Gayana Bot. 57(1): 89-96, 2000 ISSN 0016-5301

VARIACION MORFOLOGICA DE *PHACELIA SECUNDA* J.F. GMEL. (HYDROPHYLLACEAE) A LO LARGO DE UN GRADIENTE ALTITUDINAL EN CHILE CENTRAL

MORPHOLOGICAL VARIATION OF PHACELIA SECUNDA *J.F. GMEL. (HYDROPHYLLACEAE) ALONG AN ALTITUDINAL GRADIENT IN CENTRAL CHILE*

Lohengrin A. Cavieres*

RESUMEN

Phacelia secunda J.F. Gmel. (Hydrophyllaceae) es una hierba perenne que en Chile, y también en Argentina, presenta una amplia distribución, habitando desde Parinacota (18°S) hasta Tierra del Fuego (54°S), y desde el nivel del mar hasta la alta cordillera. En este estudio se documentan algunas variaciones morfológicas que presenta esta especie a lo largo de un gradiente altitudinal desde los 1.600 m a los 3.400 m en los Andes de Chile central (33°S). Se encontró que el diámetro de las rosetas aumenta significativamente con la altitud, al igual que el número de inflorescencias por individuo y la longitud de la pubescencia. Por el contrario, la altura de las inflorescencias disminuye con la altitud. La tendencia a privilegiar el crecimiento vertical a bajas altitudes y el crecimiento horizontal en altitudes mayores sería una respuesta adaptativa a las frías condiciones de los ambientes de alta montaña. Del mismo modo, el aumento en la longitud de la pubescencia con la altitud sería una adaptación para mantener un balance térmico positivo y evitar los excesos de radiación en dichos ambientes.

PALABRAS CLAVES: Cambio morfológico, gradiente altitudinal, *Phacelia*, Andes.

ABSTRACT

Phacelia secunda J.F. Gmel. (Hydrophyllaceae) is a perennial herb that both, in Chile and Argentina, shows a wide distributional range, inhabiting from Parinacota (18°S) to Tierra del Fuego (54°S), and from the sea level up to the high Andes. In this study some morphological variations along an altitudinal gradient from 1600 to 3400 m in Andes of central Chile (33°S) are reported. The diameter of the rosettes significantly increased with elevation, as well as the number of inflorescences per individual and the longitude of pubescence. In contrast, the height of inflorescences decreased with elevation. Tendencies for privileging vertical growth at lower elevations and horizontal growth at higher elevations would be adaptations to the cold and harsh climate of high mountain habitats. In a similar vein, the increase in the longitude of pubescence with elevation would be an adaptation in order to maintain positive thermal balances and avoid the excesses of radiation in those habitats.

KEYWORDS: Morphological change, altitudinal gradient, *Phacelia*, Andes.

INTRODUCCION

El género *Phacelia* Juss. (Hydrophyllaceae) comprende aproximadamente 150 especies, que habitan desde el oeste de Norteamérica hasta el sur de Argentina y Chile (Deginani 1982; Mabberley 1997). La mayoría de las especies de este género se encuentran en el hemisferio norte, colonizando principalmente hábitats templados (Willis 1985; Mabberley 1997). En Chile, el género está representado por 6 especies (Marticorena & Quezada 1985).

Phacelia secunda J.F.Gmel. es una hierba perenne que habita en todo el continente americano, desde el sur de los Estados Unidos hasta el extremo sur de Sudamérica (Deginani 1982). En Chile esta hierba presenta una extraordinaria amplitud tanto en su distribución latitudinal como altitudinal, habitando desde Parinacota (18°S) hasta Tierra del Fuego (54°S), y desde el nivel del mar hasta cerca

*Departamento de Botánica, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Casilla 160-C, Concepción, Chile. email: lcaviere@udec.cl

del límite altitudinal de la vegetación andina (3.500 m). En Chile, una distribución tan amplia como ésta, sólo es conocida para *Deschampsia antarctica* Desv. (Graminae) y *Colobanthus quitensis* (H.B.K.) Bartl. (Caryophyllaceae) que se encuentran a lo largo de toda la Cordillera de los Andes hasta la Antártica. A diferencia de las otras especies con amplia distribución en Chile, *P. secunda* se desarrolla exitosamente en climas muy diferentes como son el clima costero, el clima tipo mediterráneo del valle central y el clima alto-andino. En Argentina, *P. secunda* también presenta una amplia distribución tanto altitudinal como latitudinal, habitando desde Jujuy hasta Tierra del Fuego y desde el mar a la Cordillera de los Andes (Deginani 1982).

