

Ecosistemas 30(1):2179 [Enero-Abril 2021] https://doi.org/10.7818/ECOS.2179

MONOGRÁFICO: Cambio Global y montañas

Editora: Susana Rodríguez-Echeverría

ARTÍCULO DE REVISIÓN



REVISTA CIENTÍFICA DE ECOLOGÍA Y MEDIO AMBIENTE

ISSN 1697-2473 Open access / CC BY-NC 3.0 disponible en www.revistaecosistemas.net

Calentamiento global y sus efectos en plantas de alta-montaña en Chile central: una revisión

Lohengrin A. Cavieres^{1,2,*} , Graciela Valencia^{1,2}, Carolina Hernández^{1,2}

- (1) Departamento de Botánica, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Concepción, Chile.
- (2) Instituto de Ecología y Biodiversidad-IEB, Santiago, Chile.
- * Autor de correspondencia: Lohengrin A. Cavieres [lcaviere@udec.cl]

> Recibido el 15 de febrero de 2021 - Aceptado el 23 de marzo de 2021

Cómo citar: Cavieres, L.A., Valencia, G., Hernández, C. 2021. Calentamiento global y sus efectos en plantas de alta-montaña en Chile central: una revisión. *Ecosistemas* 30(1): 2179. https://doi.org/10.7818/ECOS.2179

Calentamiento global y sus efectos en plantas de alta-montaña en Chile central: una revisión

Resumen: Los ecosistemas de alta montaña se caracterizan por condiciones climáticas rigurosas como bajas temperaturas, fuertes vientos y sustratos inestables. Por ello se les considera centinelas del cambio climático global. Muchos estudios se han desarrollado en diversas montañas del hemisferio norte donde, producto del cambio climático global, se han observado cambios en la distribución altitudinal de las especies, aumentos en la riqueza de especies, y una serie de efectos en distintos estados del ciclo de vida de las plantas (germinación, crecimiento, reproducción, etc.). Sin embargo, hay pocos estudios sobre el efecto en el reclutamiento de plántulas y la tasa de fotosíntesis de individuos. En esta revisión recopilamos los resultados que se han obtenido en estudios sobre el impacto del calentamiento sobre estos procesos en plantas de la zona de alta montaña de los Andes de Chile central. A diferencia de otras montañas, al estar ubicada en una zona con clima tipo mediterráneo, los veranos son secos lo que genera que las elevaciones bajas son cálidas y secas, y las altitudes mayores son frías y húmedas. Esto hace que a baja altitud los efectos del calentamiento sean por lo general perjudiciales sobre la supervivencia de plántulas y el proceso de fotosíntesis, ya que mayores temperaturas exacerban la sequía que caracteriza estas altitudes. En cambio, en altitudes mayores el aumento de la temperatura tiene efectos positivos sobre dichos procesos, aunque las respuestas son muy especie-especificas.

Palabras clave: Andes; cambio global; supervivencia de plántulas; fotosíntesis

Global warming effects on alpine plant species in the central Chilean Andes: a review

Abstract: High mountain ecosystems are characterised by harsh climatic conditions such as low temperatures, strong winds and unstable substrates. They are therefore considered sentinels of global climate change. Many studies have been carried out in various mountains in the northern hemisphere where, as a result of global warming, changes in the altitudinal distribution of species have been observed, increases in species richness, and a series of effects on different stages of the life cycle of plants (germination, growth, reproduction, etc.) have been reported. However, studies on the effects of warming on seedling recruitment and photosynthesis of established individuals are less numerous. In this review, we compiled the results of studies focused on the impact of warming on these processes carried out in alpine plants from Andes of central Chile. Unlike other mountains, the Andes of central Chile are located in an area with a Mediterranean-type climate. Thus, summers are dry, where lower elevations are hot and dry, whilst higher altitudes are cold and humid. This means that at low elevations the effects of warming are generally detrimental to seedling survival and photosynthesis, as higher temperatures exacerbate the drought that characterises these elevations. In contrast, at higher altitudes, higher temperatures have positive effects on these processes, although the responses are very species-specific.

Keywords: Andes; global change; seedling survival; photosynthesis

Introducción

Los ambientes de alta montaña son aquellos que se encuentran por sobre el límite altitudinal de crecimiento de los árboles (Körner 2003), y se caracterizan por presentar condiciones climáticas muy estresantes para la supervivencia y reproducción de las plantas (Billings y Mooney 1968; Billings 1974; Bliss 1971; Körner 2003). Las bajas temperaturas del aire y del suelo, los fuertes vientos, la corta duración de la estación de crecimiento y la escasez de nutrientes son las principales características de estos hábitats (Bliss 1985; Körner 2003). Dado que los factores abióticos, en especial la temperatura, son los principales determinantes de la estructura y dinámica de las comunidades de plantas en los ecosistemas de alta

montaña (Körner 2003), cualquier modificación de estos tendrá importantes consecuencias sobre diversos atributos y procesos tanto a nivel específico como comunitario (Körner 2000; 2003). Por lo anterior, se ha sugerido que los hábitats de alta-montaña están entre los ecosistemas más sensibles al cambio climático global (Seddon et al. 2016).

Varios estudios han documentado aumentos en las temperaturas durante los últimos siglos en distintos hábitats de alta montaña (ver revisiones de Beniston et al. 1997; Díaz y Bradley 1997; 2014; IPCC 2014). Por ejemplo, Díaz et al. (2014) reportan incrementos de hasta 2,0°C en la temperatura promedio de la zona de alta-montaña de la Sierra Nevada en California. Para la zona central de los Andes de Chile central Carrasco et al. (2005) reportan que la altitud

a la cual se produce la isoterma 0°C, y que marca la precipitación en formación de nieve, aumentó 200 m entre 1975 y 2001. Falvey y Garreaud (2009) reportan que la zona andina comprendida entre los 17°-37° de latitud sur ha experimentado tasas de calentamiento de 0.25°C por década, lo que junto a la dramática disminución de las precipitaciones (CR2 2015) han generado importantes descensos en la nieve acumulada en invierno, retroceso de glaciares, y disminución de la disponibilidad de agua en las cuencas de esta región (Borzkut et al. 2018).

