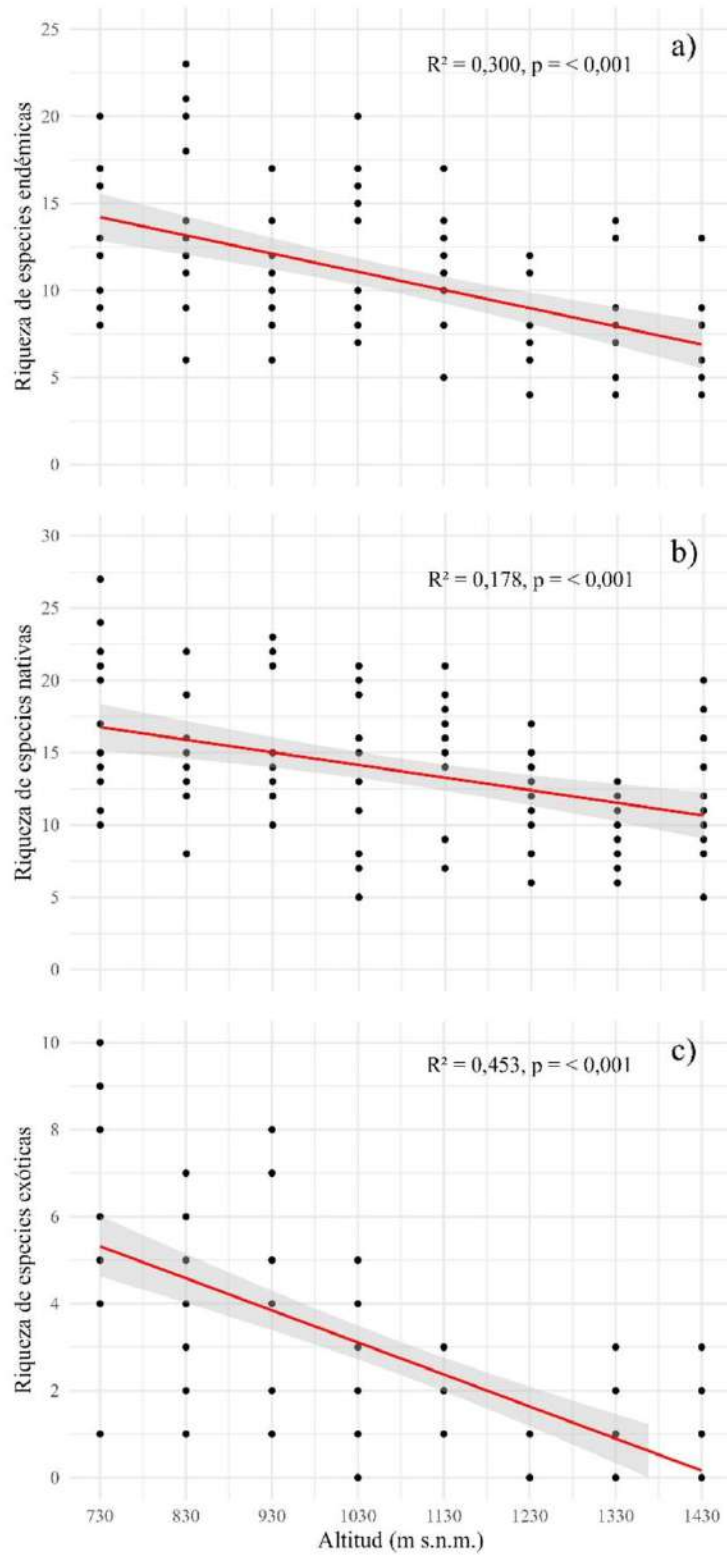


Figura 6. Regresión lineal entre la altitud y la riqueza de especies (a) endémicas, (b) nativas y (c) exóticas, en el Parque Cuenca Andina.

3.1.4 Riqueza según categoría de conservación

La relación entre la altitud y la riqueza de especies clasificadas en categoría de conservación (LC, NT y VU) fue negativa y estadísticamente significativa (fig. 7; $Rho = -0,729$, $p < 0,001$). La mayor riqueza se registró a los 730 m, con un máximo de 7 especies (en 1 segmento) y un promedio de 3,7. En contraste, a los 1.230 m se observaron los valores más bajos, con un mínimo de 0 especies (registrado en 10 segmentos) y un promedio de 0,2.

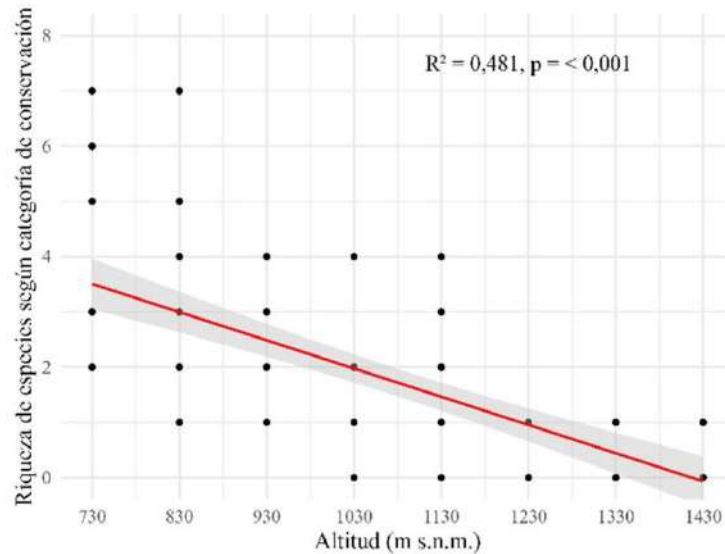


Figura 7. Regresión lineal entre la altitud y la riqueza de especies clasificadas en categoría de conservación, en el Parque Cuenca Andina.

3.2 Relación entre la altitud, los factores biofísicos y la riqueza de especies

3.2.1 Orientación

Tanto, la orientación norte y sur mostraron diferencias significativas entre las altitudes muestreadas ($p < 0,001$), aunque en algunas elevaciones principalmente con orientación norte se compartieron grupos estadísticamente similares (Anexo 8). Los registros individuales de orientación en grados mostraron una mayor dispersión con el aumento en la altitud (abarcando orientaciones entre 90° y 360°), al contrario, se observó un agrupamiento en las altitudes 730 m y 1.030 m, con predominio de un rango restringido de orientación (entre 0° y 180° ; Anexo 3).

La riqueza de especies mostró diferencias significativas entre los distintos rangos de orientación (0° – 90° , 90° – 180° , 180° – 270° , 270° – 360° ; $p=0,012$; Anexo 4). El gráfico de caja evidenció una mayor cantidad de sitios muestreados en el rango SE (90° – 180°), presentando además la mayor variabilidad (DS= 11,5), incluyendo los valores más altos y más bajos de riqueza de especies, con rangos entre 10–53 y promedio de 29,3. En contraste, la menor variabilidad de la riqueza (DS= 5) se observó en el rango de orientación NO (270° – 360°), con 11–30 especies y un promedio de 21,6.

El gráfico 3D (fig. 8) que incluye la altitud, la orientación en grados y la riqueza de especies mostró una tendencia en la distribución de la diversidad. Los valores altos de riqueza (>30 especies; colores verdes-amarillos) se concentran principalmente en zonas con orientación NE y SE y altitudes bajas (730–930 m). En contraste, los valores bajos de riqueza (<20 especies; colores morados), se registraron en distintos rangos de orientación (0° – 270°), sin una relación evidente con la altitud. Este resultado refuerza la relación previamente mencionada entre la orientación y la riqueza de especies (Anexo 4).

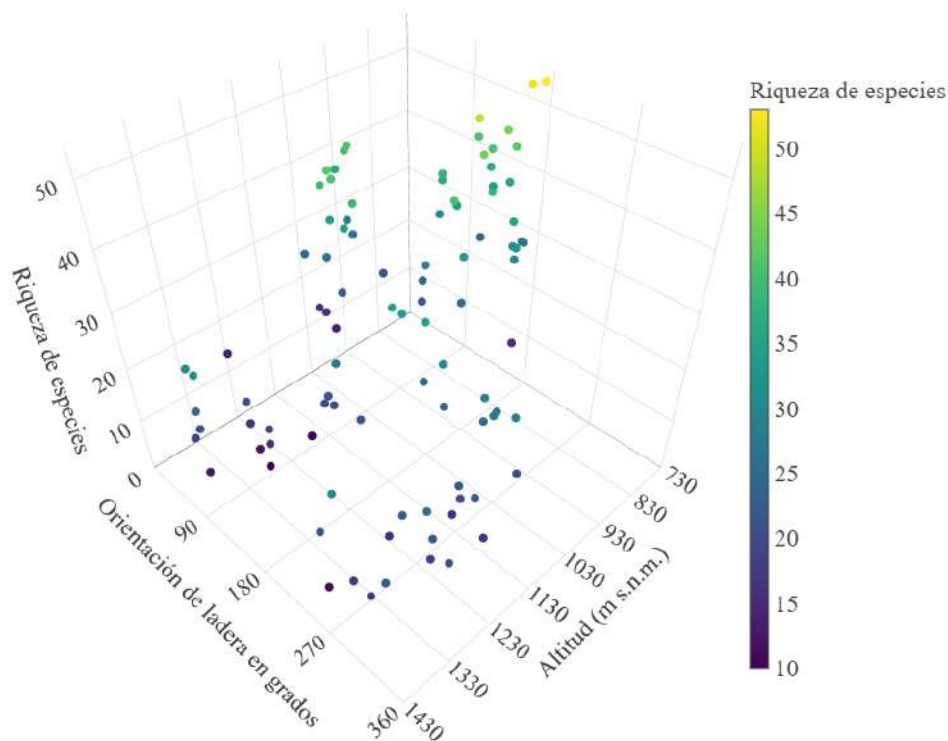


Figura 8. Gráfico 3D entre la altitud, la orientación en grados y la riqueza de especies, en el Parque Cuenca Andina.

3.2.2 Pendiente

El factor pendiente presentó diferencias significativas entre las altitudes muestreadas ($p < 0,001$; Anexo 8). La relación entre la altitud y la pendiente fue positiva, pero no significativa ($Rho = 0,083$, $p = 0,423$; Anexo 5a), lo que se reflejó en un ligero aumento de la pendiente con el incremento de la altitud. Además, el bajo valor de $R^2 = 0,002$ indicó que la altitud explica solo el 0,2% de la variación en la pendiente.

Por otro lado, el análisis de regresión entre pendiente y riqueza de especies mostró una relación negativa y significativa ($R^2 = 0,043$, $p = 0,043$ -estadísticos de la regresión-; Anexo 5b), indicando que, a medida que aumenta la pendiente, la riqueza tiende a disminuir. Esta tendencia fue corroborada con el análisis de correlación, que arrojó un coeficiente Rho de $-0,215$, con una significancia de $p = 0,035$. El bajo valor de R^2 sugiere que la pendiente explica una pequeña proporción de la variación de la riqueza de especies (Anexo 5b).

Finalmente, el gráfico 3D (fig. 9) que incluye la altitud, la pendiente y la riqueza de especies, mostró una tendencia en la distribución de la diversidad. Los valores altos de riqueza (>45 especies; colores verde-amarillos) se concentran principalmente en zonas de baja pendiente (0° – 10°) y altitud (730–930 m). En contraste, los valores bajos de riqueza (<25 especies; colores morados), tienden a concentrarse a mayores altitudes (1.030–1.430 m) y en pendientes bajas y altas (0° – 20°); este resultado no respaldó completamente la relación negativa previamente identificada entre la pendiente y la riqueza (Anexo 5b).

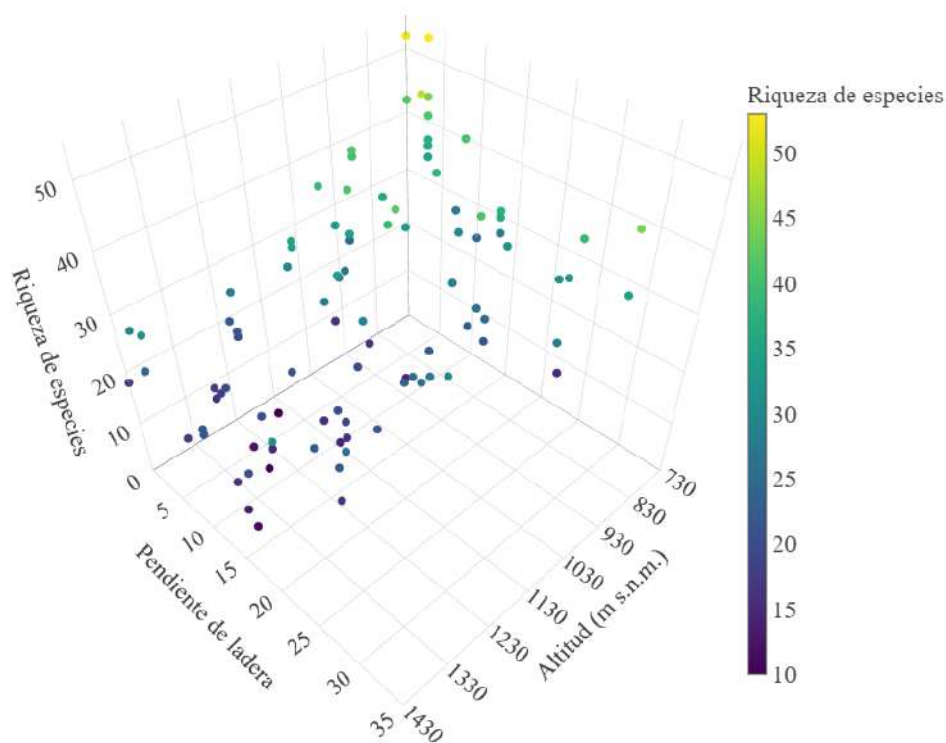


Figura 9. Gráfico 3D entre la altitud, la pendiente y la riqueza de especies, en el Parque Cuenca Andina.

3.2.3 Área basal

El área basal mostró diferencias significativas entre las altitudes muestreadas ($p < 0,001$; Anexo 8). La relación entre la altitud y el área basal fue positiva y estadísticamente significativa ($Rho = 0,252$, $p = 0,013$), esto se observó en el ligero incremento del área basal a medida que aumentó la altitud (Anexo 6a). El valor de $R^2 = 0,109$ indica que la altitud explica el 10,9% de la variación del área basal (Anexo 6a).