Varios estudios han documentado los drásticos cambios climáticos que ocurren con la altitud (Billings & Mooney 1968; Billings 1972, 1974; Bliss 1971, 1985). Aquellas especies capaces de crecer en un amplio rango de altitudes deben adaptarse a la disminución de la temperatura del aire y del suelo con la altitud, al aumento de los niveles de radiación y velocidad del viento, y a la disminución en la duración de la estación favorable para el crecimiento (Billings & Mooney 1968; Billings 1974; Bliss 1985; Körner 1999). La gran mayoría de los estudios se han centrado en las adaptaciones fisiológicas que presentan las especies que habitan los ambientes alpinos (Billings & Mooney 1968; Bliss 1971; Billings 1972; 1974), relegando a un segundo plano la documentación de adaptaciones morfológicas. Una de las principales características que presentan las plantas que habitan en zonas alpinas es la reducción del crecimiento en tamaño de los individuos, privilegiándose el crecimiento en forma horizontal (Savile 1972; Körner *et al.* 1989; Körner 1999). De esta manera los individuos crecen muy apegados a la superficie del suelo donde pueden evadir los efectos del fuerte viento y aprovechar la radiación del suelo para alcanzar temperaturas más altas que el aire (Körner & Larcher 1988; Körner 1999). Lo anterior sugiere que una especie que se distribuya a lo largo de un gradiente altitudinal debería modificar su morfología para crecer más cerca del suelo ha medida que se aumenta en altitud. En el presente estudio se documentan algunos aspectos de la variación morfológica que presenta *Phacelia secunda* a lo largo de un gradiente altitudinal en los Andes de Chile central.

MATERIALES Y METODOS

Especie de estudio

Phacelia secunda J.F. Gmel. (Hydrophyllaceae): hierba perenne, arrosetada o con tallos erguidos, con rizoma vertical, tallos con pilosidad argénteo-serícea, adpresa, en menor medida con pilosidad hirsuta. Hojas basales largamente pecioladas, las caulinares casi sésiles, pilosas en ambas caras; lámina entera a lirado pinnada, lanceolada a ovada, con 1 a 5 pares de lóbulos de ápice agudo y margen entero, el terminal de mayor tamaño que los restantes. Inflorescencia compleja de cimas escorpioides, laxas o contraídas. Cáliz de igual o menor longitud que la corola, sépalos más o menos lanceolados, hirsutos. Corola campanulada, lila a blanco. Estambres exertos. Fruto cápsula piriforme. Puede producir entre 1-4 semillas por flor. Las semillas son naviculares, de 2-3 mm de longitud por 1 mm de ancho; tienen un extremo marcadamente agudo, foveoladas en ambas caras y son de color castaño oscuro. Los frutos y semillas de esta especie no presentan adaptaciones morfológicas para dispersión a larga distancia (Cavieres *et al.* 1999), lo que le permite formar bancos de semillas bastante numerosos (Cavieres & Arroyo 1999a). Según Arroyo & Squeo (1990) ásta es una especie parcialmente autocompatible.

Deginani (1982) reconoce 2 variedades para la especie: *P. secunda* J.F.Gmel. var. *secunda* con plantas arrosetadas, con pilosidad en su mayor parte argénteo-serícea, y *P. secunda* J.F.Gmel. var. *pinnata* (R. et P.) Constance, con plantas marcada- mente caulescentes, con predominio de la pilosidad hirsuta (Fig. 1).

Area de estudio

Este trabajo se realizó entre los sectores del Santuario de la Naturaleza Yerba Loca y el Cerro Negro en el Centro Invernal de Ski Valle Nevado, en los Andes de Chile central (33°S) (Fig. 2).

En general, el clima de Chile central es del tipo mediterráneo (di Castri & Hajek 1976) con una marcada estacionalidad tanto en las temperaturas como en las precipitaciones. Se caracteriza además por una alta variabilidad interanual en las precipitaciones y una moderada oscilación térmica entre el período invernal y la época estival. A 1.600 m, en el Santuario de la Naturaleza Yerba Loca, la temperatura media anual es de 12,7°C (Peñaloza 1996), mientras que a 2.600



FIG. 1. Icones de *Phacelia secunda* J.F. Gmelin. en Deginani (1982). A, Planta en flor y fruto; B, flor; C, corola abierta; D, cáliz y fruto; E, gineceo; F, semillas; G, *Phacelia secunda* var. *pinnata* (Vahl) Deginani, aspecto general. (A-F, Cabrera 15146; G, Cabrera 18301).

FIG. 1. Icones of *Phacelia secunda* J.F. Gmelin. in Deginani (1982). A, Plant with fruit and flowers; B, flower; C, open corolla; D, calix and fruit; E, gineceous; F, seed; G, *Phacelia secunda* var. *pinnata* (Vahl) Deginani, general aspect. (A-F, Cabrera 15146; G, Cabrera 18301).

m y 3.150 m la temperatura media anual es de alrededor de 6,5°C y 3°C, respectivamente (Cavieres & Arroyo 1999b).