Sin lugar a dudas estas nuevas condiciones generan efectos importantes sobre las plantas que habitan estas zonas de alta montaña, que han sido ampliamente estudiados desde diversas perspectivas. Por ejemplo, Lamprecht et al. (2018) reportan que la riqueza de especies en cumbres de los Alpes austriacos ha aumentado significativamente en los últimos 20 años, lo que está relacionado a la migración de especies de menores altitudes producto del calentamiento observado durante este período. Steinbauer et al. (2018), utilizando datos florísticos tomados durante el siglo XIX en 302 cumbres de montañas en toda Europa pudieron determinar que en general ha ocurrido un aumento en la riqueza de especies de plantas en las cumbres de las montañas europeas durante los últimos 100 años, y que estos cambios en riqueza están sorprendentemente sincronizados con el calentamiento observado en dichas zonas. Pauli et al. (2012) reporta que, si bien hay aumento de la riqueza de especies en las cumbres de montañas en Europa, esto ocurre fundamentalmente en las montañas húmedas (Alpes, Pirineos, Escandes) pues en las montañas mediterráneas, que presentan un clima seco durante el verano, ha existido una pérdida de especies. A través de experimentos in situ, mediante el uso de dispositivos de calentamiento pasivo que incrementan entre 2-4°C la temperatura ambiente, diversos estudios han evaluado los efectos del aumento de la temperatura ambiental en la tasa de crecimiento, biomasa, esfuerzo y éxito reproductivo, productividad, etc. de individuos ya establecidos (ver revisiones de Henry y Molau 1997; Arft et al. 1999; Rustad et al. 2001; Dormann y Woodin 2002; Elmendorf et al. 2011; 2015; Bjorkman et al. 2018). En general, se ha encontrado que el aumento de la temperatura favorece el crecimiento de varias especies, en especial de especies arbustivas, incrementándose la productividad de las comunidades, aunque hay mucha respuesta especie- o sitio-específica (ver Elmendorf et al. 2011). Sin embargo, estudios relacionados con el reclutamiento de nuevos individuos, y con aspectos ecofisiológicos de las especies han sido mucho menos estudiados (ver más adelante). Además, la gran mayoría de los pocos estudios sobre estas temáticas se han realizado en montañas del hemisferio norte. Por ello, el objetivo de esta revisión es analizar la evidencia disponible respecto a cómo el calentamiento global podría afectar el reclutamiento de nuevos individuos, así como el desempeño fotosintético de individuos adultos en especies de alta montaña de los Andes de Chile central.

A diferencia de las otras zonas de alta montaña donde se han estudiado los efectos de diferentes componentes del cambio climático global, la zona de los Andes de Chile central se caracteriza por presentar una estación de crecimiento (período libre de nieve) seca, lo cual genera escenarios donde las posibles consecuencias del aumento de la temperatura no son necesariamente las mismas que las predichas y documentadas para otras zonas. Por ejemplo, en los Andes de Chile central (30-37°S) existe un gradiente altitudinal de disponibilidad hídrica en el suelo, siendo esta disponibilidad mayor a medida que aumentamos en altitud (Cavieres et al. 2006; Piper et al. 2016). A través de experimentos de supervivencia de plántulas encontramos que la sequía estival es una gran limitante en el establecimiento de plántulas en altitudes bajas (Cavieres et al. 2006; 2007). Por lo tanto, si en este ambiente aumenta la temperatura ambiental entre 2-4°C, entonces habrá mayores demandas evaporativas tanto para las plantas como para el suelo, tornando el ambiente aún más seco. Esto sugiere que futuros aumentos en la temperatura tornarían los ambientes de altitudes bajas mucho más estresantes para el establecimiento de plántulas de lo que actualmente son. Por lo tanto, en los Andes de Chile central, aumentos asociados al calentamiento global del planeta podrían tener consecuencias negativas para las plantas. Estas consecuencias negativas podrían manifestarse en menor sobrevivencia de plántulas, menor tasa de fotosíntesis, menor crecimiento, menor reproducción, etc. En contraste, en altitudes mayores donde la principal limitante abiótica ya no es la disponibilidad de agua sino la temperatura, aumentos asociados al calentamiento global del planeta podrían tener consecuencias positivas para las plantas, tanto en aspectos relacionados con el reclutamiento de nuevos individuos como con el desempeño de individuos adultos.

Consecuencias del calentamiento sobre el reclutamiento

A pesar de que a comienzos de los 70's algunos autores postularon que, producto de la rigurosidad climática en ambientes alpinos, la reproducción vegetativa tendría ventajas frente a la reproducción sexual (Bliss 1971; Billings 1974), numerosos estudios han demostrado la importancia de la reproducción sexual en estos ambientes (Forbis 2003; Körner 2003). El reclutamiento de nuevos individuos producidos por la germinación de las semillas es una de las fases más críticas dentro del ciclo de vida de las plantas de alta montaña (Mooney et al. 1965; Chabot y Billing 1972; Cavieres et al. 2007). Varios estudios han establecido que la principal causa de mortalidad de plántulas en estos ambientes es la seguedad del suelo durante la estación de crecimiento (Bonde 1968; Bliss 1971; Bell y Bliss 1980; Forbis 2003). Aumentos de la temperatura ambiental pueden generar mayores niveles de evapotranspiración tanto del suelo como de las plántulas (Mooney et al. 1965; Chabot y Billings 1972), generando limitaciones en el crecimiento y supervivencia de las plántulas, especialmente en montañas donde la estación de crecimiento es seca (Ehleringer y Miller 1975).

Con el fin de evaluar cómo el aumento de temperatura puede afectar el reclutamiento de especies alto andinas, realizamos experimentos de supervivencia de plántulas dentro y fuera de OTC (siglas en inglés para "open top chambers", que son cámaras de acrílico de 1 m de diámetro, abiertas en su parte superior y en cuyo interior las plantas quedan expuestas a mayores temperaturas durante el día (Henry y Molau 1997)). Estos experimentos se realizaron a dos altitudes: 2800 m y 3600 m. En cada altitud se dispusieron 10 OTC, y al interior de cada una de ellas, tan pronto como se descubría el suelo de la nieve invernal se plantaron 10 individuos de las especies nativas Hordeum comosum, Phacelia secunda, Erigeron andicola y Astragalus looseri y de las exóticas Taraxacum officinale y Cerastium arvense. Como control, la misma cantidad de plántulas por especies se plantó en espacios entre la vegetación existente. Adicionalmente, a 2800 m se instalaron otras 10 OCT con sus respectivos controles en espacios entre la vegetación donde se plantaron plántulas de la misma forma antes descrita, pero en este caso todas las plántulas recibieron irrigación durante todo el verano a través de un sistema de riego por goteo. Para comparar las supervivencias dentro y fuera de OTC (con y sin riego a los 2800 m), se construyeron curvas de supervivencia con el método de Kaplan-Meier las que se compararon estadísticamente con la prueba de Cox-Mantel (Fox 1993). Los experimentos se realizaron durante varias temporadas en ambas elevaciones (Fig. 1 y 2), observándose importantes variaciones interanuales en la supervivencia de las diferentes especies. Los resultados de las comparaciones en la supervivencia de acuerdo a la prueba de Cox-Mantel se muestran la Tablas A1 y A2 del Apéndice. A 2800 m de altitud el aumento en temperatura con las OTC indefectiblemente disminuye aún más el pobre reclutamiento que existe en esta altitud tanto en las especies nativas como las exóticas (Fig. 1). Sin embargo, cuando se irrigó durante el verano se obtuvo un importante aumento en la supervivencia, indicando que la humedad del suelo es clave para el reclutamiento (Fig. 1). Cuando se aumenta la temperatura en condiciones de riego se mantiene una alta tasa de supervivencia, indicando que futuros aumentos de temperatura no tendrán efectos negativos si es que hay humedad en el suelo (Fig. 1). A 3600 m, en cambio, los resultados fueron menos claros, con marcados efectos especie-específicos e importantes diferencias entre tempora-