Por su parte, el análisis de regresión mostró una relación negativa entre el área basal y la riqueza de especies ($R^2 = 0,088$, $p = 0,003$ -estadísticos de la regresión-; Anexo 6b), indicando que, a medida que aumenta el área basal, la riqueza tiende a disminuir. Esta tendencia fue corroborada con el análisis de correlación, que arrojó un coeficiente Rho de $-0,238$ con una significancia de $p = 0,02$. El bajo valor de R^2 sugiere que el área basal explicó una pequeña proporción de la variación de la riqueza de especies (Anexo 6b).

Finalmente, el gráfico 3D (fig. 10) que incluye la altitud, el área basal y la riqueza de especies, mostró una tendencia en la distribución de la diversidad. Los valores altos de riqueza (>40 especies;

colores verdes-amarillos) se concentraron principalmente en sectores de baja y media área basal (7–42 m²/ha) y altitudes bajas (730–1.030 m). En contraste, los valores bajos de riqueza (<25 especies; colores morados) se registraron en sitios con diferentes valores de área basal (0–70 m²/ha). No obstante, los sitios con las áreas basales más altas coincidieron con valores bajos de riqueza, y, en su mayoría, se ubicaron en zonas de mayor altitud. Este resultado refuerza la relación negativa previamente identificada entre el área basal y la riqueza (Anexo 6b).

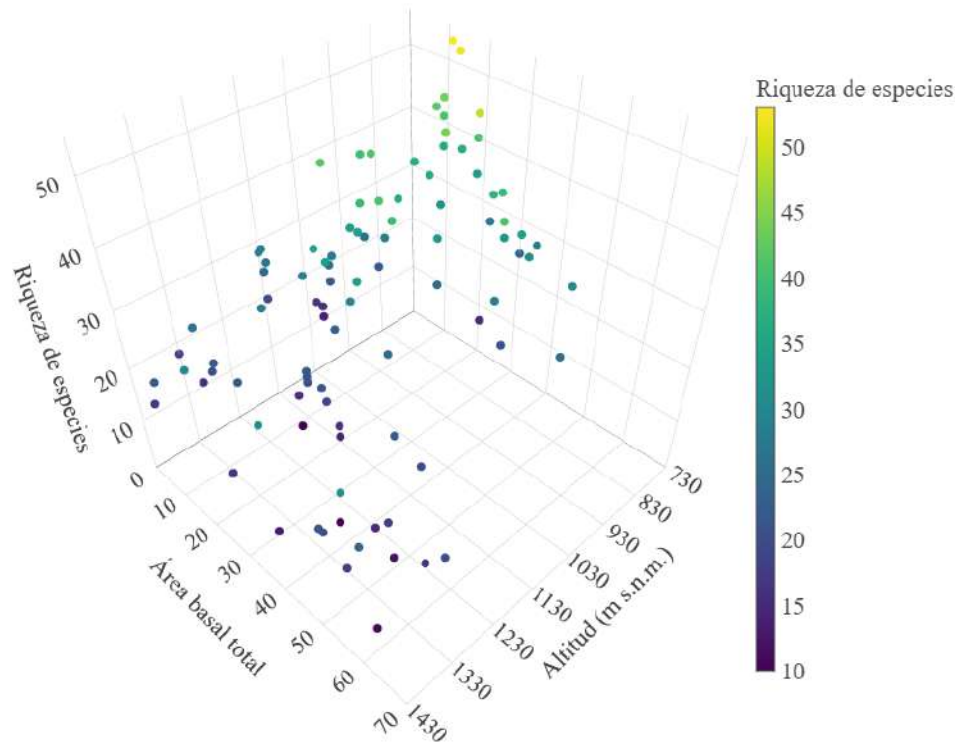


Figura 10. Gráfico 3D entre la altitud, el área basal y la riqueza de especies, en el Parque Cuenca Andina.

3.2.4 Cobertura de copa

La cobertura de copa mostró diferencias significativas entre las altitudes muestreadas ($p= 0,002$; Anexo 8). La relación entre la altitud y la cobertura fue positiva y significativa ($Rho= 0,208$, $p= 0,042$), esto se observó en el leve aumento de la cobertura de copa a medida que aumentó la altitud (Anexo 7a). El valor de $R^2= 0,05$ indica que la altitud explica en un 5% la variación en la cobertura de copa.

El análisis de regresión mostró una relación negativa entre la cobertura de copa y la riqueza ($R^2= 0,066$, $p= 0,012$ -estadísticos de la regresión-; Anexo 7b), indicando que, a medida que aumenta la cobertura de copa, la riqueza tiende a disminuir. Esta tendencia fue comprobada con el análisis de

correlación, que arrojó un coeficiente Rho de -0,244 con una significancia de $p=0,016$. El bajo valor de R^2 sugiere que la cobertura de copa explica solo una pequeña proporción de la variación de la riqueza (Anexo 7b).

Por último, el gráfico 3D (fig. 11), que incluye la altitud, la cobertura de copa y la riqueza de especies mostró una tendencia en la distribución de la diversidad. Los valores altos de riqueza (>30 especies; colores verdes-amarillos) se concentran principalmente en sitios con baja cobertura de copa (0–30%) y a bajas altitudes (730–830 m). En contraste, los valores bajos de riqueza (<20 especies; colores morados), se concentraron en áreas con alta cobertura de copa (40–80%) y en altitudes medias a altas (1.030–1.430 m). Este resultado refuerza la relación negativa previamente identificada entre la cobertura de copa y la riqueza (Anexo 7b).

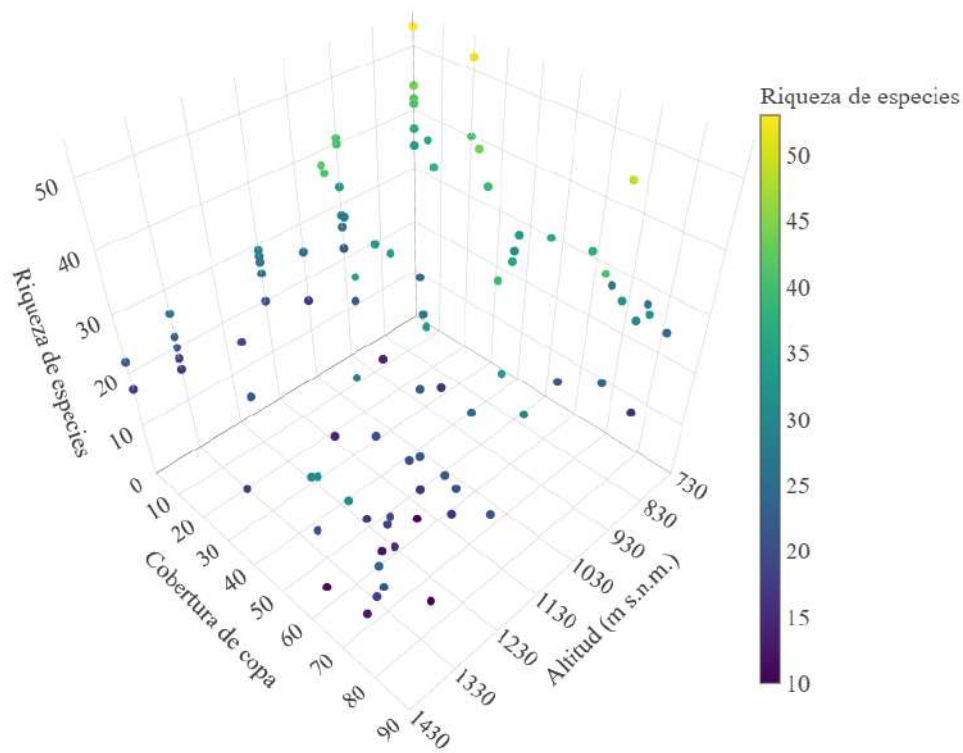


Figura 11. Gráfico 3D entre la altitud, la cobertura de copa y la riqueza de especies, en el Parque Cuenca Andina.

3.2.5 Regresión múltiple

El análisis de regresión múltiple indicó que las variables que mejor explican la variación de la riqueza de especies son la altitud ($p < 0,001$) y la pendiente ($p = 0,014$). La altitud tuvo un efecto negativo y significativo sobre la riqueza ($\beta = -0,028$, $t = -7,111$, $p < 0,001$), indicando que la riqueza disminuye, a medida que aumenta la altitud. De manera similar, la pendiente también mostró un efecto negativo y significativo ($\beta = -0,246$, $t = -2,501$, $p = 0,014$), sugiriendo que una mayor inclinación del terreno se asocia con una menor riqueza de especies. En contraste, los factores orientación, área basal y cobertura de copa no presentaron efectos significativos ($p > 0,05$), en consecuencia, no se consideraron determinantes en la variación de la riqueza de especies.

Cuadro 1. Regresión múltiple de los factores ambientales sobre la riqueza de especies, en el Parque Cuenca Andina.

Variable	No tipificado	t	p-valor
(Constante)	61,487	16,154	<0,001
Altitud	-0,028	-7,111	<0,001
Orientación	0,004	0,516	0,607
Pendiente	-0,246	-2,501	0,014
Área basal	-0,002	-0,028	0,978
Cobertura de copa	-0,037	-1,132	0,261

3.3 Priorización de una altitud

Con el objetivo de establecer prioridades de conservación, se aplicó un ranking basado en el origen geográfico y el estado de conservación de las especies, en el que se priorizaron las altitudes que corresponden a áreas que requieren intervención para mejorar su estado. Los sitios correspondientes a los rankings 1, 2 y 3 (730, 1.430 y 930 m) presentaron una baja proporción de especies endémicas, nativas, endémicas + nativas y amenazadas, junto con un alto porcentaje de especies exóticas, con potencial invasor y clasificadas. Específicamente, a los 730 m, se registró la menor proporción de endémicas + nativas, mientras que las categorías de exóticas, con potencial invasor y clasificadas alcanzaron los valores más altos.

En contraste, las altitudes con ranking 8, 7 y 6 (1.230, 1.030 y 830 m), se caracterizan por una alta proporción de especies endémicas, nativas, clasificadas y amenazadas, así como por un bajo porcentaje

de especies exóticas y con potencial invasor. En particular, la altitud de 1.230 m presentó los valores más altos en las categorías de especies endémicas, endémicas + nativas y amenazadas, además de registrar los valores más bajos en las categorías de especies exóticas y con potencial invasor.

Finalmente, las altitudes ubicadas en los puestos 4 y 5 del ranking (1.130 y 1.330 m) registraron valores intermedios. Considerando lo anterior, la altitud priorizada para la implementación de acciones de conservación corresponde a los 730 m, debido a la alta presencia de las especies exóticas y con potencial invasor, así como de especies clasificadas y amenazadas.

Cuadro 2. Priorización altitudinal, a partir del porcentaje de especies endémicas, nativas, exóticas, clasificadas y amenazadas, en el Parque Cuenca Andina.

Altitud	Endémicas %	Nativas %	End. + Nat. %	Exóticas %	Exo. Pot. %	Clasificadas %	Amenazadas %	Ranking
730	30,7	54,3	85,0	15,0	6,9	9,4	1,6	1
830	42,2	46,8	89,0	11,0	5,3	8,3	1,8	6
930	32,5	55,3	87,7	12,3	5,0	7,0	0,9	3
1030	37,0	55,0	92,0	8,0	3,0	6,0	1,0	7
1130	34,7	55,8	90,5	9,5	6,3	7,4	1,1	4
1230	44,1	54,2	98,3	1,7	0,0	3,4	3,4	8
1330	42,3	52,1	94,4	5,6	4,2	1,4	0,0	5
1430	30,6	61,1	91,7	8,3	5,6	1,4	0,0	2

4. DISCUSIÓN

4.1 Distribución de la flora vascular

4.1.1 Riqueza específica

En el Parque Cuenca Andina se presentó una disminución de la riqueza con el aumento de la altitud, siendo estadísticamente significativa (fig. 4), este comportamiento también se observó en Villarroel (2019), en el estero Bullileo, Ñuble. En contraste, otros estudios nacionales han registrado patrones unimodales, como Moreno (2011) en el Parque Futangue, Los Ríos, y Muñoz-Schick *et al.* (2000) en el Cajón del Maipo, Santiago. A nivel internacional, en los Himalayas se observaron patrones unimodales (Sharma *et al.* 2019), de disminución (Wani *et al.* 2022), y de meseta baja con un peak en altitudes intermedias (Liang *et al.* 2020). En cuanto a montañas en climas mediterráneos, los Pirineos, España, presentaron una meseta de baja altitud (Grau *et al.* 2012), Creta, Grecia, mostró una disminución (Trigas *et al.* 2013) y los Apeninos, Italia, exhibieron un patrón unimodal (Di Biase *et al.* 2021). En conjunto, la comparación nacional e internacional indica que no existe un patrón único, y que la relación entre altitud y riqueza estaría influenciada por condiciones climáticas y ambientales.

El patrón observado (fig.4) puede explicarse mediante distintas hipótesis (McCain y Grytnes 2010). Las hipótesis de temperatura y área plantean que las altitudes bajas presentan mayor temperatura y superficie disponible, respectivamente, lo que promueve una mayor riqueza. De forma similar, la hipótesis de productividad propone que áreas con mayor disponibilidad de recursos sostienen un número mayor de individuos y, en consecuencia, más especies, lo que podría ajustarse con los valores registrados a los 730 m. Por su parte, la hipótesis de precipitación no predice un patrón generalizado, ya que su relación con la altitud varía entre montañas, sin embargo, podría plantearse una relación positiva entre altitud, precipitación y riqueza bajo ciertas condiciones (McCain y Grytnes 2010). Sin embargo, en el área de estudio, la mayor precipitación nival en altura limita la diversidad, generando como resultado una relación negativa entre altitud y riqueza.