En la zona de estudio se encontraron poblaciones de *Phacelia secunda* desde los 1.600 a los 3.400 m, abarcando una diferencia de 1.800 m de altitud entre ambos extremos del gradiente. De acuerdo a una tasa de enfriamiento adiabático del aire ("lapse rate") de 6°C/km (Cavieres & Arroyo 1999b) la diferencia en la temperatura promedio entre los extremos del gradiente estudiado es de 10,8°C, diferencia que de acuerdo a la estacionalidad que presenta el "lapse rate" (*op. cit.*) puede ser aún mayor en los meses de verano. Los muestreos se realizaron en 5 poblaciones ubicadas en laderas de exposición W a S, ubicadas a las siguientes altitudes:

1.600 m: Vegetacionalmente corresponde al bosque esclerófilo montano de Chile central, que se caracteriza por la dominancia el árbol *Kageneckia angustifolia* y el arbusto *Guindilia trinervis*, presentando una fisionomía de matorral abierto (León 1994; Peñaloza 1996).

2.100 m: Localizado en una ladera de exposición W en la ruta al complejo de ski Valle Nevado. La vegetación corresponde a un matorral

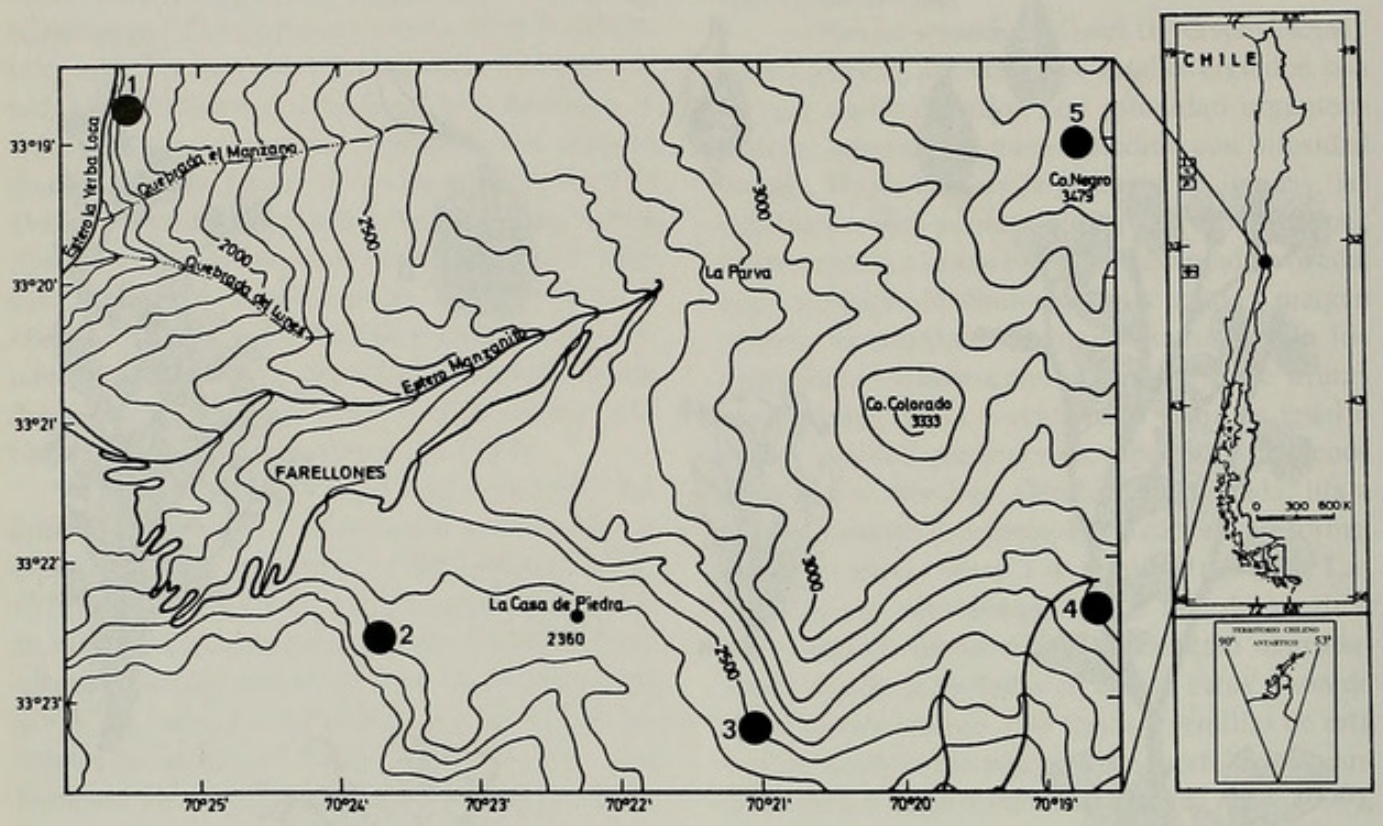


FIG. 2. Mapa de la zona de estudio. Círculos negros indican los sitios de estudio. 1: 1.600 m, 2: 2.100 m, 3: 2.500 m, 4: 2.900 m, 5: 3.400 m.