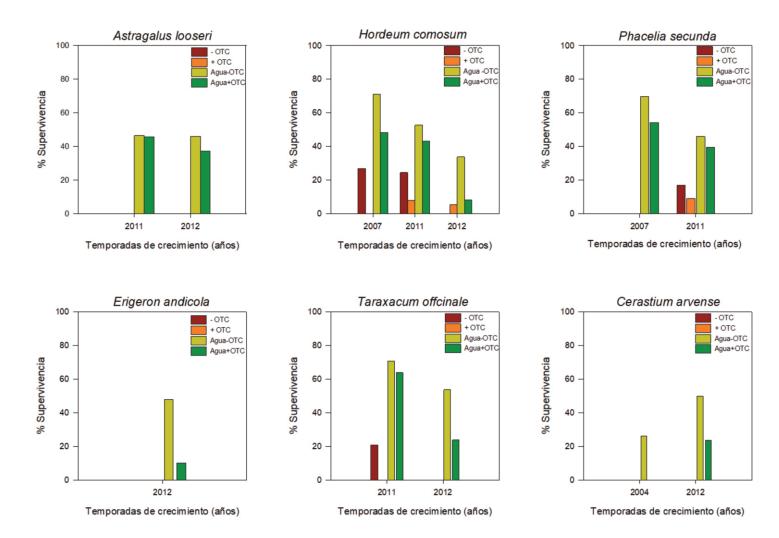


Figura 1. Supervivencia, según método de Kaplan-Meier, de plántulas de especies de la alta-montaña de Chile central durante diferentes temporadas de crecimiento en las que fueron plantadas a 2800 m de altitud en espacios abiertos (-OTC), en condiciones de aumento de la temperatura al interior de OTC (+OTC), en espacios abiertos que fueron irrigados (Agua-OTC), y al interior de OTC que fueron irrigadas (Agua+OTC). La ausencia de barra indica que no hubo supervivencia.

Figure 1. Final survival, according to Kaplan-Meier method, of seedlings of alpine species from the central Chilean Andes during different growing seasons planted at 2800 m elevation in open spaces (-OTC), in conditions of increased temperature inside OTC (+OTC), in open spaces that were irrigated (Water-OTC), and inside OTC that were irrigated (Water+OTC). The absence of bars indicates no survival.

das, aunque la respuesta más frecuente fue un efecto negativo del calentamiento sobre la supervivencia de especies nativas a 3600 m de altitud (Fig. 2). En consecuencia, el efecto negativo que tiene el aumento de la temperatura sobre la supervivencia de plántulas en los Andes de Chile central está fundamentalmente relacionado con la sequía que caracteriza a esta zona, donde aumentos de la temperatura aumentan aún más la sequía para esta etapa del ciclo de vida. De acuerdo a las proyecciones que se manejan para esta zona, el futuro se ve poco auspicioso ya que, dependiendo de las emisiones de gases a la atmósfera, se esperan aumentos de la temperatura media entre 1.5° a 3.5°C, con disminuciones en las precipitaciones de entre un 10 a 30% (Borzkurt et al. 2018).

Consecuencias del calentamiento sobre el desempeño fotosintético

En términos de capacidad fotosintética, las plantas de alta montaña no se diferencian de plantas de otros ambientes más benignos (Körner 2003). Sin embargo, una de las principales limitaciones para mantener un balance de carbono positivo en estos ambientes es la densidad de flujo fotónico (Körner y Diemer 1987; Körner 2003), producto de la gran cantidad de días nublados que se dan a altas elevaciones durante la época libre de nieve (Körner 2003). Si bien la temperatura *per se* no es una limitante de la fotosíntesis

pues las especies son capaces de fotosintetizar incluso a temperaturas foliares bajo cero, la duración del período apto para fotosintetizar (i.e., período libre de nieve) y la cantidad de tiempo con temperaturas cercanas al óptimo fotosintético pueden ser factores claves en determinar el crecimiento, la supervivencia y la reproducción de individuos en estos ambientes. Estas condiciones serían más frecuentes con aumentos en las temperaturas ambientales como las predichas para estos ambientes (1-4°C, Pauli et al. 2004).

En tundras árticas, mientras en algunos casos se han reportado aumentos en la fotosíntesis con el aumento de la temperatura ambiental (e.g. Welker et al. 1999; 2004), en otros no se observaron diferencias (Hobbie y Chapin 1998). Welker et al. (2004) sugieren que tales diferencias estarían determinadas por diferencias en la disponibilidad hídrica del suelo, tal como lo demuestran algunos estudios (e.g. Loik y Redar 2003; Loik et al. 2000). Por ejemplo, Loik et al. (2000) encontraron que la conductancia estomática y la tasa de fotosíntesis de *Erigeron speciosus* y *Artemisia tridentata* disminuyeron con el aumento de la temperatura, el que a su vez produjo una mayor desecación del suelo.

En tundras xéricas el aumento en la temperatura disminuiría la disponibilidad hídrica, lo cual desencadenaría menores niveles de conductancia estomática (gs), disminuyendo la captación de CO₂. Si a lo anterior le sumamos que aumentos en la temperatura ambiental también produciría aumentos en las tasas respiratorias, en

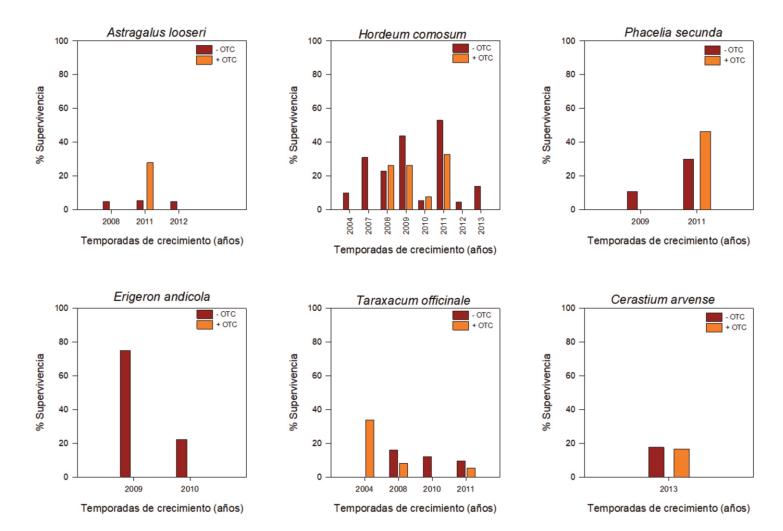


Figura 2. Supervivencia, según método de Kaplan-Meier, de plántulas de especies de la alta-montaña de Chile central durante diferentes temporadas de crecimiento en las que fueron plantadas a 3600 m de altitud en espacios abiertos (-OTC), en condiciones de aumento de la temperatura al interior de OTC (+OTC). La ausencia de barra indica no supervivencia.