A lo anterior se suma la hipótesis de heterogeneidad ambiental, que se refiere a la variabilidad de las condiciones ambientales. Esta influye en la disponibilidad de hábitats, lo que, a su vez, favorece el aumento de la riqueza de especies (Dufour *et al.* 2006). En el área de estudio, las zonas bajas presentaron una mayor heterogeneidad, caracterizada por una mayor variación climática anual y una mayor diversidad de ambientes, como lechos de ríos amplios, arenales, zonas planas y vertientes, lo que favorece

una mayor riqueza. En contraste, las zonas altas muestran pendientes pronunciadas, sustratos graníticos, y menor variación climática, lo que restringe la diversidad.

Es importante considerar las limitaciones metodológicas y acciones humanas que pueden estar influyendo en el patrón observado. En este contexto, el gradiente altitudinal está incompleto, además, el muestreo a escala local y de corto plazo puede subestimar la riqueza al omitir especies presentes en sectores no incluidos (McCain y Grytnes 2010). También, existe una representatividad desigual entre las orientaciones, ya que en altitudes bajas el muestreo se concentró en la orientación sur, mientras que, a mayor elevación se incorporó norte y sur por igual (Anexo 3). Finalmente, los disturbios antrópicos (ej. ganadería, apertura de caminos y senderos) actúan como vectores que facilitan la introducción y establecimiento de especies exóticas, junto con el desplazamiento de especies nativas, una condición observada en el área de estudio.

4.1.2 Riqueza según hábito

La relación entre la altitud y la riqueza arbórea mostró un patrón de disminución, significativo (fig. 5a). Esto se explicaría, en parte, porque las zonas bajas ofrecen más energía para el crecimiento (temperaturas más altas) y mayor complejidad estructural, generando microhábitats y favoreciendo la coexistencia de especies (Cai *et al.* 2023). En cambio, en zonas altas, las bajas temperaturas y la prolongada cobertura de nieve limitan el establecimiento, determinando el límite altitudinal arbóreo y restringiendo la riqueza (Peterson 2005, Fajardo y Piper 2014). En esta línea, Becerra (2016) en Chile Central reportó el mismo patrón, que explicó por la variación en humedad y la disminución de la temperatura con el aumento en altitud. En contraste, Zhang *et al.* (2016), en Monte Tai y el Monte Lao, China, describieron un patrón unimodal, asociado a condiciones óptimas de temperatura y precipitación en altitudes intermedias.

La riqueza de especies arbustivas tendió a aumentar con altitud (fig. 5b). Esto se podría explicar por la metodología utilizada en la clasificación de los hábitos de crecimiento, que podría generar sesgos al agrupar diferentes formas arbustivas en una sola categoría. Una alternativa consistiría en aplicar la clasificación de formas de vida de Raunkiaer (1934), que permite una diferenciación más precisa según estrategias de supervivencia y estructura de las plantas. En los Andes de Santiago, Chile, Cavieres *et al.* (2000) registraron un patrón de disminución, asociado a la permanencia de nieve y al permafrost a mayor altitud, que reducen la temporada de crecimiento y limita el desarrollo radicular. En contraste, Di Biase

et al. (2021) describieron un patrón unimodal invertido para caméfitas, favorecidas por el clima frío y seco presente en los extremos del gradiente, mientras que las fanerófitas presentaron un patrón unimodal, asociado a mayor humedad y vegetación boscosa en altitudes intermedias.

La relación entre la altitud y la riqueza de herbáceas, presentó un patrón decreciente, estadísticamente significativo (fig. 5c). Esto podría explicarse por los rasgos biológicos de estas especies, como altura, área y distribución foliar, así como el tiempo de germinación, que determinan su tolerancia a las condiciones ambientales y sus interacciones con otras formas de vida (Qi *et al.* 2014). Villarroel (2019) registró un aumento no significativo en la riqueza de herbáceas con la altitud, sin embargo, este resultado podría estar influenciado por la separación de las especies en nativas y endémicas, respecto a las introducidas. Por su parte, Wani *et al.* (2022) describieron un patrón de disminución, atribuido a la capacidad de estas especies para adaptarse a una amplia gama de condiciones ambientales.

Finalmente, la riqueza de trepadoras disminuyó con el aumento de la altitud, siendo esta relación estadísticamente significativa (fig. 5d). Esto podría explicarse, en parte, por la presencia de vasos conductores anchos, que son susceptibles a embolias cuando se congelan a bajas temperaturas (Ewers *et al.* 1990, Jiménez-Castillo *et al.* 2007). Mohandass *et al.* (2017), al sur de India, obtuvieron un resultado similar, atribuyendo dicho patrón a varios factores, entre los que destacan un mayor régimen de perturbación, una mayor disponibilidad de luz en las altitudes más bajas, el tamaño de los parches y la intolerancia al frío de las especies. Por su parte, Bruy *et al.* (2018), en Nueva Caledonia, describieron un patrón unimodal, que asociaron a interacciones complejas entre factores locales y perturbaciones de pequeña escala.

4.1.3 Riqueza según origen geográfico

La relación entre la altitud y la riqueza de especies endémicas mostró una disminución, que fue estadísticamente significativa (fig. 6a). Esto se explicaría, por el papel que desempeñan las zonas altas como corredores biogeográficos entre Chile y Argentina, facilitando la distribución de las especies (Kessler 2002). En contraste, las altitudes bajas albergan un mayor número de géneros y especies endémicas; la interacción entre rasgos ecológicos, procesos históricos, factores ambientales y heterogeneidad ambiental, favorecen la especiación en estas áreas (Kessler 2002, Arroyo y Cavieres 2013). Moreno (2011) observó un patrón de disminución, aunque no significativo. El autor sugiere que el aislamiento geográfico podría influir en los mecanismos de dispersión de semillas y en la conectividad.

En contraste, Di Biase *et al.* (2021) registraron un patrón creciente, vinculado a la asociación de especies endémicas con zonas montañosas, estas funcionan como archipiélagos ecológicos y biogeográficos, favoreciendo procesos evolutivos.

La relación entre la altitud y la riqueza de especies nativas presentó una disminución significativa (fig. 6b). Este resultado, probablemente, se debe a la menor variabilidad ambiental y a la reducción de hábitats heterogéneos en las zonas altas (Rahbek 1995, Wang *et al.* 2007). En los Andes ecuatorianos, Sandoya *et al.* (2017) identificaron un patrón decreciente, sugiriendo que las zonas bajas presentan temperaturas intermedias y mayor humedad, mientras que el aumento en la altitud impone condiciones climáticas más restrictivas para las especies. A diferencia de esto, en la región sur de Tenerife, Islas Canarias, Bacaro *et al.* (2015) registraron un patrón unimodal, atribuido a condiciones más favorables en altitudes intermedias, donde se concentran mayor humedad, menor estrés térmico y mayor productividad.

Por último, la relación entre la altitud y la riqueza de especies exóticas fue decreciente y significativa (fig. 6c). Este patrón puede explicarse por las condiciones climáticas extremas a mayor altitud, que actúan como filtros biológicos para especies provenientes de ambientes menos estresantes (Álvarez *et al.* 2023, Arellano 2024). En cambio, en las elevaciones bajas aumenta la oportunidad de introducción y establecimiento de propágulos, debido a climas más favorables, menor aislamiento geográfico y climático, así como la presencia de carreteras y ciudades (Bacaro *et al.* 2015, Manish 2021). Estudios como los de Mallen-Cooper y Pickering (2008) en las montañas Nevadas, Australia y de Di Musciano *et al.* (2021) en los Alpes Apuanos, Italia, registraron un patrón similar, que se asoció con altos niveles de perturbación y mayor impacto humano en zonas de baja altitud. En áreas naturales, los senderos funcionan como vías de dispersión de propágulos a través de actividades recreativas y de la ganadería (Pauchard y Alaback 2004, Ansong y Pickering 2013). En el área de estudio, las zonas de pastoreo, que se encuentran sobre el límite altitudinal arbóreo, favorecen la presencia de estas especies, aunque con una menor diversidad y abundancia que en los sectores bajos.

4.1.4 Riqueza según categoría de conservación

La relación entre la altitud y la riqueza de especies clasificadas en categoría mostró una disminución, que fue estadísticamente significativa (fig. 7). Esto se debe a que las especies de elevaciones bajas tienden a presentar rangos de distribución más reducidos y están expuestas a una mayor presión antrópica (Paudel *et al.* 2018). Esta combinación, junto con su dependencia de hábitats específicos, aumenta su

vulnerabilidad, lo que ha llevado a que un mayor número de estas especies haya sido clasificado dentro de una categoría de conservación (Geppert *et al.* 2023, Nyberg *et al.* 2025). Villarroel (2019) registró un patrón similar, que asoció a la pérdida de bosque nativo y la explotación de recursos en la parte baja de la cuenca. De manera adicional, Mendoza-Fernández *et al.* (2019) señalaron que la riqueza de especies amenazadas se relaciona principalmente con la pérdida de hábitat, debido a actividades antrópicas y a la introducción de especies invasoras. La categorización de amenaza depende tanto del riesgo biológico como del conocimiento público disponible sobre la especie y la calidad de su hábitat (Villarroel 2019).

4.2 Relación entre la altitud, los factores biofísicos y la riqueza de especies

4.2.1 Orientación

La riqueza de especies mostró diferencias significativas entre orientaciones, con valores altos y mayor varianza en SE (90°–180°), y valores bajos en NO (270°–360°; Anexo 4). Los valores altos de riqueza (>30 especies) se concentraron en orientaciones NE y SE y altitudes bajas (730–930 m), mientras que los valores bajos (<20 especies) se distribuyeron en diferentes orientaciones (0°–270°), sin una relación clara con la altitud (fig. 8). En la regresión múltiple, la orientación no resultó significativa (cuadro 1). Ibarra (2008) en la Región Metropolitana de Chile, determinó que las laderas surestes son más favorables para la vegetación, debido a que reciben menos radiación directa. De manera similar, Díaz de León-Guerrero *et al.* (2021) en Baja California, México y Guo (2001) en el Chaparral californiano, reportaron que las laderas norte, al recibir menos radiación, mantienen mayor infiltración de agua y contenido de nitrógeno, lo que favorece una mayor riqueza. En contraste, Badano *et al.* (2005) en Corral Quemado y San Carlos de Apoquindo, Chile, encontraron que las laderas norte, al presentar condiciones más secas, reducen la competencia y favorecen una mayor riqueza. También, Hamid *et al.* (2021) en el Himalaya de Cachemira, determinaron que las laderas sur y este presentan temperaturas del suelo más altas, niveles elevados de pH, y valores menores en la relación carbono-nitrógeno y conductividad eléctrica, condiciones que promueven una mayor riqueza. Los resultados de esta tesis muestran que la orientación influye en la riqueza cuando se analiza de forma independiente, pero en la regresión múltiple pierde significancia. La relación entre altitud, orientación y riqueza no sigue un patrón único, lo que sugiere que las condiciones locales podrían dar lugar a microclimas específicos en cada orientación.

4.2.2 Pendiente

La relación entre la pendiente y la riqueza de especies fue negativa y significativa (Anexo 5b). Los valores altos de riqueza (>45 especies) se concentraron en zonas de pendiente baja (0° – 10°) y altitudes bajas (730–930 m), mientras que los valores bajos (<25 especies) se distribuyeron en pendientes bajas y altas (0° – 20°) y altitudes variadas (830–1.430 m; fig. 9). En el análisis de regresión múltiple, tanto la pendiente como la altitud, resultaron significativas (cuadro 1). En línea con estos resultados, Zhang *et al.* (2018) en la meseta tibetana, China, encontraron que las pendientes bajas tienen suelos con mayor contenido de agua y materia orgánica, y menor pH y fósforo total, lo que favorece la diversidad de especies. Del mismo modo, Zeng *et al.* (2014) en el Monte Taihang, China, registraron que las pendientes bajas, al recibir menor radiación, favorecen suelos más húmedos, fértiles y profundos, lo que a su vez sostiene una mayor riqueza. Nadal-Romero *et al.* (2014) en los Pirineos, España, y Kara y Sürmen (2024) en Çakmar, Turquía, observaron el mismo patrón, atribuyéndolo a una mayor humedad, estabilidad del sustrato y retención de nutrientes. En contraparte, Holten (2005) en las montañas centrales, Noruega, encontró una relación positiva entre pendiente y riqueza, donde pendientes moderadas a pronunciadas, con menor acumulación de materia orgánica y mayor pH, favorecen la coexistencia de especies tolerantes a suelos menos acidificados. La pendiente es un factor clave para la riqueza de especies, pero debido a la escasez de estudios que integren altitud y pendiente, no es posible establecer una tenencia general, lo que resalta la necesidad de evaluar ambos factores de manera conjunta.

4.2.3 Área basal

La relación entre el área basal y la riqueza de especies fue negativa y significativa (Anexo 6b). Los valores altos de riqueza (>40 especies) se concentraron en áreas basales bajas y medias (7–42 m²/ha) y altitudes bajas (730–1.030 m), mientras que los valores bajos (<25 especies) se distribuyeron en un amplio rango de área basal (0–70 m²/ha). Los sitios con mayor área basal, que coinciden con baja riqueza, se ubicaron a mayor altitud (fig. 10). Al evaluar junto a otros factores, no mostró un efecto significativo (cuadro 1). Reich *et al.* (2012) en el sur de Minnesota, EE.UU., Santi *et al.* (2024), en Bosco ai Frati, Italia, y Tartarino *et al.* (2020) en Salento, Italia, encontraron que una baja área basal aumenta la disponibilidad de luz, temperatura y nutrientes, reduciendo la competencia con especies tolerantes a la sombra y favoreciendo la riqueza. Por su parte, Malizia *et al.* (2020) en los Andes tropicales de Argentina, Bolivia, Perú y Ecuador, observaron que, a mayor altitud, aumenta el área basal y disminuye la riqueza, mientras que, en las zonas bajas, más cálidas y húmedas, hay menor área basal y mayor riqueza. Al contrario, Whitfeld *et al.* 2014, en Nueva Guinea, demostraron que una mayor área basal puede sostener

una mayor riqueza en el sotobosque, debido a una mayor diversidad funcional, resultado de la reducción de la luz y la mayor competencia por los recursos. El resultado de esta tesis indica que una menor área basal favorece la riqueza, pero al considerar la altitud, el efecto sobre la riqueza deja de ser significativo. Dado que hay pocos estudios que integran ambos factores, no es posible definir una tendencia general, lo que destaca la necesidad de evaluarlos de manera integrada.