FIG. 2. Map of the study zone. Black circles indicate study sites. 1: 1.600 m, 2: 2.100 m, 3: 2.500 m, 4: 2.900 m, 5: 3.400 m.

subandino, dominado por *Acaena alpina, A. splendens*, y arbustos achaparrados como *Chuquiraga oppositifolia* y *Anarthrophyllum cumingii*, acompañados a su vez de varias especies de geófitas y algunas hierbas anuales (Cavieres *et al.* 2000).

2.500 m: Localizado en una llanura inclinada, de exposición S, en la ruta al complejo de ski Valle Nevado. La vegetación corresponde al límite superior del matorral subandino (Cavieres *et al.* 2000), con dominancia de *Acaena alpina*, *Chuquiraga oppositifolia* y *A. splendens*.

2.900 m: Ubicado en una ladera de exposición SW, muy cerca del Centro de ski Valle Nevado. La vegetación corresponde al piso andino inferior que se caracteriza por la dominancia de especies en cojín como *Laretia acaulis* y *Anarthrophyllum gayanum* (Cavieres *et al.* 2000).

3.400 m: Localizado en una ladera de exposición S en las faldas del Cerro Negro, aproximadamente a 3 km al norte del Centro de ski Valle Nevado. Este sitio corresponde al piso andino superior (o subnival) de vegetación, caracterizado por la baja cobertura vegetal, y la dominancia de especies herbáceas de bajo tamaño como *Nassauvia pyramidalis* y *Pozoa coriacea*, y la presencia de otras especies en cojín como *Azorella monantha* (Cavieres *et al.* 2000).

MEDICIONES MORFOLÓGICAS

En cada nivel altitudinal se escogieron al azar 25 individuos, a quienes se les determinó el ancho de la roseta, número de inflorescencias por individuo y altura de las mismas. Adicionalmente, de cada individuo se tomó un escapo floral que fue transportado al laboratorio, donde bajo lupa de disección se determinó la longitud de la pubescencia. Los datos fueron analizados con ANOVAS de una vía con la altitud como factor.

RESULTADOS

TAMAÑO DE LAS ROSETAS

Se aprecia un significativo aumento del diámetro de las rosetas con la altitud ($N = 125$; $F_{4,109} = 31{,}01$; $P < 0{,}001$), desde 9,6 cm a los 1.600 m hasta 24,7 cm de diámetro a los 3.400 m (Fig. 3a). Las rosetas del nivel 2.900 m resultaron ser ligeramente más grandes (25,8 cm) que las de 3.400 m, aunque las diferencias no son significativas (Fig. 3a).

NÚMERO DE INFLORESCENCIAS

También se encontró un aumento significativo del número de inflorescencias con la altitud (($N = 125$; $F_{4,109} = 45{,}41$; $P < 0{,}001$). A 1.600 m las rosetas contienen en promedio 2 inflorescencias por individuo (Fig. 3b), las que aumentan a un promedio 3, 13 y 12 inflorescencias por individuo a 2.100 m, 2.500 m, 2.900 m y 3.400 m, respectivamente (Fig. 3b).

ALTURA DE LAS INFLORESCENCIAS

La altura de las inflorescencias disminuye significativamente con la altitud ($N = 232$; $F_{4,219} = 91{,}21$; $P < 0{,}001$). A 1.600 m las inflorescencias tienen una altura promedio de 24,3 cm por sobre el nivel del suelo, mientras que a 2.100 m aumenta a 17,8 cm por sobre el nivel del suelo. A 2.500 m la altura promedio disminuye a 13,5 cm, mientras que a 2.900 m y 3.400 m decae aún más a 8,5 y 5,8 cm por sobre el nivel del suelo, respectivamente (Fig. 3c).

LONGITUD DE LA PUBESCENCIA

La longitud de la pubescencia aumenta significativamente con la altitud ($N = 250$; $F_{4,225} = 109{,}99$; $P < 0{,}001$). A 1.600 m el promedio de la pubescencia es de 0,7 mm de largo, mientras que a 2.100 m aumenta a 0,8 mm. A 2.500 m la longitud de la pubescencia aumenta a 0,9 mm, mientras que a 2.900 m y 3.400 m aumenta aún más a 1,0 mm y 1,3 mm, respectivamente (Fig. 3d).

