



Fundación
Miguel Lillo
Tucumán
Argentina

doi

Gnetales y Polypodiales asociadas a bosques y arbustales de *Polylepis tarapacana* (Rosaceae, Sanguisorbeae) en el Altiplano jujeño (Argentina): riqueza y cobertura en gradientes geográficos, topográficos y de estructura forestal

Gnetales and Polypodiales associated with *Polylepis tarapacana* forests and shrublands (Rosaceae, Sanguisorbeae) in the highlands of Jujuy (Argentina): richness and cover in geographic, topographic and forest structure gradients

Germann, Federica¹; Rocio L. Arcidiacono²; Victoria L. López¹⁻³; Juan M. Cellini^{1*}

¹ Laboratorio de Investigaciones en Maderas (LIMAD), Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, Universidad Nacional de La Plata (FCyF-UNLP). Diagonal 113 # 469, B1904DPS, La Plata, Buenos aires, Argentina.

² Laboratorio de Recursos Agroforestales, Centro Austral de Investigaciones Científicas (CADIC), Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Ushuaia, Tierra del Fuego, Argentina.

³ Centro Científico Tecnológico La Plata, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, (CCT La Plata – CONICET) Buenos Aires, Argentina.

* Autor correspondiente: <jmc@agro.unlp.edu.ar>

Resumen

Este estudio tuvo como objetivo cuantificar la cobertura y riqueza de Gnetales y Polypodiales dentro de los bosques y arbustales de *P. tarapacana* en el Altiplano Jujeño, y analizar cómo las variables geográficas, topográficas, climáticas y de estructura forestal influyen en su distribución y abundancia. Se relevaron la cobertura y riqueza de Gnetales y Polypodiales y la latitud, longitud, elevación, pendiente, exposición y estructura forestal, mientras que la temperatura media anual y pre-

► Ref. bibliográfica: Germann, F.; Arcidiacono, R. L.; López, V. L.; Cellini, J. M. 2025. *Gnetales y Polypodiales* asociadas a bosques y arbustales de *Polylepis tarapacana* (Rosaceae, Sanguisorbeae) en el Altiplano jujeño (Argentina): riqueza y cobertura en gradientes geográficos, topográficos y de estructura forestal. *Lilloa* 62 (2): 645-671. doi: <https://doi.org/10.30550/j.lil/2135>

► Recibido: 6 de marzo 2025 – Aceptado: 18 de agosto 2025 – Publicado: 7 de noviembre 2025.

► URL de la revista: <http://lilloa.lillo.org.ar>



OPEN ACCESS

► Esta obra está bajo una Licencia Creative Commons Atribución – No Comercial – Sin Obra Derivada 4.0 Internacional.

cipitación media anual (PMA) fueron tomadas de datos satelitales. La mayor riqueza de especies se encontró entre los 4160 y 4728 m snm. Se identificaron siete especies, donde *Ephedra chilensis* (Ephedraceae, Gnetales) y *Argyrochosma nivea* (Pteridaceae, Polypodiales) presentaron la mayor frecuencia y cobertura. La riqueza de especies se correlacionó positivamente con la PMA. Tres especies mostraron relaciones significativas entre la cobertura y los factores ambientales: *Physematium pallidum* (Woodsiaceae) presentó mayor cobertura en el norte, disminuyendo con el aumento de la altura media dominante. *Argyrochosma nivea* y *Cheilanthes squamosa* (Pteridaceae) mostraron una mayor cobertura a mayor PMA. Los bosques y arbustales de *P. tarapacana* en Argentina albergan una comunidad vegetal distintiva, lo que resalta su importancia para la conservación de la biodiversidad. Los diferentes rangos de elevación, frecuencia y cobertura sugieren adaptaciones ecológicas específicas. Se enfatiza la necesidad de estrategias de conservación que consideren las necesidades ambientales únicas de estas especies y su dependencia de factores como la precipitación.

Palabras clave: Altoandina; elevación; helechos; precipitación; vegetación andina.

Abstract

This study aimed to quantify the cover and species richness of Gnetales and Polypodiales within *Polylepis tarapacana* forests and shrublands in the Altiplano of Jujuy, analyzing how geographic, topographic, climatic, and forest structure variables influence their distribution and abundance. The cover and richness of Gnetales and Polypodiales were surveyed alongside latitude, longitude, elevation, slope, aspect, and forest structure, while mean annual temperature and mean annual precipitation (MAP) were obtained from satellite data. The highest species richness was recorded between 4160 and 4728 m asl. A total of seven species were identified, with *Ephedra chilensis* (Ephedraceae, Gnetales) and *Argyrochosma nivea* (Pteridaceae, Polypodiales) showing the highest frequency and cover. Species richness was positively correlated with MAP. Three species exhibited significant relationships between cover and environmental factors: *Physematium pallidum* (Woodsiaceae) had greater tree cover in the north, which decreased with increasing mean dominant tree height. *Argyrochosma nivea* and *Cheilanthes squamosa* (Pteridaceae) showed greater cover in areas with higher MAP. The *P. tarapacana* forests and shrublands in Argentina host a distinctive plant community, underscoring their importance for biodiversity conservation. Variations in elevation ranges, frequencies, and cover values suggest specific ecological adaptations. The findings highlight the need for conservation strategies that account for the unique environmental needs of these species and their dependence on factors such as precipitation.

Keywords: Altiplano; Andean vegetation; elevation; ferns; precipitation.

INTRODUCCIÓN

La Ecorregión Altoandina en la Provincia de Jujuy en el noroeste argentino, ocupa las altas cumbres de la Cordillera de los Andes, por encima de 4300 m snm (Cabrera, 1968; Morello *et al.*, 2012). Su vegetación es una combinación de especies con características asociadas al xerofitismo extremo, bajas temperaturas y fuertes vientos (Morello *et al.*, 2012). Son frecuentes los arbustos rastreros y las plantas en cojín o en placas adosadas al suelo (Oyarzabal *et al.*, 2018), donde las adaptaciones a las características extremas del ambiente generan un gran desarrollo subterráneo, hojas pequeñas, presencia de resinas, estomas protegidos y tricomas (Morello *et al.*, 2012). En esta Ecorregión y en la Ecorregión Puneña por encima de los 4160 m snm, la única especie de porte arbóreo es *Polylepis tarapacana* Phil., *Rosaceae* (Luebert y Gajardo, 2005; Navarro, 2011; Morello *et al.*, 2012), caracterizada por formar parches de bosques y arbustales monoespecíficos (López *et al.*, 2023). Esta comunidad alberga una gran diversidad de plantas herbáceas (Seibert, 1993; Hensen, 1995; López y Cellini, 2022), debido a su estructura relativamente abierta, extendiéndose en forma discontinua sobre las faldas y cumbres de los cerros, con una cobertura media del sotobosque del 20% (Luebert y Gajardo, 2005; López *et al.*, 2020). Estas plantas del sotobosque cumplen un rol fundamental en el mantenimiento de las funciones y estructura forestal, contribuyendo a la biodiversidad, generando interacciones con las fases tempranas de la regeneración, determinando el ciclo de nutrientes y respondiendo a los disturbios antrópicos y naturales (Gilliam, 2007). Asimismo, estas especies presentan diversas formas de crecimiento (Ramsay y Oxley, 1997; Carilla *et al.*, 2018; López *et al.*, 2023) como arbustos (órdenes Asterales Lindl., Rosales Perleb, Lamiales Bromhead y Gnetales Luer), subarbustos, cespitosas, plantas en cojín y hierbas (órdenes Asterales, Lamiales, Cornales Link y Polypodiales Link), entre otras.

Los órdenes Gnetales y Polypodiales presentan una escasez de estudios efectuados en la región altoandina jujeña. Dentro del orden Gnetales, *Ephedra* L. presenta la mayor cantidad de especies de *Ephedraceae* Dumort., que se encuentran entre las pocas gimnospermas adaptadas a ambientes áridos y semiáridos (Hollander *et al.*, 2010), son perennes, dioicas y en general presentan formas de crecimiento arbustivas en un rango de elevación que varía desde bajo el nivel del mar (Valle de la Muerte en California y el área del Mar Muerto) hasta aproximadamente 5000 m snm en los Andes (Ickert-Bond y Renner, 2016). El polen de *Ephedra* spp. se transporta largas distancias, lo que proporciona una explicación de su amplia distribución (Maher, 1964). Este rasgo obedece a la capacidad del polen de hidratarse y rehidratarse gracias a su morfología particular, lo que permite una adaptación para dispersarse alcanzando largos recorridos en ambientes áridos (Rudall y Rice, 2019). Algunas especies del género *Ephedra* son utilizadas en medicina tradicional (Abourashed *et al.*, 2003; Stohs y Badmaev, 2016; López y Cellini, 2022).

En Argentina este género se encuentra representado por varias especies, presentándose en diversas elevaciones de la región Puneña (Hunziker y Novara, 1998), como en la Provincia de Monte, Patagónica y Dominio Chaqueño, incluso varias especies habitan zonas montañosas desde Ecuador hasta Argentina, hallándose mayormente en laderas y mesetas de cerros (Hunziker y Novara, 1998). Dentro de la Ecorregión Altoandina en la Provincia de Jujuy, la única especie de Gnetales es *Ephedra chilensis* C. Presl.

El orden Polypodiales abarca más del 80% de las especies de helechos actuales. Se desarrollan en zonas tropicales, subtropicales y templadas del mundo, aunque se pueden hallar varias especies en hábitats con baja humedad, ya sea en ecosistemas semiáridos como también en lugares con baja capacidad de retención de agua, como rocas (Hietz, 2010).

En este orden la tolerancia a la sequía se logra mediante adaptaciones en la absorción y pérdida de agua, su almacenamiento y la tolerancia a la desecación, curvatura de las hojas y prevención de la sequía mediante la caída de hojas en la estación seca (Hietz, 2010). Se los puede encontrar en sitios con refugios abióticos (e.g. debajo de rocas que proporcionan sombra). En cuanto al orden Gnetales, su adaptación a regiones áridas y tolerancia a la sequía también se asocia a adaptaciones fisiológicas y a una mayor eficiencia en el uso del agua, como la presencia de estomas hundidos en los géneros *Ephedra* y *Welwitschia* (Rudall y Rice, 2019).

