

Modelos nulos para explicar asociaciones de macrófitas en ambientes lénticos de la región de La Araucanía, Chile

Null models for explaining macrophyte associations in lentic environments of the Araucanía region, Chile

Urrutia J¹, R Rivera^{1,2}, E Hauenstein¹, P De los Ríos¹

Resumen. Las macrófitas de aguas continentales son un grupo de gran interés biológico. Si bien los sistemas lénticos son ideales para su crecimiento, su presencia es poco notoria en cuerpos de agua oligotróficos, proliferando en gran medida en áreas con algún nivel de contaminación. Una herramienta útil para determinar la presencia de un factor regulador en la composición de éstas y otras comunidades biológicas son los modelos nulos. Se aplicó este análisis basado en la co-ocurrencia de especies mediante una matriz de presencia y ausencia, con la intención de determinar la presencia de azarosidad en las asociaciones de especies. Los tres modelos puestos a prueba determinaron la presencia de factores reguladores para el caso de las lagunas. Para los lagos, sólo uno de ellos mostró este mismo resultado. Se discuten aspectos sobre los posibles factores que están determinando el ensamble de macrófitas y tópicos sobre la composición florística de estos cuerpos de agua.

Palabras clave: Lagos; Lagunas; Factor regulador; Azarosidad.

Abstract. Macrophytes of inland waters are a group of great biological interest. Although lentic systems are ideal for their growth, their presence is not so evident in oligotrophic water bodies, proliferating largely in areas with some level of contamination. A useful tool to determine the presence of a regulatory factor in the composition of these and other biological communities is the use of null models. This analysis was applied based on the co-occurrence of species through a matrix of presence and absence, with the purpose of determining the presence of randomness in species associations. The three models tested, determined the presence of regulatory factors in the case of lagoons, whereas just only one lake showed the same result. We discussed aspects of the possible factors that are determining the macrophyte assemblage and topics on the floristic composition of these water bodies.

Keywords: Lakes; Lagoons; Regulatory factor; Randomness.

¹Escuela de Ciencias Ambientales, Facultad de Recursos Naturales, Universidad Católica de Temuco, Casilla 15-D. Chile.

²Departamento de Zoología, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Casilla 160 C. Chile.

Address Correspondence to: Jonathan Urrutia, *e-mail*: jurrutiaestrada@gmail.com

Recibido / Received 21.VI.2011. Aceptado / Accepted 15.X.2011.

INTRODUCCIÓN

Las macrófitas de aguas continentales son un grupo biológicamente interesante, destacándose por su alto grado de especialización, simpleza corporal y por sus variados usos potenciales (Hauenstein et al., 1996; Hauenstein, 2006). Los estudios científicos sobre este tipo de vegetación son escasos en Chile y están referidos principalmente a aspectos florísticos (Ramírez et al., 1989; Hauenstein et al., 1993), vegetacionales (San Martín et al., 1993, 1998) y determinación de condiciones tróficas (San Martín et al., 2003; Hauenstein et al., 2008). Sin embargo aspectos sobre su biología y ecología son escasos o nulos.

Las aguas lénticas, someras, salobres y eutróficas ofrecen el ambiente adecuado para el desarrollo de la vegetación acuática y palustre (Ramírez y San Martín, 1984). Esta descripción incluye a las lagunas costeras, que además de formar parte importante de los sistemas estuarinos mundiales, se caracterizan por su elevada productividad y biodiversidad, y por presentar algún grado de eutrofización o de salinidad (Stuardo y Valdovinos, 1989). En el lado opuesto se encuentran los lagos andinos de la zona sur, llamados también "araucanos", cuya principal característica es presentar aguas oligotróficas (pobres en nutrientes). La deficiencia de nutrientes determina que la vegetación acuática sea poco abundante (Campos et al., 1983, 1989). En relación a lo anterior, se puede señalar que cuando las aguas son contaminadas con nutrientes, principalmente nitratos y fosfatos (aguas eutrofizadas), las macrófitas adquieren un desarrollo exuberante (Ramírez y San Martín, 2006). Considerando este punto de vista, el ensamble de las plantas acuáticas no sería aleatorio, sino que estaría determinado por un factor regulador. Una herramienta útil para conocer si existe el azar en los procesos que generan patrones ecológicos son los modelos nulos. Estos actúan bajo el criterio de azaridad a partir del análisis de datos pertenecientes a una distribución desconocida o imaginada (Vilchis, 2000). En Chile no existe información publicada sobre el uso de modelos nulos en ecología lacustre. Sin embargo, recientemente el uso de éstos ha estado enfocado al estudio de microcrustáceos zooplanctónicos dulceacuícolas (De los Ríos, 2008; De los Ríos et al., 2008, 2010, 2011; De los Ríos y Soto, 2009).

El objetivo del presente estudio fue evaluar mediante un modelo algorítmico, la presencia de azaridad en los patrones de distribución de macrófitas dulceacuícolas en lagunas costeras y lagos andinos de la región de La Araucanía.