DISCUSION

La reducción de la estatura de las plantas con la altitud ha sido documentada con anterioridad por una serie de estudios (*e.g.* Rochow 1970; Jolls 1980; Neuffer & Bartelheim 1989; Galen *et al.* 1991; Bauert 1996). En el caso de *Phacelia secunda* dicha reducción se manifiesta en la disminución de la altura que alcanza la inflorescencia por sobre el nivel de suelo (Fig. 3c). Adicionalmente, *P. secunda* aumenta el tamaño de las rosetas con la altitud, de modo que si calcula la razón estatura/diámetro se obtiene una disminución lineal de esta razón con la altitud (2,5 cm -1,56 cm - 0,68 cm - 0,33 cm - 0,23 cm a 1.600 m - 2.100 m - 2.500 m - 2.900 m - 3.400 m, respectivamente). En otras palabras, existe una variación altitudinal de individuos con mayor desarrollo de crecimiento vertical en las altitudes menores, e individuos con un mayor desarrollo de crecimiento horizontal hacia las altitudes mayores. Körner *et al.* (1989) proponen que tal respuesta morfológica sería producto que las morfologías pequeñas, que privilegian el crecimiento horizontal, son eficientes captadores y retenedores de energía térmica, de modo que la temperatura de los tejidos vegetales puede estar varios grados por sobre la temperatura del aire (Körner 1999). Esto es coherente con el hecho que las formas de vida mejor adaptadas y más abundantes en las zonas alpinas son plantas bajas como las hierbas en rosetas y las plantas en cojín (Bliss 1971; Billings 1974; Körner 1999). Körner *et al.* (1989) además señalan que la reducción en tamaño no es una consecuencia de una menor eficiencia en la maquinaria fotosintética de las plantas por las bajas temperaturas ambientales, sino a una adaptación que opera incluso al nivel de la formación y división celular.

El significativo aumento del número de inflorescencias por individuo con la altitud sugiere que habría un aumento en el esfuerzo reproductivo sexual con la altitud. Esto se contrapone con lo propuesto por muchos autores (e.g., Billings & Mooney 1968; Bliss 1971; Billings 1974), quienes