Estas adaptaciones muestran que ambos órdenes son más frecuentes de lo que se pensaba inicialmente en ambientes áridos gracias a una dispersión eficiente, refugios de elevación, adaptaciones fisiológicas y la presencia de refugios abióticos locales (Anthelme et al., 2011). En contraste con las regiones tropicales húmedas, donde la máxima riqueza de helechos se encontró en elevaciones medias (Kluge y Kessler, 2006), en ambientes desérticos aumenta la riqueza de helechos por encima de los 1500 m snm (Arana et al., 2011).

El orden Polypodiales en la Ecorregión Altoandina en la Provincia de Jujuy se puede encontrar representado por las siguientes familias: *Pteridaceae* E.D.M. Kirchn., *Aspleniaceae* Newm. y *Woodsiaceae* Herter, pertenecientes al grupo funcional hierbas (Cabrera, 1957). Hasta el momento no se ha cuantificado la presencia de Gnetales y Polypodiales en la Ecorregión Altoandina de Jujuy ni en formaciones forestales de *P. tarapacana* en la República Argentina. Se desconoce si existe una abundancia de especies sectorizada en distintas regiones de su distribución o a lo largo del gradiente de elevación en el que se desarrollan estos bosques y arbustales. Asimismo, el estudio de la distribución de helechos es un tema poco estudiado, siendo escasos los trabajos que abordan esta temática. Es por esto que el objetivo de este trabajo fue determinar la distribución y cuantificar la cobertura y riqueza de Gnetales y Polypodiales en bosques y arbustales de *P. tarapacana*, en gradientes topográficos, climáticos y de estructura forestal en la Ecorregión Altoandina.

En particular, el estudio tuvo los siguientes objetivos específicos: a) clasificar las especies de Gnetales y Polypodiales encontradas dentro de bosques y arbustales de *P. tarapacana* según elevación, frecuencia y cobertura, b) analizar la riqueza y la cobertura de los órdenes Gnetales y Polypodiales observados a lo largo de su distribución, en gradientes geográficos, topográficos, climáticos y de estructura forestal y c) relacionar la cobertura y riqueza de cada especie hallada, perteneciente a los órdenes Gnetales y Polypodiales, en particular, respecto de variables geográficas, topográficas, climáticas y de estructura forestal de *P. tarapacana*. Esta información permitirá establecer lineamientos de manejo adecuados para estos recursos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se realizó en la Ecorregión Altoandina en la Provincia de Jujuy ($22^{\circ}04' - 23^{\circ}40' \text{ S}$ a $66^{\circ}46' - 65^{\circ}49' \text{ O}$) (Fig. 1), caracterizada por un clima frío, seco y ventoso (Morello *et al.*, 2012). Presenta una marcada variación estacional en cuanto a la precipitación (concentrada en los meses de verano) (Garreaud *et al.*, 2003) en forma de nieve y granizo, y una leve estacionalidad en cuanto a la temperatura. La precipitación media anual se encuentra entre 100 y 500 mm (Garreaud *et al.*, 2003; Vuille y Keimig, 2004), mientras que la temperatura media anual puede hallarse entre 0 y 4 °C, con una marcada amplitud térmica diaria de 25 °C (Cuyckens *et al.*, 2016). El criterio de separar bosques de arbustales se basa en la definición de “bosque” del MDL del Protocolo de Kioto, que lo define como un área con una cobertura de “árboles” mínima de 10 a 30%, siendo un “árbol” una planta que puede alcanzar una altura de más de 2 m (UNFCCC, 2002). Entre los 4160 a 5000 m snm de esta región, se encuentran los bosques y arbustales de *P. tarapacana* formando parches poco densos y dispersos, (Cuyckens *et al.*, 2016; López *et al.*, 2022), presentándose en laderas de exposición norte en la mayoría de los casos (López *et al.*, 2022). *Polylepis tarapacana* es la especie que forma bosques y arbustales a mayor elevación sobre el nivel del mar (Kessler y Schmidt-Lebuhn, 2006; Renison *et al.*, 2013; Cuyckens *et al.*, 2016; López *et al.*, 2023, 2025). Debido al uso de las comunidades locales para combustible (Renison *et al.*, 2013) esta especie se considera ‘casi amenazada’ (near threatened [NT], IUCN, 2020).

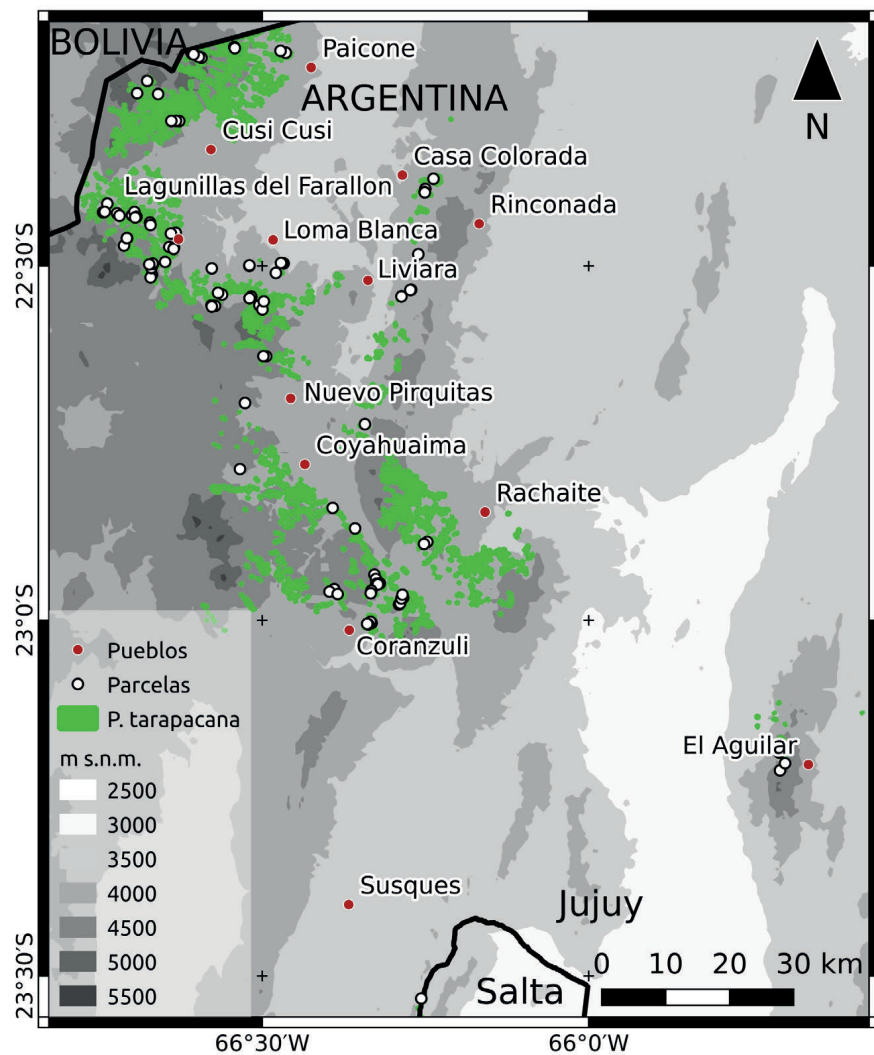


Fig. 1. Ubicación de las parcelas de muestreo y zonas de distribución de bosques y arbustales de *Polylepis tarapacana*.

Fig. 1. Location of sampling plots and distribution areas of *Polylepis tarapacana* forests and shrublands.

Instalación de parcelas de estructura forestal

Se trabajó con bosques y arbustales de *P. tarapacana* dentro de su distribución en Argentina (López *et al.*, 2022) (Fig. 2). Se relevaron bosques y arbustales dentro de un gradiente de exposición, elevación, pendiente y cobertura forestal. Se instalaron un total de 96 parcelas compuestas por dos subunidades rectangulares con un lado en común y de superficie variable, debido a la gran heterogeneidad de densidades de estas formaciones para describir la estructura arbórea horizontal (Fig. 1) (López *et al.*, 2023). Cada subunidad presenta dimensiones particulares (en ancho y largo) que se ajustaron a un total mínimo de 20 individuos de *P. tarapacana* de distintas clases de tamaño: 1) individuos iguales o mayores a 1,3 m de altura (A) y 2) individuos entre 0,2 y menos de 1,3 m (Ar) (Figura 3).



Fig. 2. Fotografía de parcela de estructura forestal a 4555,1 m snm, 33° de pendiente, altura media dominante de 213.7 cm y diámetro a la base de 8.6 cm. Foto: Victoria Lien López.

Fig. 2. Photograph of a forest structure plot at 4555,1 m a.s.l., with a slope of 33°, an average dominant height of 213.7 cm, and a basal diameter at base of 8.6 cm. Photo: Victoria Lien López.

Las superficies de las parcelas se corrigieron por la pendiente del terreno mediante la siguiente fórmula: $\text{Superficie corregida} = \text{Superficie} \times \cos(\text{pendiente en grados})$ lo que aseguró que los puntos de inicio y finalización de la parcela compartieran la misma elevación (Prodan *et al.*, 1997). En cada parcela se midió el diámetro en la base (DAB) en cm y la altura de cada árbol en cm.