MATERIALES Y MÉTODOS

Descripción de los sitios. El trabajo se llevó a cabo en la región de La Araucanía, Chile. Se estudiaron cuatro lagunas del borde costero: Patagüa, Peule, Puyehue y Tromen, y cuatro lagos andinos: Chico, Tinquilco, Toro y Verde. Estos últimos forman parte del Parque Nacional Huerquehue (Tabla 1).

Tabla 1. Ubicación geográfica, altitud y régimen de las lagunas y lagos estudiados.

Table 1. Geographical location, altitude, and system of studied lagoons and lakes.

Sitios	Coordenadas geográficas	Altitud (m.s.n.m)	Tipo	Referencia
Laguna Patagüa	39° 12' 39" S; 73° 12' 03" O	7	permanente de agua dulce	Hauenstein et al., (2008)
Laguna Peule	39° 08' 47" S; 73° 10' 09" O	14	permanente de agua dulce	Hauenstein et al., (2008)
Laguna Puyehue	39° 12' 39" S; 73° 16' 53" O	5	permanente de agua salobre	Hauenstein et al., (2008)
Laguna Tromen	39° 13' 10" S; 73° 09' 53" O	12	permanente de agua dulce	Hauenstein et al., (2008)
Lago Chico	39° 08' 21" S; 71° 42' 33" O	1240	permanente de agua dulce	De los Ríos et al., (2007)
Lago Tinquilco	39° 10' 00" S; 71° 43' 25" O	763	permanente de agua dulce	De los Ríos et al., (2007)
Lago Toro	39° 08' 20" S; 71° 42' 33" O	1245	permanente de agua dulce	De los Ríos et al., (2007)
Lago Verde	39° 08' 10" S; 71° 42' 33" O	1254	permanente de agua dulce	De los Ríos et al., (2007)

Según Hauenstein et al. (2008), las lagunas son de aguas someras y no superan los 4 m de profundidad. Peule y Tromen tienen una conformación similar, corresponden a depresiones de formas circulares y dispuestas en sentido norte-sur. Patagüa, en tanto, se encuentra en un lóbulo de meandro del río Toltén. Estas tres lagunas son de tipo continental y registran las variaciones hidrológicas asociadas a la precipitación invernal y de marea que presentan los ríos Toltén (Peule y Patagüa) y Boldo (Tromen). La laguna Puyehue es la única con conexión directa al mar, tiene forma oval y alargada y se orienta de norte a sur. Su desembocadura al mar no es permanente, estando sujeta a la variación de caudal y de marea (Peña-Cortés et al., 2009).

Los lagos altoandinos son sistemas acuáticos oligotróficos (De los Ríos et al., 2007), cuya importancia radica en su condición de prístinidad y su baja o prácticamente nula contaminación, debido a que no hay intervención humana (Steinhart et al., 1999, 2002). El lago Tinquilco está localizado en el principal acceso al Parque Nacional Huerquehue y recibe el aporte de muchos pequeños arroyos desde las montañas. Uno de estos arroyos llamado también Tinquilco, es el efluente de una red de al menos tres lagos situados en lo alto de las montañas. Estos son Chico, Toro y Verde, que están conectados entre sí por pequeños esteros (De los Ríos et al., 2007).

Tabla 2. Modelos simulados para lagunas y lagos. Valores de "p" inferiores a 0,05 indican falta de procesos aleatorios.
Table 2. Simulated models for lagoons and lakes. Values of "p" lower than 0.05 indicate lack of random processes.

	Modelo	Índice observado	Promedio índice simulado	N° de veces índice observado > índice simulado	Efecto estándar del tamaño	p
LAGUNAS	Fijo-Fijo	0,78640	0,77322	48554	2,41754	0,02892
	Fijo-Proporcional	0,78640	0,75886	49111	1,47345	0,01778
	Fijo-Equiprobable	0,78640	0,76185	48949	1,45786	0,02102
LAGOS	Fijo-Fijo	0,55246	0,47619	49950	4,31832	0,001
	Fijo-Proporcional	0,55246	0,63818	3233	-1,61562	0,93534
	Fijo-Equiprobable	0,55246	0,73256	2	-9,01092	0,99996

Clima. El clima en donde se ubican las lagunas costeras es oceánico con influencia mediterránea (Di Castri y Hajek, 1976). Según Köppen (1931) corresponde al tipo Cfb (templado húmedo de verano fresco), su temperatura media anual es de 12 °C y su precipitación media anual de 1553 mm (Hauenstein et al., 2008). En el sector donde se encuentran los lagos se distinguen dos tipos de clima: templado cálido con menos de cuatro meses secos (Tinquilco) y clima de hielo por efecto de la altura (Chico, Toro y Verde). Las temperaturas medias fluctúan entre los 17 °C y 7,3 °C en los meses cálidos y fríos, respectivamente. La temperatura media anual es de 11,5 °C y las precipitaciones alcanzan los 2045 mm anuales.