4.2.4 Cobertura de copa

La relación entre la cobertura de copa y la riqueza de especies fue negativa y significativa (Anexo 7b). Los valores altos de riqueza (>45 especies) se concentraron en un amplio rango de cobertura (0–74%) y altitudes bajas (730–830 m), mientras que los valores bajos (<20 especies) se presentaron en áreas con alta cobertura (28–83%) y altitudes medias-altas (830–1.430 m; fig. 11). En la regresión múltiple no resultó significativa (cuadro 1). Slachová y Hájek (2025), en los Cárpatos Blancos, República Checa, reportaron que la riqueza aumentó a medida que disminuyó la cobertura, debido a la mayor disponibilidad de luz y humedad en el suelo, lo que reduce la competencia. Por su parte, Quinteros *et al.* (2010) en Chubut, Argentina, reportaron una mayor riqueza de especies herbáceas en sotobosques con baja cobertura, atribuida a la mayor radiación incidente. García *et al.* (2006) al sur de Portugal y de España, indicaron que una baja cobertura incrementa la riqueza de herbáceas al aumentar la luz y reducir nutrientes como fósforo y nitrógeno. En contraste, Gotame *et al.* (2020), en Nepal, registraron una relación positiva, no significativa, influenciada por la intensidad de la tala y el manejo forestal. La evidencia indica que una menor cobertura de copa favorece la riqueza, principalmente por la mayor disponibilidad de luz y la menor competencia, sin embargo, esta relación puede variar debido a las condiciones ambientales locales y disturbios antrópicos. La falta de estudios que integren altitud, cobertura de copa y riqueza, limitan la capacidad de generalizar los resultados encontrados.

4.3 Priorización de una altitud

La priorización de áreas para la toma de acciones frente a las amenazas que ponen en riesgo la biodiversidad y su conservación contribuye a reducir los impactos actuales y futuros, además de facilitar la recuperación de los ecosistemas (Carter *et al.* 2024). Si estos impactos no se abordan oportunamente, podrían generar mayores costos y esfuerzos a largo plazo (McGeoch *et al.* 2015).

En la posición 1 del ranking (730 m; cuadro 2) se registraron los mayores porcentajes de especies exóticas y con potencial invasor, lo que resalta la necesidad de implementar acciones que limiten la competencia y el impacto de estas especies, reduciendo así el riesgo que representan para las especies en categoría de conservación. El desplazamiento y colonización desde las zonas bajas hacia altitudes más elevadas constituye un riesgo latente, ya que la baja accesibilidad y los terrenos más escarpados limitan la posibilidad de llevar a cabo acciones de control manual en estas áreas. En este contexto, la altitud 1.430 ocupó la posición 2 (cuadro 2), aunque esta elevación presentó el mayor porcentaje de especies nativas, también registró valores intermedios-altos de exóticas y con potencial invasor. Además, el bajo porcentaje de especies clasificadas y amenazadas contribuyó a su ubicación en esta posición. Esto destaca la importancia de mantener esfuerzos de control en las tierras bajas para prevenir el desplazamiento de especies exóticas invasoras hacia áreas altas.

Entre las acciones recomendadas se incluye la erradicación, combinada con la restauración (Suraweera *et al.* 2024). Dado que la erradicación completa suele ser difícil y no siempre exitosa, se sugiere mantener las poblaciones controladas para evitar su expansión. Considerando que los senderos actúan como vías de propagación de especies exóticas hacia altitudes mayores (Liedtke *et al.* 2019), estas acciones deben complementarse con un monitoreo constante para evaluar su efectividad (Kueffer *et al.* 2013). Sumado a esto, la apertura de espacios (ej. camping), y la permanencia humana en zonas de descanso facilitan la introducción y establecimiento, por lo tanto, será clave planificar adecuadamente las actividades turísticas, y, de esta forma, minimizar el riesgo. Asimismo, las actividades ganaderas representan un foco de dispersión y contribuyen a la remoción de la vegetación nativa, lo que pone en riesgo las acciones de conservación (Fuentes-Lillo y Pauchard 2019).

En contraste, el ranking 8 (1.230 m; cuadro 2) mostró los valores más altos de especies endémicas, endémicas + nativas y amenazadas, y los más bajos de especies exóticas y con potencial invasor. Esto resalta las condiciones poco alteradas de esta elevación, por lo que se sugiere evitar intervenciones humanas y adoptar medidas preventivas (ej. monitoreo, restricción de prácticas ganaderas).

5. CONCLUSIONES

La presente investigación caracterizó el cambio de la flora vascular a lo largo de un gradiente altitudinal, identificando patrones consistentes con los reportados previamente en regiones montañosas. La riqueza de especies disminuyó significativamente con el aumento de la altitud, tanto a nivel general, como según hábitos de crecimiento (arbóreo, herbáceo y trepador), mientras que los arbustos mostraron una tendencia al incremento, aunque no significativa. De manera similar, las especies clasificadas según origen geográfico (endémico, nativo, exótico) y en categorías de conservación disminuyeron significativamente con la altitud.

La altitud se identificó como el principal factor que determina la riqueza, seguida por la pendiente. A medida que aumento la altitud se observó una mayor dispersión en los registros de orientación, así como una relación positiva -aunque no significativa- entre altitud y pendiente. Asimismo, la altitud presentó relaciones positivas y significativas con el área basal y la cobertura de copa. En cuanto a la orientación, los mayores valores de riqueza se registraron en los rangos SE–NE. Por su parte, se detectó una relación negativa y significativa entre los factores biofísicos (pendiente, área basal y cobertura de copa) y la riqueza de especies, indicando que cada uno de ellos influye de manera individual sobre la diversidad. El análisis tridimensional mostró que los valores más altos de riqueza se concentraron en zonas de baja altitud y, de forma independiente, se asociaron con orientaciones NE y SE, pendientes suaves (0° – 10°), áreas basales bajas a medias (7–42 m²/ha), o un amplio rango de cobertura de copa (0–74%).

La priorización altitudinal permitió identificar elevaciones claves para la conservación. Los 730 m corresponden a la altitud que requiere acciones de control de especies exóticas, debido a su alta presencia, su potencial invasor y el elevado porcentaje de especies en categorías. En contraste, los 1.230 m constituyen un área de alto valor, caracterizada por una mayor proporción de especies endémicas, nativas y en amenaza, así como por los porcentajes más bajos de especies exóticas y con potencial invasor; allí se recomienda mantener las condiciones actuales.

Esta investigación contribuye al entendimiento sobre cómo las condiciones ambientales locales estructuran la distribución y riqueza de plantas en los Andes mediterráneos. Además, resalta la necesidad de implementar estrategias de conservación diferenciadas según altitud. Dichas estrategias deben considerar tanto la protección de zonas con alto valor de biodiversidad, como también al control temprano de especies invasoras. Se recomienda ampliar el muestreo hacia mayores altitudes y realizar monitoreos temporales que permitan evaluar el avance y efecto de las invasiones biológicas sobre la vegetación.

6. REFERENCIAS

- Acharya K, O Vetaas, H Birks. 2011. Orchid species richness along Himalayan elevational gradients. *Journal of Biogeography* 38(9): 1821–1833.
- Albaba I. 2014. The effects of slope orientations on vegetation characteristics of Wadi Alquf forest reserve (WAFR) West Bank-Palestine. *International Journal of Agricultural and Soil Science* 2(7): 118–125.
- Alexander J, J Lembrechts, L Cavieres, C Daehler, S Haider, C Kueffer, G Liu, K McDougall, A Milbau, A Pauchard, L Rew, T Seipel. 2016. Plant invasions into mountains and alpine ecosystems: current status and future challenges. *Alpine Botany* 126(2): 89–103.
- Álvarez M, L Bonjour, A Barros, D Vázquez, V Aschero. 2023. Distribución de plantas nativas y exóticas a lo largo de gradientes de elevación en senderos de montaña en los Andes de Mendoza, Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 58(1): 91–100.
- Ansong M, C Pickering. 2013. A global review of weeds that can germinate from horse dung. *Ecological Management & Restoration* 14(3): 216–223.
- Arellano T. 2024. Rol de los senderos de montaña en la redistribución de plantas no nativas en ecosistemas andinos de áreas protegidas del centro sur de Chile. Tesis Ingeniero en Conservación de Recursos Naturales. Concepción, Chile. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de Concepción. 58 p.
- Armesto J, J Martínez. 1978. Relations between vegetation structure and slope aspect in the mediterranean region of Chile. *The Journal of Ecology* 66: 881–889.
- Arroyo M, L Cavieres. 2013. High-elevation Andean ecosystems. *Encyclopedia of Biodiversity* 4: 96–110.
- Asner G, C Anderson, R Martin, D Knapp, R Tupayachi, F Sinca, Y Malhi. 2014. Landscape-scale changes in forest structure and functional traits along an Andes-to-Amazon elevation gradient. *Biogeosciences* 11(3): 843–856.
- Bacaro G, S Maccherini, A Chiarucci, A Jentsch, D Rocchini, D Torri, M Gioria, E Tordoni, S Martellos, A Altobelli, R Otto, C Escudero, S Fernández-Lugo, J Fernández-Palacios, J Arévalo. 2015. Distributional patterns of endemic, native and alien species along a roadside elevation gradient in Tenerife, Canary Islands. *Community Ecology* 16(2): 223–234.

- Badano E, L Cavieres, M Molina-Montenegro, C Quiroz. 2005. Slope aspect influences plant association patterns in the Mediterranean matorral of central Chile. *Journal of Arid Environments* 62(1): 93–108.
- Balderas A, J Lovett. 2013. Using basal area to estimate aboveground carbon stocks in forests: La Primavera Biosphere's Reserve, Mexico. *Forestry* 86(2): 267–281.
- Barbier S, F Gosselin, P Balandier. 2008. Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved—a critical review for temperate and boreal forests. *Forest Ecology and Management* 254(1): 1–15.
- Bartholomeus R, J Witte, J Runhaar. 2011. Drought stress and vegetation characteristics on sites with different slopes and orientations. *Ecohydrology* 5(6): 808–818.
- Becerra P. 2016. Relationship between climate and geographical variation of local woody species richness within the Mediterranean-type region of Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 89(1): 12.
- Bennie J, M Hill, R Baxter, B Huntley. 2006. Influence of slope and aspect on long-term vegetation change in British chalk grasslands. *Journal of Ecology* 94(2): 355–368.
- Brooker R. 2006. Plant–plant interactions and environmental change. *New Phytologist* 171: 271–284.
- Bruy D, T Ibanez, J Munzinger, S Isnard. 2018. Abundance, richness and composition of lianas in forest communities along an elevation gradient in New Caledonia. *Plant Ecology & Diversity* 10(5–6): 469–481.
- Cai Q, S Ma, L Sun, G Chen, J Xiao, W Fang, C Ji, Z Tang, J Fang. 2023. Elevational patterns of tree species richness and forest biomass on two subtropical mountains in China. *Forests* 14(7): 1337.
- Carpenter C. 2005. The environmental control of plant species density on a Himalayan elevation gradient. *Journal of Biogeography* 32(6): 999–1018.
- Caselli M, M Urretavizcaya, G Loguercio, L Contardi, S Gianolini, G Defossé. 2021. Effects of canopy cover and neighboring vegetation on the early development of planted *Austrocedrus chilensis* and *Nothofagus dombeyi* in north Patagonian degraded forests. *Forest Ecology and Management* 479: 118543.
- Carter S, C Mills, Z Hao, R Mott, C Hauser, M White, J Sharples, J Taylor, J Moore. 2024. Spatial prioritization for widespread invasive species control: trade-offs between current impact and future spread. *Ecological Applications* 34(5): e2982.
- Cavieres L, A Peñaloza, M Arroyo. 2000. Altitudinal vegetation belts in the high-Andes of central Chile (33°S). *Revista Chilena de Historia Natural* 73(2): 331–344.

- Cheng Z, T Aakala, M Larjavaara. 2023. Elevation, aspect, and slope influence woody vegetation structure and composition but not species richness in a human-influenced landscape in northwestern Yunnan, China. *Frontiers in Forests and Global Change* 6: 1187724.
- Colwell R, J Coddington. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 345: 101–118.
- Comeau P, J Heineman, T Newsome. 2006. Evaluation of relationships between understory light and aspen basal area in the British Columbia central interior. *Forest Ecology and Management* 226: 80–87.
- CR2 (Centro de Ciencia del Clima y la Resiliencia). 2025. Explorador Climático. Centro de Ciencia del Clima y la Resiliencia. Consultado 14 ago. 2025. Disponible en <https://explorador.cr2.cl/>
- Dani R, P Divakar, C Baniya. 2023. Diversity and composition of plants species along elevational gradient: research trends. *Biodiversity and Conservation* 32(8): 2961–2980.
- DGA (Dirección General de Aguas). 2014. Inventario de cuencas, subcuencas y subsubcuencas de Chile. División de Estudios y Planificación. Ministerio de Obras Públicas.
- Di Biase L, L Pace, C Mantoni, S Fattorini. 2021. Variations in plant richness, biogeographical composition, and life forms along an elevational gradient in a Mediterranean mountain. *Plants* 10(10): 2090.
- Di Musciano M, P Zannini, C Ferrara, L Spina, J Nascimbene, O Vetaas, K Bhatta, M d’Agostino, L Peruzzi, A Carta, A Chiarucci. 2021. Investigating elevational gradients of species richness in a Mediterranean plant hotspot using a published flora. *Frontiers of Biogeography* 13(3): e50007.
- Díaz de León-Guerrero S, R Méndez-Alonzo, S Bullock, E Vivoni. 2021. Hydrological and topographic determinants of biomass and species richness in a Mediterranean-climate shrubland. *Plos one* 16(5): e0252154.
- Dormann C, M Bagnara, S Boch, J Hinderling, A Janeiro-Otero, D Schäfer, P Schall, F Hartig. 2020. Plant species richness increases with light availability, but not variability, in temperate forests understorey. *BMC Ecology* 20(43): 1–9.
- Dovčiak M, J Brown. 2014. Secondary edge effects in regenerating forest landscapes: vegetation and microclimate patterns and their implications for management and conservation. *New Forests* 45: 733–744.
- Dufour A, F Gadallah, H Wagner, A Guisan, A Buttler. 2006. Plant species richness and environmental heterogeneity in a mountain landscape: effects of variability and spatial configuration. *Ecography* 29(4): 573–584.