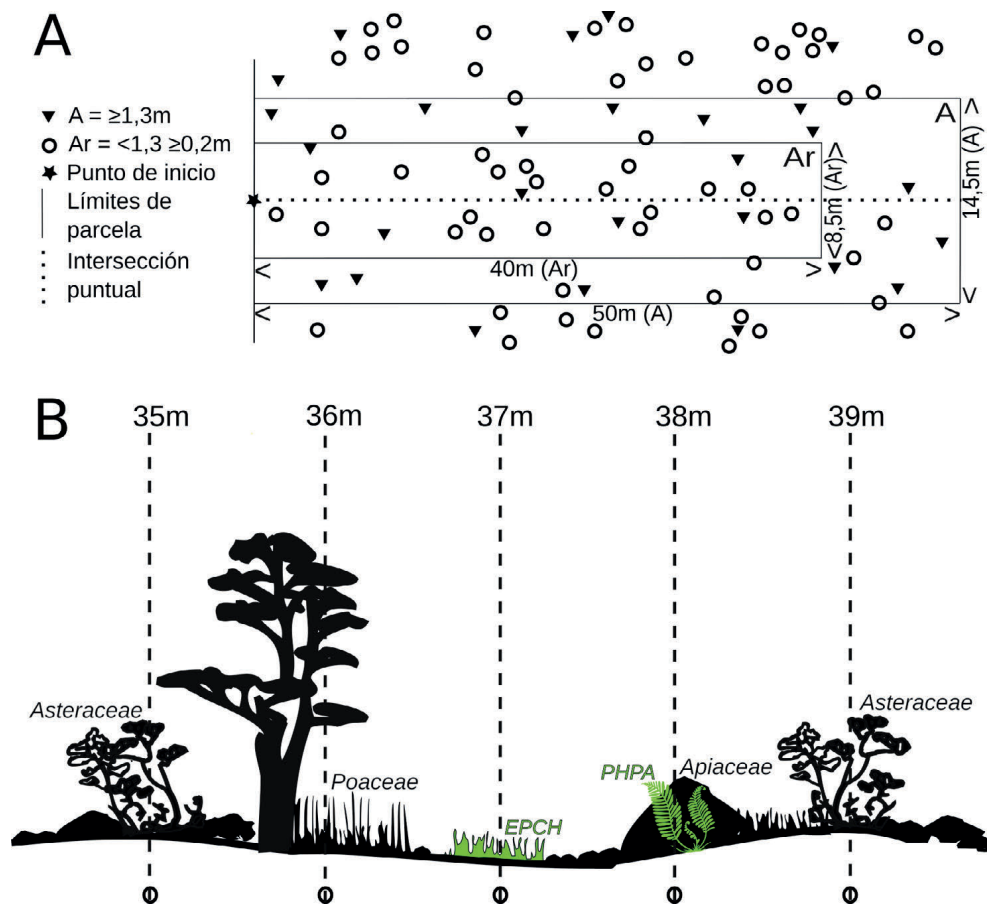


Fig. 3. A) Grafico de las parcelas de estructura forestal y de intersección puntual para determinar cobertura y frecuencia de plantas de sotobosque, donde A: Árboles presentes en parcelas de superficie variable con individuos iguales o mayores a 1,3 m de altura; Ar: Arbustos presentes en parcelas de superficie variable con individuos entre 0,2 y menos de 1,3 m de altura. B) Método de intersección puntual en transecta de 50 m para determinar la riqueza y la cobertura de Gnetales y Polypodiales. EPCH: *Ephedra chilensis*, PHPA: *Physematum pallidum*.

Fig. 3. A) Diagram of forest structure plots and point-intercept sampling used to determine understory plant cover and frequency. A: Trees present in variable-area plots with individuals equal to or taller than 1.3 m; Ar: Shrubs present in variable-area plots with individuals between 0.2 m and less than 1.3 m in height. B) Point-intercept method along a 50 m transect to assess species richness and cover of Gnetales and Polypodiales. EPCH: *Ephedra chilensis*, PHPA: *Physematum pallidum*.

Muestreo de plantas del sotobosque

El muestreo de plantas de sotobosque se realizó a lo largo de una transecta de 50 m de largo, a partir del punto central del lado compartido de la parcela de estructura forestal (Fig. 3). A lo largo de esta transecta se realizaron las observaciones a intervalos de 1 m (50 puntos de muestreo por transecta) siguiendo el método de intersección puntual (Matteucci y Colma, 1982) (Fig. 3). En cada uno de los 50 puntos de muestreo se registraron las especies de Gnetales y Polypodiales presentes, y del resto de especies su familia botánica.

A su vez, se elaboró un inventario general de especies de Gnetales y Polypodiales y del resto de especies su familia botánica en una franja de 1 m de ancho a lo largo de la transecta, con el fin de registrar aquellas especies que no fueron observadas en la intersección puntual. Los censos se realizaron durante los meses de verano (diciembre a marzo) debido a que es más probable encontrar plantas bien desarrolladas y con las estructuras reproductivas necesarias para su identificación. La determinación de las plantas se realizó en conjunto con el herbario SI del IBODA (Instituto Botánico Darwinion), donde quedaron depositados los ejemplares. El grupo funcional al que pertenecen las especies de Gnetales y Polypodiales se determinó mediante la clasificación de Ramsay y Oxley (1997) adaptado por Carilla *et al.* (2018): arbustos y hierbas erectas, así como su estado de conservación (IUCN, 2020).

Determinación de variables geográficas, topográficas, climáticas y de estructura forestal

Para cada parcela se determinaron los factores geográficos (latitud, longitud), topográficos (elevación, pendiente y orientación), factores climáticos de bases de datos satelitales (temperatura y precipitación) y de estructura forestal (diámetro en la base promedio y altura media dominante). La latitud y longitud (en grados y décimas de grados), y la elevación (en m snm) se midieron en cada parcela con un dispositivo de geoposicionamiento global (GPS), mientras que la pendiente en grados se midió con un clinómetro (pendiente - °) y la orientación con una brújula en grados. La orientación en grados se convirtió utilizando la función coseno y seno en dos variables: norte-sur (ExN) y este-oeste (ExE). Los valores del seno varían de -1 (oeste) a 1 (este), mientras que los valores del coseno de -1 (sur) a 1 (norte), para realizar los análisis (López *et al.*, 2023). A raíz de la falta de acceso a datos de estaciones meteorológicas en esta Ecorregión se utilizaron bases de datos satelitales de precipitación y temperatura con una resolución de 1 km² por píxel. Los factores climáticos incluyeron la temperatura media anual (TMA - °C) y la precipitación media anual (PMA - mm año⁻¹) para el período 1970-2000, tomados de World Clim (Fick y Hijmans, 2017).

Con los datos de DAB y altura de cada individuo por parcela se calculó el DAB promedio por parcela y la altura media dominante (AMD - cm) por parcela, con el promedio de los tres individuos más altos de cada parcela (Assmann, 1970).

Análisis de datos

La riqueza de Gnetales y Polypodiales del sotobosque se calculó a través del conteo de especies observadas en cada parcela de intersección puntual y en el inventario general. La cobertura total de cada especie de Gnetales y Polypodiales se calculó sumando el número de ocurrencia y multiplicando por dos para estimar la cobertura en porcentaje (%). Para completar la estimación, se asignó el 0,1% de cobertura a cada especie encontrada en el inventario general (Pérez Flores *et al.*, 2019; López y Cellini, 2022). Esta metodología permite incluir especies de baja cobertura y frecuencia en el análisis. La suma de coberturas de todas las especies presentes en la parcela corresponde a cobertura total en porcentaje (López, 2024). La frecuencia se calculó como el porcentaje de parcelas en las que se halló la especie respecto al número total de parcelas del inventario (96), es decir que, si una especie se encuentra en 24 parcelas, la frecuencia será 25%. La cobertura total se calculó como la suma de coberturas (en porcentaje) en relación al número de parcelas total (96 parcelas).

Las diferencias de composición florística de las especies se calcularon mediante un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) empleando el paquete “vegan” (Oksanen *et al.*, 2022) en el software R y considerando la cobertura de cada familia botánica en porcentaje para cada una de las 96 parcelas. Se identificaron los dos ejes de variación (eje 1 y 2) y se elaboró una matriz con los resultados por parcela, donde se seleccionaron las variables que explicaron significativamente los ejes 1 y/o 2 para ser utilizadas posteriormente en una regresión lineal múltiple. Estas variables seleccionadas se relacionaron con el porcentaje de cobertura y riqueza de especies de Gnetales y Polypodiales del sotobosque mediante regresiones lineales múltiples, analizando la pendiente (β) y p-valor.

RESULTADOS

Las 96 parcelas instaladas presentaron una amplia heterogeneidad en variables geográficas y topográficas (e.g. ubicación, elevación, pendiente y exposición), donde el rango N-S de la distribución de parcelas fue de 156 km y 61 km en O-E, resultando una superficie total de 9516 km². Las parcelas se instalaron en un gradiente de elevación de 789,1 m, lo que implica el relevamiento de bosques y arbustales de *P. tarapacana* tanto en la Ecorregión Altoandina como en las zonas de elevaciones superiores de la Ecorregión Puna. Las exposiciones en las que se desarrollan estos bosques y arbustales varían, registrándose distintas exposiciones de este a oeste como de norte a sur, así como pendientes de 0 a 43°. A su vez, los bosques y arbustales presentaron estructuras forestales contrastantes en DAB y AMD, representando la diversidad de tamaños de los ejemplares hallados tanto en bosques como arbustales (Tabla 1).

Tabla 1. Valores mínimos, máximos, promedios y desvíos estándar de las variables geográficas, topográficas, climáticas y de estructura forestal de bosques y arbustales de *P. tarapacana* estudiados en comunidades vegetales del Altoandino de Jujuy, Argentina.

Table 1. Minimum, maximum, mean, and standard deviation values used for the geographic, topographic, climatic, and forest structure variables of *Polylepis tarapacana* forests and shrublands studied in High Andes plant communities of the of Jujuy, Argentina.

Variable	Mínimo	Máximo	Promedio	Desvío estándar
Latitud (°)	-23,5317	-22,190	-22,6029	0,28
Longitud (°)	-66,7435	-65,6991	-66,4745	0,21
Elevación (m s.n.m.)	4160,2	4952,2	4541,8	153,5
Pendiente (°)	0,0	43,0	21,4	9,9
Exposición Este*	-0,99	0,99	0,18	0,62
Exposición Norte**	-0,95	1,00	0,62	0,43
Temperatura media anual (°C)	2,73	7,47	5,49	0,89
Precipitación media anual (mm)	131,2	216,6	151,1	16,6
Densidad (ind.ha ⁻¹)	221	8001	1625	1310
Diámetro promedio a la base (cm)	1,6	14,4	7,0	3,3
Cobertura (%)	1	64	12	11
Altura dominante del bosque*** (cm)	47,6	271,7	137,2	59,7

* Seno de la exposición en grados (oscila entre -1 en el oeste y 1 en el este).

** Coseno de la exposición en grados (oscila entre -1 en el sur y 1 en el norte).

*** Promedio de los tres árboles más altos.

Se registró un total de siete especies de plantas pertenecientes al orden Gnetales y Polypodiales en las 96 parcelas, con un promedio de 1,3 especies por parcela (mínimo cero, máximo cinco especies por parcela), pertenecientes a seis géneros y cuatro familias botánicas (Tabla 2). La familia con mayor representación en géneros y especies botánicas dentro del orden Polypodiales fue *Pteridaceae* (cuatro especies, tres géneros). El orden Gnetales fue representado por una única familia, *Ephedraceae* y una única especie *E. chilensis*. Tanto para la familia *Aspleniaceae* como para la familia *Woodsiaceae*, ambas pertenecientes al orden Polypodiales, se registraron un género y una especie, *Asplenium gilliesii* Hook. y *Physematum pallidum* (Cope.) Ponce & Arana respectivamente. Las especies que presentaron mayor frecuencia y cobertura fueron *E. chilensis* con una frecuencia de ocurrencia de 53,12% y una cobertura de 0,11%, y *Argyrosma nivea* (Poir.) Windham con una frecuencia de 43,75% y cobertura de 0,08%. Se observó un 87,5% de las especies dentro del grupo funcional hierbas erectas mientras que *E. chilensis* presentó forma arbustiva. Las plantas halladas se distribuyen en un amplio rango de elevación, siendo el valor mínimo 4160,2 m snm, registrándose en ciertas zonas pertenecientes a la Ecorregión Puneña (hasta los 4300 m snm), y el valor máximo 4952,2 m snm.