Muestreo y análisis de datos. Para la prospección de la vegetación en cada cuerpo de agua se ubicaron 12 transectas lineales de 20 m cada una (desde la línea de costa, 10 m hacia el cuerpo de agua y 10 m hacia afuera), y sobre cada uno de éstos se dispusieron cuatro parcelas cuadradas de 16 m² (4 x 4 m) de superficie. La clasificación, nomenclatura y origen geográfico de las especies se basó en Marticorena y Quezada (1985), Matthei (1995) y Zuloaga et al. (2008).

La comparación florística entre los cuerpos de agua se efectuó mediante un análisis de agrupamiento, utilizando el índice de similitud de Jaccard sobre una matriz de presencia-ausencia (Moreno, 2001). El procesamiento de datos se efectuó con el software PRIMER versión 6.1.2 (Clarke y Gorley, 2006).

Sobre la matriz de presencia-ausencia de especies, para cada sitio se llevó a cabo un modelo nulo de análisis de co-ocurrencia de especies (Gotelli y Entsminger, 2003), mediante el índice C-score (Stone y Roberts, 1990). Para ello se consideraron tres simulaciones: (1) modelo fijo/fijo (SIM 2) que se caracteriza por preservar los datos de las filas (especies) y columnas (sitios) de la matriz, (2) modelo fijo/equiprobable (SIM 4), que conserva fijas las filas y considera equiprobables las columnas, y (3) modelo fijo/proporcional (SIM 9), en el cual la ocurrencia total de especies se mantiene constante, y la probabilidad de ocurrencia de una especie determinada en un sitio (columna) es proporcional al total de columnas de la muestra (Gotelli, 2000; De los Ríos y Soto, 2009; Tihó y

Josens, 2007). Los análisis se realizaron mediante el software Ecosim versión 7.72 (Gotelli y Entsminger, 2011).

RESULTADOS

Para las lagunas se infiere la existencia de un factor regulador en los tres algoritmos puestos a prueba, SIM 2, SIM 4 y SIM 9, en tanto que para los lagos sólo en el primero de éstos se obtuvo dicho resultado (Tabla 2).

La flora de las lagunas estuvo compuesta por un total de 77 especies de plantas vasculares (Apéndice 1). La mayor riqueza se presentó en Tremen con 41 especies; Patagüa y Peule tuvieron 38 especies cada una, y Puyehue tuvo 35 especies. En los lagos se registró un total de 61 especies; se observó un claro dominio de Tinquilco con 48 taxa, seguido de Chico, Toro y Verde con 19 taxa cada uno. En el origen geográfico de las especies, para el caso de las lagunas existió un dominio de las plantas introducidas con 38 taxa, siguieron las nativas con 36 y finalmente las cosmopolitas con 3. Para los lagos se invirtió esta situación donde prevalecieron las especies nativas con 37 representantes, las introducidas con 23 y las cosmopolitas sólo con una especie (Fig. 1).

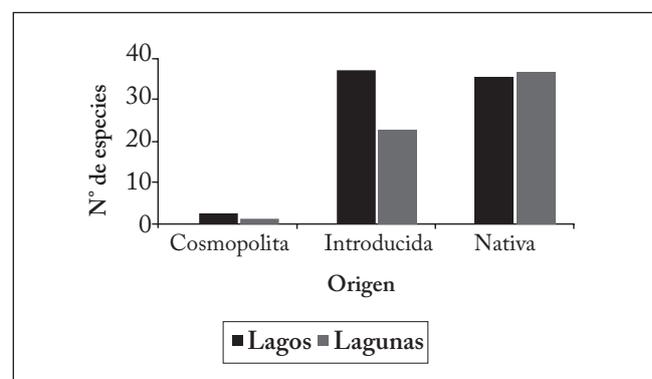


Fig. 1. Origen geográfico de las especies presentes en lagunas y lagos.

Fig. 1. Geographic origin of the species in lagoons and lakes.

El dendrograma de similitud florística (Fig. 2) determinó la existencia de dos grupos: en la parte superior se reunieron todas las lagunas, siendo Patagüa y Peule las más semejantes. Sin embargo, a este grupo también se añadió el lago Tinquilco. El segundo bloque lo conformaron los tres lagos restantes, siendo Chico y Verde los de mayor similitud.

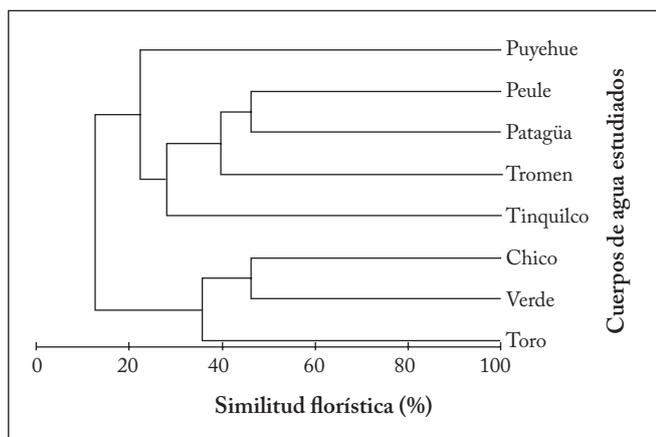


Fig. 2. Dendrograma de similitud florística de los cuerpos de agua estudiados.