- Eisenlohr P, L Alves, L Bernacci, M Padgurschi, R Torres, E Prata, F dos Santos, M Assis, E Ramos, A Rochelle, F Martins, M Campos, F Pedroni, M Sanchez, L Pereira, S Vieira, J Gomes, J Tamashiro, M Scaranello, C Caron, C Joly. 2013. Disturbances, elevation, topography and spatial proximity drive vegetation patterns along an altitudinal gradient of a top biodiversity hotspot. *Biodiversity and Conservation* 22: 2767–2783.
- Ewald J. 2008. Plant species richness in mountain forests of the Bavarian Alps. *Plant Biosystems-An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology* 142(3): 594–603.
- Ewers F, J Fisher, S Chiu. 1990. A survey of vessel dimensions in stems of tropical lianas and other growth forms. *Oecologia* 84(4): 544–552.
- Figueroa J, S Castro, P Marquet, F Jaksic. 2004. Exotic plant invasions to the mediterranean region of Chile: causes, history and impacts. *Revista Chilena de Historia Natural* 77(3): 465–483.
- Fajardo A, F Piper. 2014. An experimental approach to explain the southern Andes elevational treeline. *American Journal of Botany* 101(5): 788–795.
- Fischer A, M Blaschke, C Bässler. 2011. Altitudinal gradients in biodiversity research: the state of the art and future perspectives under climate change aspects. *Waldökologie, Landschaftsforschung und Naturschutz* 11: 35–47.
- Fuentes N, P Sánchez, A Pauchard, J Urrutia, L Cavieres, A Marticorena. 2014. Plantas Invasoras del Centro-Sur de Chile: Una Guía de Campo. Concepción, Chile. Laboratorio de Invasiones Biológicas (LIB). 280 p.
- Fuentes-Lillo E, A Pauchard. 2019. Invasiones en montañas: ¿Cuánto hemos avanzado en los últimos 10 años y cuáles son los desafíos para los ecosistemas de los Andes? *Gayana Botánica* 76(2): 141–155.
- Fuentes-Lillo E, J Lembrechts, A Barros, V Aschero, R Bustamante, L Cavieres, J Clavel, I Herrera, A Jiménez, P Tecco, P Hulme, M Núñez, R Rozzi, R García, D Simberloff, I Nijs, A Pauchard. 2023. Going up the Andes: patterns and drivers of non-native plant invasions across latitudinal and elevational gradients. *Biodiversity and Conservation* 32(13): 4199–4219.
- Fundación Tierra Austral. 2025. Parque Cuenca Andina. Consultado 14 ago. 2025. Disponible en <https://www.fundaciontierraaustral.cl/proyectos/parque-cuenca-andina/>
- Gajardo R. 1994. La vegetación natural de Chile. Clasificación y distribución geográfica. Santiago, Chile. Editorial Universitaria. 143 p.
- Gallardo-Cruz J, E Pérez-García, J Meave. 2009. β -Diversity and vegetation structure as influenced by slope aspect and altitude in a seasonally dry tropical landscape. *Landscape Ecology* 24: 473–482.

- García L, S Maltez-Mouro, I Pérez-Ramos, H Freitas, T Marañón. 2006. Counteracting gradients of light and soil nutrients in the understory of Mediterranean oak forests. *Web Ecology* 6(1): 67–74.
- Gastauer M, J Massante, S Ramos, R da Silva, D Boaneres, R Guedes, C Caldeira, P Medeiros-Sarmento, A de Castro, I Prado, A Cardoso, C Maurity, P Ribeiro. 2022. Revegetation on tropical steep slopes after mining and infrastructure projects: challenges and solutions. *Sustainability* 14(24): 17003.
- Geppert C, A Bertolli, F Prosser, L Marini. 2023. Red-listed plants are contracting their elevational range faster than common plants in the European Alps. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 120(12): e2211531120.
- Gong H, T Yu, X Zhang, P Zhang, J Han, J Gao. 2019. Effects of boundary constraints and climatic factors on plant diversity along an altitudinal gradient. *Global Ecology and Conservation* 19: e00671.
- Gotame P, Y Bahadur, N Awasthi, N. 2020. Assessment of productivity and profitability through scientific forest management in sal (*Shorea robusta*) forest of Nepal: a case study from patela community forest, Kailali district, Nepal. *Forestry: Journal of Institute of Forestry, Nepal* 17: 23–41.
- Gotelli N, R Colwell. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* 4: 379–391.
- Grau O, J Ninot, A Ferré, X Font, J Grytnes. 2012. Altitudinal species richness patterns of vascular plants in the south-eastern Pyrenees and nearby mountains of Catalonia. *Plant Ecology & Diversity* 5(1): 115–126.
- Grytnes J, C McCain. 2007. Elevational trends in biodiversity. *Encyclopedia of Biodiversity* 2:1–8.
- Guo Q. 2001. Early post-fire succession in California chaparral: changes in diversity, density, cover and biomass. *Ecological Research* 16(3): 471–485.
- Guo Q, D Kelt, Z Sun, H Liu, L Hu, H Ren, J Wen. 2013. Global variation in elevational diversity patterns. *Scientific Reports* 3(3007): 1–7.
- Guo Q, S Fei, Z Shen, B Iannone III, J Knott, S Chown. 2018. A global analysis of elevational distribution of non-native versus native plants. *Journal of Biogeography* 45(4): 793–803.
- Haider S, J Lambrechts, K McDougall, A Pauchard, JM Alexander, A Barros, LA Cavieres, I Rashid, LJ Rew, A Aleksanyan, JR Arévalo, V Aschero, C Chisholm, VR Clark, J Clavel, C Daehler, P Dar, H Dietz, R Dimarco, P Edwards, F Essl, E Fuentes-Lillo, A Guisan, O Gwate, A Hargreaves, G Jakobs, A Jiménez, P Kardol, C Kueffer, C Larson, J Lenoir, B Lenzner, M Padrón Mederos, M

- Mihoc, A Milbau, J Morgan, J Müllerová, B Naylor, I Nijs, M Núñez, R Otto, N Preuk, A Ratier Backes, Z Reshi, S Rumpf, V Sandoya, M Schröder, K Speziale, D Urbach, G Valencia, V Vandvik, M Vitková, T Vorstenbosch, T Walker, N Walsh, G Wright, S Zong, T Seipel. 2022. Think globally, measure locally: The MIREN standardized protocol for monitoring plant species distributions along elevation gradients. *Ecology and Evolution* 12(2): 1–16.
- Hamid M, A Khuroo, A Malik, R Ahmad, C Singh. 2021. Elevation and aspect determine the differences in soil properties and plant species diversity on Himalayan mountain summits. *Ecological Research* 36(2): 340–352.
- Han L, Y Liu, J Liu, H Kang, Z Liu, F Tuo, S Gan, Y Ren, C Yi, G Hu. 2025. Microtopography Affects the Diversity and Stability of Vegetation Communities by Regulating Soil Moisture. *Water* 17(7): 1012.
- Hoffmann AJ, AE Hoffmann. 1982. Altitudinal ranges of phanerophytes and chamaephytes in central Chile. *Vegetatio* 48: 151–163.
- Holten J. 2005. Vascular plant species richness in relation to altitudinal and slope gradients in mountain landscapes of central Norway. In Beniston M, J Innes eds. *The Impacts of Climate Variability on Forests*. Berlín, Heidelberg. Springer. p. 231–239
- Homeier J, S Breckle, S Günter, R Rollenbeck, C Leuschner. 2010. Tree diversity, forest structure and productivity along altitudinal and topographical gradients in a species-rich Ecuadorian montane rain forest. *Biotropica* 42(2): 140–148.
- Hrivnák R, D Gömöry, M Slezák, K Ujházy, R Hédli, B Jarčuška, M Ujházyová. 2014. Species richness pattern along altitudinal gradient in central European beech forests. *Folia Geobotanica* 49: 425–441.
- Ibarra M. 2008. Determinación de la Incidencia de la Radiación como Factor Físico y Facilitador Ecológico en el Santuario “Cerro el Roble” (Región Metropolitana). Tesis Ingeniero Forestal. Santiago, Chile. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de Chile. 82 p.
- Irungbam J, M Konvicka, Z Fric. 2025. Do Shapes of Altitudinal Species Richness Gradients Depend on the Vertical Range Studied? The Case of the Himalayas. *Diversity* 17: 215.
- JASP Team. 2023. JASP (Version 0.19.3) [Computer software]. Consultado 12 ago. 2025. Disponible en <https://jasp-stats.org/>
- Jiménez-Castillo M, S Wisser, C Lusk. 2007. Elevational parallels of latitudinal variation in the proportion of lianas in woody floras. *Journal of Biogeography* 34(1): 163–168.

- Jones E, M Wishnie, J Deago, A Sautu, A Cerezo. 2004. Facilitating natural regeneration in *Saccharum spontaneum* (L.) grasslands within the Panama Canal Watershed: effects of tree species and tree structure on vegetation recruitment patterns. *Forest Ecology and Management* 191(1–3): 171–183.
- Kang W, Y Zhang, W Zhao, L Wei, S Wang. 2025. Variations in soil properties and vegetation distribution on short gentle slopes in an arid alluvial gravel desert, Northwest China. *Plant and Soil* 1–13.
- Kara E, M Sürmen. 2024. The role of slope as an environmental variable in plant biodiversity change in Aegean rangelands by SHE analysis: The case of Çakmar rangeland. *Bilge International Journal of Science and Technology Research* 8(1): 9–13.
- Kassambara A. 2025. ggpubr: 'ggplot2' Based Publication Ready Plots. R package version 0.6.1. Consultado 11 ago. 2025. Disponible en <https://rpkgs.datanovia.com/ggpubr/>.
- Kessler M. 2002. The elevational gradient of Andean plant endemism: varying influences of taxon specific traits and topography at different taxonomic levels. *Journal of biogeography* 29(9): 1159–1165.
- Khan N, R Ullah, M Okla, M Abdel-Maksoud, I Saleh, H Abu-Harirah, T AlRamadneh, H AbdElgawad. 2023. Spatial distribution of the four invasive plants and their impact on natural communities' dynamics across the arid and semi-arid environments in northwest Pakistan. *Frontiers in Plant Science* 14: 1207222.
- Klanderud K, V Vandvik, D Goldberg. 2015. The importance of biotic vs. abiotic drivers of local plant community composition along regional bioclimatic gradients. *PloS one* 10(6): 1–14.
- Körner C. 2007. The use of 'altitude' in ecological research. *Trends in Ecology & Evolution* 22(11): 569–574.
- Kueffer C, K McDougall, J Alexander, C Daehler, P Edwards, S Haider, A Milbau, C Parks, A Pauchard, Z Reshi, L Rew, M Schröder, T Seipel. 2013. Plant invasions into mountain protected areas: assessment, prevention and control at multiple spatial scales. In Foxcroft L, P Pyšek, D Richardson, P Genovesi eds. *Plant invasions in protected areas: patterns, problems and challenges. Dordrecht: Springer Netherlands* 89–113.
- Kumar A, M Patil, P Kumar, A Singh. 2024. Determinants of plant species richness along elevational gradients: insights with climate, energy and water–energy dynamics. *Ecological Processes* 13: 86.

- Kutsch W, C Wirth, J Kattge, S Nöllert, M Herbst, L Kappen. 2009. Ecophysiological characteristics of mature trees and stands-Consequences for old-growth forest productivity. *In* Wirth C, Gleixner G, Heimann M eds. Old-growth forests: function, fate and value. Ecological Studies. p. 57-79.
- Laiolo P, J Pato, J Obeso. 2018. Ecological and evolutionary drivers of the elevational gradient of diversity. *Ecology Letters* 21(7): 1022–1032.
- Lavorel S, E Garnier. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16(5): 545–556.
- Lemenih M, T Gidyelew, D Teketay. 2004. Effects of canopy cover and understory environment of tree plantations on richness, density and size of colonizing woody species in southern Ethiopia. *Forest Ecology and Management* 194(1–3): 1–10.
- Li B, X Ni, C Zhao. 2023. Altitudinal patterns of native and invasive alien herbs along roadsides in the Dayao Mountain National Nature Reserve, Guangxi, China. *Diversity* 15(1): 105.
- Liang J, Z Ding, G Lie, Z Zhou, P Singh, Z Zhang, H Hu. 2020. Species richness patterns of vascular plants and their drivers along an elevational gradient in the central Himalayas. *Global Ecology and Conservation* 24: e01279.
- Liedtke R, A Barros, F Essl, J Lembrechts, Ronja Wedegärtner, A Pauchard, S Dullinger. 2019. Hiking trails as conduits for the spread of non-native species in mountain areas. *Biological Invasions* 22: 1121–1134.
- López-Angulo J, D Pescador, A Sánchez, M Mihoč, L Cavieres, A Escudero. 2018. Determinants of high mountain plant diversity in the Chilean Andes: From regional to local spatial scales. *PLoS One* 13(7): e0200216.
- Love J, R Selker, M Marsman, T Jamil, D Dropmann, J Verhagen, A Ly, Q Gronau, M Šmíra, S Epskamp, D Matzke, A Wild, P Knight, J Rouder, R Morey, E Wagenmakers. 2019. JASP: Graphical Statistical Software for Common Statistical Designs. *Journal of Statistical Software* 88(2). Consultado 14 ago. 2025. Disponible en <https://www.jstatsoft.org/article/view/v088i02>
- Luebert F, P Plissock. 2023. Sinopsis bioclimática y vegetacional de Chile. Santiago, Chile. Editorial Universitaria. 381 p.
- Ma D, J Xie, C Wang, R Chen, X Wu, C Wang, Q Xie, G Yin. 2024. Vegetation phenological differences between polar-and equatorial-facing slopes in the Three Rivers Source Region, Tibetan Plateau. *Geophysical Research Letters* 51(5): e2023GL107316.
- Majasalmi T, M Rautiainen. 2020. The impact of tree canopy structure on understory variation in a boreal forest. *Forest Ecology and Management* 466: 118100.