Tabla 2. Cobertura total (Cob: cobertura promedio en porcentaje medida en las parcelas) y frecuencia de ocurrencia (Frec%: porcentaje de parcelas con ocurrencia del ejemplar) de especies de Gnetales y Polypodiales asociadas a bosques y arbustales de *Polylepis tarapacana*. Las especies se encuentran ordenadas alfabéticamente por familia. **Especie:** nombre científico, **ACRO:** acrónimo, **Háb:** hábito (Ar: arbustos y subarbustos, H: hierba), **m s.n.m.:** rango de elevación en metros sobre el nivel del mar donde se encontró la planta.

Table 2. Total cover (Cob: average percentage cover measured in the plots) and frequency of occurrence (Frec%: percentage of plots with specimen occurrence) of Gnetales and Polypodiales species associated with *Polylepis tarapacana* forests and shrublands. Species are listed alphabetically by family. **Species:** scientific name, **ACRO:** acronym, **Hab:** growth form (Ar: shrubs and subshrubs, H: herb), **m a.s.l.:** elevation range in meters above sea level where the species was found.

Familia / Especie	ACRO	Háb	Cob (Desv)	Frec%	m s.n.m.
Aspleniaceae					
<i>Asplenium gilliesii</i> Hook.	ASGI	H	<0.01(0.02)	3,12	4160-4554
Ephedraceae					
<i>Ephedra chilensis</i> C. Presl	EPCH	Ar	0.11(0.34)	53,12	4160-4952*
Pteridaceae					
<i>Argyrochosma nivea</i> (Poir.) Windham	ARNI	H	0.08(0.05)	43,75	4160-4754*
<i>Cheilanthes pruinata</i> Kaulf.	CHPR	H	0.02(0.04)	20,83	4160-4728
<i>Cheilanthes squamosa</i> Gillies ex Hook. y Grev.	CHSQ	H	<0.01(0.01)	1,04	4463-4463
<i>Pellaea ternifolia</i> (Cav.) Link	PETE	H	<0.01(0.01)	1,04	4325-4325
Woodsiaceae					
<i>Physematium pallidum</i> (Copel.) Ponce & Arana	PHPA	H	0.02(0.04)	15,62	4160-4728*

* Ampliación del rango de elevación según Flora Argentina (<http://www.darwin.edu.ar/Proyectos/FloraArgentina/fa.htm>).

Los modelos de regresión lineal múltiple entre el eje 1 y las variables geográficas (latitud y longitud), topográficas (elevación y pendiente), climáticas (PMA) y de estructura forestal (AMD) presentaron significancia estadística con valores de $R^2 = 18,95\%$ y $p = 0,0040$, con una situación análoga para el eje 2 con valores de $R^2 = 44,01\%$ y $p < 0,0001$. En la Tabla 3 se observan las variables que explican significativamente los ejes 1 o 2 del análisis de NMDS. En el caso del eje 1 fueron la pendiente y la PMA (ambas con relaciones positivas) y en el eje 2 presentaron significancia la latitud y la AMD.

Se ajustó una regresión lineal múltiple ($R^2 = 0,2181$ y $p = 0,0002$) entre riqueza de Gnetales y Polypodiales (RGP) contra las variables geográficas, topográficas, climáticas y de estructura forestal seleccionadas en el NMDS. Este análisis se realizó para riqueza de Gnetales (RG, $R^2 = 0,0913$, $p = 0,0662$) y para la riqueza de Polypodiales (RP, $R^2 = 0,2087$, $p = 0,0002$), para cobertura de Gnetales y Polypodiales (CGP, $R^2 = 0,0253$, $p = 0,6710$), para cobertura de Gnetales (CG, $R^2 = 0,0011$, $p = 0,9987$) y para cobertura de Polypodiales (CP, $R^2 = 0,1949$, $p = 0,0005$). Las variables significativas y la pendiente se observan en la Tabla 4.

Tabla 3. Resultados de la regresión lineal múltiple con coeficientes de regresión entre los ejes 1 y 2 del NMDS y todas las variables geográficas, topográficas, climáticas y de estructura forestal.

Table 3. Results of the multiple regression with the regression coefficients of the NMDS axes 1 and 2 and all the geographic, topographic, climatic, and forest structure variables.

Variable	Eje 1	Eje 2
Latitud (grados)	-0.8997 (0.1176)	-1.1660 (0.0094)
Longitud (grados)	-3.9448 (0.7210)	-2.9505 (0.8120)
Elevación (m snm)	-0.0009 (0.0875)	0.0006 (0.1273)
Pendiente (grados)	0.0117 (0.0156)	0.0057 (0.1247)
Precipitación media anual (mm)	0.0462 (0.0389)	0.0201 (0.2415)
Altura media dominante (cm)	-0.0005 (0.5577)	0.0019 (0.0046)

En negrita se señalan los resultados significativos para las variables analizadas.

Significant results for the analyzed variables are shown in bold.

Tabla 4. Valores de pendiente (β) y p-valor (entre paréntesis) de los modelos de regresión lineal múltiple de variables geográficas, topográficas, climáticas y de estructura forestal para estimar la riqueza y la cobertura en % de Gnetales y Polypodiales en bosques de *P. tarapacana*.

Table 4. Slope values (β) and p-values (in parentheses) from multiple linear regression models of geographic, topographic, climatic, and forest structure variables used to estimate species richness and percentage cover of Gnetales and Polypodiales in *P. tarapacana* forests.

Variable	Latitud (°)	Pendiente (°)	Precipitación media anual	Altura media dominante*
Riqueza de Gnetales + Polypodiales ¹	0.5121 (0.2605)	0.0060 (0.6373)	0.0340 (<0.0001)	-0.0029 (0.1873)
Riqueza de Gnetales ¹	0.2966 (0.1405)	-0.0015 (0.7834)	0.0075 (0.0269)	-0.0017 (0.0699)
Riqueza de Polypodiales ¹	0.2155 (0.5515)	0.0076 (0.4576)	0.0265 (<0.0001)	-0.0011 (0.5163)
Cobertura de Gnetales + Polypodiales ²	0.0230 (0.8562)	0.0009 (0.8000)	0.0030 (0.1562)	>-0.0001 (0.9974)
Cobertura de Gnetales ²	0.0001 (0.9994)	0.0002 (0.9445)	0.0004 (0.8204)	0.0001 (0.8199)
Cobertura de Polypodiales ²	0.0229 (0.5326)	0.0007 (0.5152)	0.0026 (0.0001)	-0.0001 (0.4558)

¹ Número de especies por parcela.

² Sumatoria de las coberturas porcentuales individuales por parcela.

* Promedio de los tres árboles más altos (m).

En negrita se señalan los resultados significativos para las variables analizadas.

¹ Number of species per plot.

² Sum of individual percentage cover values per plot.

* Average height (m) of the three tallest trees.

Significant results for the analyzed variables are shown in bold.

Del total de siete especies de Gnetales y Polypodiales halladas, tres presentaron relaciones significativas entre su cobertura y las variables geográficas, topográficas, climáticas y de estructura forestal analizadas (Tabla 5). El ajuste de las regresiones lineales múltiples presentó valores entre las variables climáticas, topográficas y de estructura forestal y la cobertura de especie *Argyroschisma nivea* (ARNI) $R^2=06,71\%$ y $p=0,1717$, para *Asplenium gilliesii* (ASGI) fueron $R^2= 1,99\%$ y $p=0,7642$, para *Cheilanthes pruinata* Kaulf. (CHPR) $R^2= 11,68\%$ y $p=0,0222$, *Cheilanthes squamosa* Gillies ex Hook. y Grev. (CHSQ) presentó un $R^2= 15,61\%$ y $p=0,0036$, para *Ephedra chilensis* (EPCH) los valores fueron $R^2= 4,49\%$ y $p=0,3760$, *Pellaea ternifolia* (Cav.) Link (PETE) $R^2= 6,40\%$ y $p=0,1928$ y *Physematum pallidum* (PHPA) $R^2= 26,69\%$ y $p= <0,0001$.

Tabla 5. Valores de pendiente (β) y p-valor (entre paréntesis) de los modelos de regresión lineal múltiple en los que se utilizaron variables geográficas, topográficas, climáticas y de estructura forestal para estimar la cobertura en % de Gnetales y Polypodiales en bosques y arbustales de *P. tarapacana*, Altoandino de Jujuy, Argentina. **Lat:** latitud (grados), **Pte:** pendiente (grados) **PMA:** precipitación media anual, **AMD:** altura dominante del bosque como promedio de los tres árboles más altos (cm). En negrita se señalan los resultados significativos para las parejas de variables analizadas.

Table 5. Slope values (β) and p-values (in parentheses) of multiple linear regression models using geographic, topographic, climatic, and forest structure variables to estimate the percentage cover of Gnetales and Polypodiales in *Polylepis tarapacana* forests and shrublands in the highlands of Jujuy, Argentina. **Lat:** latitude (degrees); **Slope:** terrain slope (degrees); **MAP:** mean annual precipitation; **MDH:** mean dominant height of the forest, calculated as the average height (cm) of the three tallest trees. Significant results for the analyzed variable pairs are indicated in bold.

Especie	Lat	Pte	PMA	AMD
<i>Argyrochosma nivea</i>	0.0201 (0.3413)	0.0003(0.6065)	0.0009(0.0136)	<0.0001(0.6748)
<i>Asplenium gilliesii</i>	-0.0030(0.6811)	0.0002(0.2220)	<0.0001(0.8860)	<0.0001(0.4689)
<i>Cheilanthes pruinata</i>	-0.0237(0.1350)	-0.0001(0.7967)	0.0005(0.0550)	-0.0001(0.4727)
<i>Cheilanthes squamosa</i>	-0.0020(0.6100)	<0.0001(0.8769)	0.0002(0.0017)	>-0.0001(0.4422)
<i>Ephedra chilensis</i>	0.1757(0.2137)	0.0042(0.2932)	0.0012(0.6096)	-0.0006(0.3417)
<i>Pellaea ternifolia</i>	0.0081(0.0532)	0.0002(0.1250)	0.0001(0.2865)	>-0.0001(0.9616)
<i>Physematum pallidum</i>	0.0402(0.0026)	-0.0001(0.7072)	0.0011(<0.0001)	-0.0001(0.0340)

En la tabla 5 se presentan las relaciones y valores de p entre cada especie y las variables, se resaltaron los resultados significativos.