Fig. 2. Dendrogram of floristic similarity of the studied water bodies.

DISCUSIÓN

Los resultados de las tres simulaciones confirmaron la presencia de un factor regulador en el ensamble de macrófitas de las lagunas. Lo anterior cobra sentido al considerar lo señalado por Ramírez y San Martín (2006) en relación a que tanto hidrófitas como helófitas dulceacuícolas corresponden a una vegetación de tipo azonal cuya presencia, más que responder a variables climáticas, obedece a otro tipo de factores. Según algunos autores (Parra, 1989; Stuardo y Valdovinos, 1989; Valdovinos et al., 2005) tales factores pueden corresponder al aporte de nutrientes (e.g. nitratos, fosfatos), materia orgánica particulada y sedimentos, lo que se traduce en la alta productividad que caracteriza a las lagunas costeras en general.

Al realizar un análisis más detallado de la flora presente en las lagunas, y teniendo en consideración lo planteado por Ramírez et al. (1991), se registraron tres especies con valor 9, es decir, indicadoras de eutrofización (*Callitriche verna* L., *Cotula coronopifolia* L. e *Hydrocotyle ranunculoides* L. f.), y nueve especies con valor 8 (*Alisma plantago-aquatica* L., *Cirsium vulgare* (Savi) Ten., *Distichlis spicata* (L.) Greene, *Gratiola peruviana* L., *Hydrocotyle modesta* Cham. & Schltdl., *Nierembergia repens* Ruiz & Pav., *Rumex conglomeratus* Murray, *Rumex crispus* L. y *Utricularia gibba* L.), lo que estaría indicando algún nivel de contaminación orgánica en las lagunas. Lo anterior es refrendado con los niveles de fósforo medidos para estos cuerpos de

agua, con lo que Puyehue, Patagüa y Tromen fueron clasificadas como mesotróficas y Peule como eutrófica (Hauenstein et al., 2008). Sin embargo, las clasificaciones tróficas obtenidas para estas lagunas no se condicen con la riqueza florística que se pudiera esperar, ya que ésta es baja en comparación con la encontrada en lagunas ubicadas más al norte, en la zona central de Chile. Ejemplo de estas últimas lagunas incluyen El Peral (V región) y Torca (VII región), en donde se registraron 62 y 69 taxa, respectivamente (Ramírez y San Martín, 1984; Ramírez et al., 1987). Estas diferencias se hacen mayores al hacer una comparación con el lago Budi, ubicado en la costa de la región de La Araucanía, donde Hauenstein et al. (1999) identificaron un total 107 especies.

Para los lagos andinos, los modelos de co-ocurrencia arrojan resultados totalmente distintos ya que sólo una de las tres simulaciones puestas a prueba dejó ver la existencia de un factor regulador, por lo que los patrones observados fueron aleatorios o azarosos. La inexistencia de un factor regulador, a diferencia de lo que ocurre en las lagunas, podría estar explicando la baja riqueza florística de los lagos Toro, Chico y Verde. Esto se sustenta en lo señalado por Soto et al. (1994) en relación a que cuerpos de agua oligotróficos exhiben una baja productividad y alguna resistencia aparente a perturbaciones, tales como adiciones de fósforo; esto, acompañado de una potencial limitación por nitrógeno (Soto, 2002), limita la proliferación de macrófitas acuáticas (Soto y Campos, 1995). En estos cuerpos de agua sólo se registraron dos especies indicadoras de contaminación con valor 9 (*C. verna* y *H. ranunculoides*) y tres especies con valor indicador 8 (*G. peruviana*, *R. conglomeratus* y *R. crispus*). Sin embargo, es necesario señalar que éstas últimas sólo estuvieron presentes en el lago Tinquilco, cuya menor altitud y mayor accesibilidad al público ha determinado una intervención humana considerable. Se debe tener en cuenta también la presencia de dos especies indicadoras de aguas oligotróficas, *Isoetes savatieri* Franch. e *Isolepis inundata* R. Br. (Ramírez et al., 1991). Éstas, de cierta manera estarían contrarrestando o reduciendo los efectos de las plantas indicadoras de contaminación anteriormente citadas. Lo anterior se refleja claramente en el dendrograma obtenido, ya que se constituyeron dos grupos: uno formado por los lagos Chico, Toro y Verde, sitios caracterizados por estar ubicados a una mayor altitud, rodeados de bosque nativo, y con una baja riqueza de especies, lo que reflejaría una baja intervención antrópica. El otro grupo lo formaron las cuatro lagunas en estudio, pero a éstas se les sumó el lago Tinquilco, cuya mayor riqueza de especies pareciera hacerlo más semejante a los cuerpos de agua costeros. Por lo tanto, no mostró afinidad con los sitios de acuerdo a su ubicación geográfica. Esto queda de manifiesto al analizar el origen geográfico de las especies que conforman el espectro florístico de los cuerpos de agua estudiados. En las lagunas hubo una presencia muy fuerte de los elementos alóctonos, quienes dominaron en número sobre las especies autóctonas,