- Malizia A, C Blundo, J Carilla, O Acosta, F Cuesta, A Duque, N Aguirre, Z Aguirre, M Ataroff, S Baez, M Calderón-Loor, L Cayola, L Cayuela, S Ceballos, H Cedillo, W Ríos, K Feeley, A Fuentes, L Álvarez, R Grau, J Homeier, O Jadan, L Llambi, M Loza, M Macía, Y Malhi, L Malizia, M Peralvo, E Pinto, S Tello, M Silman, K Young. 2020. Elevation and latitude drives structure and tree species composition in Andean forests: Results from a large-scale plot network. *PLoS One* 15(4): e0231553.
- Mallen-Cooper J, C Pickering. 2008. Linear declines in exotic and native plant species richness along an increasing altitudinal gradient in the Snowy Mountains, Australia. *Austral Ecology* 33: 684–690.
- Manish K. 2021. Species richness, phylogenetic diversity and phylogenetic structure patterns of exotic and native plants along an elevational gradient in the Himalaya. *Ecological Processes* 10(1): 64.
- Martens S, D Breshears, C Meyer. 2000. Spatial distributions of understory light along the grassland/forest continuum: effects of cover, height, and spatial pattern of tree canopies. *Ecological Modelling* 126(1): 79–93.
- McCain C. 2004. The mid-domain effect applied to elevational gradients: species richness of small mammals in Costa Rica. *Journal of Biogeography* 31(1): 19–31.
- McCain C. 2005. Elevational gradients in diversity of small mammals. *Ecology* 86(2): 366–372.
- McCain C. 2007. Could temperature and water availability drive elevational species richness patterns? A global case study for bats. *Global Ecology and Biogeography* 16: 1–13.
- McCain C. 2009. Global analysis of bird elevational diversity. *Global Ecology and Biogeography* 18(3): 346–360.
- McCain C. 2010. Global analysis of reptile elevational diversity. *Global Ecology and Biogeography* 19(4): 541–553.
- McCain C, J Grytnes. 2010. Elevational gradients in species richness. *Encyclopedia of Life Sciences* 1–10.
- McDougall K, J Alexander, S Haider, A Pauchard, N Walsh, C Kueffer. 2011. Alien flora of mountains: global comparisons for the development of local preventive measures against plant invasions. *Diversity and Distributions* 17(1): 103–111.
- McGeoch M, P Genovesi, P Bellingham, M Costello, C McGrannachan, A Sheppard. 2015. Prioritizing species, pathways, and sites to achieve conservation targets for biological invasion. *Biological Invasions* 18: 299–314.
- Melo O, F Fernandez-Méndez, B Villanueva. 2017. Hábitat lumínico, estructura, diversidad y dinámica de los bosques secos tropicales del Alto Magdalena. *Colombia Forestal* 20(1): 19–30.

- Méndez-Toribio M, J Meave, I Zermeño-Hernández, G Ibarra-Manríquez. 2016. Effects of slope aspect and topographic position on environmental variables, disturbance regime and tree community attributes in a seasonal tropical dry forest. *Journal of Vegetation Science* 27(6): 1094–1103.
- Mendoza-Fernández A, F Pérez-García, F Martínez-Hernández, E Salmerón-Sánchez, A Lahora, M Merlo, J Mota. 2019. Red List Index application for vascular flora along an altitudinal gradient. *Biodiversity and Conservation* 28(5): 1029–1048.
- Mestre L, M Toro-Manríquez, R Soler, A Huertas-Herrera, G Martínez-Pastur, M Lencinas. 2017. The influence of canopy-layer composition on understory plant diversity in southern temperate forests. *Forest Ecosystems* 4: 1–13.
- MMA (Ministerio del Medio Ambiente). 2025. Procesos de clasificación de especies. Ministerio del Medio Ambiente. Consultado 14 ago. 2025. Disponible en <https://clasificacionespecies.mma.gob.cl/>
- Mohandass D, M Campbell, A Hughes, C Mammides, P Davidar. 2017. The effect of altitude, patch size and disturbance on species richness and density of lianas in montane forest patches. *Acta Oecologica* 83: 1–14.
- Morales-Salazar M, B Vélchez-Alvarado, R Chazdon, M Ortega-Gutiérrez, E Ortiz-Malavassi, M Guevara-Bonilla. 2012. Diversidad y estructura horizontal en los bosques tropicales del Corredor Biológico de Osa, Costa Rica. *Revista Forestal Mesoamericana Kurú* 9(23): 19–28.
- Moreno R. 2011. Flora del Parque Futangue, Lago Ranco, Región de los Ríos. Tesis Ingeniero Forestal. Valdivia, Chile. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Austral de Chile. 64 p.
- Mooney H, E Cleland. 2001. The evolutionary impact of invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 98(10): 5446–5451.
- Moora M, T Daniell, H Kalle, J Liira, K Püssa, E Roosaluuste, M Öpik, R Wheatley, M Zobel. 2007. Spatial pattern and species richness of boreonemoral forest understorey and its determinants-A comparison of differently managed forests. *Forest Ecology and Management* 250(1–2): 64–70.
- Muñoz-Schick M, Moreira-Muñoz A, Villagrán C, F Luebert. 2000. Caracterización florística y pisos de vegetación en los Andes de Santiago, Chile Central. *Boletín Museo Nacional de Historia Natural* 49: 9–50.
- Nadal-Romero E, K Petrljic, E Verachttert, E Bochet, J Poesen. 2014. Effects of slope angle and aspect on plant cover and species richness in a humid Mediterranean badland. *Earth Surface Processes and Landforms* 39(13): 1705–1716.

- Naud L, J Måsviken, S Freire, A Angerbjörn, L Dalén, F Dalerum. 2019. Altitude effects on spatial components of vascular plant diversity in a subarctic mountain tundra. *Ecology and Evolution* 9: 4783–4795.
- Niu Y, J Zhou, S Yang, B Chu, S Ma, H Zhu, L Hua. 2019. The effects of topographical factors on the distribution of plant communities in a mountain meadow on the Tibetan Plateau as a foundation for target-oriented management. *Ecological Indicators* 106: 105532.
- Nyberg B, S Walsh, N Rønsted. 2025. The global conservation status of plants growing on cliffs and rocky outcrops. *Basic and Applied Ecology* 82: 18–27.
- Obon B, M Piqué, S Saura. 2009. Relascopio Bitterlich para el Inventario Forestal: manual de uso. Centre de Ciència i Tecnologia Forestal de Catalunya (CTFC) y Universitat de Lleida. Consultado 12 ago. 2025. Disponible en http://www.gisiberica.com/relascopios/MANUAL%20RL000/manual_d.htm
- Odland A. 2009. Interpretation of altitudinal gradients in South Central Norway based on vascular plants as environmental indicators. *Ecological indicators* 9(3): 409–421.
- Pandita S, V Kumar, H Dutt. 2019. Environmental variables vis-a-vis distribution of herbaceous tracheophytes on northern sub-slopes in Western Himalayan ecotone. *Ecological Processes* 8: 1–9.
- Patel N. 2018. CanopyCapture. Consultado 12 ago. 2025. Disponible en <https://nikp29.github.io/CanopyCapture/>.
- Pauchard A, P Alaback. 2004. Influence of Elevation, Land Use, and Landscape Context on Patterns of Alien Plant Invasions along Roadsides in Protected Areas of South-Central Chile. *Conservation Biology* 18(1): 238–248.
- Pauchard A, C Kueffer, H Dietz, C Daehler, J Alexander, P Edwards, J Arévalo, L Cavieres, A Guisan, S Haider, G Jakobs, K McDougall, C Millar, B Naylor, C Parks, L Rew, T Seipel. 2009. Ain't no mountain high enough: plant invasions reaching new elevations. *Frontiers in Ecology and the Environment* 7(9): 479–486.
- Paudel P, J Sipos, J Brodie. 2018. Threatened species richness along a Himalayan elevational gradient: quantifying the influences of human population density, range size, and geometric constraints. *BMC ecology* 18(1): 6.
- Pearl H, N Bonney, J Whitehead, T Rhodes, I Simpson, R Singye, C Gross. 2015. Plant species richness, structure and life form respond to an altitudinal gradient in central Bhutan, eastern Himalayas. *Journal of Bhutan Ecological Society* 2: 66–90.

- Pelletier J, G Barron-Gafford, D Breshears, P Brooks, J Chorover, M Durcik, C Harman, T Huxman, K Lohse, R Lybrand, T Meixner, J McIntosh, S Papuga, C Rasmussen, M Schaap, T Swetnam, P Troch. 2013. Coevolution of nonlinear trends in vegetation, soils, and topography with elevation and slope aspect: A case study in the sky islands of southern Arizona. *Journal of Geophysical Research: Earth Surface* 118(2): 741–758.
- Pen-Mouratov S, N Berg, N Genzer, S Ukabi, D Shargil, Y Steinberger. 2009. Do slope orientation and sampling location determine soil biota composition? *Frontiers of Biology in China* 4(3): 364–375.
- Peterson D. 2005. Climate, limiting factors and environmental change in high-altitude forests of Western North America. In Beniston M, J Innes eds. *The Impacts of Climate Variability on Forests*. Berlin, Heidelberg. Springer. p. 191–208
- Phillips M, B Murray, M Leishman, R Ingram. 2010. The naturalization to invasion transition: Are there introduction-history correlates of invasiveness in exotic plants of Australia? *Austral Ecology* 35(6): 695–703.
- Pinder J, G Kroh, J White, A Basham. 1997. The relationships between vegetation type and topography in Lassen Volcanic National Park. *Plant Ecology* 131: 17–29.
- Pohlman C, S Turton, M Goosem. 2007. Edge effects of linear canopy openings on tropical rain forest understory microclimate. *Biotropica* 39(1): 62–71.
- Pyšek P, V Jarošík, P Hulme, J Pergl, M Hejda, U Schaffner, M Vilà. 2012. A global assessment of invasive plant impacts on resident species, communities and ecosystems: the interaction of impact measures, invading species' traits and environment. *Global Change Biology* 18(5): 1725–1737.
- Pyšek P, P Hulme, D Simberloff, S Bacher, T Blackburn, J Carlton, W Dawson, F Essl, L Foxcroft, P Genovesi, J Jeschke, I Kühn, A Liebhold, N Mandrak, L Meyerson, A Pauchard, J Pergl, H Roy, H Seebens, M van Kleunen, M Vilà, M Wingfield, D Richardson. 2020. Scientists' warning on invasive alien species. *Biological Reviews* 95: 1511–1534.
- Qi W, H Bu, K Liu, W Li, J Knops, J Wang, W Li, G Du. 2014. Biological traits are correlated with elevational distribution range of eastern Tibetan herbaceous species. *Plant Ecology* 215(10): 1187–1198.
- Quinteros P, Hansen N, Kutschker A. 2010. Composición y diversidad del sotobosque de ñire (*Nothofagus antarctica*) en función de la estructura del bosque. *Ecología Austral* 20: 225–234.
- Quiroz C, A Pauchard, A Marticorena, L Cavieres. 2009. Manual de plantas invasoras del centro-sur de Chile. Concepción, Chile. Laboratorio de Invasiones Biológicas. 47 p.

- R Core Team. 2023. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Consultado 13 ago. 2025. Disponible en <https://www.R-project.org/>.
- Rahbek C. 1995. The elevational gradient of species richness: ¿a uniform pattern? *Ecography* 18(2): 200–205.
- Rahbek C. 2005. The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. *Ecology Letters* 8(2): 224–239.
- Rai P, J Singh. 2020. Invasive alien plant species: Their impact on environment, ecosystem services and human health. *Ecological indicators* 111: 106020.
- Raunkiaer C. 1934. The life forms of plants and statistical plant geography; being the collected papers of C. Raunkiaer. Oxford, United Kingdom. Carendon Press. 632 p.
- Reich P, L Frelich, R Voldseth, P Bakken, E Adair. 2012. Understorey diversity in southern boreal forests is regulated by productivity and its indirect impacts on resource availability and heterogeneity. *Journal of Ecology* 100(2): 539–545.
- Rodríguez R, C Marticorena, D Alarcón, C Baeza, C Lohengrin, V Finot, N Fuentes, A Kiessling, M Mihoc, A Pauchard, E Ruiz, P Sánchez, A Marticorena. 2018. Catálogo de las plantas vasculares de Chile. *Gayana Botánica* 75(1): 1–430.
- Sandoya V, A Pauchard, L Cavieres. 2017. Natives and non-natives plants show different responses to elevation and disturbance on the tropical high Andes of Ecuador. *Ecology and Evolution* 7(19): 7909–7919.
- Santi I, E Carrari, P De Frenne, M Valerio, C Gasperini, M Cabrucci, F Selvi. 2024. Impact of coppicing on microclimate and understorey vegetation diversity in an ancient Mediterranean oak forest. *Science of the Total Environment* 918: 170531.
- Scheller R, D Mladenoff. 2002. Understorey species patterns and diversity in old-growth and managed northern hardwood forests. *Ecological Applications* 12(5): 1329–1343.
- Sharma C, S Suyal, S Gairola, S Ghildiyal. 2009. Species richness and diversity along an altitudinal gradient in moist temperate forest of Garhwal Himalaya. *Journal of American Science* 5(5): 119–128.
- Sharma N, M Behera, A Das, R Panda. 2019. Plant richness pattern in an elevation gradient in the Eastern Himalaya. *Biodiversity and Conservation* 28(8): 2085–2104.
- Sievert C. 2025. plotly: An interactive graphing library for R (versión 4.11.0) [Paquete de R]. Consultado 12 ago. 2025. Disponible en <https://github.com/plotly/plotly.R>