En cuanto a la latitud, se observó que *P. pallidum* presenta una mayor cobertura en el norte de la distribución de *P. tarapacana*. En relación con la PMA se observó que a medida que esta aumenta, aumenta la cobertura de *A. nivea*, *C. squamosa* y *P. pallidum*. En el caso de variables de estructura forestal, únicamente *P. pallidum* presentó una relación negativa con AMD, es decir que disminuye su cobertura con el desarrollo en altura de los bosques y arbustales de *P. tarapacana*.

En la Fig. 4 se observan las distribuciones de las parcelas analizadas y las especies que se encontraron en las mismas. Se registró presencia de las especies en los parches de bosques y arbustales de *P. tarapacana* ubicados predominantemente en el noroeste jujeño. Las especies *E. chilensis*, *A. nivea*, *C. pruinata* y *P. pallidum* presentaron una distribución relativamente uniforme en las parcelas estudiadas, mientras que *A. gilliesii* se encontró en una región más acotada al centro-este del área de estudio. Análogo fue para las especies *P. ternifolia*, la cual se encontró únicamente en el norte de la región, y *C. squamosa*, hallada el sur del sitio estudiado.

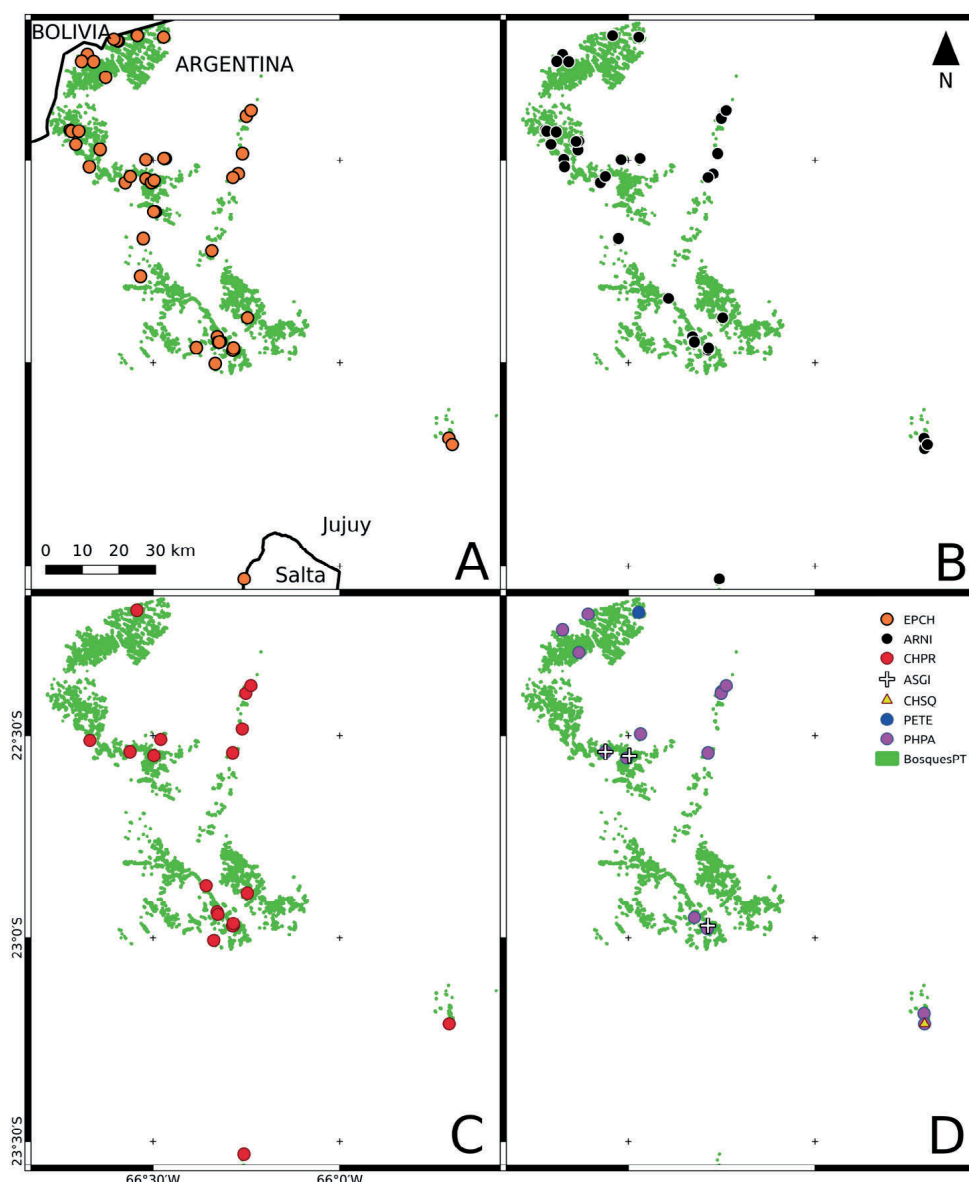


Fig. 4. Ubicación de parcelas donde se hallaron Gnetales y Polypodiales asociadas a cada especie. EPCH: *Ephedra chilensis*, ARNI: *Argyrochosma nivea*, ASGI: *Asplenium gilliesii*, CHPR: *Cheilanthes pruinata*, CHSQ: *Cheilanthes squamosa*, PETE: *Pellaea ternifolia*, PHPA: *Physematum pallidum*. Con verde se muestra la distribución de los bosques y arbustales de *P. tarapacana* en la Ecorregión Altoandina en la Provincia de Jujuy. A) Límites de la Provincia de Jujuy, y la ubicación de EPCH. B) Parcelas donde se encontraron individuos ARNI. C) Parcelas donde se localizaron individuos de la especie CHPR. D) Parcelas donde se hallaron las especies ASGI, CHSQ, PETE y PHPA.

Fig. 4. Location of plots where Gnetales and Polypodiales were found, associated with each species. EPCH: *Ephedra chilensis*, ARNI: *Argyrochosma nivea*, ASGI: *Asplenium gilliesii*, CHPR: *Cheilanthes pruinata*, CHSQ: *Cheilanthes squamosa*, PETE: *Pellaea ternifolia*, PHPA: *Physematum pallidum*. The green area shows the distribution of *Polylepis tarapacana* forests and shrublands in the High Andean Ecoregion of Jujuy Province. A) Boundaries of Jujuy Province and the location of EPCH. B) Plots where ARNI individuals were found. C) Plots where individuals of CHPR were located. D) Plots where ASGI, CHSQ, PETE, and PHPA species were found.

DISCUSIÓN

La cobertura y riqueza de la especie registrada de Gnetales (*E. chilensis*) y de Polypodiales (*A. nivea*, *A. gilliesii*, *C. pruinata*, *C. squamosa*, *P. ternifolia* y *P. pallidum*) halladas en bosques y arbustales de *Polylepis tarapacana* responden a gradientes de variables climáticas, geográficas, topográficas y de estructura forestal. En particular se destaca la relación entre la cobertura y frecuencia de los órdenes y la variable precipitación media anual. Estas especies son parte de la comunidad de bosques y arbustales de *P. tarapacana*, en la provincia de Jujuy en la Ecorregión Altoandina. Para la Ecorregión Altoandina de la provincia de Tucumán, y fuera de los bosques y arbustales de *P. tarapacana*, se encontraron resultados similares al presente trabajo, en cuanto a la elevación donde habitan las especies, con la presencia de la familia *Ephedraceae* representada por la especie *E. chilensis* entre los 2000 y 4200 m snm y dentro del orden Polypodiales, la familia *Pteridaceae* representada por *C. pruinata* a los 4740 m snm y *P. ternifolia* a partir de los 4040 m snm (Carilla et al., 2018). Se ha ampliado el límite superior citado en la Flora Argentina de *E. chilensis* (Anton y Zuloaga, 2022), y se halla registrada en la lista roja de especies amenazadas (IUCN, 2020, López et al., 2022) dentro de la categoría de especies consideradas ‘preocupación menor’ (least concern [LC]), el resto no se encuentran categorizadas.

El orden Gnetales presentó a *E. chilensis* como la única especie hallada en asociación con los bosques y arbustales de *P. tarapacana*, con mayor cobertura y frecuencia de ocurrencia de todas las especies analizadas. De la familia *Ephedraceae*, se presentan 6 especies a lo largo del país (IBODA, 2025). Esto coincide con lo descrito por Navarro y Molina (2019) donde se detalla la clasificación florístico-ecológica de los matorrales del Altiplano Boliviano y la riqueza de Gnetales se ve representada también por *E. chilensis*. La cobertura de Gnetales presentada en este trabajo se relaciona con lo analizado por Ruthsatz y Movia (1975) en la Provincia Altoandina en la zona de Mina Aguilar, con límite inferior cercano a 4100 m snm, donde la especie que presenta mayor cobertura es *E. chilensis* (López et al., 2022). Para la Ecorregión Puneña y Altoandina de la Provincia de Jujuy, Cabrera (1957) cita a *E. chilensis*, *Ephedra multiflora* Phil. ex Stapf y a *Ephedra americana* Humb. & Bonpl. ex Willd. solo en la Puna. La mayor cobertura de esta especie puede asociarse a sus adaptaciones evolutivas y morfológicas a hábitats áridos y rigurosos, como la heterofilia, las hojas se modifican alcanzando diversos grados de desarrollo que les permiten adaptarse a condiciones ambientales particulares de manera más propicia (Zavala Gallo, 2016), pudiéndose reflejar un mayor crecimiento en los ejemplares proporcionando una mayor cobertura. Estos arbustos se encuentran dentro de los grupos funcionales con mayor resistencia a altas amplitudes térmicas (Squeo et al., 1996; Sierra-Almeida et al., 2009) presentes en esta zona.

En este trabajo se encontró únicamente a *E. chilensis* en bosques y arbustales de *P. tarapacana* y tanto *E. multiflora* como *E. americana* crecen por debajo de los 4000 m snm, por debajo del límite inferior de *P. tarapacana* (López *et al.*, 2022) y no fueron registradas en el área de estudio por lo que no están asociadas a los bosques y arbustales de esta especie.