lo que da cuenta del grado de intervención antrópica que éstas presentan (Hauenstein et al., 1988). En los lagos se invirtió completamente esta situación, ya que las plantas nativas exhibieron una clara superioridad sobre los taxa introducidos. La mayor parte de éstos últimos fueron exclusivos del lago Tinquilco, lo que refuerza la idea de un mayor nivel de alteración sobre este cuerpo de agua y podría estar explicando su afinidad con las lagunas.

AGRADECIMIENTOS

A los proyectos FONDECYT 1030861 y DGI-UCT 2005-4-01.

REFERENCIAS

- Campos, H., W. Steffen, G. Agüero, O. Parra y L. Zúñiga (1989). Estudios limnológicos en el lago Puyehue (Chile). Morfometría, factores físicos y químicos, plancton y producción primaria. *Medio Ambiente* 10: 36-53.
- Campos, H., W. Steffen, C. Román, L. Zúñiga y G. Agüero (1983). Limnological studies in lake Villarrica: morphometric, physical, chemical, planktonical factors and primary productivity. *Archives für Hydrobiologie* 65: 371-406.
- Clarke, K. y R. Gorley (2006). Plymouth routines in multivariate ecological research. Plymouth Marine Laboratory, Londres, Inglaterra. 190 p.
- De los Ríos, P. (2008). A null model for explain crustacean zooplankton species associations in central and southern Patagonian inland. *Anales del Instituto de la Patagonia* 36: 25-33.
- De los Ríos, P., P. Acevedo, R. Rivera y G. Roa (2008). Comunidades de crustáceos litorales de humedales del norte de la Patagonia chilena (38° S): rol potencial de la exposición a la radiación ultravioleta. En: Fernández, L. y A. Volpedo (eds.), pp. 209-218. Efectos de los Cambios Globales sobre la Biodiversidad. Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo (CYTED), Buenos Aires, Argentina. 294 p.
- De los Ríos, P., E. Carreño, E. Hauenstein y M. Vega (2010). An update of the distribution of *Boeckella gracilis* (Daday, 1902) (Crustacea, Copepoda) in the Araucanía region (38° S), Chile, and a null model for understanding its species association in its habitat. *Latin American Journal of Aquatic Research* 38: 507-513.
- De los Ríos, P., E. Hauenstein, P. Acevedo y X. Jaque (2007). Littoral crustaceans in mountain lakes of Huerquehue National Park (38°S, Araucanía region, Chile). *Crustaceana* 80: 401-410.
- De los Ríos, P., E. Hauenstein y M. Romero-Mieres (2011). Microcrustacean assemblages composition and environmental variables in lakes and ponds of the Andean region-South of Chile (37-39° S). *Brazilian Journal of Biology* 71: 1-6.
- De los Ríos, P. y D. Soto (2009). Estudios limnológicos en lagos y lagunas del Parque Nacional Torres del Paine (51° S, Chile). *Anales del Instituto de la Patagonia* 37: 63-71.
- Di Castri, F. y E. Hajek (1976). Bioclimatología de Chile. Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile. 131 p.
- Gotelli, N. y G. Entsminger (2003). Swap algorithms in null model analysis. *Ecology* 84: 532-535.
- Gotelli, N. (2000). Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology* 81: 2606-2621.
- Gotelli, N. y G. Entsminger (2011). EcoSim: null models software for ecology, version 7.72, Acquired Intelligence Inc. y Kesey-Bear, <http://homepages.together.net/wgentsmin/ecosim.htm>
- Hauenstein, E. (2006). Visión sinóptica de los macrófitos dulceacuicolas de Chile. *Gayana* 70: 16-23.
- Hauenstein, E., M. González, L. Leiva y L. Falcón (1999). Flora de macrófitos y bioindicadores del lago Budi (IX Región, Chile). *Gayana Botánica* 56: 53-62.
- Hauenstein, E., F. Peña-Cortés, C. Bertrán, J. Tapia y R. Schlatter (2008). Comparación florística y estado trófico basado en plantas indicadoras de lagunas costeras de la región de La Araucanía, Chile. *Ecología Austral* 18: 43-53.
- Hauenstein, E., C. Ramírez, M. González, L. Leiva y C. San Martín (1996). Flora hidrófila del lago Villarrica (IX región, Chile) y su importancia como elemento indicador de contaminación. *Medio Ambiente* 13: 88-96.
- Hauenstein, E., C. Ramírez, M. González y C. San Martín (1993). Comparación de la flora macrofítica de tres lagos del Centro-Sur de Chile (Budi, Llanquihue, Cayutué). *Revista Geográfica de Valparaíso* 22-23: 175-193.
- Hauenstein, E., C. Ramírez, M. Latsague y D. Contreras (1988). Origen fitogeográfico y espectro biológico como medida del grado de intervención antrópica en comunidades vegetales. *Medio Ambiente* 9: 140-142.
- Köppen, W. (1931). Die Klimate der Erde. Gundriss der Klimakunde. Walter y Co, Berlín, Alemania. 182 p.
- Martcorena, C. y M. Quezada (1985). Catálogo de la flora vascular de Chile. *Gayana Botánica* 42: 5-157.
- Matthei, O. (1995). Manual de las malezas que crecen en Chile. Alfabeta Impresores, Santiago, Chile. 545 p.
- Moreno, C. (2001). Métodos para medir la biodiversidad. Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo (CYTED), Zaragoza, España. 84 p.
- Parra, O. (1989). La eutroficación de la laguna grande de San Pedro, Concepción, Chile: un caso de estudio. *Ambiente y Desarrollo* 5: 117-136.
- Peña-Cortés, F., M. Cisternas, C. Bertrán, E. Hauenstein, J. Tapia, G. Rebolledo y M. Escalona (2009). Unidades geoecológicas en cuencas del borde costero de la región de La Araucanía, sur de Chile. *Anales de la Sociedad Chilena de Ciencias Geográficas* 2008: 106-112.
- Ramírez, C., H. Figueroa, E. Hauenstein y D. Contreras (1989). Distribution of the benthic flora in the lower course of the Valdivia river, Chile. *Estuaries* 12: 111-118.
- Ramírez, C., V. Finot, C. San Martín y A. Ellies (1991). El valor indicador ecológico de las malezas del centro-sur de Chile. *Agro Sur* 19: 94-116.
- Ramírez, C. y J. San Martín (1984). Hydrophilous vegetation of a coastal lagoon in Central Chile. *Journal of Ecology Environment* 10: 93-110.
- Ramírez, C. y C. San Martín (2006). Diversidad de macrófitos chilenos. En: Vila, I., A. Veloso, R. Schlatter y C. Ramírez (eds.), pp. 21-60. Macrófitas y vertebrados de los sistemas límnicos de Chile. Editorial Universitaria, Santiago, Chile. 187 p.
- Ramírez, C., J. San Martín, C. San Martín y D. Contreras (1987). Estudio florístico y vegetacional de la laguna El Peral, Quinta Región de Chile. *Revista Geográfica de Valparaíso* 18: 105-120.