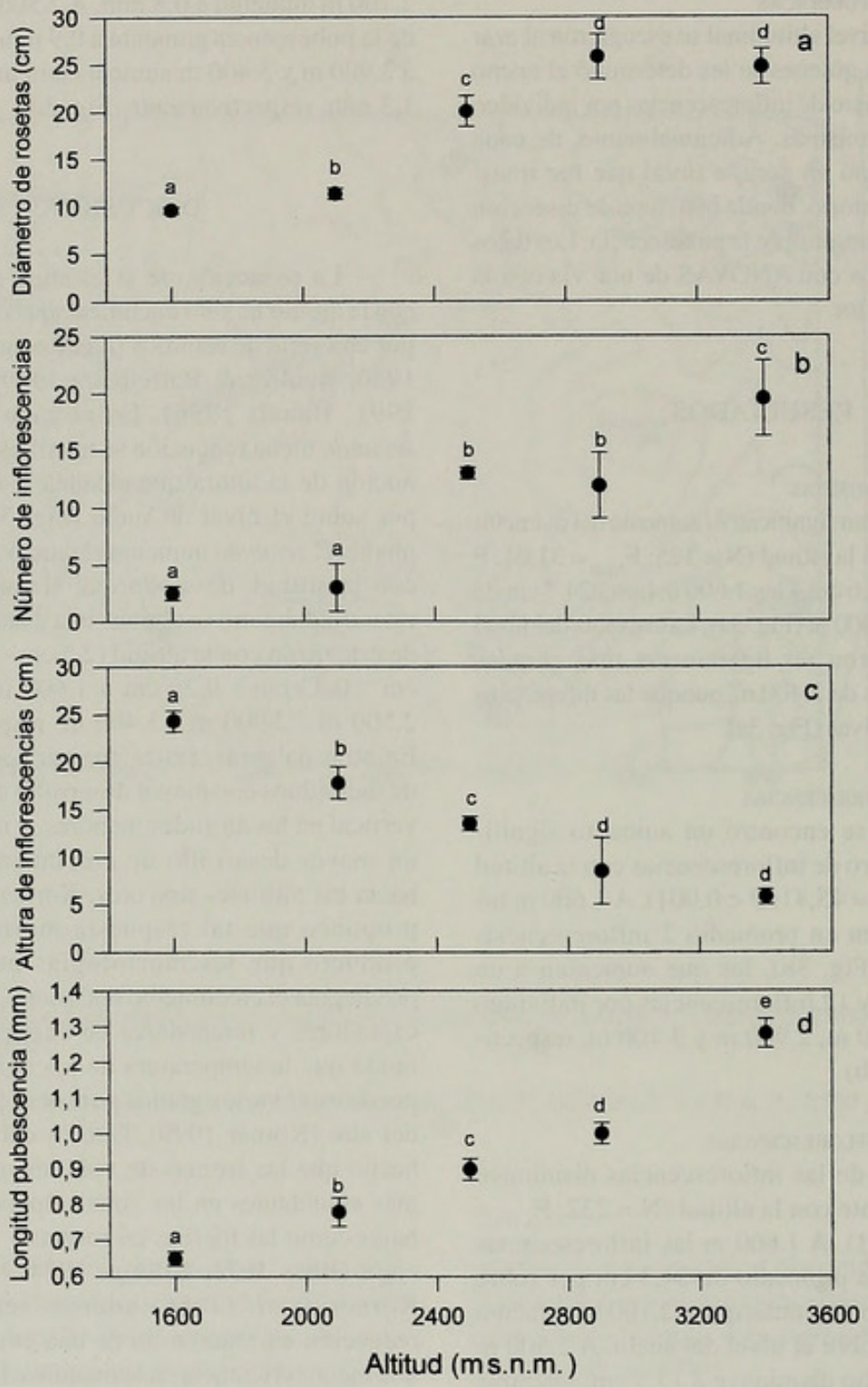


FIG. 3. Variaciones morfológicas de *Phacelia secunda* con la altitud en los Andes de Chile central (33°S). a) diámetro de las rosetas; b) número de inflorescencias por individuo; c) altura de las inflorescencias; d) longitud de la pubescencia. Letras diferentes sobre los círculos indican diferencias significativas ($P < 0,05$) de acuerdo al test *a posteriori* de Tukey.

FIG. 3. Morphological variation in *Phacelia secunda* with elevation in the Andes of central Chile (33°S). a) rosettes diameter; b) inflorescences per individual; c) height of inflorescences; d) longitude of pubescence. Different letters on circles indicate significant differences ($P < 0,05$) according to Tukey *a posteriori* test.

sugieren que la inversión de esfuerzos en reproducción sexual debería disminuir con la altitud, lo que ha sido demostrado por algunos estudios (e.g, Rochow 1970; Jolls 1980). El razonamiento tras esta proposición es que las estresantes condiciones ambientales dificultarían el servicio de polinización por parte de insectos, y la acumulación de fotosintetatos necesarios para completar el ciclo hasta la producción de una semilla (Bliss 1971; Billings 1974). Sin embargo, existe evidencia que sugiere que la reproducción sexual sería más importante hacia mayores altitudes. Arroyo & Squeo (1990) documentan que, en un gradiente altitudinal en los Andes patagónicos, la proporción de especies xenógamas (e.d. especies que requieren obligadamente servicios de polinización) aumentan con la altitud. Arroyo *et al.* (1981) en los Andes de Chile central documentan que la longevidad de las flores en algunas especies andinas de Chile central aumenta con la altitud. Una mayor longevidad de las flores aumenta las probabilidades de ser visitada por un polinizador. De un modo análogo, un aumento del número de inflorescencias por individuo con la altitud, y por ende del número de flores, aumentaría el grado de atracción para los escasos polinizadores que habitan las zonas alpinas (Arroyo *et al.* 1982).

El aumento altitudinal en la pubescencia también ha sido documentado con anterioridad para algunas especies de amplio rango de distribución en zonas alpinas (Meinzer *et al.* 1985). La mayor densidad de pubescencia (como ha sido descrito en *Espeletia*, Meinzer *et al.* 1985) y/o la mayor longitud de la misma (como es el caso de *P. secunda*) con la altitud aumentan el grosor de la "capa límite" disminuyendo la pérdida de calor por convección (Meinzer & Glodstein 1985). Esto permite a la planta mantener un balance térmico favorable en comparación a las frías condiciones del aire que la rodea. De un modo similar, una mayor longitud de la pubescencia permite crear una película sobre la epidermis que restringe la intensidad de la incidencia de fotones (Meinzer & Glodstein 1985). Considerando que la intensidad de la radiación aumenta con la altitud (Körner 1999), una mayor pubescencia también cumpliría la función de proteger contra el exceso de radiación incidente.