Figure 2. Survival, according to the Kaplan-Meier method. of seedlings of alpine species from central Chilean Andes during different growing seasons planted at 3600 m elevation in open spaces (-OTC) and under increased temperature inside OTC (+OTC). The absence of bars indicates non-survival.

una tundra con baja disponibilidad hídrica el calentamiento global no aumentaría la fotosíntesis neta. Sanfuentes et al. (2012) encontraron que, a 2800 m de altitud en los Andes de Chile central, la tasa de asimilación de CO₂ (An) de la especie *Phacelia secunda* disminuyó en plantas creciendo dentro de OTCs en comparación a las plantas control. Además, la tasa de transpiración (E) y la conductancia estomática (gs) también fueron menores en plantas dentro de OTCs. A mayor altitud en cambio (3600 m), el aumento de la temperatura al interior de las OTCs tuvo efectos positivos sobre la fotosíntesis, con aumentos cercanos al 25% (Sanfuentes et al. 2012).

Mediciones del potencial hídrico del suelo indicaron que las plantas a 2800 m creciendo dentro de las OTCs experimentaban un descenso en la disponibilidad hídrica del suelo que varió entre un 36 y un 57% comparado con las plantas que crecieron sin calentamiento. En contraste, a mayor elevación no hubo diferencias en los potenciales hídricos del suelo entre OTCs y espacios abiertos, con valores cercanos a -0.3 MPa (Sanfuentes et al. 2012). Resultados similares, en relación con el efecto del calentamiento sobre la ganancia de carbono en *Phacelia secunda* a diferentes altitudes, fueron reportados por Hernández-Fuentes et al. (2015), donde nuevamente evidenciaron disminución de la tasa de fotosíntesis con calentamiento a 1600 y 2800 m de altitud, pero efectos positivos a 3600 m. Estos resultados nuevamente apuntan a consecuencias diferenciales del calentamiento sobre el desempeño de una misma especies diferentes elevaciones: mientras en altitudes

mayores el calentamiento afecta positivamente la ganancia de carbono, en altitudes menores la disminuye. Ambos estudios apuntan a que esta respuesta diferencial podría estar dada por la interacción entre el calentamiento y la disponibilidad de agua en el suelo. Para descartar esta interrogante, Hernández-Fuentes (2015) realizó un experimento donde se sometieron los individuos de Phacelia secunda de las elevaciones más bajas (1600 y 2800 m) a un experimento de calentamiento con riego por goteo durante el verano. Cuando la disponibilidad de agua en el suelo no fue un factor limitante, el calentamiento incrementó el crecimiento y el desempeño fotosintético en P. secunda en ambas elevaciones (Fig. 3). Además, se reportó que el efecto positivo del calentamiento bajo condiciones de riego fue mayor en la elevación más baja, lo que sugiere que las plantas de elevaciones bajas tienen una mayor capacidad de aclimatación al incremento en la temperatura que las plantas de mayor elevación, pero que sólo se manifiesta cuando no hay limitaciones hídricas (Fig. 3)

De acuerdo a los resultados anteriormente indicados se podría suponer que las plantas de menores altitudes podrían sufrir mayores daños en su aparato fotosintético que plantas que habitan mayores elevaciones, mostrando una mayor fotoinhibición a consecuencia del calentamiento global. La fotoinhibición ocurre cuando la energía lumínica absorbida por la hoja es mayor que la que efectivamente puede ser utilizada en la fijación de carbono, generándose daño al aparato fotosintético (Demmig-

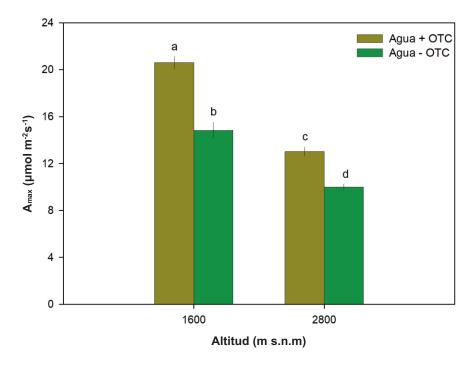


Figura 3. Tasa máxima de fotosíntesis en hojas de <u>Phacelia secunda</u> a 1600 y 2800 m de altitud creciendo en espacio abiertos con irrigación (-OTC+Agua) y OTCs con irrigación (+OTC+Agua). Los valores indican promedio ± EE (n=5). Las letras indican diferencias significativas de acuerdo a un ANDEVA. Datos de Hernández-Fuentes (2015).

Figure 3. Maximum photosynthetic rate in leaves of <u>Phacelia secunda</u> growing in open spaces with irrigation (-OTC+Water) and OTCs with irrigation (+OTC+Water) at 1600 and 2800 m elevation. Values are mean ± SE (n=5). Different letters indicate significant differences according to an ANOVA. Data from <u>Hernández-Fuentes</u> (2015).

Adams y Adams 1992). Sin embargo, las plantas que habitan ambientes extremos como las zonas de alta montaña presentan una serie de mecanismos de fotoprotección como la disipación de energía térmica relacionada con el apagamiento no fotoquímico (NPQ) y el ciclo de las Xantofilas (Björkman y Demmig-Adams 1995), así como también la regulación de los centros de reacción del fotosistema II (Loik et al. 2000). El alza de la temperatura en altitudes mayores podría disminuir la presión de excitación del PSII, ya que en estas regiones la presión de excitación del PSII está impuesta por baja temperatura combinada con episodios de alta intensidad lumínica (Germino y Smith 2000; Cui et al. 2006). Entonces, un alza de la temperatura favorecería que gran parte de la energía absorbida sea utilizada en la fijación de carbono, disminuyendo la incidencia de fotoinhibición en las plantas de altitudes mayores (Fu et al. 2015; Amagai y Kudo 2019).