- San Martín, C., R. Medina, P. Ojeda y C. Ramírez (1993). La biodiversidad vegetal del Santuario de la Naturaleza Río Cruces (Valdivia, Chile). *Acta Botánica Malacitana* 18: 259-279.
- San Martín, C., C. Ramírez y M. Álvarez (2003). Macrófitos como bioindicadores: una propuesta metodológica para caracterizar ambientes dulciacuícolas. *Revista Geográfica de Valparaíso* 34: 243-253.
- San Martín, C., C. Ramírez y P. Ojeda (1998). La vegetación de las lagunas primaverales en las cercanías de Temuco (Cautín, Chile). *Acta Botánica Malacitana* 23: 99-120.
- Soto, D. (2002). Oligotrophic patterns in southern Chilean lakes: the relevance of nutrients and mixing depth. *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 377-393.
- Soto, D. y H. Campos (1995). Los lagos oligotróficos del bosque templado húmedo del sur de Chile. En: Armesto, J., C. Villagrán y M. Arroyo (eds.), pp. 317-334. *Ecología de los bosques nativos de Chile*. Editorial Universitaria, Santiago, Chile. 477 p.
- Soto, D., H. Campos, O. Parra, L. Zúñiga y W. Steffen (1994). The Torres del Paine Lake district (Chilean Patagonia): a case of pristine N-limited lakes and ponds. *Archiv für Hydrobiologie* 99: 181-197.
- Steinhart, G., G. Likens y D. Soto (1999). Nutrient limitation in lago Chaiquenes (Parque Nacional Alerce Andino, Chile): evidence from nutrient enrichment experiments and physiological essays. *Revista Chilena de Historia Natural* 72: 559-581.
- Steinhart, G., G. Likens y D. Soto (2002). Physiological indicators of nutrient deficiency in phytoplankton in southern Chilean lakes. *Hydrobiologia* 489: 21-27.
- Stone, L. y A. Roberts (1990). The checkerboard score and species distributions. *Oecologia* 85: 74-79.
- Stuardo, J. y C. Valdovinos (1989). Estuarios y lagunas costeras: ecosistemas importantes de Chile central. *Ambiente y Desarrollo* 5: 107-115.
- Tiho, S. y G. Josen (2007). Co-occurrence of earthworms in urban surroundings: A null model analysis of community structure. *European Journal of Soil Biology* 43: 84-90.
- Valdovinos, C., D. Figueroa, F. Peña-Cortés, E. Hauenstein, B. Guíñez y V. Olmos (2005). Visión sinóptica de la biodiversidad acuática y ribereña del lago Budi. En: Smith-Ramírez, C., J. Armesto y C. Valdovinos (eds.), pp. 407-417. *Historia, biodiversidad y ecología de los bosques costeros de Chile*. Editorial Universitaria, Santiago, Chile. 708 p.
- Vilchis, O. (2000). Modelos nulos en interacciones biológicas, una propuesta: depredación en *Chirostoma riojai*-zooplancton. *Ciencia Ergo Sum* 7: 153-156.
- Zuloaga, F., O. Morrone y M. Belgrano (eds.) (2008). Catálogo de las plantas vasculares del cono sur (Argentina, sur de Brasil, Chile, Paraguay y Uruguay). Missouri Botanical Garden Press, Saint Louis, U.S.A. 983 p.