Finalmente, en este estudio he documentado que la variación morfológica que presenta *P. secunda* a lo largo de un gradiente altitudinal se produce en forma "clinal" (*sensu* Briggs & Walter 1997) en respuesta a las modificaciones del ambiente. Esto, a su vez, demuestra el alto grado de plasticidad que presenta esta especie para adaptarse a su ambiente. Sin embargo, desde el punto de vista taxonómico esta alta plasticidad ha sido problemática. A modo de ejemplo, De Candolle (1845) reconoce 4 variedades para la especie, diferenciadas por la pubescencia foliar y la longitud del escapo. Reiche (1907) para la flora de Chile describe a la especie como "*planta polimorfa*", reconociendo 5 variedades. Este autor además nota acerca de la especie: "En toda la estención de la república hasta en las cordilleras i entonces en formas pigmeas", haciendo alusión a la menor estatura que adopta esta especie en dichos hábitats. Brand (1913) describe a la especie con 2 subespecies y 20 formas, nuevamente diferenciadas entre sí por caracteres como la forma y grado de pubescencia de la hoja, el grado de desarrollo del escapo floral, etc. Gibson (1967), para la revisión de la familia en la flora de Perú, relata que la búsqueda de caracteres morfológicos para dilucidar el complejo "*P. magellanica* (sin. *P. secunda*)" ha sido infructuosa por el alto polimorfismo de la especie. Ella sugiere que sólo el grado de pubescencia es un carácter útil para distinguir en la *P. secunda* var. *secunda* y *P. secunda* var. *pinnata*. Deginani (1982) diferencia las 2 variedades de la especie del siguiente modo: *P. secunda* var. *secunda* con plantas arrosetadas, con pilosidad en su mayor parte argénteo-serícea, y *P. secunda* var. *pinnata* con plantas marcadamente caulescentes, con predominio de la pilosidad hirsuta. Los resultados de este estudio sugieren que tal separación resultaría artificiosa ya que el cambio de éstos, y otros caracteres, es gradual, en respuesta a las condiciones en que crecen los individuos.

AGRADECIMIENTOS

A Clodomiro Marticorena por su colaboración en la búsqueda de la bibliografía taxonómica. Investigación financiada por FONDECYT 2950072. La redacción final del manuscrito ha sido apoyada por la Cátedra presidencial en Ciencias de Mary Kalin Arroyo y Núcleo Milenio P99-103-FICM, Center for Advances Studies in Ecology and Research on Biodiversity.

BIBLIOGRAFIA

ARROYO, M.T.K. & F. SQUEO. 1990. Relationship between plant breeding systems and pollination. En S. KAWANO (ed.). Biological Approaches and Evolutionary Trends in Plants, Academic Press, London, pp 205-227.

ARROYO, M.T.K., J.J. ARMESTO & C. VILLAGRÁN. 1981. Plant phenological patterns in the high Andean cordillera of central Chile. J. Ecol. 69:205-223.

ARROYO, M.T.K., R. PRIMACK & J.J. ARMESTO. 1982. Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of central Chile. I. Pollination mechanisms and altitudinal variation. Amer. J. Bot. 69:82-97.

BAUERT, M.R. 1996. Genetic diversity and ecotypic differentiation in arctic and alpine populations of *Polygonum viviparum*. Arct. Alp. Res. 28:190-195.

BILLINGS, W.D. 1972. Arctic and alpine vegetation: plant adaptation to cold summer climates. *In* J.D. IVES & R.D. BARRY (Eds.). Arctic and Alpine Environments, Methuen, London, pp 403-443.

BILLINGS, W.D. 1974. Adaptations and origins of alpine plants. Arct. Alp. Res. 6: 129-142.

BILLINGS, W.D. & H.A. MOONEY. 1968. The ecology of arctic and alpine plants. Biol. Rev. 43: 481-529.

BLISS, L.C. 1971. Arctic and alpine plant life cycle. Ann. Rev. Ecol. Syst. 2: 405-438.

BLISS, L.C. 1985. Alpine. En BILLINGS, W.D. & MOONEY, H.A. (eds.). Physiological Ecology of North American Plant Terrestrial Communities, Chapman & Hall, New York, pp 41-65.

BRAND, A. 1913. Hydrophyllaceae. Pflanzenr. 4(251) Heft 59: 1-210.

BRIGGS, D. & S.M. WALTER. 1997. Evolutionary Biology of Plants. Chapman & Hall, New York.

CAVIERES, L.A. & M.T.K. ARROYO. 1999a. Bancos de semillas en *Phacelia secunda* J.F. Gmelin (Hydrophyllaceae): variación altitudinal en los Andes de Chile central (33°S). Rev. Chil. Hist. Nat. 72: 569-577.

CAVIERES, L.A. & M.T.K. ARROYO. 1999b. Tasa de enfriamiento adiabático del aire en el Valle del Río Molina, provincia de Santiago, Chile central (33°S). Rev. Geográf. Chil. Terra Australis 44: 79-86.

CAVIERES, L.A., C. PAPIC & C. CASTOR. 1999. Variación altitudinal en los síndromes de dispersión de semillas de la vegetación andina de la cuenca del Río Molina, Chile central (33°S). Gayan. Bot. 56: 115-123.