El estudio de la cinética de relajación del apagamiento no fotoquímico (NPQ) entrega información clave respecto a la presencia y magnitud de fotoinhibición en plantas, donde la magnitud de la componente lenta de relajación del NPQ (NPQs) se ha propuesto como un indicador de fotoinhibición (Walters y Horton 1991). Por lo tanto, debiera detectarse un aumento en la componente de relajación lenta del NPQ (NPQs) en las plantas de altitudes menores a causa del aumento de temperatura y déficit hídrico, mientras que NPQs disminuiría en las plantas de zonas más altas. Tanto a plantas de P. secunda de 2800 m como de los 3600 m de altitud creciendo dentro y fuera de OTC se les realizaron curvas de respuesta a luz (rango de intensidades lumínicas entre 0 y 2000 µmol m⁻²s⁻¹) de las tasas de transporte de electrones (ETR) tanto del fotosistema I (PSI) como del fotosistema II (PSII), y de la capacidad de disipación de energía NPQ a dos temperaturas: 20°C y 36°C. Estas temperaturas corresponden a la temperatura máxima que se alcanza fuera y dentro de las OTC, respectivamente. Se determinó la susceptibilidad al fotodaño estudiando la cinética de relajación del NPQ en oscuridad después de un tratamiento fotoinhibitorio (2000 µmol de fotones m-²s⁻¹ por aprox. 40 min) de acuerdo a la metodología descrita por Bravo et al. (2007), con lo cual se obtuvieron las componentes de relajación rápida (NPQf) asociada al ciclo de las xantofilas y disipación del exceso de energía, y la componente de relajación lenta (NPQs asociada a fotodaño). En plantas ubicadas a 2800 m de altitud, la tasa de transporte de electrones del PSII mostró diferencias significativas entre las plantas que crecieron dentro y fuera de OTC (Fig. 4), siendo la tasa máxima de ETRII aproximadamente un 39% mayor en las plantas que crecieron fuera de las OTC. Al realizar esta misma medición a 36°C, en cambio, no se encontraron diferencias significativas en ETR II (Fig. 4). Sin embargo, al comparar ETR II máximo de plantas fuera de OTC a las dos temperaturas de medición, encontramos que hay una disminución de un 35.4 % en las plantas expuestas a altas temperaturas. En plantas de 2800 m de altitud, al medir los componentes del apagamiento no fotoquímico a 20°C, no se encontraron diferencias significativas en la componente fotoinhibitoria ni en la componente de relajación lenta (NPQf) con el crecimiento de las plantas en las OTC (Fig. 5). Sin embargo, cuando estas mediciones se realizaron a 36°C, se encontraron diferencias significativas solo en la disipación térmica (NPQf), siendo esta mayor en las plantas que permanecieron fuera de OTC (Fig. 5). Estos resultados sugieren que las plantas de esta altitud expuestas a mayor temperatura con las OTC acondicionarían su aparato fotosintético para responder a temperaturas superiores, mientras que las plantas fuera de las OTC serían menos plásticas. No obstante, esta capacidad de las plantas dentro de las OTC para mejorar su desempeño a temperaturas más altas se ve restringida por una limitación de la fotosíntesis impuesta por mecanismos estomáticos que evitan la excesiva evapotranspiración manteniendo el balance hídrico de las plantas a pesar de las diferencias microambientales impuestas por la OTC tal como mencionamos anteriormente. En plantas creciendo a 3600 m en cambio no hubo ninguna diferencia significativa respecto a ETR II medido a 20 y 36°C (Fig. 5). No obstante, a 20°C la componente fotoinhibitoria (NPQs) fue mayor en las plantas que crecieron fuera de las OTC, aunque en ambos casos el valor de NPQs fue bajo. En las mediciones realizadas a 36°C, en cambio, no se encontraron diferencias significativas en NPQf ni en NPQs (Fig. 5). Estos resultados refuerzan los hallazgos realizados con las mediciones en terreno, donde el calentamiento no tiene efectos importantes a 3600 m.

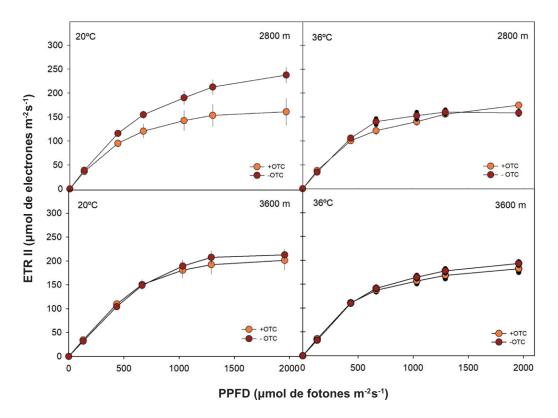


Figura 4. Tasa de transporte de electrones del PSII medido a 20°C y a 36°C en plantas de <u>Phacelia secunda</u> creciendo dentro y fuera de OTC a 2800 (Paneles superiores) y 3600 (Paneles inferiores) m s.n.m. Los valores son promedio de 5 réplicas, en donde las barras son el error estándar de los datos. Datos de <u>Hernández-Fuentes</u> (2015).

Figure 4. PSII electron transport rate measured at 20°C and 36°C in <u>Phacelia secunda</u> plants growing inside and outside OTC at 2800 (upper panels) and 3600 (lower panels) m elevation. Values are mean of 5 replicates and bars are standard errors. Data from <u>Hernández-Fuentes</u> (2015).

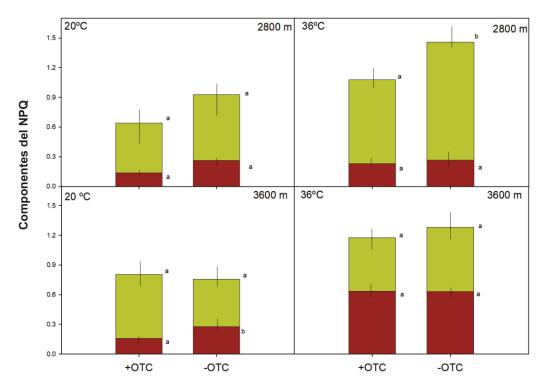


Figura 5. Componentes del apagamiento no-fotoquímico (NPQ) en plantas de <u>Phacelia secunda</u> dentro y fuera de OTC instaladas a 2800 y 3600 m s.n.m. Componente fotoinhibitoria de relajación lenta NPQs (barra roja) y componente de relajación rápida NPQf (barra verde), medidas a 20°C y 36°C y 1800 µmol de fotones m² s¹. Los valores son promedio de 5 réplicas y las barras error indican el error estándar. Las letras indican diferencias significativas según un ANOVA seguido de una prueba a posteriori de Tukey. Datos de Hernández-Fuentes (2015).

Figure 5. Non-photochemical quenching (NPQ) components in <u>Phacelia secunda</u> plants growing inside and outside OTC at 2800 and 3600 m elevation. Slow-relaxing photoinhibitory component NPQs (red bars) and fast-relaxing component NPQf (green bars), measured at 20°C and 36°C and 1800 μmol photons m² s¹. Values are mean of 5 replicates and error bars indicate the standard error. Letters indicate significant differences according to an ANOVA followed by a Tukey a posteriori test. Data from Hernández-Fuentes (2015).

Conclusiones

Por sus características ambientales, donde predominan las bajas temperaturas, los ambientes de alta montaña son muy sensibles a los aumentos de temperatura, y por lo tanto son considerados centinelas del calentamiento global. El cómo responden las especies de alta montaña a los aumentos de temperatura ha sido un foco de investigación muy activo en las últimas décadas, donde los estudios de las respuestas ecofisiólogicas de estas especies a los aumentos de temperatura son claves para determinar al grado de resiliencia y eventual adaptación a las nuevas condiciones ambientales. Los Andes de Chile central se caracterizan por presentar una estación de libre de nieve, que es la estación favorable para el desarrollo de la vegetación, que es seca en las altitudes menores. En consecuencia, las especies que habitan estas montañas deben hacer frente a bajas temperaturas y seguía. ¿Cómo el calentamiento global, que además para esta zona se pronostica que conllevará aumentos en los niveles de seguía, afectará a estas especies? Los estudios desarrollados a distintas altitudes y con diferentes especies indican que, en general, las plantas que habitan altitudes bajas se verán expuestas a mayores niveles de sequía y que esto conllevará una menor reproducción, menores tasas de reclutamiento y menores niveles de fotosíntesis. Por lo tanto, el calentamiento global tendrá efectos muy negativos para gran parte de las especies que habitan en estas altitudes. Sólo si el aumento de la temperatura fuese acompañado de un aumento de precipitaciones en la época estival, estas especies podrían no verse afectadas en forma negativa por el calentamiento global. No obstante, llama la atención la alta resistencia que presentan algunas especies para seguir realizando fotosíntesis a temperaturas muy altas y extremos niveles de seguía. Para las plantas que habitan las partes más altas de la cordillera, el calentamiento global parece tener efectos positivos ya que por lo general aumenta la tasa de fotosíntesis, el crecimiento y el reclutamiento. No obstante, el aumento de la temperatura disminuye la tolerancia al congelamiento lo que las haría más vulnerables a heladas extremas. La presencia de especies que son capaces de generar condiciones micro-ambientales menos estresantes que su entorno son claves para la mantención de la diversidad en estos ambientes extremos. La alta capacidad de resistencia al estrés y resiliencia que presentan estas especies las tornan aún más importantes en mantener la diversidad y estabilidad de estos ecosistemas frente a los futuros aumentos de la temperatura. Por lo tanto, a través del estudio detallado de las respuestas ecofisiológicas de las especies de los Andes chilenos podremos ser capaces de tener mayores certezas respecto a las posibles consecuencias del cambio global sobre estos frágiles ecosistemas.