Apéndice 1. Catálogo florístico de las especies de plantas vasculares registradas en las áreas estudiadas. OG: origen geográfico, C: cosmopolita, I: introducida, N: nativa.

Appendix 1. Floristic catalogue of species of vascular plants registered in the studied areas. OG: geographical origin, C: cosmopolitan, I: introduced, N: native.

Nombre científico	Familia	OG
<i>Acaena ovalifolia</i> Ruiz & Pav.	Rosaceae	N
<i>Agrostis capillaris</i> L.	Poaceae	I
<i>Alisma lanceolatum</i> With.	Alismataceae	I
<i>Alisma plantago-aquatica</i> L.	Alismataceae	I
<i>Anagallis alternifolia</i> Cav.	Primulaceae	N
<i>Anagallis arvensis</i> L.	Primulaceae	I
<i>Anthoxanthum utriculatum</i> (Ruiz & Pav.) Y. Schouten & Veldkamp	Poaceae	N
<i>Azara lanceolata</i> Hook. f.	Salicaceae	N
<i>Berberis trigona</i> Kunze ex Poepp. & Endl.	Berberidaceae	N
<i>Blechnum penna-marina</i> (Poir.) Kuhn	Blechnaceae	N
<i>Bromus catharticus</i> Vahl	Poaceae	N
<i>Callitriche terrestris</i> Raf.	Callitrichaceae	I
<i>Callitriche verna</i> L.	Callitrichaceae	I
<i>Calystegia sepium</i> (L.) R. Br.	Convolvulaceae	I
<i>Carex acutata</i> Boott	Cyperaceae	N
<i>Carex brongniartii</i> Kunth	Cyperaceae	N
<i>Carex decidua</i> Boott	Cyperaceae	N
<i>Carex distenta</i> Kunze ex Kunth	Cyperaceae	N
<i>Carex fuscula</i> d'Urv.	Cyperaceae	N
<i>Carex inconspicua</i> Steud.	Cyperaceae	N
<i>Carex macloviana</i> d'Urv.	Cyperaceae	N
<i>Centella asiatica</i> (L.) Urb.	Apiaceae	N
<i>Cirsium vulgare</i> (Savi) Ten.	Asteraceae	I
<i>Cortaderia pilosa</i> (d'Urv.) Hack.	Poaceae	N
<i>Cotula coronopifolia</i> L.	Asteraceae	I
<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers.	Poaceae	I
<i>Cyperus eragrostis</i> Lam.	Cyperaceae	N
<i>Dactylis glomerata</i> L.	Poaceae	I
<i>Dichondra sericea</i> Sw.	Convolvulaceae	I
<i>Distichlis spicata</i> (L.) Greene	Poaceae	N
<i>Eleocharis macrostachya</i> Britton	Cyperaceae	N
<i>Eleocharis pachycarpa</i> E. Desv.	Cyperaceae	N
<i>Eleocharis palustris</i> (L.) R. Br.	Cyperaceae	N
<i>Equisetum bogotense</i> Kunth	Equisetaceae	N
<i>Galium aparine</i> L.	Rubiaceae	N
<i>Galium tricornerutum</i> Dandy	Rubiaceae	I