En la Ecorregión Altoandina el orden Polypodiales es escaso y se desarrollan en oquedades de las rocas, son de pequeño tamaño y poseen estructuras que les permiten vivir largos períodos de sequía (Looser, 1968). Especies de la familia *Pteridaceae*, como *A. nivea*, *C. pruinata*, *C. squamosa* y *P. ternifolia* se caracterizan por la existencia de un margen foliar reflexo o pseudoindusio, el cual protege a las esporas de las condiciones extremas (Ogura, 1972). Esta familia presenta una significativa importancia evolutiva, debido a que poseen estructuras que les permiten tolerar mejor la sequía y la luz que otros grupos de helechos, permitiéndole colonizar ambientes áridos y semiáridos (Looser, 1968). En Argentina existen 20 géneros (Ponce y Arana, 2016) y 80 especies, formando una de las familias de helechos más representadas en el país (de la Sota *et al.*, 2001). De las 80 especies, siete (7) se han encontrado en la región Altoandina (APN, SIB, 2025). En el Valle de Lerma, Salta, 10 géneros y 24 especies se encuentran representando la familia *Pteridaceae*, donde *Cheilanthes bonariensis* (Willd.) Proctor se encuentra hasta los 4000 m snm (de la Sota *et al.*, 2001). De esta familia, se han registrado 3 especies asociadas en comunidades con el género *Polylepis* en la región Altoandina de Bolivia (Hurtado *et. al.*, 2018).

La riqueza de las especies de Gnetales y Polypodiales estudiadas presenta una relación con la elevación, la mayor riqueza se encuentra entre 4160 y 4728 m snm, ya que en este rango pueden hallarse las siete especies consideradas. Las especies *C. squamosa* y *P. ternifolia* no se encuentran presentes en todo el rango de elevación sino en elevaciones características, 4463 y 4325 m snm respectivamente. Estas especies fueron halladas en el Valle de Lerma, donde *C. squamosa* se encontraba habitando entre 1700 y 1780 m snm en el valle, y *P. ternifolia* hasta los 4800 m snm (de la Sota *et al.*, 2001). Las cinco especies restantes se mantienen a lo largo de todo el rango de elevación, sin embargo, la riqueza comienza a disminuir a los 4554 m snm ya que a elevaciones mayores no se halló *A. gilliesii*, y a partir de 4728 m snm ya no se encuentran *C. pruinata* y *P. pallidum*.

Este aspecto coincide con lo descrito por de la Sota *et al.* (2001) quienes nombran la presencia de *C. pruinata* hasta los 4800 m snm y por encima de esa elevación, la riqueza de Gnetales y Polypodiales queda reducida a dos especies: *A. nivea*, registrada hasta los 4754 m snm y *E. chilensis*. Es por esto que existe una zona de elevación intermedia con mayor riqueza (con seis especies en los casos puntuales de *C. squamosa* y *P. ternifolia*), favorecidas por condiciones térmicas y ambientales moderadas.

La vegetación en la cordillera de los Andes presenta una marcada zonación por elevación debido a la combinación entre descenso de las temperaturas y aumento de las precipitaciones a medida que aumentan las elevaciones (Luebert y Gajardo, 2005). Es por esto que a mayor elevación la vegetación se ve más restringida, principalmente debido al descenso de las temperaturas. La temperatura es el principal factor limitante en elevaciones mayores (Kreft *et al.*, 2004; Krömer *et al.*, 2005) y a su vez este gradiente de temperatura, como el de precipitación, permiten delimitar pisos bioclimáticos en función del termotipo y ombrotipo de acuerdo con la clasificación de Rivas-Martínez (Lubert y Gajardo, 2005). La exposición norte, al recibir mayor radiación solar, puede promover la coexistencia de plantas con requisitos de rango de temperatura más amplios (Oberbauer *et al.*, 2013). En el presente estudio se observó para esta exposición un 0,11% de cobertura de Gnetales y la totalidad de plantas de Polypodiales del grupo funcional hierba presentó un valor del 0,16% de cobertura. Para el mismo estudio, se registró un porcentaje de cobertura arbórea, representada por *Polylepis tarapacana*, de un 12,48%, lo que sugiere que las coberturas presentadas por ambos órdenes (Gnetales y Polypodiales) es de un valor significativamente menor.

De los Polypodiales citados para la Puna y Altoandina de la Provincia de Jujuy (Cabrera, 1957), coinciden con el presente trabajo las especies *A. nivea*, *C. pruinata*, *P. ternifolia* y *P. pallidum*, siendo luego incorporados a la flora de Jujuy *A. gilliesii*, y *C. squamosa* (de la Sota, 1977). En particular, *P. pallidum* vegeta por encima de los 3600 m snm (Ponce *et al.*, 2025), habitando tanto la Ecorregión Puneña como la Altandina. En cuanto a las variables que se relacionan a riqueza y cobertura de Gnetales y Polypodiales asociados a bosques y arbustales de *P. tarapacana* en comunidades vegetales del Altoandino de Jujuy, el gradiente de precipitación media anual presenta una correlación positiva con la riqueza tanto de Gnetales como Polypodiales. Luebert y Gajardo (2005) explican la zonación por elevación que presenta la cordillera de los Andes en Chile, con el aumento de la precipitación a medida que aumenta la elevación y disminuyen las temperaturas en las zonas más altas. Asociando este aspecto a los resultados del comportamiento del orden Gnetales en cuanto a la precipitación, se vincula a lo señalado por Luebert y Gajardo (2005): en un matorral desértico bajo, extremadamente xeromórfico a una elevación entre 2750 y 3200 m snm únicamente se presenta la especie *Ephedra breana* Phil. representando al orden Gnetales, mientras que a una mayor elevación en matorrales de *Polylepis rugulosa* Bitter. entre 3500 y 4000 m snm, se presenta un aumento en el número de especies de Gnetales pudiéndose divisar las especies *E. breana* y *E. rupestris*, cada una asociada a matorrales específicos (Luebert y Gajardo, 2005).

El orden Polypodiales muestra un comportamiento similar al de las Gnetales donde se observa que su riqueza aumenta en respuesta al incremento de las precipitaciones. La riqueza de Polypodiales fue estudiada por Navarro (2002), quien caracteriza la vegetación y unidades biogeográficas de Bolivia. Los bosques y arbustales de *Polylepis* presentan al género *Asplenium* como parte de la vegetación del sotobosque en la Puna, con la especie *Asplenium peruvianum* Desv. y *P. pallidum* en afloramientos rocosos altoandino y subnival. Navarro (2002) analiza los bosques a mayor elevación entre los 3900 y 4700 m snm de *Polylepis tomentella* Wedd. y *P. tarapacana* como microbosques sempervirentes estacionales con una mayor riqueza a la encontrada en la Puna boliviana, nombrando como especies acompañantes a *A. gilliesii*, *C. pruinata* y *P. pallidum*.

La variación en la riqueza y cobertura de especies de Gnetales y Polypodiales estudiadas en distintas asociaciones vegetales de las Ecorregiones Puneña y Altoandina se encuentra influenciada por la variación de la precipitación media anual. Los resultados obtenidos en este trabajo indican que tanto la aparición de la especie *E. chilensis* (orden Gnetales) como la riqueza y cobertura de Polypodiales aumentan en respuesta a mayores niveles de precipitación.

En relación con las observaciones realizadas en países limítrofes, se ha documentado que la composición y estructura de la vegetación varían significativamente con la latitud (Luebert y Gajardo, 2005; Luebert y Plissock, 2006).

En los Andes tropicales se pueden reconocer tres grandes gradientes de variación de la vegetación: latitud, longitud y elevación (Luebert y Gajardo, 2005; Luebert y Plissock, 2006; Navarro, 2011). Los patrones de zonación latitudinal se encuentran marcados por una disminución de las precipitaciones desde el norte hacia el sur, encontrándose la Puna húmeda al norte (Seibert, 1993) y la Puna xerofítica al sur (Cabrera, 1968; Ruthsatz y Movia, 1975; Villagrán *et al.*, 1983; Luebert y Gajardo, 2005; Luebert y Plissock, 2006; Navarro, 2011). En la Puna Xerofítica se observa que la vertiente oriental de la cordillera andina tiende siempre a ser más húmeda que la occidental, con un desplazamiento hacia el sur de las comunidades de la vertiente oriental respecto a sus variantes occidentales (Ruthsatz y Movia, 1975; Villagrán *et al.*, 1983; Navarro, 2011). Esto genera una asimetría en la estructura y la composición de la vegetación entre ambas vertientes. La zonación por elevación, en cambio, está determinada primariamente por el régimen termoclimático (Ruthsatz y Movia, 1975). Estos gradientes en la vegetación -marcados por la latitud, la longitud y la elevación- repercuten en la diversidad y cobertura de Gnetales y Polypodiales encontradas a lo largo de la amplia distribución de *P. tarapacana*, en donde las diferencias de la riqueza de estas plantas se presentan en un gradiente de precipitación.

De las especies de Gnetales y Polypodiales halladas, tres presentaron relaciones significativas entre su cobertura y las variables geográficas, topográficas, climáticas y de estructura forestal analizadas. En particular, *P. pallidum* mostró una mayor cobertura en el sector norte de la distribución de *P. tarapacana*, coincidiendo con registros previos en el piso Altoandino de Bolivia (Navarro, 2002) y Colombia (Calvachi Zambrano, 2012). Esta tendencia sugiere que su distribución podría estar influenciada por el amplio rango latitudinal que ocupa la especie (desde Colombia hasta el norte de Argentina). En cuanto a las condiciones climáticas, se relaciona la precipitación media anual al aumento de cobertura de *A. nivea*, *C. squamosa* y *P. pallidum*. Esto explica que *A. nivea* y *C. squamosa* se presenten en investigaciones de Salta y Jujuy (Ruthsatz y Movia, 1975; Serapio, 2024) y no se hayan registrado en la región del altiplano de países más al norte como Bolivia, donde las precipitaciones son menores. En cuanto a la latitud, vemos que *E. chilensis*, *A. nivea*, *A. gilliesii*, *C. pruinata*, *C. squamosa* y *P. ternifolia* no muestran una variación de su cobertura hacia el norte de la distribución de *P. tarapacana* en el área de estudio, por lo que el gradiente de latitud no condiciona su variación en la cobertura.