Contribución de los autores

Lohengrin Cavieres: Conceptualización, Revisión bibliografía, Redacción – Revisión y edición. Graciela Valencia: Análisis de datos, Gráficas, Redacción – Revisión y edición.

Carolina Hernández-Fuentes: Análisis de datos, Gráficas, Redacción – Revisión y edición.

Financiación

CONICYT PIA CCTE AFB170008.

Referencias

- Amagai, Y., Kudo, G. 2019. Responses of photochemical efficiency and shoot growth of alpine dwarf-pine *Pinus pumila* to experimental warming, shading, and defoliation in Japan. *Alpine Botany* 129(1): 43-52.
- Arft, A.M., Walker, M.D., Gurevitch, J., Alatalo, J.M., Bret-Harte, M.S., Dale, M., Diemer, M., et al. 1999. Responses of tundra plants to experimental warming: meta-analysis of the international tundra experiment. *Ecological Monographs* 69: 491-511.

- Bell, L.K., Bliss, L.C. 1980. Plant reproduction in a high arctic environment. *Arctic Alpine Research* 12: 1-10.
- Beniston, M., Diaz, H.F., Bradley, R.S. 1997. Climatic change at high elevation sites: an overview. *Climatic Change* 36: 233-251.
- Billings, W.D. 1974. Arctic and alpine vegetation: plant adaptation to cold summer climates. En: Ives, J.D., Barry R.D. (eds.) *Arctic and Alpine Environments*, pp. 403-443. Methuen, Londres, Reino Unido.
- Billings, W.D., Mooney, H.A. 1968. The Ecology of Arctic and Alpine Plants. *Biological Reviews* 43: 481-529
- Björkman, O., Demmig Adams, B. 1995. Regulation of photosynthetic light energy capture, conversation, and dissipation in leaves of higher plants. En: Schulze, E.-D., Caldwell, M.M. (eds.), *Ecophysiology of photosynthesis*, pp 17-47. Springer-Verlag, New York, Estados Unidos.
- Bjorkman, A.D., Myers-Smith, I.H., Elmendorf, S.C., Normand, S., Rüger, N., Beck, P.S., et al. 2018. Plant functional trait change across a warming tundra biome. *Nature* 562: 57-62.
- Bliss, L.C. 1971. Artic and Alpine plant life cycles. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2: 405-438
- Bliss, L.C. 1985. Alpine. En: Billings, W.D., Mooney, H.A. (eds.) *Physiological Ecology of North American Plant Terrestrial Communities*, pp 41-65. Chapman and Hall, New York, Estados Unidos.
- Bonde, E.K. 1968. Survival of Seedlings of An Alpine Clover (*Trifolium Nanum* Torr.). *Ecology* 49(6):1193-1195.
- Bozkurt, D., Rojas, M., Boisier, J.P., Valdivieso, J. 2018. Projected hydroclimatic changes over Andean basins in central Chile from downscaled CMIP5 models under the low and high emission scenarios. *Climatic Change* 150: 131-147.
- Bravo, L.A., Saavedra-Mella, F.A., Vera, F., Guerra, A., Cavieres, L.A., Ivanov, A.G., Huner, N.P.A., Corcuera, L. 2007. Effect of cold acclimation on the photosynthetic performance of two ecotypes of *Colobanthus quitensis* (Kunth) Bartl.. *Journal of Experimental Botany* 58(13): 3581–3590.
- Carrasco, J.F., Casassa. G., Quintana, J. 2005. Changes of the 0°C isotherm and the equilibrium line altitude in central Chile during the last quarter of the 20th century. *Hydrological Sciences–Journal–des Sciences Hydrologiques* 50(6): 933-948.
- Cavieres, L.A., Badano, E.I., Sierra-Almeida, A., Gómez-González, S., Molina-Montenegro, M. 2006. Positive interactions between alpine plant species and the nurse cushion plant Laretia acaulis do not increase with elevation in the Andes of central Chile. *New Phytologist* 169(1): 59-69.
- Cavieres, L.A., Badano, E.I., Sierra-Almeida, A., Molina-Montenegro, M.A. 2007. Microclimatic modifications of cushion plants and their consequences for seedling survival of native and non-native herbaceous species in the high Andes of Central Chile. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 39 (2): 229–236.
- Centro de Ciencia del Clima y la Resiliencia (CR)2. 2015. *Informe a la Nación. La megasequía 2010-2015: Una lección para el futuro*. Chile, Noviembre 2015. Disponible en: http://www.cr2.cl/wp-content/uploads/2015/11/informe-megasequia-cr21.pdf
- Chabot, B.F., Billings, W.D. 1972. Origins and ecology of the Sierran alpine flora and vegetation. *Ecological Monographs* 42: 163-199.
- Cui, X., Niu, H., Wu, J., Gu, S., Wang, Y., Wang, S., et al. 2006. Response of chlorophyll fluorescence to dynamic light in three alpine species differing in plant architecture. *Environmental and Experimental Botany* 58: 149-157.
- Demmig-Adams, B., Adams, W. 1992. Photoprotection and other responses of plants to high light stress. *Annual Review Plant Physiology Plant Molecular Biology* 43: 599-626.
- Díaz, H.F., Bradley, R.S. 1997. Temperature variations during the last century at high elevation sites. *Climate Change* 36: 253-279.
- Diaz, H.F., Bradley, R.S., Ning, L. 2014. Climatic Changes in Mountain Regions of the American Cordillera and the Tropics: Historical Changes and Future Outlook. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 46: 735-743.
- Dormann, C.F., Woodin, S.J. 2002. Climate change in the Arctic: using plant functional types in a meta-analysis of field experiments. *Functional Ecology* 16: 4-17.
- Ehleringer, J., Miller, P.C. 1975. Water relations of selected plant species in the alpine tundra, Colorado. *Ecology* 56: 370-380.
- Elmendorf, S.C., Henry, G.H.R., Hollister, R.D., Bjork, R.G., Bjorkman, A.D., Callaghan, T.V., Collier, L.S. et al. 2011. Global assessment of experimental climate warming on tundra vegetation: heterogeneity over space and time. *Ecology Letters* 15: 164–175.