CAVIERES, L.A., A. PEÑALOZA & M.T.K. ARROYO. 2000. Altitudinal vegetation belts in the high Andes of central Chile (33°S). Rev. Chil. Hist. Nat. 73(2).

DE CANDOLLE, A. 1845. Hydrophyllaceae. Prodr. 9: 287-301.

DEGINANI, N.B. 1982. Revisión de las especies argentinas del género *Phacelia* (Hydrophyllaceae). Darwiniana 24: 405-496.

DI CASTRI, F. & E. HAJEK. 1976. Bioclimatología de Chile. Ed. Universidad Católica.

GALEN, C., J.S. SHORE & H. DEYOE. 1991. Ecotypic divergence in alpine *Polemonium viscosum*: genetic structure, quantitative variation and local adaptation. Evol. 45:1218-1228.

GIBSON, D. 1967. Hydrophyllaceae. En Macbride, Flora of Perú. Field Mus. Hist., Bot. Ser 13(5a, 2): 101-112.

JOLLS, C. 1980. Phenotypic patterns of variation in biomass allocation in *Sedum lanceolatum* Torr. At four elevational sites in the Front Range, Rocky Mountains, Colorado. Bull. Torr. Bot. Club 107: 65-70.

KÖRNER, C. 1999. Alpine Plant Life. Springer, Berlin. 333 pp.

KÖRNER, C. & W. LARCHER. 1988. Plant life in cold climates. En LONG, S.F. & WOODWARD, F.I. (eds.). Plants and Temperature, Cambridge University Press, Cambridge, pp 25-47.

KÖRNER, C., M. NEUMAYER, S. PELÁEZ MENÉNDEZ-RIEDL & A. SMEETS-SCHEEL. 1989. Functional morphology of mountain plants. Flora 182: 353-383.

LEÓN, P. 1994. Efecto del espaciamiento entre plantas en la producción de frutos y semillas en *Kageneckia angustifolia* D. Don., un árbol dioico del bosque esclerófilo montano de Chile central. Tesis de Magíster; Facultad de Ciencias Universidad de Chile, Santiago, Chile. 70 pp.

MABBERLEY, D.J. 1997. The Plant Book (2nd ed.). Cambridge University Press, Cambridge.

MARTICORENA, C. & M. QUEZADA. 1985. Catálogo de la flora vascular de Chile. Gayan. Bot. 42: 1-157.

MEINZER, F. & G. GOLDSTEIN. 1985. Some consequences of leaf pubescence in the andean giant rosette plant *Espeletia timotensis*. Ecol. 66: 512-520.

MEINZER, F., G. GOLDSTEIN & P. RUNDEL. 1985. Morphological changes along an altitude gradient and their consequences for an Andean giant rosette plant. Oecol. 65: 278-283.

NEUFFER, B. & S. BARTELHEIM. 1989. Gen-ecology of *Capsella bursa-pastoris* from an altitudinal transect in the Alps. Oecol. 81: 521-527.

PEÑALOZA, A. 1996. Consideraciones microclimáticas en la sobrevivencia de semillas plántulas de *Kageneckia angustifolia* D. Don: una especie del bosque esclerófilo montano de Chile central. Tesis de Magíster, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile. 78 pp.

REICHE, K. 1907 Estudios críticos sobre la flora de Chile. An. Univ. Chil. 120: 187-201.

ROCHOW, T.F. 1970. Ecological investigations of *Thlaspi alpestre* L. Along an elevational gradient in the central Rocky Mountains. Ecol. 51: 649-656.

SAVILE, D. 1972. Arctic adaptations in plants. Canada Department of Agriculture, Monograph N° 6.

WILLIS, J.C. 1985. A Dictionary of the Flowering Plants and Ferns (8th ed.). Cambridge University Press, Cambridge.

Fecha de publicación: 15.10.2000



Cavieres G., Lohengrin A. 2000. "[Morphological variation of Phacelia secunda J.F. Gmel. (Hydrophyllaceae) along an altitudinal gradient in central Chile]." *Gayana. Botánica* 57, 89–96.

View This Item Online: https://www.biodiversitylibrary.org/item/94446
Permalink: https://www.biodiversitylibrary.org/partpdf/98556

Holding Institution
Smithsonian Libraries and Archives

Sponsored by
Smithsonian

Copyright & Reuse
Copyright Status: In copyright. Digitized with the permission of the rights holder.
Rights Holder: Universidad de Concepción
License: http://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/3.0/
Rights: https://biodiversitylibrary.org/permissions

This document was created from content at the **Biodiversity Heritage Library**, the world's largest open access digital library for biodiversity literature and archives. Visit BHL at https://www.biodiversitylibrary.org.

This file was generated 23 July 2024 at 19:53 UTC