Las especies de Polypodiales registradas en asociación con bosques y arbustales de *P. tarapacana* se encontraron principalmente en ambientes áridos y rocosos, tales como laderas, fisuras y grietas de rocas. Esta preferencia por hábitats extremos concuerda con lo reportado previamente para helechos de zonas montañosas, donde crecen a la sombra o en grietas con escasa disponibilidad hídrica (Cabrera, 1957; Looser, 1968). Algunas especies presentan adaptaciones morfológicas notables: *P. ternifolia* y *A. nivea* son xeromórficas y reviviscentes, habitando fisuras rocosas (de la Sota et al., 2001); *C. squamosa* se desarrolla en laderas y roquedales expuestos, abarcando un amplio rango en Argentina (de la Sota et al., 2001); *C. pruinata* exhibe hábitos saxícolas, creciendo en sitios sombríos y a gran altitud, junto con *P. ternifolia* (de la Sota et al., 2001) y *P. pallidum* también es una especie xerófita que habita entre rocas (Ponce et al., 2025). Estas estrategias ecológicas podrían favorecer su coexistencia con *P. tarapacana*, especie que también coloniza laderas rocosas, donde ciertas asociaciones vegetales facilitarían su establecimiento y persistencia (Luebert y Gajardo, 2005).

La cobertura de Gnetales no presenta relación con variables geográficas, topográficas y de estructura forestal. Por otro lado, la cobertura de Polypodiales, presentó correspondencia con variables geográficas, topográficas y de estructura forestal. En cuanto a la riqueza de Gnetales y Polypodiales difiere en distintas elevaciones y exposiciones. Sin embargo, no se observaron relaciones entre las variables geográficas, topográficas y de estructura forestal con la cobertura de las especies de *E. chilensis*, *A. gilliesii*, *C. pruinata* y *P. ternifolia* lo que indica que este recurso no se vería limitado por los gradientes de estas variables.

El carácter endémico de las especies aumenta significativamente su grado de vulnerabilidad y riesgo de extinción, principalmente por encontrarse en áreas geográficas restringidas o por presentar poblaciones pequeñas. Comprender los fundamentos del uso y la preservación de este recurso natural es el requisito previo para el desarrollo de cualquier proyecto.

CONCLUSIONES

En este estudio se reveló la presencia de siete especies pertenecientes a los órdenes Gnetales y Polypodiales, la familia *Pteridaceae* fue la que presentó la mayor diversidad específica, y *E. chilensis* y *A. nivea* las que presentaron mayor frecuencia y cobertura. La riqueza de estas especies fue influenciada significativamente por la precipitación media anual, observándose una correlación positiva, alineándose con la hipótesis de que una mayor precipitación favorece una mayor riqueza de especies. El estudio evidenció que el rango altitudinal con mayor riqueza de especies se ubicó entre los 4160 y 4728 m snm, con algunas especies que demostraron rangos limitados, mientras que otras estuvieron presentes en un espectro más amplio. Además, tres especies mostraron correlaciones significativas entre su cobertura y variables ambientales, con *P. pallidum* mostrando una mayor cobertura en la parte norte de la distribución y una relación inversa con la altura media dominante del bosque y *A. nivea* y *C. squamosa* mostrando una relación con el aumento de la precipitación.

Se recomienda que las estrategias de conservación prioricen la protección de los bosques y arbustales de *P. tarapacana* debido a la diversidad única de especies de plantas que sustentan y el vínculo entre la precipitación y la riqueza de especies. El monitoreo a largo plazo de los patrones de precipitación y la preservación del hábitat en elevaciones intermedias (4160-4728 m snm) son esenciales. Es fundamental profundizar la investigación para comprender las interacciones entre *P. tarapacana* y las especies de Gnetales y Polypodiales, así como las interacciones que presenten estas especies en otras zonas y comunidades vegetales distintas a las estudiadas en el presente trabajo, y su respuesta a los cambios en la temperatura, los patrones de precipitación y las actividades humanas.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos profundamente al ambiente Altoandino, escenario esencial de este estudio, por albergar la diversidad única que sustenta la biodiversidad en sus elevaciones extremas. Expresamos nuestro reconocimiento a las siete especies documentadas, en especial a *E. chilensis* y *A. nivea*, cuyas frecuencias y coberturas destacadas enriquecen nuestra comprensión de estos ecosistemas. Nuestra gratitud se extiende a *P. pallidum*, *C. squamosa* y a todas las especies que, con sus respuestas a variables como la precipitación media anual y la elevación, revelaron patrones vitales para la conservación.

CONFLICTOS DE INTERÉS

Los autores declaran que no tienen intereses financieros en competencia o relaciones personales entre autores que pudieran haber influido en el trabajo presentado en este artículo.

BIBLIOGRAFÍA

- Abourashed, E. A., El-Alfy, A. T., Khan, I. A. y Walker, L. (2003). *Ephedra* in perspective-a current review. *Phytotherapy Research* 17(7): 703-712. <https://doi.org/10.1002/ptr.1337>
- Anthelme, F., Abdoukader, A. y Viane, R. (2011). Are ferns in arid environments underestimated? Contribution from the Saharan Mountains. *Journal of Arid Environments* 75(6): 516-523. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2011.01.009>
- Anton, A. M. y Zuloaga, F. O. (2022). Flora Vascular de la República Argentina. Buenos Aires: Editorial del Instituto Darwinion.
- Arana, M., Bianco, C., Martínez Carretero, E. y Oggero, A. (2011). Licofitas y Helechos de Mendoza: *Lycopodiidae*, *Equisetidae*, *Ophioglossidae* y *Polypodiidae*. *Multequina* 20(3): 1-73.
- Assmann, E. (1970). The principles of forest yield study: studies in the organic production, structure, increment, and yield of forest stands. Oxford: Pergamon Press.
- Cabrera, Á. L. (1957). La vegetación de la Puna Argentina. *Revista de Investigaciones Agrícolas* 11(4): 317-412.
- Cabrera, Á. L. (1968). Ecología vegetal de la Puna. *Colloquium Geographicum* 9: 91-116.
- Calvachi Zambrano, B. (2012). Los ecosistemas semisecos del altiplano cundiboyacense, bioma azonal singular de Colombia, en gran riesgo de desaparición. *Mutis* 2(2): 26-59. <https://doi.org/10.21789/22561498.364>
- Carilla, J., Halloy, S., Cuello, S., Grau, A., Malizia, A. y Cuesta, F. (2018). Vegetation trends over eleven years on mountain summits in NW Argentina. *Ecology and Evolution* 8(22): 11554-11567. <https://doi.org/10.1002/ece3.4602>

- Cuyckens, G. A. E., Christie, D. A., Domic, A. I., Malizia, L. R. y Renison, D. (2016) Climate change and the distribution and conservation of the world's highest elevation woodlands in the South American Altiplano. *Global and Planetary Change* 137: 79-87. <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2015.12.010>
- de la Sota, E. R. (1977). Pteridófitas. Cabrera A. L. (ed.), Flora de la Provincia de Jujuy. *Colección Científica del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria* 2: 1-275.
- de la Sota, E. R., Martínez, O., Ponce, M., Giudice, G. y Michelena, G. (2001). *Pteridaceae*. Novara L. J. (ed.), Flora del Valle de Lerma (Provincia de Salta, República Argentina). *Aportes Botánicos de Salta, Serie Flora* 6 (9): 1-59. Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Salta.
- Fick, S. y Hijmans R. (2017). WorldClim 2: New 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 37: 4302-4315. <https://doi.org/10.1002/joc.5086>
- Garreaud, R., Vuille, M. y Clement, A. C. (2003). The climate of the Altiplano: observed current conditions and mechanisms of past changes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 194(1-3): 5-22. [https://doi.org/10.1016/S0031-0182\(03\)00269-4](https://doi.org/10.1016/S0031-0182(03)00269-4)
- Gilliam, F. S. (2007). The ecological significance of the herbaceous layer in temperate forest ecosystems. *BioScience* 57(10): 845-858. <https://doi.org/10.1641/B571007>
- Hensen, I. (1995). Die Vegetation von *Polylepis*-Wäldern der Ostkordillere Boliviens. *Phytocoenologia* 25: 235-277. <https://doi.org/10.1127/phyto/25/1995/235>
- Hietz, P. (2010). Fern adaptations to xeric environments. K. Mehltritter, L. R. Walker y J. M. Sharpe (eds.), Fern Ecology, pp. 140-177. Cambridge: Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511844898.006>
- Hollander, J. L., Vander Wall, S. B. y Baguley, J. G. (2010). Evolution of seed dispersal in North American *Ephedra*. *Evolutionary Ecology* 24(2): 333-345. <https://doi.org/10.1007/s10682-009-9309-1>
- Hunziker, J. H. y Novara, L. (1998). *Ephedraceae*. L. J. Novara (ed.), Flora del Valle de Lerma (Provincia de Salta, República Argentina). *Aportes Botánicos de Salta, Serie Flora* 5(6), 1-17. Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Salta.
- Hurtado, R., A. N. Palabral-Aguilera, A. I. Domic, M. I. Gómez & M. Liberman. 2018. Estudios etnobotánicos y florísticos de los bosques amenazados de *Polylepis incarum* y *Polylepis pacensis* (Rosaceae) en Bolivia. *Bonplandia* 27(2): 113-126.
- IBODA (Instituto de Botánica Darwinion). (2025). Flora Argentina. CONICET. Disponible en: <https://buscador.floraargentina.edu.ar> [Consulta: 11/06/2025].