- Elmendorf, S.C., Henry, G.H., Hollister, R.D., Fosaa, A.M., Gould, W.A., Hermanutz, L., et al. 2015. Experiment, monitoring, and gradient methods used to infer climate change effects on plant communities yield consistent patterns. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112: 448-452.
- Falvey, M., Garreaud, R. 2009. Regional cooling in a warming world: Recent temperature trends in the SE Pacific and along the west coast of subtropical South America (1979-2006). *Journal of Geophysical Research* 144: 1-16.
- Forbis, T.A. 2003. Seedling demography in an alpine ecosystem. *American Journal of Botany* 90: 1197-1206.
- Fox, G. A. 1993. Failure-time analysis: emergence, flowering, survivorship, and other waiting times. En: Scheiner, S. Gurevitch, J. (eds.) *Design and Analysis of Ecological Experiments*, pp. 253-289. Chapmann and Hall, New York, Estados Unidos.
- Fu, G., Shen, Z.X., Sun, W., Zhong, Z.M., Zhang, X.Z., Zhou, Y.T. 2015. A meta-analysis of the effects of experimental warming on plant physiology and growth on the Tibetan Plateau. *Journal of Plant Growth Regulation* 34: 57-65.
- Germino, M.J, Smith, W. K. 2000. High resistance to low-temperature photoinhibition in two alpine, snowbank species. *Physiologia Plantarum* 110: 89–95
- Henry, G.H.R., Molau, U. 1997. Tundra plants and climate change: the International Tundra Experiment (ITEX). Global Change Biology 3: 1-9.
- Hernández-Fuentes, C. 2015. Fotosíntesis y fotoprotección en Phacelia secunda: efectos del aumento de la temperatura y disponibilidad hídrica del suelo a lo largo de un gradiente altitudinal de los Andes de Chile.

 Tesis doctoral. Área Botánica, Universidad de Concepción, Concepción Chile
- Hernández-Fuentes, C., Bravo, L.A., Cavieres, L.A. 2015. Conductancia hidráulica foliar y vulnerabilidad a la cavitación disminuyen con la altitud en *Phacelia secunda* J.F. Gmel. (Boraginaceae). *Gayana Botanica* 72(1): 84-93.
- Hobbie, S.E., Chapin III, S.F. 1998. The response of tundra plant biomass, aboveground production, nitrogen, and CO₂ flux to experimental warming. *Ecology* 79: 1526-1544.
- IPCC 2014. Cambio climático 2014: Informe de síntesis. Contribución de los Grupos de trabajo I, II y III al Quinto Informe de Evaluación del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático [Equipo principal de redacción, R.K. Pachauri y L.A. Meyer (eds.)]. IPCC, Ginebra, Suiza. Disponible en: https://www.ipcc.ch/site/assets/uploads/2018/ 02/SYR AR5 FINAL full es.pdf
- Körner, C. 2000. The alpine life zone under global change. *Gayana Botanica* 57: 1-17.
- Körner, C. 2003. Alpine Plant Life (2nd ed). Springer, Berlín, Alemania.
- Körner, C., Demoraes, J.A.P.V. 1979. Water potential and diffusion resistance in alpine cushion plants on clear summer days. *Oecologia Plantarum* 14:109-120.

- Körner, C., Diemer, M. 1987. In situ photosynthetic responses to light, temperature and carbon dioxide in herbaceous plants from low and high altitude. *Functional Ecology* 1: 179-194.
- Lamprecht, A., Semenchuk, P.R., Steinbauer, K., Winkler, M., Pauli, H. 2018. Climate change leads to accelerated transformation of high-elevation vegetation in the central Alps. *New Phytologist* 220: 447–459.
- Loik, M.E., Redar, S.P. 2003. Freezing tolerance and cold acclimation for seedlings of Artemisia tridentata along an elevation gradient. Journal of Arid Environments 54:769-782.
- Loik, M.E., Redar, S.P., Hartes, J. 2000. Photosynthetic responses to a climate-warming manipulation for contrasting meadow species in the Rocky Mountains, Colorado, USA. *Functional Ecology* 14: 166-175.
- Mooney, H.A., Hillier, R.D., Billings, W.D. 1965. Transpiration rates of alpine plants in the Sierra Nevada of California. *American Midland Naturalist* 74: 375-386.
- Pauli, H., Gottfried, M., Dirnböck, T., Dullinger, S., Grabherr, G. 2004. Assessing the long-term dynamics of endemic plants at summit habitats. En: Nagy L, Grabherr G, Körner C, Thompson DBA (Eds.) Alpine Biodiversity in Europe. Ecological Studies 167, pp 195-207. Springer, Berlin, Alemania.
- Pauli, H., Gottfried, M., Dullinger, S., Abdaladze, O., Akhalkatsi, M., Benito Alonso, J.L., Coldea, G. et al. 2012. Recent plant diversity changes on Europe's mountain summits. *Science* 336(6079):353-355.
- Piper, F., Vinegla, B., Linares, J.C., Camarero, J.J., Cavieres, L.A., Fajardo, A. 2016. Mediterranean and temperate treelines are controlled by different environmental drivers. *Journal of Ecology* 104: 691–702.
- Rustad, L.E., Campbell, J.L., Marion, G.M., Norby, J.R., Mitchell, M.J., Hartley, A.E., et al. 2001. A meta-analysis of the response of soil respiration, net nitrogen mineralization, and aboveground plant growth to experimental ecosystem warming. *Oecologia* 126: 543-562.
- Sanfuentes, C., Sierra-Almeida, A., Cavieres, L.A. 2012. Efecto del aumento de la temperatura en la fotosíntesis de una especie alto-andina en dos altitudes. *Gayana Botanica* 69(1): 37-45.
- Seddon, A.W.R., Macias-Fauria, M., Long, P.R., Benz, D., Willis, K.J. 2016. Sensitivity of global terrestrial ecosystems to climate variability. *Nature* 531: 229-232.
- Steinbauer, M.J., Grytnes, J.A., Jurasinski, G. Kulonen, A., Lenoir, J., Pauli, H., Rixen, C., et al. 2018. Accelerated increase in plant species richness on mountain summits is linked to warming. *Nature* 556: 231-234.
- Walters, R.G., Horton, P. 1991. Resolution of components of non-photochemical chlorophyll fluorescence quenching in barley leaves. *Photosynthesis Research* 27:121–133.
- Welker, J.M., Brown, K.B., Fahnestock, J.T. 1999. CO₂ flux in arctic and alpine dry tundra: comparative field responses under ambient and experimentally warmed conditions. *Arctic and Antarctic Alpine Research* 31: 272-277.
- Welker, J.M., Fahnestock, J.T., Henry, G.R.H., O'Dea, K.W., Chimners, R.A. 2004. CO₂ exchange in three Canadian High Arctic ecosystems: response to long-term experimental warming. *Global Change Biology* 10: 1981-1995.