<i>Geranium core-core</i> Steud.	Geraniaceae	N	<i>Plantago lanceolata</i> L.	Plantaginaceae	I
<i>Geum magellanicum</i> Comm. ex Pers.	Rosaceae	N	<i>Plantago major</i> L.	Plantaginaceae	I
<i>Gratiola peruviana</i> L.	Plantaginaceae	N	<i>Polygonum hydropiperoides</i> Michx.	Polygonaceae	I
<i>Gunnera magellanica</i> Lam.	Gunneraceae	N	<i>Polygonum persicaria</i> L.	Polygonaceae	I
<i>Holcus lanatus</i> L.	Poaceae	I	<i>Polygogon australis</i> Brongn.	Poaceae	N
<i>Hordeum chilense</i> Roem. & Schult.	Poaceae	N	<i>Potamogeton linguatus</i> Hagstr.	Potamogetonaceae	N
<i>Hydrocotyle chamaemorus</i> Cham. & Schltldl.	Apiaceae	N	<i>Potamogeton pusillus</i> L.	Potamogetonaceae	N
<i>Hydrocotyle modesta</i> Cham. & Schltldl.	Apiaceae	N	<i>Potentilla anserina</i> L.	Rosaceae	I
<i>Hydrocotyle ranunculoides</i> L. f.	Apiaceae	I	<i>Prunella vulgaris</i> L.	Lamiaceae	C
<i>Hypochaeris radicata</i> L.	Asteraceae	I	<i>Ranunculus bonariensis</i> Poir.	Ranunculaceae	N
<i>Isoetes savatieri</i> Franch.	Isoetaceae	N	<i>Ranunculus repens</i> L.	Ranunculaceae	I
<i>Isolepis inundata</i> R. Br.	Cyperaceae	N	<i>Rostraria cristata</i> (L.) Tzvelev	Poaceae	I
<i>Juncus arcticus</i> Willd.	Juncaceae	I	<i>Rubus constrictus</i> P.J. Müll. & Lefèvre	Rosaceae	I
<i>Juncus cyperoides</i> Laharpe	Juncaceae	N	<i>Rumex conglomeratus</i> Murray	Polygonaceae	I
<i>Juncus imbricatus</i> Laharpe	Juncaceae	N	<i>Rumex crispus</i> L.	Polygonaceae	I
<i>Juncus pallescens</i> Lam.	Juncaceae	N	<i>Rumex cuneifolius</i> Campd.	Polygonaceae	N
<i>Juncus procerus</i> E. Mey.	Juncaceae	N	<i>Sagittaria montevidensis</i> Cham. & Schltldl.	Alismataceae	N
<i>Leontodon saxatilis</i> Lam.	Asteraceae	I	<i>Schoenoplectus californicus</i> (C.A. Mey.) Soják	Cyperaceae	N
<i>Leptinella scariosa</i> Cass.	Asteraceae	N	<i>Scirpus acicularis</i> L.	Cyperaceae	N
<i>Limosella subulata</i> E. Ives	Plantaginaceae	C	<i>Senecio fistulosus</i> Poepp. ex Less.	Asteraceae	N
<i>Lolium multiflorum</i> Lam.	Poaceae	I	<i>Sisyrinchium pearcei</i> Phil.	Iridaceae	N
<i>Lolium perenne</i> L.	Poaceae	I	<i>Sonchus asper</i> (L.) Hill	Asteraceae	I
<i>Lotus pedunculatus</i> Cav.	Fabaceae	I	<i>Stuckenia striata</i> (Ruiz & Pav.) Holub	Potamogetonaceae	N
<i>Lotus tenuis</i> Waldst. & Kit. ex Willd.	Fabaceae	I	<i>Symphytotrichum vahlüi</i> (Gaudich.) G.L. Nesom	Asteraceae	N
<i>Ludwigia peploides</i> (Kunth) P.H. Raven	Onagraceae	N	<i>Taraxacum officinale</i> G. Weber ex F.H. Wigg.	Asteraceae	I
<i>Lupinus arboreus</i> Sims	Fabaceae	I	<i>Trifolium pratense</i> L.	Fabaceae	I
<i>Mentha aquatica</i> L.	Lamiaceae	I	<i>Trifolium repens</i> L.	Fabaceae	I
<i>Myosotis scorpioides</i> L.	Boraginaceae	I	<i>Ulex europaeus</i> L.	Fabaceae	I
<i>Myriophyllum aquaticum</i> (Vell.) Verdc.	Haloragaceae	N	<i>Utricularia gibba</i> L.	Lentibulariaceae	N
<i>Nasturtium officinale</i> R. Br.	Brassicaceae	I	<i>Veronica serpyllifolia</i> L.	Plantaginaceae	I
<i>Nierembergia repens</i> Ruiz & Pav.	Solanaceae	N	<i>Vicia sativa</i> L.	Fabaceae	I
<i>Nothoscordum gramineum</i> (Sims) Beauverd	Alliaceae	N			
<i>Oldenlandia salzmannii</i> (DC.) Benth. & Hook.	Rubiaceae	N			
<i>Osmorbiza chilensis</i> Hook. & Arn.	Apiaceae	N			
<i>Parentucellia viscosa</i> (L.) Caruel	Orobanchaceae	I			
<i>Paspalum dasypleurum</i> Kunze ex E. Desv.	Poaceae	N			
<i>Paspalum paspalodes</i> (Michx.) Scribn.	Poaceae	I			
<i>Perezia pedicularifolia</i> Less.	Asteraceae	N			
<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud.	Poaceae	C			