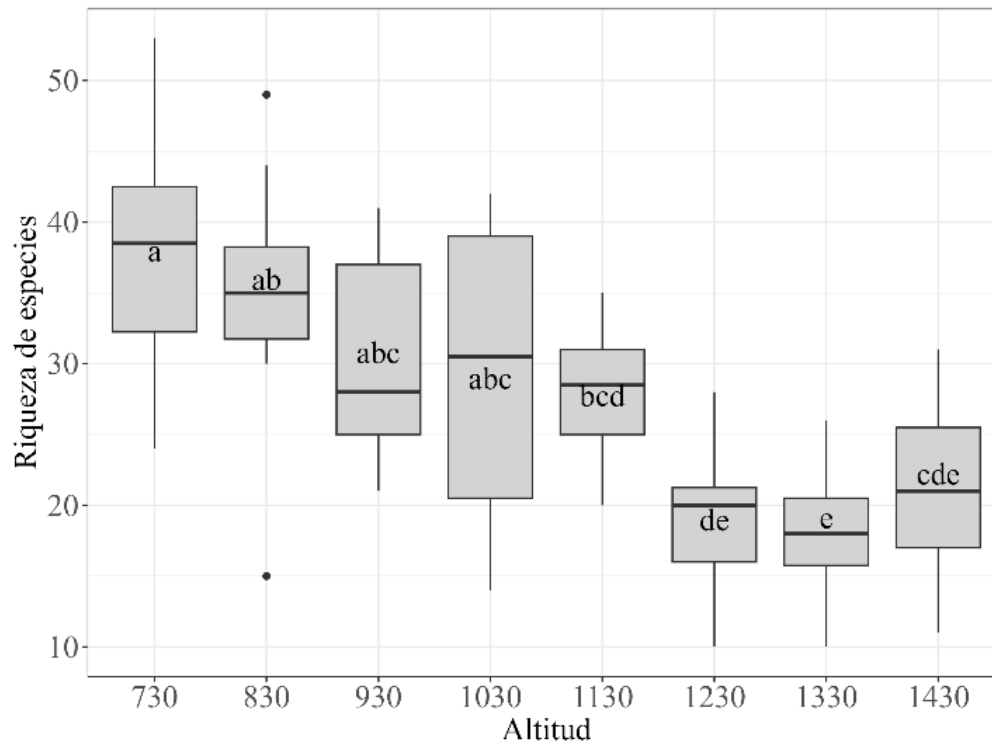
- Singh S. 2018. Understanding the role of slope aspect in shaping the vegetation attributes and soil properties in Montane ecosystems. *Tropical Ecology* 59(3): 417–430.
- Slachová K, M Hájek. 2025. The effect of scattered trees on the plant diversity of species-rich forest steppe grasslands in the white Carpathians. *Plant Ecology* 226: 803–817.
- Speek T, L Lotz, W Ozinga, W Tamis, J Schaminée, W van der Putten. 2011. Factors relating to regional and local success of exotic plant species in their new range. *Diversity and Distributions* 17(3): 542–551.
- Stein A, K Gerstner, H Kreft. 2014. Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecology letters* 17(7): 866–880.
- Steinbauer M, S Irl, J González-Mancebo, F Breiner, R Hernández-Hernández, S Hopfenmüller, Y Kidane, A Jentsch, C Beierkuhnlein. 2017. Plant invasion and speciation along elevational gradients on the oceanic island La Palma, Canary Islands. *Ecology and Evolution* 7(2): 771–779.
- Suraweera C, J Gallo, Z Vacek, J Cukor, S Vacek, M Baláš. 2024. Silvicultural Practices for Diversity Conservation and Invasive Species Suppression in Forest Ecosystems of the Bundala National Park, Sri Lanka. *Plants* 13(1): 121.
- Tartarino P, R Greco, J Silva. 2020. Overstory effects on the understory of aleppo pine plantations—implications for ecosystem restoration. *Forests* 11(6): 664.
- Torres-Torres J, V Mena-Mosquera, M Rueda-Sánchez. 2022. Influencia de la altitud sobre la estructura, composición florística y carbono de bosques del Chocó. *UNED Research Journal* 14(1): e3746.
- Trigas P, M Panitsa, S Tsiftsis. 2013. Elevational gradient of vascular plant species richness and endemism in Crete—the effect of post-isolation mountain uplift on a continental island system. *PloS One* 8(3): e59425.
- Urquiaga-Flores E, M Bader, M Kessler. 2024. Contrasting topography-vegetation relationships at natural and human-influenced mountain treelines in the Peruvian Andes. *Landscape Ecology* 39(12): 1–13.
- Valerio M, R Ibáñez, A Gazol. 2021. The role of canopy cover dynamics over a decade of changes in the understory of an Atlantic beech-oak forest. *Forests* 12(7): 938.
- Van Kleunen M, E Weber, M Fischer. 2010. A meta-analysis of trait differences between invasive and non-invasive plant species. *Ecology Letters* 13(2): 235–245.
- Vázquez J, T Givnish. 1998. Altitudinal Gradients in Tropical Forest Composition, Structure, and Diversity in the Sierra de Manantlán. *Journal of Ecology* 86: 999–1020.

- Vetaas O. 1997. The effect of canopy disturbance on species richness in a central Himalayan oak forest. *Plant Ecology* 132: 29–38.
- Villarroel A. 2019. Riqueza y distribución de la flora en un gradiente altitudinal, estero Bullileo, Región de Ñuble. Tesis Ingeniero en Conservación de Recursos Naturales. Valdivia, Chile. Facultad de Ciencias Forestales y Recursos Naturales, Universidad Austral de Chile. 73 p.
- von Arx G, M Dobbertin, M Rebetz. 2012. Spatio-temporal effects of forest canopy on understory microclimate in a long-term experiment in Switzerland. *Agricultural and Forest Meteorology* 166(167): 144–155.
- Wagner S, H Fischer, F Huth. 2011. Canopy effects on vegetation caused by harvesting and regeneration treatments. *European Journal of Forest Research* 130: 17–40.
- Wang Z, Z Tang, J Fang. 2007. Altitudinal patterns of seed plant richness in the Gaoligong Mountains, south-east Tibet, China. *Diversity and Distributions* 13(6): 845–854.
- Wang H, M Zhang, H Nan. 2019. Abiotic and biotic drivers of species diversity in understory layers of cold temperate coniferous forests in North China. *Journal of Forestry Research* 30(6): 2213–2225.
- Wang P, H Yu, H Xiao, J Wan, Q Ma, G Tao, Q Wang, W Jiang, L Ma. 2023. Effects of habitat factors on the plant diversity on naturally-restored wind farm slopes. *PeerJ* 11: e14912.
- Wang X, K Wu, H Yue, Y Zhang, Y Ma, H Zeng, H Wu. 2025. Abiotic factors determine richness whereas biotic factors regulate evenness of plant communities in the Zoige Plateau. *Ecological Frontiers* 45(4): 939–949.
- Wani Z, S Khan, J Bhat, A Malik, T Alyas, S Pant, S Siddiqui, M Moustafa, A Ahmad. 2022. Pattern of β -diversity and plant species richness along vertical gradient in Northwest Himalaya, India. *Biology* 11(7): 1064.
- Wani Z, V Negi, J Bhat, K Satish, A Kumar, S Khan, R Dhyani, S Siddiqui, R Al-Qathanin, S Pant. 2023. Elevation, aspect, and habitat heterogeneity determine plant diversity and compositional patterns in the Kashmir Himalaya. *Frontiers in Forests and Global Change* 6: 1019277.
- Whittaker R, K Willis, R Field. 2001. Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography* 28(4): 453–470.
- Whitfeld T, J Lasky, K Damas, G Sosanika, K Molem, R Montgomery. 2014. Species richness, forest structure, and functional diversity during succession in the New Guinea lowlands. *Biotropica* 46(5): 538–548.

- Wickham H. 2016. *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer. Consultado 14 ago. 2025.
Disponibile en <https://ggplot2.tidyverse.org>
- Wilkinson M, G Humphreys. 2006. Slope aspect, slope length and slope inclination controls of shallow soils vegetated by sclerophyllous heath-links to long-term landscape evolution. *Geomorphology* 76(3-4): 347–362.
- Yang J, Y El-Kassaby, W Guan. 2020. The effect of slope aspect on vegetation attributes in a mountainous dry valley, Southwest China. *Scientific Reports* 10(1): 16465.
- Zangy E, J Kigel, S Cohen, Y Moshe, M Ashkenazi, O Fragman-Sapir, Y Osem. 2021. Understory plant diversity under variable overstory cover in Mediterranean forests at different spatial scales. *Forest Ecology and Management* 494: 119319.
- Zeng X, Zhang W, Song Y, Shen H. 2014. Slope aspect and slope position have effects on plant diversity and spatial distribution in the hilly region of Mount Taihang, North China. *Journal of Food, Agriculture and Environment* 12(1): 391–397.
- Zhang W, D Huang, R Wang, J Liu, N Du. 2016. Altitudinal patterns of species diversity and phylogenetic diversity across temperate mountain forests of northern China. *PloS One* 11(7): e0159995.
- Zhang Q, J Wang, H Gu, Z Zhang, Q Wang. 2018. Effects of Continuous Slope Gradient on the Dominance Characteristics of Plant Functional Groups and Plant Diversity in Alpine Meadows. *Sustainability* 10(12): 4805.
- Zhang W, H Shi, K Zhang, X Shu, H Dang. 2024. Effects of abiotic and biotic factors on woody plant diversity across vertical strata in a temperate forest. *Plant Ecology* 225(1): 1–11.

ANEXOS

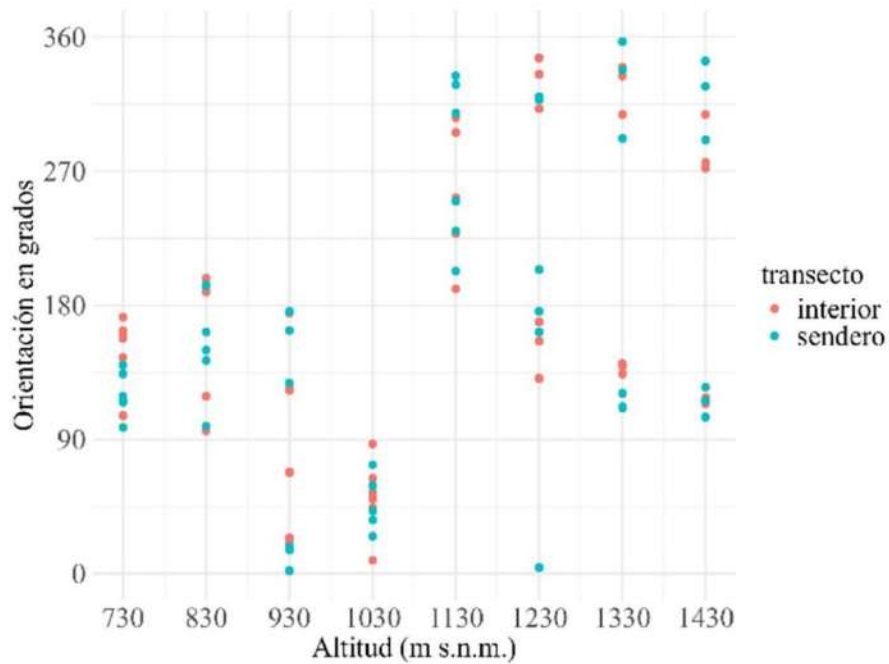
Anexo 1. Riqueza de especies por altitud en el Parque Cuenca Andina, con resultados de comparaciones post hoc (prueba de Tukey), letras distintas indican diferencias significativas ($p > 0,05$).



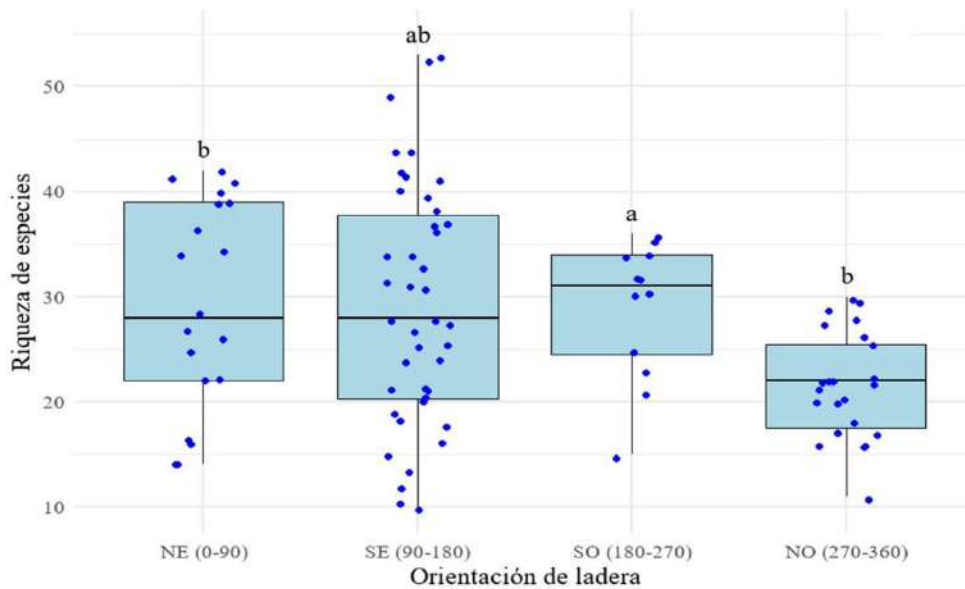
Anexo 2. Tabla de comparaciones post hoc (prueba de Tukey) de la riqueza de especies entre altitudes, en el Parque Cuenca Andina.

Altitud	730	830	930	1030	1130	1230	1330	1430
730		=	=	=	≠	≠	≠	≠
830	=		=	=	=	≠	≠	≠
930	=	=		=	=	≠	≠	=
1030	=	=	=		=	≠	≠	=
1130	≠	=	=	=		=	≠	=
1230	≠	≠	≠	≠	=		=	=
1330	≠	≠	≠	≠	≠	=		=
1430	≠	≠	=	=	=	=	=	

Anexo 3. Gráfico entre la altitud y la orientación de ladera (en grados) en los sitios muestreados, del Parque Cuenca Andina.