Apéndice

Tabla A1. Prueba de Cox-Mantel de supervivencia plántulas de especies de la alta-montaña de Chile central durante diferentes temporadas de crecimiento en las que fueron plantadas a 2800 m de altitud. Condiciones experimentales: en espacios abiertos (-OTC), en condiciones de aumento de la temperatura al interior de OTC (+OTC), en espacios abiertos que fueron irrigados (Agua-OTC), y al interior de OTC que fueron irrigadas (Agua+OTC). NS = sin diferencias significativas; *** = P < 0.01.

Table A1. Cox-Mantel test for seedlings survival of alpine plant species from central Chile during different growing seasons when planted at 2800 m altitude. Experimental conditions: in open spaces (-OTC), in conditions of increased temperature inside OTC (+OTC), in open spaces that were irrigated (Water-OTC), and inside OTC that were irrigated (Water+OTC). NS = no significant difference; *** = P<0.01.

Astragalus looseri	-OTC	+OTC	Agua -OTC	Agua +OTC	-OTC	+OTC	Agua -OTC	Agua +OTC
	2011	2011	2011	2011	2012	2012	2012	2012
-OTC 2011		-1.52NS	-5.72***	-8.23***				
+OTC 2011			-4.81***	-7.37***				
Agua -OTC 2011				-1.86 NS				
Agua +OTC 2011								
-OTC 2012								
+OTC 2012								
Agua -OTC 2012								-0.98 NS
Agua +OTC 2012								

Hordeum comosum	-OTC 2007	+OTC 2007	Agua -OTC 2007	Agua +OTC 2007	-OTC 2011	+OTC 2011	Agua -OTC 2011	Agua +OTC	-OTC	+OTC 2012	Agua -OTC 2012	Agua +OTC 2012
	2007	2007	2007	2007	2011	2011	2011	2011	2012	2012	2012	2012
-OTC 2007		8.77***	2.30 NS	3.70***								
+OTC 2007			-4.39***	-3.86***								
Agua -OTC 2007				1.49 NS								
Agua +OTC 2007												
-OTC 2011						6.80***	-4.29***	-3.53***				
+OTC 2011							-10.11***	-8.92***				
Agua -OTC 2011								0.47 NS				
Agua +OTC 2011												
-OTC 2012										-4.40***	3.57***	-0.99 NS
+OTC 2012											0.85 NS	5.64***
Agua -OTC 2012												-3.42***
Agua +OTC 2012												

Phacelia secunda	-OTC 2007	+OTC 2007	Agua -OTC 2007	Agua +OTC 2007	-OTC 2011	+OTC 2011	Agua -OTC 2011	Agua +OTC 2011
-OTC 2007		3.98***	-10.58***	-7.96***				
+OTC 2007			-12.27***	-9.47***				
Agua -OTC 2007				1.93 NS				
Agua +OTC 2007								
-OTC 2011						1.59 NS	-8.31***	-8.99***
+OTC 2011							-9.76***	-10.59***
Agua -OTC 2011								-0.25 NS
Agua +OTC 2011								

Erigeron andicola	-OTC 2012	+OTC 2012	Agua -OTC 2012	Agua +OTC 2012
-OTC 2012				
+OTC 2012				
Agua -OTC 2012				-4.90***
Agua +OTC 2012				

Continuación Tabla A1. Tabla A1 Continuation.

Taraxacum officinale	-OTC 2011	+OTC 2011	Agua -OTC 2011	Agua +OTC 2011	-OTC 2012	+OTC 2012	Agua -OTC 2012	Agua +OTC 2012
-OTC 2011		4.45***	-7.31***	-7.77***				
+OTC 2011			-11.11***	-11.65***				
Agua -OTC 2011				-0.29 NS				
Agua +OTC 2011								
-OTC 2012								
+OTC 2012								
Agua -OTC 2012								-4.12***
Agua +OTC 2012								

Cerastium arvense	-OTC 2004	+OTC 2004	Agua -OTC 2004	Agua +OTC 2004	-OTC 2012	+OTC 2012	Agua -OTC 2012	Agua +OTC 2012
-OTC 2004			9.75***					
+OTC 2004								
Agua -OTC 2004								
Agua +OTC 2004								
-OTC 2012								
+OTC 2012								
Agua -OTC 2012								-3.79***
Agua +OTC 2012								

Tabla A2. Prueba de Cox-Mantel de supervivencia plántulas de especies de la alta-montaña de Chile central durante diferentes temporadas de crecimiento en las que fueron plantadas a 3600 m de altitud. Condiciones experimentales: en espacios abiertos (-OTC), en condiciones de aumento de la temperatura al interior de OTC (+OTC). NS = sin diferencias significativas; *** = P < 0.01; ** = P < 0.05.

Table A2. Cox-Mantel test for seedlings survival of alpine plant species from central Chile during different growing seasons when planted at 2800 m altitude. Experimental conditions: in open spaces (-OTC), in conditions of increased temperature inside OTC (+OTC), in open spaces that were irrigated (Water-OTC), and inside OTC that were irrigated (Water+OTC). NS = no significant difference; *** = P<0.01.

Astragalus looseri	-OTC 2008	+OTC 2008	-OTC 2011	+OTC 2011	-OTC 2012	+OTC 2012
-OTC 2008		-3.54***				
+OTC 2008						
-OTC 2011				-6.73***		
+OTC 2011						
-OTC 2012						-1.86 NS
+OTC 2012						

Hordeum comosum	-OTC 2004	+OTC 2004	-OTC 2007	+OTC 2007	-OTC 2008	+OTC 2008	-OTC 2009	+OTC 2009	-OTC 2010	+OTC 2010	-OTC 2011	+OTC 2011	-OTC 2012	+OTC 2012
-OTC 2004		-3.54***												
+OTC 2004														
-OTC 2007				-4.64***										
+OTC 2007														
-OTC 2008						1.58 NS								
+OTC 2008														
-OTC 2009								-1.62 NS						
+OTC 2009														
-OTC 2010										3.45***				
+OTC 2010														
-OTC 2011												3.00***		
+OTC 2011														
-OTC 2012														0.70 NS
+OTC 2012														
-OTC 2013														
+OTC 2013														

Phacelia secunda	-OTC 2009	+OTC 2009	-OTC 2011	+OTC 2011
-OTC 2009		-3.54***		
+OTC 2009				
-OTC 2011				-0.69 NS
+OTC 2011				

Erigeron andicola	-OTC 2009	+OTC 2009	-OTC 2010	+OTC 2010
-OTC 2009		4.32***		
+OTC 2009				
-OTC 2010				3.12***
+OTC 2010				

Continuación Tabla A2. Tabla A2 Continuation.

Taraxacum officinale	-OTC 2004	+OTC 2004	-OTC 2008	+OTC 2008	-OTC 2010	+OTC 2010	-OTC 2011	+OTC 2011
-OTC 2004		-2.86***						
+OTC 2004								
-OTC 2008				2.74***				
+OTC 2008								
-OTC 2010						-1.64 NS		
+OTC 2010								
-OTC 2011								1.72 NS
+OTC 2011								

Cerastium arvense	-OTC 2012	+OTC 2012
-OTC 2012		0.72 NS
+OTC 2012		