- Ickert-Bond, S. M. y Renner, S. S. (2016). The Gnetales: Recent insights on their morphology, reproductive biology, chromosome numbers, biogeography, and divergence times. *Journal of Systematics and Evolution* 54(1): 1-16. <https://doi.org/10.1111/jse.12190>
- IUCN, Red List of Threatened Species. (2020). Published on the Internet: <https://www.iucnredlist.org> [consulta enero - febrero 2025].
- Kessler, M. y Schmidt-Lebuhn, A. N. (2006). Taxonomical and distributional notes on *Polylepis* (Rosaceae). *Organisms Diversity y Evolution* 5: 1-10. <https://doi.org/10.1016/j.ode.2005.04.001>
- Kluge, J. y Kessler, M. (2006). Fern endemism and its correlates: contribution from an elevational transect in Costa Rica. *Diversity and Distributions* 12(5): 535-545. <https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2006.00231.x>
- Kreft, H., Köster, N., Küper, W. y Nieder, J. (2004). Diversity and biogeography of vascular epiphytes in Western Amazonia, Yasuní, Ecuador. *Journal of Biogeography* 31(9): 1463-1476. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2004.01083.x>
- Krömer, T., Kessler, M., Gradstein, R. S. y Acebey, A. (2005). Diversity patterns of vascular epiphytes along an elevational gradient in the Andes. *Journal of Biogeography* 32(10): 1799-1809. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01318.x>
- Looser, G. (1968). Los Pteridofitos o helechos de Chile, IV. *Revista Universitaria* (Chile) 53: 27-39.
- López, V. L. (2024). Dinámica de la regeneración, estructura vertical y horizontal en bosques de *Polylepis tarapacana* Philippi en diferentes gradientes ambientales de Argentina (Tesis Doctoral), Universidad Nacional de La Plata).
- López, V. L. y Cellini, J. M. (2022). Plantas medicinales asociadas a bosques de *Polylepis tarapacana* del Altiplano jujeño: Riqueza y cobertura en gradientes geográficos, topográficos y de estructura forestal. *Ecología Austral* 32: 894-907. <https://doi.org/10.25260/EA.22.32.3.0.1905>
- López, V. L., Pérez Flores, M., Sharry, S. y Cellini, J. M. (2020). Estructura vertical y horizontal en dos bosques de *Polylepis tarapacana* con diferentes situaciones ambientales. *Historia Natural* 10(2): 165-173.
- López, V. L., Huertas Herrera, A., Rosas, Y. M. y Cellini, J. M. (2022). Optimal environmental drivers of high-mountains forest: *Polylepis tarapacana* cover evaluation in their southernmost distribution range of the Andes. *Trees, Forests and People* 9: 100321. <https://doi.org/10.1016/j.tfp.2022.100321>
- López, V. L., Bottan, L., Martínez Pastur, G., Lencinas, M. V., Cuyckens, G. A. E. y Cellini, J. M. (2023). Characterization of *Polylepis tarapacana* life forms in the highest-elevation Altiplano in South America: Influence of the topography, climate and human uses. *Plants* 12(9): 1806. <https://doi.org/10.3390/plants12091806>
- López, V. L.; Martínez Pastur, G.; Cellini, J. M. (2025). Forest and shrubland structure of *Polylepis tarapacana* in topographic and substrate

- gradients across the Argentine Altiplano. *New Zealand Journal of Forestry Science* 55: 1-13. <https://doi.org/10.33494/nzjfs552025x319x>
- Luebert, F. y Gajardo R. (2005). Vegetación altoandina de Parinacota (norte de Chile) y una sinopsis de la vegetación de la Puna Meridional. *Phytocoenologia* 35: 79-128. <https://doi.org/10.1127/0340-269X/2005/0035-0079>
- Luebert, F. y Pliscoff, P. (2006). Sinopsis bioclimática y vegetacional de Chile. Santiago de Chile: Editorial Universitaria.
- Maher, L. J. (1964). Pollen analysis of surface materials from the southern San Juan Mountains, Colorado. *Geological Society of America Bulletin* 75(6): 515-522. [https://doi.org/10.1130/0016-7606\(1963\)74\[1485:PAOSMF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1130/0016-7606(1963)74[1485:PAOSMF]2.0.CO;2)
- Matteucci, D. S. y Colma, A. (1982). Metodología para el estudio de la vegetación. Washington: Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos.
- Morello, J., Matteucci, S. D., Rodríguez, A. F., Silva, M. y De Haron, J. C. (2012). Ecoregiones y complejos ecosistémicos argentinos. Buenos Aires: Orientación Gráfica Editora.
- Navarro, G. S. (2002). Vegetación y unidades biogeográficas de Bolivia. Navarro G. S. y Maldonado M. (eds.), *Geografía Ecológica de Bolivia. Vegetación y Ambientes Acuáticos*, pp. 1-500. Cochabamba: Fundación Simón I. Patiño.
- Navarro, G. S. (2011). Clasificación de la vegetación en Bolivia. Cochabamba: Fundación Simón Ibáñez Patiño.
- Navarro, G. S. y Molina, J. A. (2019). A floristic-ecological classification of the shrublands of the dry Bolivian Altiplano. *Phytocoenologia* 49(2): 199-208. <https://doi.org/10.1127/PHYTO/2019/0240>
- Oberbauer, S. F., Elmendorf, S. C., Troxler, T. G., Hollister, R. D., Rocha, A. V., Bret-Harte, M. S., Dawes, M. A., Fosaa, A. M., Henry, G. H. R., Høye, T. T., Jarrad, F. C., Jónsdóttir, I. S., Klanderud, K., Klein, J. A., Molau, U., Rixen, C., Schmidt, N. M., Shaver, G. R., Slider, R. T., Totland, Ø., Wahren, C. H. y Welker, J. M. (2013). Phenological response of tundra plants to background climate variation tested using the International Tundra Experiment. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 368(1624): 20120481. <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0481>
- Ogura, Y. (1972). Comparative anatomy of the vegetative organs of the Pteridophytes. Stuttgart: Borntraeger.
- Oksanen, J., Simpson, G. L., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Solymos, P., Stevens, M. H. H., Szoecs, E., Wagner, H., Barbour, M., Bedward, M., Bolker, B., Borcard, D., Carvalho, G., Chirico, M., De Caceres, M., Durand, S., Evangelista, H. B. A., FiJohn, R., Friendly, M., Furneaux, G., Hannigan, G., Hill, M. O., Lahti, L., McGlinn, D., Ouellette, M., Ribeiro Cunha, E., Smith, T., Stier, A., Ter Braak, C. J. F. y Weedon, J. (2022). Vegan: Community Ecology Package. R package version 2.6-2.

- Oyarzabal, M., Clavijo, J., Oakley, L., Biganzoli, F., Tognelli, P., Barberis, I., Maturo, H. M., Aragón, R., Campanello, P. I., Prado, D., Oesterheld, M. y León, R. J. C. (2018). Unidades de vegetación de la Argentina. *Ecología Austral* 28(1): 40-63. <https://doi.org/10.25260/EA.18.28.1.0.399>
- Pérez Flores, M., Martínez Pastur, G., Cellini, J. M. y Lencinas, M. V. (2019). Recovery of understory assemblage along 50 years after shelterwood cut harvesting in *Nothofagus pumilio* Southern Patagonian forests. *Forest Ecology and Management* 450: 117494. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117494>
- Ponce, M. M., & Arana, M. D. (Coord.). (2016). Flora vascular de la República Argentina: Vol. 2, Licofitas, Helechos y Gymnospermae. Instituto de Botánica Darwinion.
- Ponce, M. M., Gorrer, D. A. y Arana, M. D. (2025). Hidden and neglected taxa inside a collective taxon: taxonomic revision of Woodsiaceae in the Southern Cone of South America. *Willdenowia* 55(1): 29-49. <https://doi.org/10.3372/wi.55.04>
- Prodan, M., Peters, R., Cox, F. y Real, P. (1997). Mensura forestal. San José: IICA.
- Ramsay, P. M. y Oxley, E. R. B. (1997). The growth form composition of plant communities in the Ecuadorian páramos. *Plant Ecology* 131(2): 173-192. <https://doi.org/10.1023/A:1009796224479>
- Renison, D., Cuyckens, G. A. E., Pacheco, S., Guzmán, F. G., Grau, H. R., Marcora, P., Robledo, G., Cingolani, A. M., Domínguez, J., Landi, M., Bellis, L. y Hensen, I. (2013). Distribución y estado de conservación de las poblaciones de árboles y arbustos del género *Polylepis* (Rosaceae) en las montañas de Argentina. *Ecología Austral* 23(1): 27-36. <https://doi.org/10.25260/EA.13.23.1.0.1189>
- Rudall, P. J. y Rice, C. L. (2019). Epidermal patterning and stomatal development in Gnetales. *Annals of Botany* 124:149-164. <https://doi.org/10.1093/aob/mcz053>
- Ruthsatz, B. y Movia, C. P. (1975). Relevamiento de las estepas andinas del Noroeste de la Provincia de Jujuy, República Argentina. Fundación para la Educación, la Ciencia y la Cultura.
- Seibert, P. (1993). La vegetación de la región de los Kallawaya y del altiplano de UllaUlla en los Andes bolivianos. *Ecología en Bolivia* 20: 1-84.
- Serapio, R. F. (2024). Nómina preliminar de helechos y licófitas de Nazareno (Salta, Argentina). *Revista Ciencias Naturales* 2(2): 105-112.
- Sierra-Almeida, A., Cavieres, L. A. y Bravo, L. A. (2009). Freezing resistance varies within the growing season and with elevation in high-Andean species of central Chile. *The New Phytologist* 182(2): 461-469. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02756.x>
- SIB (Sistema de Información de Biodiversidad). (2025). Administración de Parques Nacionales (APN). (s.f.). Base de datos de biodiversidad de la APN. Recuperado el 11 de junio de 2025, de <https://sib.gob.ar>

- Squeo, F. A., Rada, F., García, C., Ponce, M., Rojas, A., y Azócar, A. (1996). Cold resistance mechanisms in high desert Andean plants. *Oecologia* 105(4): 552-555. <https://doi.org/10.1007/BF00330019>
- Stohs, S. J. y Badmaev, V. (2016). A review of natural stimulant and non-stimulant thermogenic agents. *Phytotherapy Research* 30(5): 732-740. <https://doi.org/10.1002/ptr.5583>
- UNFCCC (United Nations Framework Convention on Climate Change). (2002). Report of the Conference of the Parties on its seventh session, held at Marrakesh from 29 October to 10 November 2001 (FCCC/CP/2001/13/Add.1). Marrakesh, Morocco. <https://unfccc.int/resource/docs/cop7/13a01.pdf>. Recuperado el 1 de diciembre de 2008.
- Villagrán, C., Arroyo, M. T. K. y Marticorena, C. (1983). Efectos de la desertificación en la distribución de la flora andina de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 56(1-2): 137-157.
- Vuille, M. y Keimig, F. (2004). Interannual variability of summertime convective cloudiness and precipitation in the central Andes derived from ISCCP-B3 data. *Journal of Climate* 17(17): 3334-3348. [https://doi.org/10.1175/1520-0442\(2004\)017%3C3334:IVOSCC%3E2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0442(2004)017%3C3334:IVOSCC%3E2.0.CO;2)
- Zavala Gallo, L. M. (2016). *Gnetidae-Ephedraceae-Ephedra*. F. O. Zuloaga y M. J. Belgrano (eds.), *Flora Vascular de la República Argentina*, pp. 390-401. Buenos Aires: Editorial del Instituto Darwinion.