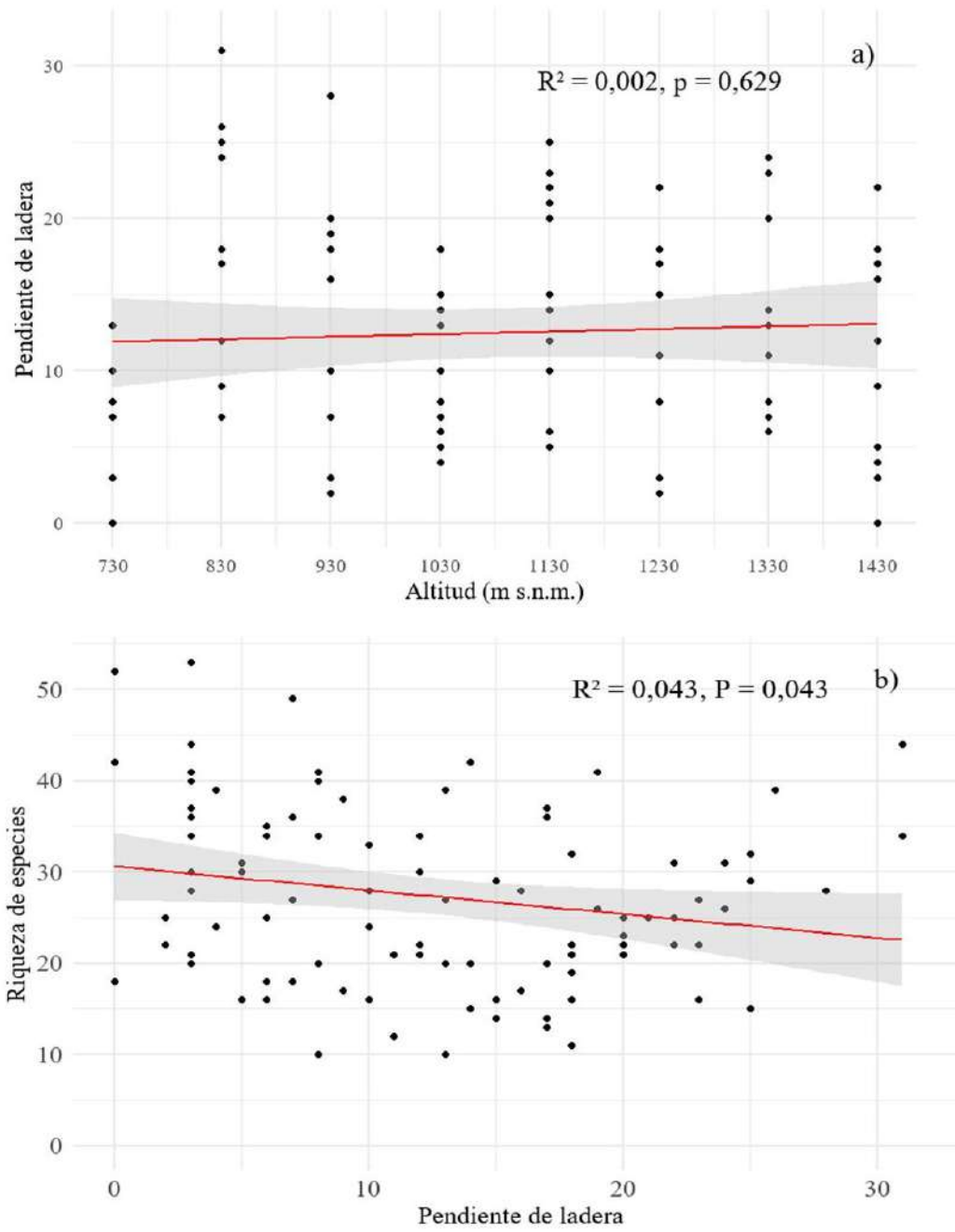


Anexo 4. Riqueza de especies (promedio y desviación estándar) por rangos de orientación, en el Parque Cuenca Andina, con resultados de comparaciones post hoc (prueba de Tukey), letras distintas indican diferencias significativas ($p > 0,05$).

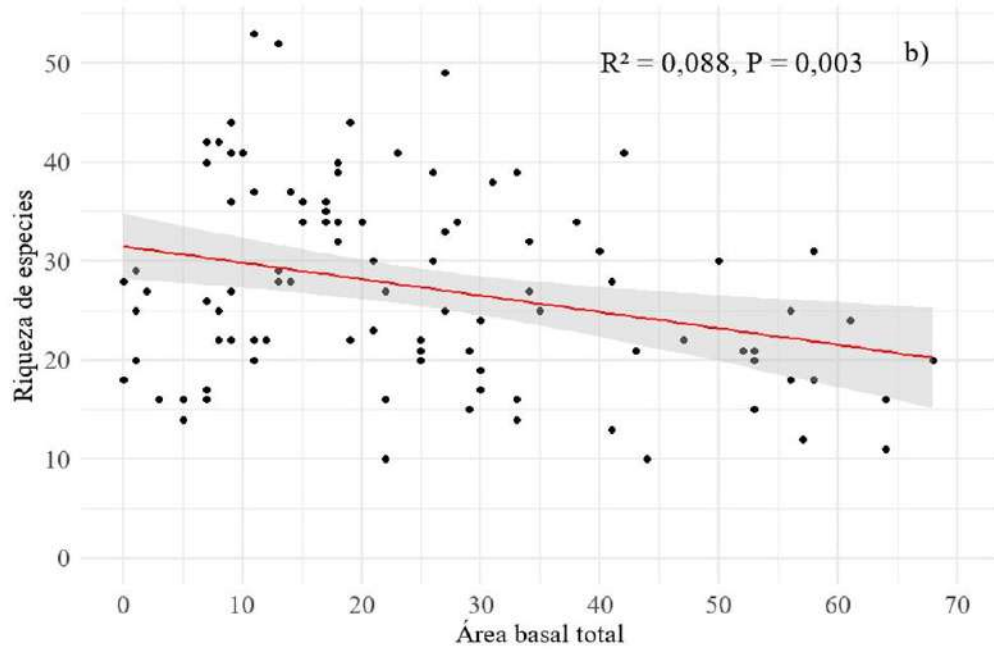
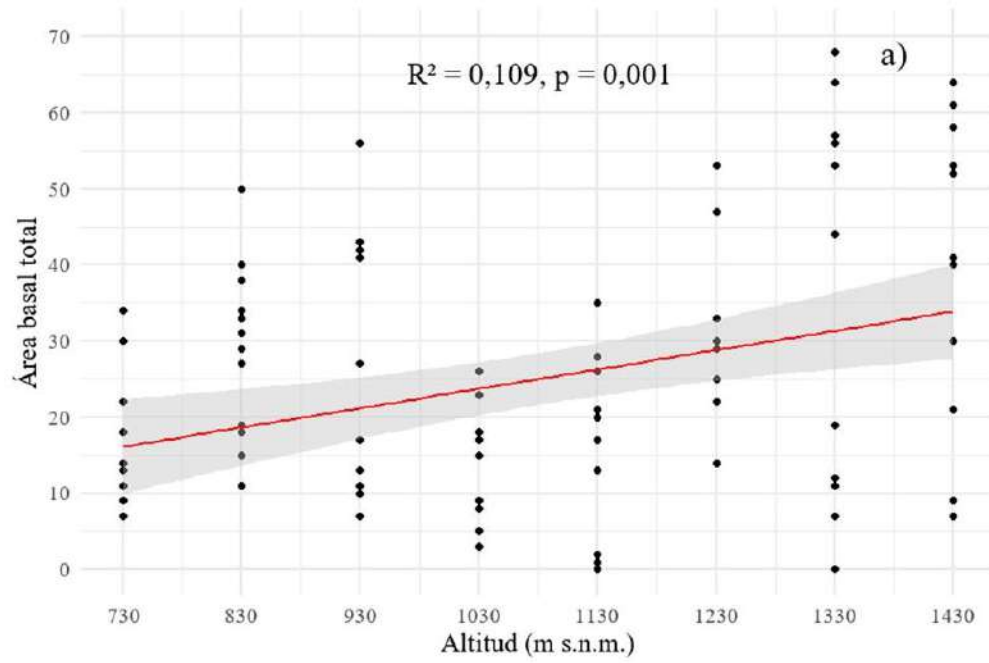


Orientación	0-90° (n=19)	90-180° (n=42)	180-270° (n=12)	270-360° (n=23)	p-valor
Riqueza	29,3±10,0b	29,3±11,5ab	28,9±6,5a	21,6±5,0b	0,012

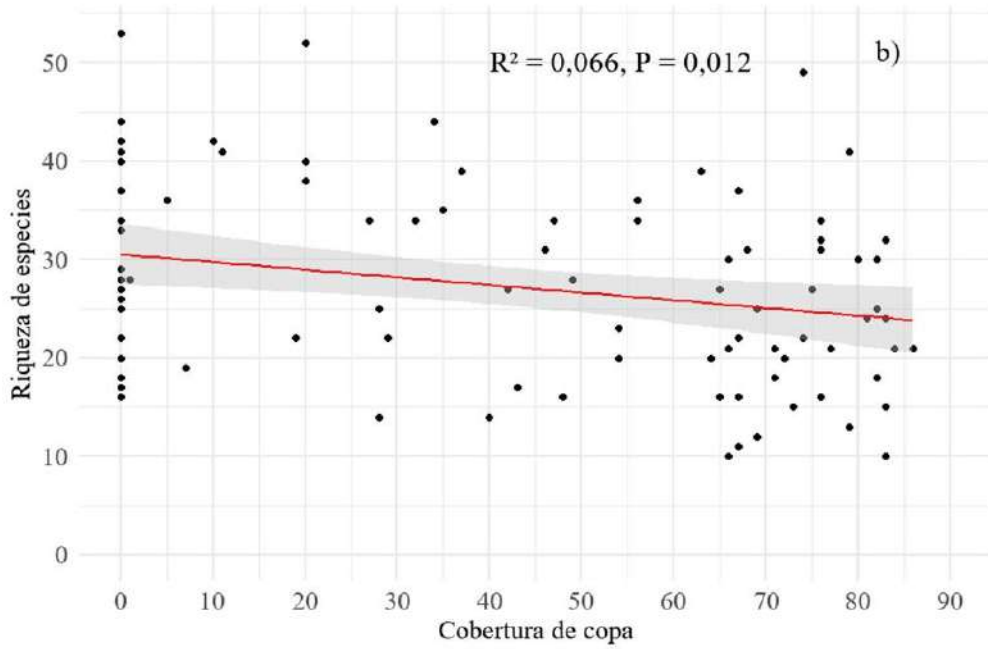
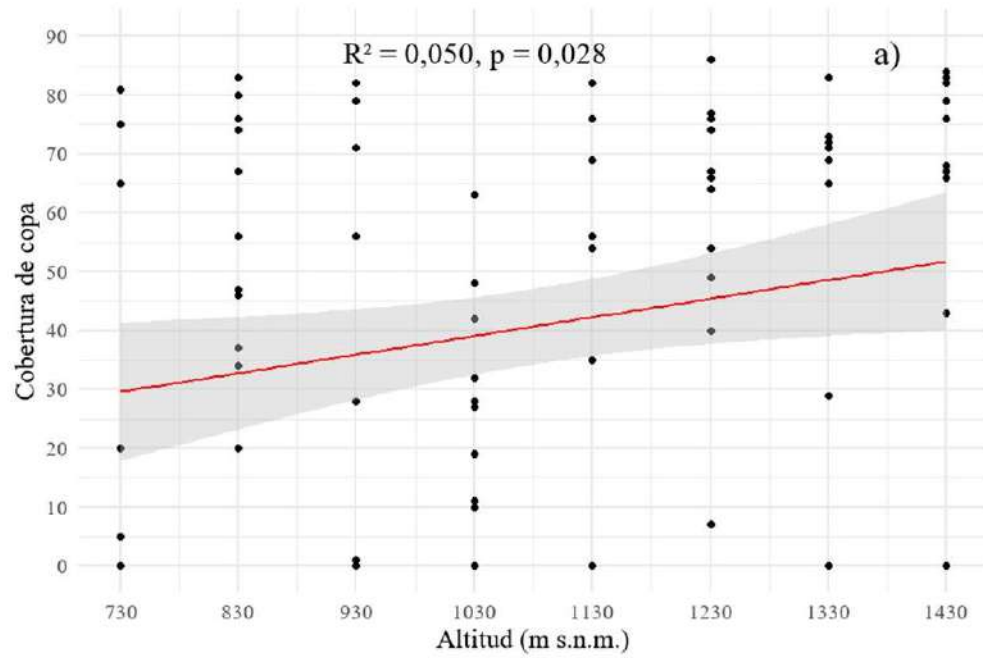
Anexo 5. Regresión lineal entre: (a) la altitud y la pendiente, y (b) la pendiente y la riqueza de especies, en el Parque Cuenca Andina.



Anexo 6. Regresión lineal entre: (a) la altitud y el área basal, y (b) el área basal y la riqueza de especies, en el Parque Cuenca Andina.



Anexo 7. Regresión lineal entre (a) la altitud y la cobertura de copa, y (b) la cobertura de copa y la riqueza de especies, en el Parque Cuenca Andina.



Anexo 8. Promedio y desviación estándar de la riqueza de especies y los factores biofísicos por altitud, en el Parque Cuenca Andina, con resultados de comparaciones post hoc (Prueba de Tukey), letras distintas indican diferencias significativas ($p > 0,05$).

Variables	Altitud								p-valor
	730	830	930	1030	1130	1230	1330	1430	
Riqueza de especies	38,1±9,3a	34,8±8,3ab	30,5±7,4abc	29,1±10,4abc	28,3±4,6bcd	19,1±4,6de	17,9±4,5e	21,3±6,7cde	<0,001
Orientación N			25,0±22,4a	49,7±20,9a	311,5±16,1b	272,5±132,1b	328,2±23,7b	303,0±28,7b	<0,001
Orientación S	135,5±24,6ab	152,7±40,9ab	148,2±25,8ab		225,7±24,6c	166,3±24,1b	126,3±13,4ab	115,8±6,5a	<0,001
Pendiente	4,7±4,0a	20,2±8,1c	13,8±8,5bc	9,5±4,5ab	14,9±7,2bc	11,4±7,3ab	14,0±6,9bc	11,3±7,1ab	<0,001
Área basal	16,2±8,7ab	28,8±11,4abc	25,1±16,8abc	12,1±7,5a	13,8±12,5ab	29,8±10,9abc	33,2±25,9bc	41,2±20,2c	<0,001
Cobertura copa	22,2±32,1a	58,6±21,6ab	26,4±35,1ab	28,6±22,0ab	31,0±34,4ab	60,6±21,2b	38,5±36,3ab	59,5±30,0ab	0,002